

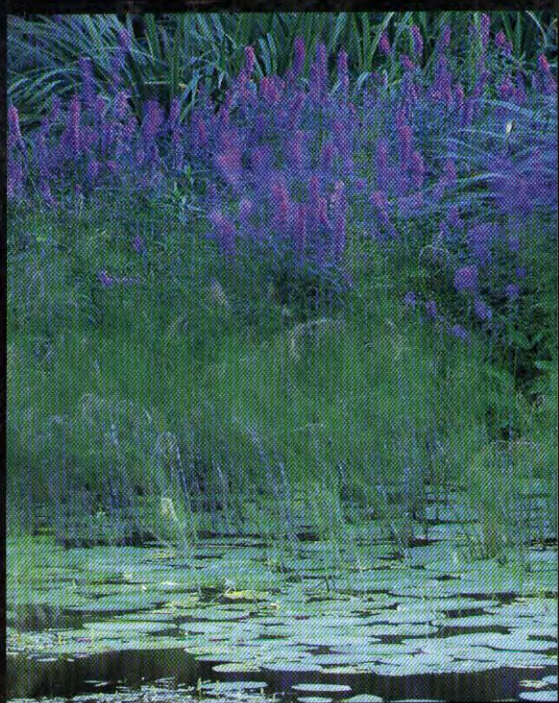
Felles instituttprogram

Virkninger av forurensning på biologisk mangfold:

Vann og vassdrag i by- og tettstedsnære områder

Kunnskapsstatus - Dyreplankton og litorale krepsdyr

Ann Kristin L. Schartau, NINA, Anders Hobæk, NIVA,
Bjørn Faafeng, NIVA, Gunnar Halvorsen, NINA,
Jarl Eivind Løvik, NIVA, Terje Nøst, NINA,
Anne Lyche Solheim, NIVA og Bjørn Walseng, NINA



NINA temahefte 14
NIVA Inr 3768-97



Felles instituttprogram

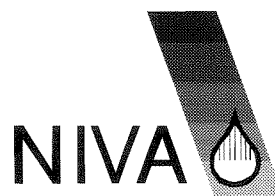
Virkninger av forurensning på biologisk mangfold:

Vann og vassdrag i by- og tettstedsnære områder

Kunnskapsstatus - Dyreplankton og litorale krepsdyr

Ann Kristin L. Schartau, NINA, Anders Hobæk, NIVA,
Bjørn Faafeng, NIVA, Gunnar Halvorsen, NINA,
Jarl Eivind Løvik, NIVA, Terje Nøst, NINA,
Anne Lyche Solheim, NIVA og Bjørn Walseng, NINA

NINA temahefte 14
NIVA Inr 3768-97



Schartau, A.K.L., Hobæk, A., Faafeng, B., Halvorsen, G., Løvik, J.E., Nøst, T., Lyche Solheim, A. & Walseng, B. 1997. Diversitet av dyreplankton og litorale krepsdyr - naturlige gradienter og effekter av forurensninger, fysiske inngrep og introduksjoner. - NINA temahefte 14, NIVA-rapport Inr 3768-97: 1-58.

Trondheim, desember 1997

ISSN 0804-421X

ISBN 82-426-0882-2

Forvaltningsområde:

Bevaring av naturens mangfold, naturinngrep, forurensning

Conservation of biodiversity, major land use change, pollution

Rettighetshaver ©:

NINA•NIKU Stiftelsen for naturforskning

og kulturminneforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon:

Ann Kristin L. Schartau

NINA•NIKU, Trondheim

Design og layout:

Kari Sivertsen

Omslag: Knut Kringstad

Tegnekontoret NINA•NIKU

Kopiering innmat: Norservice

Trykking omslag: Skipnes

Opplag: 200

Kontaktadresser:

NINA•NIKU

Tungasletta 2

7005 Trondheim

Tel: 73 80 14 00

Fax 73 80 14 01

NIVA

Postboks 173 Kjelsås

0411 Oslo

Tel: 22 18 51 00

Fax 22 18 52 00

Omslagsfoto:

© Bjørn Rørslett - NN/NÆRFOTO: Kattehale, elvesnelle og nøkkeroser langs Gjersjøelva, Akershus. Botnegras fra Søndeled. Blågrønnalge fra Karmøy.

Odd Terje Sandlund, NINA: Akerselva.

Arild Hagen: Asell på strå.

Referat

Schartau, A.K.L., Hobæk, A., Faafeng, B., Halvorsen, G., Løvik, J.E., Nøst, T., Lyche Solheim, A. & Walseng, B. 1997. Diversitet av dyreplankton og litorale krepsdyr - naturlige gradienter og effekter av forurensninger, fysiske inngrep og introduksjoner. - NINA temahefte 14, NIVA-rapport Inr 3768-97: 1-58.

Det har vært gjennomført få undersøkelser innenfor by- og tettstedsnære områder med tanke på å avdekke effekter av menneskelige aktiviteter på diversiteten innen gruppene dyreplankton og litorale krepsdyr. Kunnskapen om denne problemstillingen må derfor betraktes som svært mangelfull. Det finnes imidlertid en rekke undersøkelser der målet har vært å studere effekten av et bestemt inngrep eller en kjent forurensningskilde/type. I denne rapporten har vi gitt en oversikt over kunnskapsstatus mht. dyregruppens geografiske utbredelse, deres miljøkrav, variasjoner i artsdiversitet over økologiske hovedgradienter og effekter av ulike forurensningstyper/inngrep på artsdiversiteten.

Krepsdyrene er relativt godt kjent mht. geografisk utbredelse og krav til miljø. Kunnskapen om hjuldyrene er mer begrenset og artenes geografiske utbredelse gjenspeiler hvor det er gjennomført systematiske innsamlinger. Tilsvarende gjelder også for mindre grupper som svevemygg, pungreker, tusenbeinkreps, skjoldkreps, muslingbladføtter og muslingkreps. Når det gjelder ciliater og heterotrofe flagellater er arts kunnskapen svært mangelfull og disse gruppene er derfor ikke behandlet i denne rapporten.

Forsuring er regnet som den største trusselen mot biologisk mangfold i ferskvann i Norge, og forsuring er vist å ha signifikante effekter på både artsmangfoldet og sammensetningen i planktoniske og litorale samfunn. Kalking er et viktig tiltak i forhold til forsuring, men vil i seg selv kunne føre til store endringer i det biologiske mangfoldet dersom ikke kalkingen gjennomføres med varsomhet.

For mange forurensningstyper finner vi at artsmangfoldet av planktoniske og litorale krepsdyr går tilbake ved økende grad av forurensning. Dette gjelder imidlertid ikke ved tilførsler av næringssalter og organisk stoff. Artsantallet øker ofte langs gradienten ultraoligotrofe - moderat eutrofe innsjøer, men synes å avta i de mest eutrofierte innsjøene.

For de fleste artene har vi lite kunnskap om hvilke vannkjemiske forhold som er mest skadelige og artenes tålegrenser for disse. Hos mange organismer er toleransen mht. ulike typer av miljøstress også avhengig av andre forhold, både abiotiske (fysiske og kjemiske faktorer) og biotiske (næringstilgang, konkurranse og predasjon). Det er også betydelige kunnskapshull mht. effekter av ulike forurensningstyper som virker sammen (antagonistiske og synergistiske effekter).

Metallforurensninger og organiske miljøgifter er vesentlig et lokalt problem knyttet til punktutslipp fra industri og avfallsplasser, og evt. til avrenning fra veier/asfalterte flater. Effektene av lave konsentrasjoner og blandinger av ulike miljøgifter fra diffuse kilder er lite kjent. Dette gjelder også for andre forurensningstyper, som partikkelforurensning og økte salttilførsler. I by- og tettstedsnære områder er det

vanlig med kombinasjoner av flere slike påvirkningsfaktorer, særlig i små vannforekomster, og den samlede effekten på biologisk mangfold kan ikke forutsies basert på dagens kunnskapsnivå.

Fysiske inngrep er en trusselfaktor av stor betydning for mange lokaliteter i by- og tettstedsnære områder. Dammer i kulturlandskapet er identifisert som biotoper med høy trusselgrad i forhold til biologisk mangfold. Denne type lokaliteter er blitt sjeldne, særlig pga. ulike typer areallingrep, og samtidig er det kjent at de ofte har stort artsmangfold. Blant litorale krepsdyr finnes en rekke arter som kun er beskrevet fra dammer og mindre vannansamlinger.

En meget viktig faktor for sammensetning av dyreplankton og bunndyr er tettheten av fisk og sammensetningen av fiskesamfunnet. Gjennom predasjon på ulike byttedyr er fiskebestanden ofte den viktigste enkeltfaktor som bestemmer sammensetning og tetthet av invertebrater. Foreløpige analyser viser en positiv sammenheng mellom artsantall i dyreplanktonet og intensiteten av fiskepredasjonen. Innsjøer med dominans av karpfisk har flest arter av dyreplankton. Det samme forholdet gjelder også for litorale krepsdyr. Høy fiskepredasjon kan likevel føre til et tap av nøkkelararter som kan ha store negative økologiske konsekvenser (forsterking av skadelige algeoppblomstringer).

Blant de planktoniske krepsdyrene synes store vannlopper generelt og daphniene spesielt å være mest sensitive mht. alle typer forurensninger. Disse gruppene vil også være mest utsatt for predasjon fra planktonspisende fiskearter, enten årsaken er introduksjon av nye arter eller endringer i fiskesamfunnet som en effekt av f.eks. eutrofiering.

Effekter av ulike forurensningstyper og miljøpåvirkninger er forsøkt målt gjennom bruk av ulike diversitetsmål/-indekser. De tradisjonelle diversitetsindeksene viser enorm spredning benyttet på prøver av dyreplankton. En enkelt prøve kan ikke karakterisere diversiteten i en innsjø særlig godt, og tidsserier er helt nødvendige for å få et bilde av biodiversiteten. Ingen av de endimensjonale diversitetsmålene som er benyttet i dette studiet, og som har vært de mest vanlig benyttede innen forurensningsøkologien, synes å bidra til økt forståelse av årsakssammenhenger ved de endringer som finner sted i dyreplanktonsamfunnet. Bruk av funksjoner, som inkluderer både antall arter og antall individer eller biomasse av hver art, og ordinasjonsmetodikk (antall arter, fordeling og artsinventar) synes derimot å være lovende metoder for videre bearbeiding av den informasjon som ligger i samfunnens sammensetning og struktur.

Dyreplankton og litorale krepsdyr er egnet for overvåking av miljøtilstanden i innsjøer og dammer fordi: i) Til disse gruppene hører relativt mange arter med ulike miljøkrav og mange av artene er sensitive mht. forurensninger og fysiske inngrep. ii) Med stor evne til rekolonisering vil en forvente en rask respons ved bedring i vannkvaliteten. iii) Innsamling av prøver er relativt lite ressurskrevende, både mht. arbeidsinnsats og prøvetakingsutstyr.

Hovedkonklusjonen i denne rapporten er derfor at vi vet en god del om biologisk mangfold i ferskvann og om ulike forurensningers virkning på dette mangfoldet, men at vi vet svært lite konkret om effekten av utslipp fra byer og tettsteder *per se*, der mange av disse forurensningstypene foreligger i blanding. Det ligger store oppgaver i å identifisere de aktuelle stoffene i de ulike utslippene og evt. synergieffekter av disse på det biologiske mangfoldet.

Abstract

Schartau, A.K.L., Hobæk, A., Faafeng, B., Halvorsen, G., Løvik, J.E., Nøst, T., Lyche Solheim, A. & Walseng, B. 1997. Diversity of zooplankton and littoral crustaceans in freshwater - natural gradients, and effects of pollution, encroachments and introductions. - NINA temahefte 14, NIVA-rapport Inr 3768-97: 1-58.

In this report, we review relevant information describing biodiversity in freshwater zooplankton and littoral crustaceans, with particular emphasis on the effects of pollution and other disturbances in urban areas. This review is one of a series that cover most organism groups and habitats, and will form the basis for a project aiming to fill major gaps in our data sets and to test hypotheses that have emerged from the review process. These efforts constitute part of a joint research program between the Norwegian Institute for Nature Research (NINA) and the Norwegian Institute for Water Research (NIVA).

Our knowledge of how pollution and disturbances influence biodiversity patterns of urban limnetic communities is generally quite sparse, although a number of studies have addressed the effects of one particular pollutant on some specific community. In addition, most studies on biodiversity in freshwater communities have been conducted in rural or pristine areas.

The geographic distribution of one major group, the Crustacea, is fairly well known in Norway, and to some extent this pertains also to the environmental preferences of individual species. For other taxonomic groups such as the Rotifera, our knowledge is far more scanty, and distribution maps generally reflect the geographic spread of systematic research. This applies in general even to other less numerous groups like Chaoboridae, Mysidacea, Anostraca, Notostraca, Conchostraca, and Ostracoda. Even less is known about planktonic ciliates and heterotrophic flagellates.

The single factor posing the greatest threat to freshwater biodiversity in Norway is acidification, which has well-known effects on a range of organisms. In the pelagic and littoral communities both species richness and species composition are affected. The main countermeasure is liming, which presently occurs at a large scale. It should be noted, however, that while mitigating the negative effects of acidification, liming itself can potentially effect significant changes in biodiversity, and should therefore be carried out with caution.

A general result of many kinds of pollution is a decrease in species richness in pelagic as well as littoral crustacean assemblages. However, this does apparently not apply to the enrichment of nutrients and organic matter on the scales commonly observed in Norway. We find that species richness often increases along a nutrient gradient from ultra-oligotrophy to moderate eutrophy in lakes, while a reduction can be seen only in highly eutrophic lakes.

For most of the species in question, we have only limited and fragmentary knowledge of physiological and ecological tolerance limits with respect to the many polluting substances that occur in freshwaters. Further, such tolerance limits are frequently modified by a number of other factors, physical and chemical

as well as biological (e.g., nutrition, competition and predation). Another major gap of our understanding is how polluting substances act in concert, and both synergistic and antagonistic effects are to be expected.

Pollution by heavy metals and organic toxins generally has only local effects on biodiversity, usually associated with point sources like runoff from industry or waste disposal sites. The combined effects of relatively low concentrations of several toxic compounds from diffuse sources typical of urban areas is largely unknown. Information on the effects of particle pollution and brine runoff from roads (salt is used to prevent icing) is likewise scanty. In urban areas, particularly small waterbodies are likely to be exposed to a variety of such pollutants simultaneously, and their integrated effects on biodiversity cannot be predicted based on current knowledge.

Physical disturbances also constitute a major threat to many urban waterbodies. In general terms, ponds within culturally conditioned landscapes in Norway have been identified as particularly vulnerable habitats that often hold a wealth of species not found elsewhere. Particularly among the littoral crustaceans, a number of species only occur in such locations.

Fish predation is a major factor in controlling community composition of zooplankton as well as zoobenthos. The regulatory role of fish predation frequently overshadows the effects of pollution. A preliminary analysis indicates that species richness in both planktonic and littoral crustaceans increase with increasing predation pressure. Nonetheless, several species can be exterminated by predation, and some of these fill important ecological roles (e.g. in harvesting phytoplankton production), so their loss is often undesired. This applies particularly to large-bodied cladocerans (like *Daphnia* spp.). This group is also the most sensitive among zooplankton to pollution of various kinds. Increased fish predation is often associated with pollution and eutrophication, especially in urban areas where introduction of alien fish species are common. Thus, the causative agents behind losses of species can be difficult to separate.

We tested for effects of pollution and environmental disturbances on biodiversity by applying a series of diversity measures to a few suitable case studies. Traditional indices varied enormously between samples from a single location, and time series are clearly needed to describe biodiversity patterns of these dynamic communities. None of the one-dimensional indices as applied here (and as commonly applied in pollution ecology) seem to provide significant insights into the causes of change in biodiversity due to pollution. On the other hand, species-abundance relations and multidimensional ordination approaches with show promise as interesting and powerful methods for extracting information based on community structures.

Collections of zooplankton and littoral crustaceans are potentially valuable for environmental surveillance of lakes and ponds, since this groups 1) include a fair number of species with variable environmental demands; 2) have a generally high capacity for dispersal which should facilitate quick responses to remedial actions; and 3) their sampling requires only modest expenditure of time and equipment.

Forord

Denne rapporten er et resultat av en felles satsing fra NINA og NIVA ved opprettelsen av instituttprogrammet: "Virksomheter av forurensninger på biologisk mangfold: Vann og vassdrag i by- og tettstedsnære områder". Opprettelsen av programmet ble initiert av Basisbevilgningsutvalget under Norges forskningsråd, Områdestyret for miljø og utvikling, og arbeidet startet i 1996.

Hovedmålsetting for programmet er:

Undersøke sammenhenger mellom forurensningspåvirkning og endringer i biodiversitet i by- og tettstedsnære vassdrag, samt utvikle og tilpasse mål for biodiversitet til operative forvaltningsverktøy.

Første fase av programmet er å presentere en kunnskapsstatus mht. denne problemstillingen. En samlet framstilling av resultatene fra fase 1 er presentert i Brandrud & Aagaard (1997). I foreliggende rapport gir vi en mer detaljert framstilling av resultatene fra arbeidsgruppen "Dyreplankton og litorale krepsdyr".

Arbeidsgruppen har bestått av Bjørn Faafeng, Anders Hobæk, Jarl Eivind Løvik og Anne Lyche Solheim fra NIVA samt Gunnar Halvorsen, Terje Nøst, Ann Kristin L. Schartau og Bjørn Walseng fra NINA. Anders Hobæk har vært prosjektleder ved NIVA og Ann Kristin L. Schartau har hatt tilsvarende oppgave ved NINA. Rapporten er redigert av sistnevnte som også har hatt et koordinerende ansvar for arbeidet.

De sammenstillingene som er presentert i rapporten er i stor grad basert på undersøkelser som er gjennomført av NINA og NIVA, men også annen publisert litteratur fra Norge og utlandet er benyttet. Vi vil takke alle som på ulike måter har bidratt til økt kunnskapsnivå omkring effekter av ulike påvirkningsfaktorer på det biologiske mangfoldet av dyreplankton og litorale krepsdyr.

Professor Petter Larsson, Universitetet i Bergen, Tor Erik Brandrud, NIVA, og Kaare Aagaard, NINA, har bidratt med verdifulle kommentarer til et tidligere rapportutkast og takkes for denne jobben.

Trondheim - Bergen, desember 1997

Ann Kristin L. Schartau
prosjektleder NINA

Anders Hobæk
prosjektleder NIVA

Innholdsfortegnelse

Referat	3
Abstract	4
Forord	5
1 Innledning	6
2 Det biologiske mangfoldet	7
2.1 Artsmangfold	7
2.2 Genetisk mangfold	8
2.3 Funksjonelt mangfold	9
2.4 Sjeldne arter, nøkkelarter og indikatorarter	10
3 Spredningsveier og spredningsmekanismer	10
4 Geografiske regioner, miljøforhold og arts mangfold ...	13
5 Variasjon i biodiversitet langs økologiske hovedgradienter	15
5.1 Klimagradianten	15
5.2 Innsjøens areal, dyp og gjennomstrømningshastighet	16
5.3 Løste salter og vannets surhetsgrad	17
5.4 Humus	19
5.5 Partikkelinnhold	19
5.6 Produktivitet/Trofigrad	19
5.7 Predasjon	20
5.7.1 Predasjon fra fisk	20
5.7.2 Predasjon fra invertebrater	23
6 Effekter av ulike forurensningstyper og inngrep	24
6.1 Eutrofiering	24
6.2 Partikkelforurensning	27
6.3 Saltforurensning	28
6.4 Forsuring	29
6.5 Kalking	31
6.6 Metallforurensning	31
6.7 Organiske miljøgifter	32
6.8 Fysiske inngrep	34
6.9 Introduksjon av arter	34
7 Mål på biologisk mangfold - utprøving av numeriske metoder	35
7.1 Atnsjøen	36
7.2 Kolbotnvann	38
7.3 Pasvikvassdraget	42
7.4 Sammenfattende konklusjon og anbefaling av metoder	42
8 Sammendrag og konklusjoner	48
9 Referanser	50
Vedlegg	55

1 Innledning

Formålet med denne rapporten er å gi en status over vår kunnskap om effekter av forurensning og andre typer menneskeskapte inngrep på biologisk mangfold av dyreplankton og litorale krepsdyr i ferskvann. Hovedvekt er lagt på vann og vassdrag i by- og tettstedsnære områder.

By- og tettstedsnære ferskvannslokaliteter er ofte rekreasjonsområder for befolkningen, og brukes av skoler i undervisning, noe som gjør slike lokaliteter særlig bevaringsverdige. Beskrivelser av mangfoldet og potensielle trusler mot dette i bynære vann og vassdrag bør derfor prioriteres høyere enn tilfellet er i dag.

Det finnes miljøpolitiske beslutninger om bevaring av biologisk mangfold både på internasjonalt og nasjonalt plan (jf. Konvensjonen for biologisk mangfold og Stortingsmelding om bærekraftig utvikling). Hovedmålet er å bevare det biologiske mangfoldet gjennom en bærekraftig bruk av naturressurser. Det er imidlertid sjelden eller aldri utviklet delmål/virkemidler for bevaring av biologisk mangfold på tilsvarende måte som for akseptable konsentrasjoner av kjemiske stoffer i naturen. Det absolutte mål vil være å bevare mangfoldet intakt over en lengre tidsskala. Naturlige delmål ville være å fastsette hvor store avvik og hvilke typer avvik som kan tolereres f. eks. i tettstedsnære områder. Denne diskusjonen ligger imidlertid utenfor rammene for denne statusrapporten, men vil være vesentlig i det videre arbeidet innenfor instituttprogrammet og utforming av forvaltningstiltak.

Vann og vassdrag er blant de biologiske systemene som er mest påvirket og truet av menneskelig aktivitet. Vann er også et viktig element i all norsk natur. Norge har en usedvanlig rik og mangfoldig vassdragsnatur og derved et særlig internasjonalt ansvar for å ta vare på denne.

Studier av litorale og planktoniske krepsdyr har lange tradisjoner i Norge. Den norske zoologen G.O. Sars var en pioner innen krepsdyrforskningen, også internasjonalt. Hans første bidrag fra 1860-årene omhandlet planktoniske og litorale krepsdyr fra dammer og innsjøer rundt Oslo (den gang Christiania). Siden utvidet han virksomheten til hele landet med sitt hovedverk «An account of the Crustacea of Norway» (se Sars 1993). For øvrig er mye av vår kunnskap om dyreplankton generelt og krepsdyrene spesielt fra undersøkelser gjennomført de siste 30 år. Fra begynnelsen av syttiårene og frem til i dag, har det vært en mangedobling i innsatsen på disse feltene. Men fremdeles er det slik at vår kunnskap stammer fra et fåtall undersøkelser spredt ut over et relativt stort landområde med et av Europas høyeste antall vann og vassdrag. Forskningsprosjekter utført av universiteter og forskningsinstitutter har gitt et materiale som preges av grundighet framfor data fra et stort antall lokaliteter. En god del av vår kunnskap om utbredelsen av krepsdyr stammer fra undersøkelser som har blitt foretatt i forbindelse med vassdragsutbygging eller vern av vassdrag mot slik utbygging. Av nyere dato er regionale studier i forbindelse med eutrofiering, forsuring og kalking. Med unntak av "Landsomfattende trofiundersøkelse" er det kun et fåtall av de undersøkte lokalitetene som ligger i by- og tettstedsnære områder. I forbindelse med lokale utslipp fra gruver og industri er det også foretatt enkelte undersøkelser.

Vi har valgt først å gi en oversikt over det biologiske mangfoldet av dyreplankton og litorale krepsdyr, relatert til geografi og viktige økologiske gradienter. Deretter har vi tatt for oss de viktigste trusselfaktorene og hvordan disse virker inn på mangfoldet. Som det vil fremgå av de enkelte delene i rapporten er vår kunnskap knyttet til observasjoner som bare i liten grad stammer fra tettstedsnære lokaliteter. Grunnforskningsprosjekter og undersøkelser for å kartlegge effektene av inngrep i ferskvann har vanligvis ikke foregått i tettstedsnære områder. Det samme gjelder til en viss grad undersøkelser i forbindelse med forurensninger. Dette fører til at det foreligger relativt få biologiske datasett fra lokaliteter nær byer og tettsteder. Til nå har det ikke vært gitt pålegg om at effekten av utslipp fra byer og tettsteder på biologisk mangfold skal undersøkes, og slike undersøkelser er ofte sporadiske eller tilfældige.

Det biologiske materialet fra slike forurensningsstudier er langt mindre og mer begrenset i antall lokaliteter enn det tilsvarende vannkjemiske materialet er. På den annen side mangler det ofte gode vannkjemidata fra de lokalitetene som vi har biologiske data fra.

Forurensningen i bynære områder er ofte svært sammensatt, og det kan være vanskelig å skille effektene av de ulike komponentene fra hverandre. Dermed blir det også vanskelig å vurdere tålegrenser for de ulike forurensningsbelastningene, som f.eks. næringsalter, organisk stoff, miljøgifter, partikler og salttilførsler. Det finnes imidlertid atskillig mer kunnskap om effekter av de ulike enkeltkomponentene. Vi har derfor behandlet effekter av de ulike forurensningskomponentene hver for seg, - selv om dette datagrunnlaget også omfatter lokaliteter utenfor by- og tettstedsnære områder.

2 Det biologiske mangfoldet

Biologisk mangfold eller biodiversitet blir ofte brukt i betydning artsmangfold eller artsdiversitet. Dette nivået er imidlertid bare ett av flere aktuelle nivå for å karakterisere biologisk mangfold. Det vanligste er å skille mellom tre nivåer av biologisk mangfold eller diversitet: innen arter (genetisk diversitet), mellom arter (artsdiversitet) og mellom økosystemer (økosystemdiversitet). Men det finnes også andre tilnæringer. Som et supplement til artsdiversitet kan man f.eks. se på evolusjonær diversitet, som tar i betraktning taksonomisk spredning blant artene innen et område og vektlegger arter som representerer fylogenetisk isolerte eller spesielt artsfattige grupper. Aktuelle eksempler kan være skjoldkreps, tusenbeinkreps og muslingbladfotkreps. En annen aktuell tilnærming benytter funksjonell diversitet, som baserer seg på artenes økologiske funksjoner og interaksjoner mellom arter (konkurranse, predasjon) for å karakterisere f. eks. næringsnett, nøkkelarter og guilden ("laug": grupper av funksjonelt nærstående arter).

I alle tilfelle vil man måtte definere et geografisk område som enhet for å måle diversitet. I vårt tilfelle er det lett å definere hver innsjø som et vel avgrenset økosystem. Artsdiversitet og genetisk diversitet er da knyttet til samfunnet av arter, hhv. populasjoner av arter i en enkelt innsjø. Derimot vil økosystemdiversitet dreie seg om mangfoldet av innsjøhabitater over et større område, som en kommune eller et vassdrag. Nedenfor utdypes de tre vanligste nivåene for diversitet.

Mangfold av økosystemer: Dette nivået omfatter også habitater, biotoper og naturtyper og utgjør rammene for realisert mangfold på de lavere nivåene. Mangfoldet av økosystemer omfatter både den romlige fordelingen av disse (antall økosystemer innenfor en gitt geografisk område samt deres størrelse og for-

deling) og økosystemenes struktur og funksjon (artsmangfold, funksjonelt mangfold). I Norge begrenses dette mangfoldet av beliggenhet langt mot nord, men landets geografi (landskapsformer og høydegradienter) gjør at vi har en spesielt rik og mangfoldig vassdragsnatur. Økosystemdiversitet vil delvis kunne beskrives basert på klassifisering i innsjøtyper og biogeografiske regioner, men dette vil bare fange opp en del av elementene som inngår i begrepet.

Artsmangfold: Består av to hovedkomponenter; (1) antall arter (artsrikdom) og (2) fordeling av artene (dominansforhold, jevnhet). Avgrensningen i tid og rom må defineres ved bruk av begrepet artsmangfold: Vi kan like gjerne benytte det om artene i en enkelt prøve som om artene i et økosystem (eks. innsjø). På tilsvarende måte kan man snakke om artsmangfoldet på et gitt tidspunkt eller basert på prøver gjennom en hel sesong.

Genetisk mangfold: Innen arten vil individer variere genetisk. Genetiske forskjeller mellom individer og mellom populasjoner innen arten utgjør biologisk mangfold på dette nivået.

2.1 Artsmangfold

I det følgende er det gitt en generell beskrivelse av det biologiske mangfoldet i dyreplanktonet og tilsvarende for de litorale krepsdyrene (**tabell 1**). En oversikt over arter og deres utbredelse i Norge er gitt i Aagaard & Dolmen (1996). De gruppene av krepsdyr som omtales i foreliggende rapport hører til Anostraca (tusenbeinkreps), Notostraca (skjoldkreps), Conchostraca (muslingbladfotkreps), Ostracoda (muslingkreps) og Cladocera (vannlopper) samt Copepoda (hoppekreps). De første fire gruppene består av svært få arter som lever vesentlig litoralt. Tusenbeinkrepsene finnes kun i høyfjellslokalteter og i arktiske områder og er derfor lite relevante for programmets problemstilling.

Tabell 1. Artsantall av ulike grupper av dyreplankton, inkludert litorale former, i Norge (ferskvann). R: Rekke, Kl: Klasse, O: Orden, F: Familie. Merk: Pungreken *Mysis relicta* er et artskompleks som er identifisert som tre genetisk adskilte arter.

Systematisk gruppe	Arter		
	planktoniske+litorale	planktoniske	
Rotatoria (R)	Hjuldyr	288	30-60
Anostraca (O)	Tusenbeinkreps	3	(3)
Notostraca (O)	Skjoldkreps	1	(1)
Conchostraca (O)	Muslingbladfotkreps	2	(2)
Ostracoda (Kl)	Muslingkreps	55 (ferskv.+brakkv.)	0
Cladocera (O)	Vannlopper	84	26
Calanoida (O)	Calanoide hoppekreps	14	14
Cyclopoida (O)	Cyclopoide hoppekreps	35	20
Harpacticoida (O)	Harpacticoide hoppekreps	45 (Norden)	0
Amphipoda (O)	Amfipoder	6	(1)
Isopoda (O)	Isopoder	1	0
Mysidacea (O)	Pungreker	2 (4)	1 (3)
Chaoboridae (F)	Svevemygg (larver)	6	3
Totalt ekskl. hjuldyr		254	70-100
Totalt		542	100-130

Mysidacea (pungreker) finnes derimot i større innsjøer i lavlandet. Til vannloppene og hoppekrepsene finnes både planktoniske og litorale arter. En orden av hoppekreps (Harpacticoida) er bunnlevende, knyttet til substratet, og kunnskapen om deres utbredelse i Norge er svært mangelfull. Videre finnes en del parasittiske hoppekreps som ikke er behandlet i denne rapporten. Til dyreplanktonet regnes, i tillegg til krepssdyrene, Rotatoria (hjuldyr), Chaoboridae (svevemygg), ciliater og heterotrofe flagellater. Hvilke arter av ciliater og heterotrofe flagellater som finnes og deres utbredelse i Norge, er dårlig kjent og er derfor ikke behandlet i denne sammenheng. Hjuldyrene, spesielt de litorale artene, er også dårlig kjent mht. geografisk utbredelse. Størst artsantall er registrert i Hordaland og i Finnmark, men dette gjenspeiler kun hvor det er gjennomført systematiske innsamlinger (Aagaard & Dolmen 1996). I den videre presentasjonen omtales de planktoniske hjuldyrene på de områder der det finnes vesentlige kunnskaper om gruppen.

2.2 Genetisk mangfold

Genetisk variasjon innen og mellom populasjoner av samme art er lite studert innen norsk ferskvannsf fauna (med unntak for laks). Slik variasjon er en fundamental del av det biologiske mangfoldet, og utgjør grunnlaget for lokal tilpasning til ulike miljøforhold (og i videre perspektiv for evolusjon og artsdannelse). I det følgende diskuteres eksempler og aspekter knyttet til dyreplankton.

Populasjonsgenetiske studier med biokjemiske og molekylære teknikker har avdekket mange tilfeller av sbling-arter (arter som er morfologisk identiske) og geografisk strukturering av genetisk sammensetning innen arter. Eksempelvis er det vist at pungreken *Mysis relicta* omfatter tre forskjellige arter i Nord-Europa. Alle tre finnes i Norge (Väinölä et al. 1994). Hobæk & Wolf (1991) identifiserte tre forskjellige grupper innen vannloppen *Daphnia longispina*. Av disse synes to å være undergrupper av *D. longispina*, mens den tredje er en selvstendig art med arktisk-alpin utbredelse. I andre tilfeller kan genetiske analyser avklare kontroversielle taxonomiske avgrensninger, som f. eks. mellom *Megacyclops gigas* og *M. viridis* (Einsle 1988). Et vanlig resultat av slike undersøkelser er en systematisk revisjon av gruppen (se f. eks. Colbourne & Hebert 1996, Taylor et al. 1996). Det er gode muligheter for at også problematiske grupper (som de planktoniske vannloppene av slektene *Daphnia* og *Bosmina*) etter hvert vil få en tilfredsstillende oppløsning.

For de aller fleste arter har vi enda ingen spesifikk kunnskap om genetisk variasjon. Det er god grunn til å anta at Norges fauna omfatter mange populasjoner som representerer mer eller mindre isolerte «utposter» av en europeisk fauna, og som avviker i sin genetiske sammensetning fra den i det sentrale utbredelsesområdet. I tillegg må vi anta at det finnes en del kryptiske arter, som ikke er beskrevet. Mange interessante aspekter knyttet til variasjon i livshistorie (f.eks. har hoppekrepsen *Cyclops scutifer* livssyklus fra 1-3 år), morfologisk plastisitet (f.eks. syklomorfose og pigmentering), reproduksjonsstrategi og variasjon i responser på predasjon og infokjemikalier (Larsson & Dodson 1993, DeMeester et al. 1995) kan trolig også knyttes til genetisk variasjon, men det gjenstår mye før dette er avklart.

Fleire aspekter er viktige for genetisk segregering mellom populasjoner av samme art. To av disse skal nevnes her. Det første er grad av isolasjon, eller omfanget av genstrøm mellom dem. Hvis spredningsfrekvensen er lav, vil man også ofte se store genetiske forskjeller mellom mer eller mindre isolerte populasjoner. Det er utviklet egne modeller for slike *metapopulasjoner* ("populasjoner av populasjoner"; Hanski & Gilpin 1991), og for spredningsrater mellom dem (Slatkin 1987). Stillestående vannforekomster er i utgangspunktet isolerte habitater, og spredning mellom dem er vanskelig for mange organismer. Spredning innen et vassdrag vil ofte være lettere enn mellom dem, siden gruppene vi diskuterer her lever hele sitt liv i vann.

Det andre aspektet er at genetisk variasjon ofte kan knyttes sammen med økologisk variasjon, både på geografisk skala (forekomst av ulike habitattypene) og innenfor en og samme lokalitet. F.eks. kan noen genotyper av vannlopper dominere i de dype oksygenfattige delene av en innsjø, mens andre genotyper dominerer nærmere overflaten (Weider 1984). Likedan er det funnet forskjeller mellom genotyper i atferd og strategi i forhold til predatorer (DeMeester et al. 1995).

Reproduksjonssystemet er også viktig for omfanget av genetisk variasjon. Både hjuldyr og vannlopper er kjent som periodevis eller permanent klonale (aseksuelle) organismer. Hos slike arter kan man finne et høyst variabelt antall kloner innen en lokalitet. I innsjøer er gjerne rekombinasjon en sjelden foreteelse, og genfrekvenser kan da avvike markert fra det «normale» (som følge av seleksjon eller tilfeldigheter). Likevel kan ofte mange kloner sameksistere i samme habitat. I små dammer finner vi gjerne hyppigere kjønnnet formering og rekombinasjon, og avvik fra normaltstanden er sjeldnere. Dette er også tilfelle hos hoppekrepsene, som bare benytter kjønnnet formering. Imidlertid kan mengden genetisk variasjon ofte være lav i hver enkelt populasjon. En sammenfatning av variasjonsmønstre finnes i DeMeester (1996).

Innen vannloppe-slekten *Daphnia* er det fastslått at mange populasjoner i Europa er dominert av hybrider mellom artene *D. galeata*, *D. hyalina* og *D. cucullata* (Wolf & Mort 1986, Flössner 1993, Schwenck & Spaak 1995). Slike hybrider har trolig oppstått mange ganger, og bidrar dermed til en høy genetisk diversitet i mange lokaliteter og over større geografiske områder. Vi vet lite eller intet om dette er et vanlig fenomen i norske innsjøer, men morfologiske karakterer kan tyde på at det også er vanlig i lavlandssjøer hos oss.

Forurensning kan påvirke genetisk diversitet innen en populasjon på ulike måter. Eutrofiering har som en vanlig effekt at dypvannet blir oksygenfritt gjennom store deler av året, og at fiskebestandene blir mye tettere. Begge deler vil virke til å innskrenke mulighetene for nisjesegregering mellom genetiske varianter. På den annen side kan næringsforholdene bli bedre, slik at konkurranse mellom genotyper blir mindre viktig. Det er ikke mulig å si om slik forurensning vil virke generelt reduserende på genetisk diversitet, bortsett fra i ekstreme tilfeller. Derimot vil effekten av giftige stoffer trolig nesten alltid føre til reduksjon av genetisk diversitet før populasjonen evt. dør ut. Dette omfatter også forsurening, for de artene som er ømfintlige for endret vannkjemi.

Et interessant aspekt kan være om forurensning av ulike typer medfører at habitater blir mer ensartet innbyrdes, og om genetisk mangfold derfor kan bli redusert innenfor en geografisk region (f.eks. en kommune eller et vassdrag) som følge av eutrofiering og annen forurensning.

Kunnskapsmangler:

- For nesten alle arter mangler vi helt kunnskap om lokal og regional genetisk diversitet. Det bør velges ut enkelte arter som kan gi innblikk i generelle mønstre for nærmere studier.
- Hybridisering kan være en viktig faktor innen enkelte artskompleks, men dette er ikke studert i Norge eller Skandinavia.
- Mulige sammenhenger mellom lokale tilpasninger og genetisk variasjon bør undersøkes for enkelte arter som utviser polymorfisme i livssyklus, morfologi, fysiologi eller atferd.

Hypoteser:

- Eutrofiering kan føre til at innsjøer innen lokale områder blir mer homogene mht. nisjesegregering mellom genotyper innen arter, og får derfor redusert genetisk diversitet.
- For mange arter representerer norske forekomster utkanten av et europeisk utbredelsesområde. Pga. relativ isolasjon inneholder slike populasjoner ofte mindre genetisk variasjon enn sentralområdene, og de kan være genetisk særpregete i forhold til sentrale populasjoner.

2.3 Funksjonelt mangfold

Dyreplanktonsamfunnet kan deles inn i funksjonelle grupper etter de ulike artenes fødevalg og plassering i det pelagiske næringsnett. Noen spiser bakterier og små alger (mikrofiltratorer), andre spiser større alger, detritus eller er rovformer. De aktuelle funksjonelle gruppene som kan ha relevans for biodiversitet er mikrofiltratorer, makrofiltratorer, gripere og rovformer (**tabell 2**).

Mange arter endrer fødevalg igjennom sin livssyklus, og vil derfor tilhøre flere funksjonelle grupper avhengig av stadium i livssyklus (f.eks. hoppekrepsene). Mange av de store *Daphnia*-artene er både mikro- og makrofiltratorer, og har evne til å beite på et bredt størrelses-spektrum av fødepartikler. I **vedlegg 1** er den eller de aktuelle funksjonelle grupper angitt for alle krepsdyrarter og tilsvarende er presentert for de vanligste pelagiske hjuldyrartene i **vedlegg 2**. Generelt kan man si at hoppekrepsene er makrofiltratorer på nauplius-stadiet, og på de mindre copepoditt-stadiene, mens store copepoditter og voksne individer er enten makrofiltratorer (calanoide hoppekreps), omnivore gripere (cal-

anoide og cyclopoide hoppekreps) eller carnivore gripere (cyclopoide hoppekreps). Vannloppene er mikro- og/eller makrofiltratorer, med unntak av noen få carnivore arter (*Polyphemus*, *Bythotrephes* og *Leptodora*), mens hjuldyrene for det meste er mikrofiltratorer (her inkludert sedimentatorene), med unntak av noen slekter som tilhører griperne.

De litorale artene av krepsdyr er lite kjent mht. fødevalg men det er antatt at de fleste artene lever av påvekstalger som de enten beiter direkte av underlaget (beitere) eller skraper av underlaget og deretter filtrerer (såkalte grafsere). Noen arter er filtratorer tilsvarende mange arter innen dyreplanktonet.

Endringer i den funksjonelle diversiteten i dyreplanktonsamfunnet ved ulik påvirkning kan gi viktig tilleggsm informasjon om endringer i dyreplanktonsamfunnets økologiske funksjon (f.eks. beitetrykk, regenerering av næringsalter, energistrøm, produksjon, stoffomsetning), og kan derfor være et nyttig verktøy ved undersøkelser av økologiske effekter av forurensning på dyreplanktonsamfunnet.

Data fra 21 innsjøer i Oslo og Akershus (Lyche 1984) indikerte at i et naturlig og upåvirket dyreplanktonsamfunn vil alle de funksjonelle gruppene være til stede med en relativt større andel makrofiltratorer og gripere enn mikrofiltratorer og rovformer. Ved eutrofiering og økende fiskepredasjon øker andelen av mikrofiltratorer og små makrofiltratorer i dyreplanktonet, mens andelen store makrofiltratorer, gripere og rovformer avtar.

Ved sammenligning av dyreplanktonet fra 25 ionefattige innsjøer i USA (pH 4,7-7,2) ble det funnet en negativ korrelasjon mellom pH og graden av omnivori og kannibalisme (Havens 1991). Effekter av forsuring på den funksjonelle biodiversiteten er imidlertid lite kjent. Forsuringsfølsomme arter finnes innen alle de funksjonelle gruppene, men nærmere undersøkelser, evt. systematisering av eksisterende data, er nødvendig for å vurdere om forsuring endrer balansen mellom de funksjonelle gruppene.

Et annet kunnskapshull er effekter av miljøgifter. Dersom enkelte funksjonelle grupper rammes hardere enn andre, kan miljøgifter endre dyreplanktonets økologiske funksjon i betydelig grad. Når det gjelder partikkelforurensning vil alle filtratorene bli hardest rammet (se kap. 6.2), mens griperne og rovformene blir mindre direkte påvirket av partiklene. Indirekte effekter (som f.eks. næringsbegrensning) kan likevel bli betydelig for de sistnevnte gruppene.

Tabell 2. Oversikt over funksjonelle grupper av dyreplankton og deres ernæring.

Funksjonell gruppe	Partikkelstørrelse (µm)	Fødepartikler, byttedyr
Mikrofiltratorer	0,5-20	Bakterier, alger, detritus
Makrofiltratorer	5-50	Alger, detritus
Omnivore gripere	20-200	Alger, detritus, ciliater, små hjuldyr, nauplius-larver
Carnivore gripere (Rovformer)	200-1000	Hjuldyr, nauplius-larver, små copepoditter, vannlopper

Kunnskapsmangler:

- Det finnes svært få eller ingen data på effekter av forsurening og miljøgifter på den funksjonelle diversiteten.
- Det er nødvendig med flere data for å teste effekter av eutrofiering på den funksjonelle diversiteten.

Hypoteser:

- Ved eutrofiering og økende fiskepredasjon øker andelen av mikrofiltratorer og små makrofiltratorer, mens andelen store makrofiltratorer, gripere og rovformer avtar.

2.4 Sjeldne arter, nøkkelarter og indikatorarter

Sjeldne/truede arter: Fire arter blant vannloppene (*Daphnia obtusa*, *Moina brachiata*, *M. macrocopa* og *Leydigia quadrangula*) er ikke registrert siden G.O. Sars sine undersøkelser før 1900, mens det for en rekke andre arter av vannlopper og hoppekreps forekommer kun få funn fra den senere tid. Mange arter er sjeldne, men det er foreløpig ikke grunnlag for å angi vernestatus for disse. Arter som er knyttet til sårbare, eller sjeldne biotoper (eks. dammer i kulturlandskap) er spesielt utsatt. Flere av artene tilhørende tusenbeinkreps, skjoldkreps og muslingbladfotkreps kan være truet bl.a. av fiskeutsettinger i tidligere fisketomme vann.

Nøkkelarter: Dette er arter som er spesielt viktige i næringskjedene fordi mange andre arter står i et forhold til disse. En nøkkelart har en strukturerende effekt på samfunnet og forsvinner denne får det store konsekvenser for andre organismer i økosystemet. I fisketomme vann kan invertebrate predatorer som *Chaoborus* (svevemygglarver) være en nøkkelart. De store filtratorene, spesielt av slekten *Daphnia*, er viktige mht. strukturering av algesamfunnet og utgjør samtidig viktig næring for fisk og større invertebrate predatorer. Store *Daphnia*-arter er derfor nøkkelarter i stoff og energiomsetningen i planktonsamfunnet.

Indikatorarter: Arter som påviser bestemte forhold ved økosystemet. Ved å velge arter med stor følsomhet for vannkjemiske endringer, og med stor rekoloniseringsevne, kan en fastsette nåværende vannkvalitetstilstand i vassdraget. Ved studier av forsureningssituasjonen er tilstedeværelse av daphnier generelt en indikasjon på god vannkvalitet (mht. pH), og *Daphnia* sp. er inkludert i forsureningsindeksen utarbeidet for akvatiske invertebrater (Raddum & Fjellheim 1984, 1994). Hjuldyret *Keratella serrulata* regnes som en indikator på forsurening. Av de litorale artene vurderes *Acantholeberis curvirostris* som en forsureningsindikator. *Daphnia cucullata* og *Bosmina coregoni* betraktes som indikatorer på næringsrike forhold, mens vannloppen *Holopedium gibberum* og den litorale hoppekrepsen *Acanthocyclops capillatus* vanligvis forbindes med næringsfattige og ionefattige lokaliteter. *B. longirostris* samt *D. cristata* finnes både i næringsrike og i næringsfattige lokaliteter, men regnes som indikatorer på høy fiskepredasjon sammen med de tidligere nevnte *D. cucullata* og *B. coregoni*. Dominans av store *Daphnia*-arter er tilsvarende indikator på lav fiskepredasjon.

3 Spredningsveier og spredningsmekanismer

En arts geografiske utbredelse er bestemt av spredningsveier og geografiske spredningshindre samt artens spredningsmekanismer. I tillegg kommer artens miljøkrav (temperatur, substrat, næringsorganismer) og andre økologiske forhold (konkurrans, predasjon) som kan hindre at en art etablerer seg i en lokalitet.

Antropogen forsurening kan ha ført til tap av mangfold på regionalt nivå, med tilhørende endringer i geografisk utbredelse. En slik påvirkning er vanskelig å skille fra naturlig utbredelse da de fleste utbredelsesdata er fra perioden etter at forsureningen startet.

De fleste arter av ferskvannsinvertebrater har innvandret til vår fauna etter siste istid med innvandring fra øst. De såkalte istidsimmigrantene (bl.a. *Limnocalanus macrurus* og *Mysis relicta*) kom til Norge under isavsmeltingen og spredde seg via israndsjøene. Utbredelsen til *Cyclops lacustris* (i Norge kun registrert i Mjøsa og Tyrifjorden) kan tyde på at også denne arten har sin opprinnelse i den Baltiske issjø eller Ancylussjøen, og at arten ikke har klart å spre seg i særlig grad etter isavsmeltingen. Slike eksempler indikerer at dagens utbredelse for flere arter av krepsdyr er bestemt av innvandringsveier og spredningshindre, og at regionale diversitetsforskjeller delvis er styrt av dette. Den viktigste innvandringsveien er fra sørøst og mange av våre krepsdyrarter har sitt hovedutbredelsesområde i Øst- og Sentral-Europa med nordlig grense for utbredelse i Norge. Innvandring fra sørvest via Nordsjøplatået må også betraktes som en mulig innvandringsvei med referanse til innvandring av en del andre organismer.

Hvordan krepsdyrene spres til nye habitater er lite kjent. Selv om mange arter er gode svømmere, har aktiv migrasjon neppe noen betydning. Det viktige spredningsstadiet er hvileegg, som kan tåle påkjenningen med passiv transport (tørke, frost, fordøyelsiskanaler). Generelt er vannfugl, som ender, vadere og gjess, antatt å være viktige spredningsvektorer (Proctor 1964, Proctor & Malone 1965). Dette betyr at de kan spres av fugl og fisk, blåse med vinden, eller drive med vannet (Hobæk 1995). Menneskelige aktiviteter (vassdragsreguleringer, utsetting av fisk, spredning med båter, fiskeredskaper o.l.) bidrar sannsynligvis også til spredning av dyreplankton og andre ferskvannsinvertebrater. Noen grupper (som hjuldyr) antas å ha svært effektiv spredning, og det er få geografiske begrensninger i deres utbredelse. Også mange vannlopper har stor utbredelse og antatt effektiv spredning, men både genetiske og grundige morfologiske studier har påvist geografisk strukturering av variasjon innen artene, og ofte avslørt søsterarter.

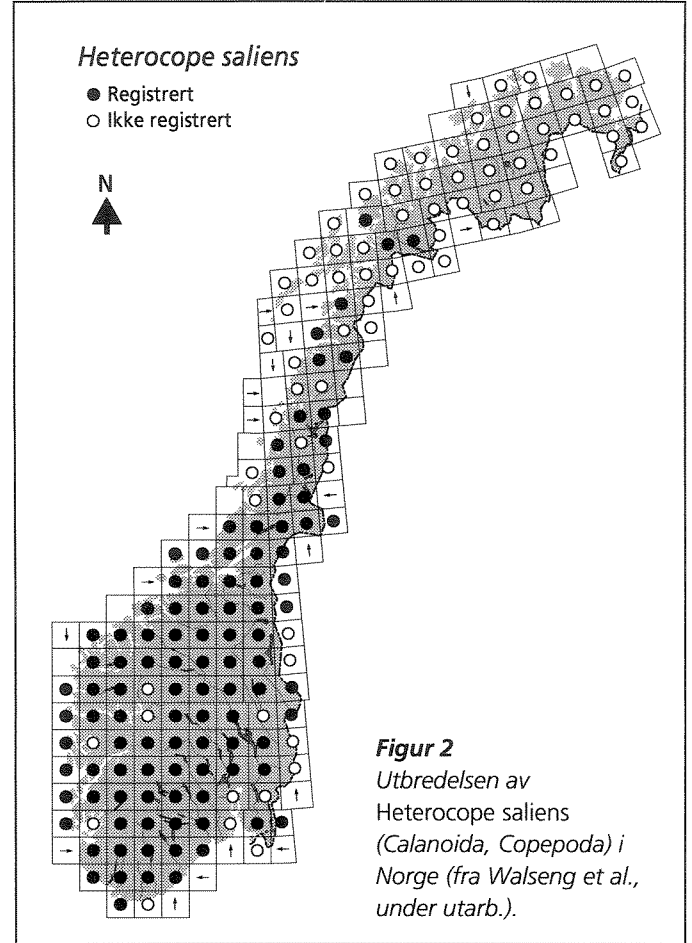
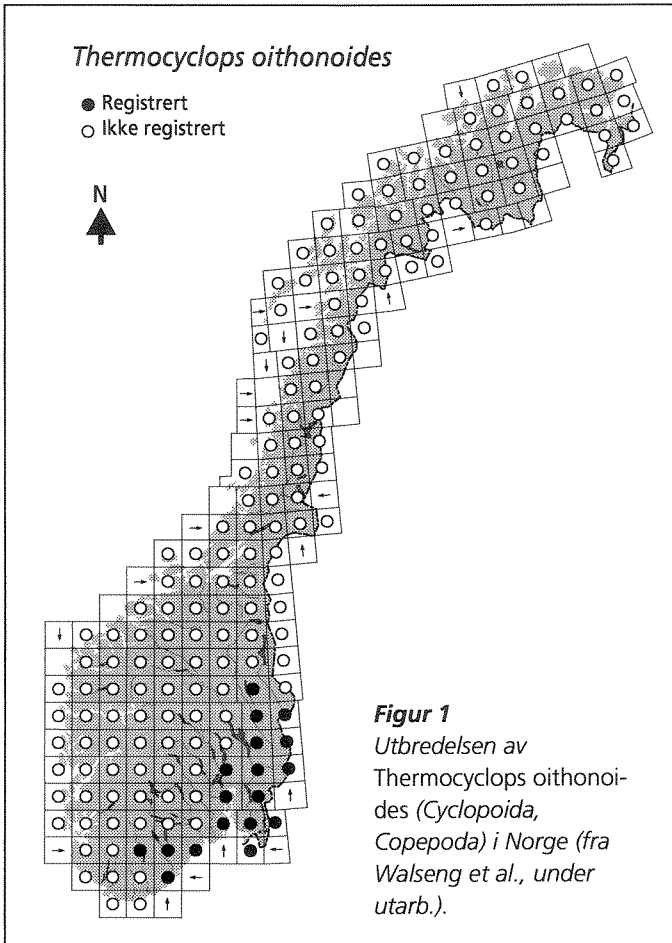
Innenfor begrensede områder er sannsynligvis utbredelsen av en bestemt art regulert av artens økologiske krav, herunder klimakrav. I likhet med andre ferskvannsorganismer er størst artsantall funnet i sørøstre deler av Norge og det er flere eksempler på arter som kun er funnet i de sørlige deler av Østlandet, f.eks. *Thermocyclops oithonoides* (figur 1). Arter med en sørlig utbredelse (eks. *Heterocope saliens*, figur 2) er arter som har vandret inn fra sørøst og som pga. klimatiske forhold har en begrenset

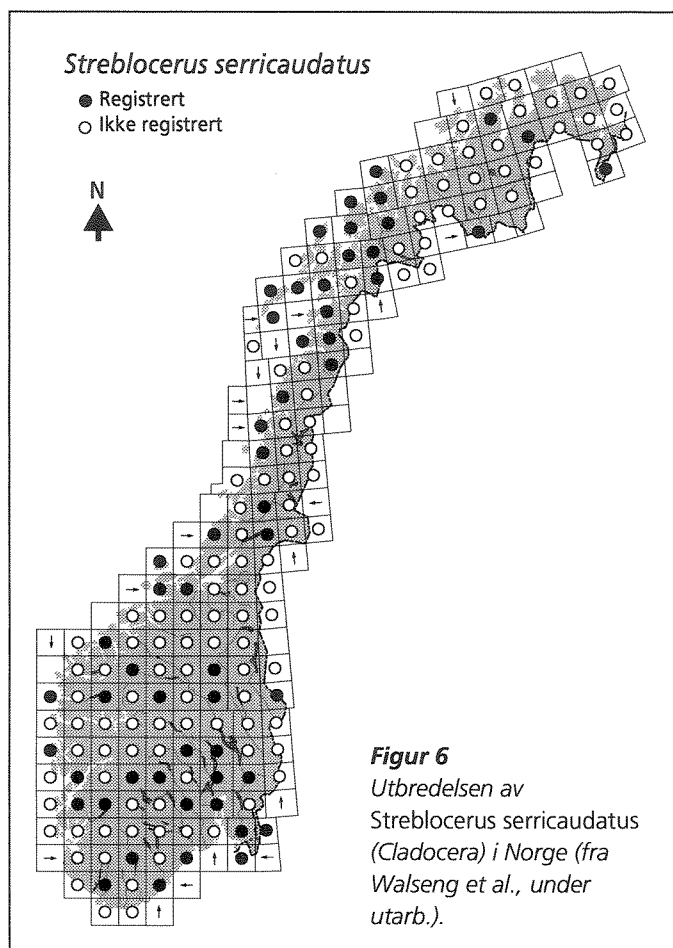
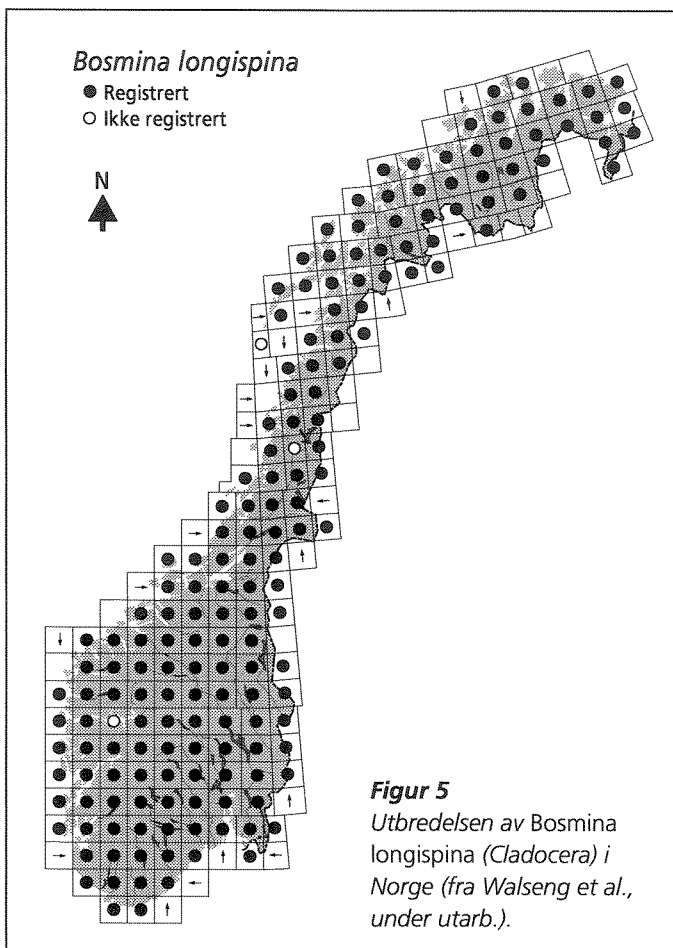
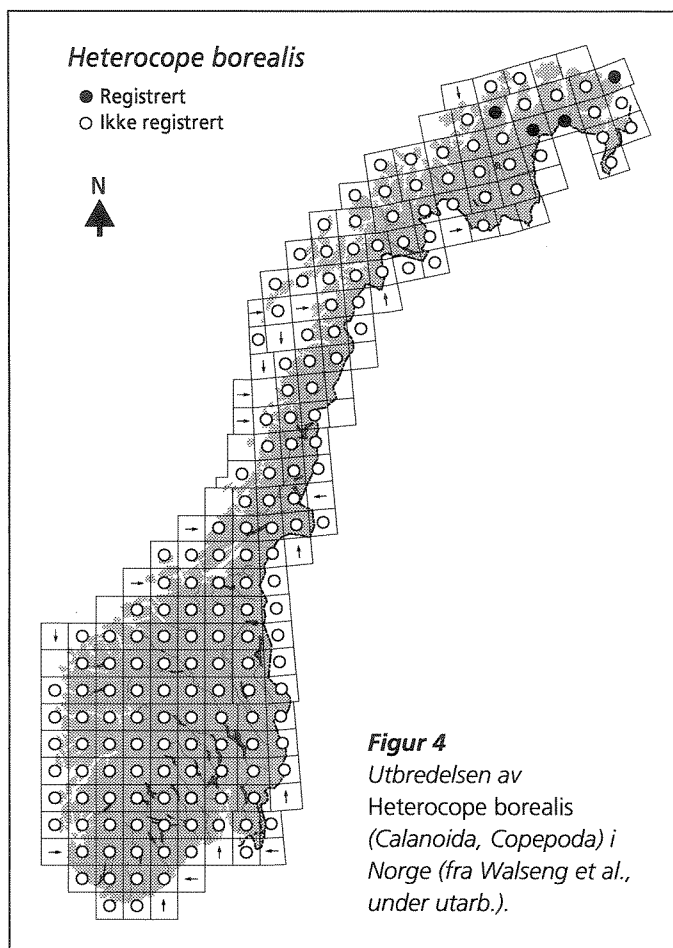
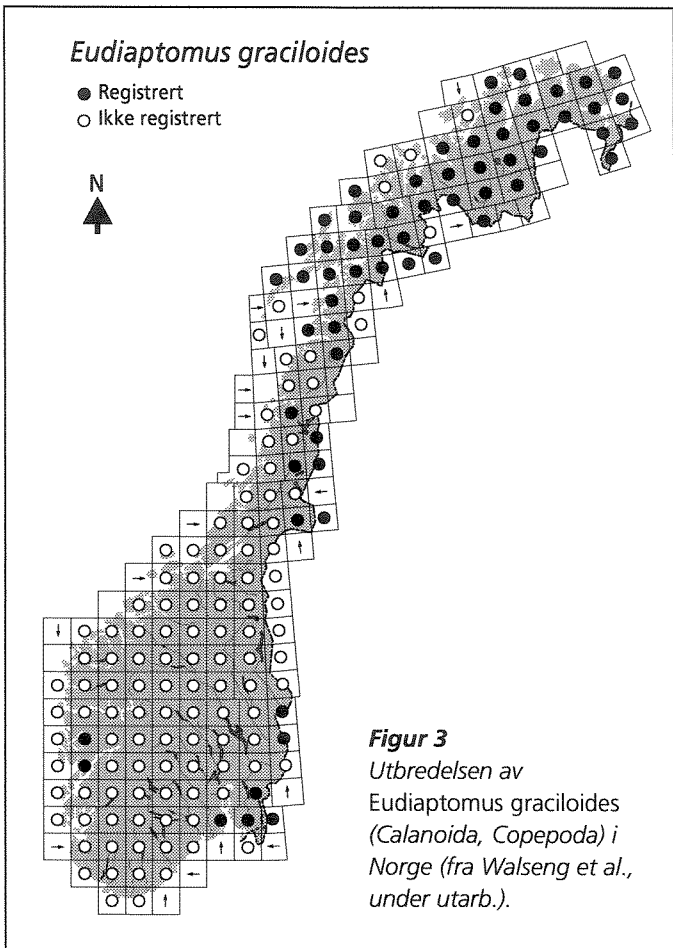
utbredelse nordover. En østlig utbredelse med registreringer på Østlandet samt i Øst-Finnmark og manglende eller kun fåtallige registreringer i midtnorske områder er funnet bl.a. for *Eudiaptomus graciloides* (figur 3) og *Heterocope appendiculata*. En slik utbredelse kan tyde på at arten har vært avhengig av langsomtflytende vannforbindelser mellom det baltiske området og Norge, og at de relativt store høydeforskjellene i midtnorske områder har fungert som en spredningsbarriere for innvandring fra øst. Arktiske arter har en utbredelse som er begrenset til nordlige områder og calanoiden *Heterocope borealis* er et eksempel på en slik nordlig art (figur 4). Slike kaldtvannsarter vil i tillegg kunne finnes i fjellområdene i Sør-Norge (eks. *Acanthodiptomus tibetanus*). Mange arter av litorale (eks. *Chydorus sphaericus*, *Eucyclops serrulatus*) og planktoniske (eks. *Bosmina longispina*, *Cyclops scutifer*) krepsdyr har imidlertid en utbredelse som dekker hele Norge. *B. longispina* er funnet i ca. 90% av de 2500 undersøkte lokalitetene i Norge og er registrert i nær alle 50x50 km rutene (figur 5). Det finnes også arter som har en landsdekkende, men spredt utbredelse (eks. *Streblocerus serricaudatus*, figur 6). Dette gjelder arter som kun har klart å etablere seg i et begrenset antall lokaliteter, pga. spesielle forhold knyttet til artens biologi eller miljøkrav, og det gjelder kryptiske arter som underestimeres pga. manglende registreringer/funn ved standard prøvetaking eller pga. feilbestemmelser.

Vannloppen *Limnoscida frontosa* er vurdert som en art som kan være under ekspansjon i Norge. Arten ble registrert i en innsjø mot grensen til Sverige ved århundreskiftet og er nå funnet i et større antall sjøer på Østlandet. En mulig faktor kan også være at lokalitetene er mangelfullt undersøkt tidligere.

Kunnskapsmangler:

- Svevemygg, pungreker og hjuldyr er dårlig kjent mht. geografisk utbredelse i Norge.
- Innvandring fra sørvest er en mulig, men ikke vurdert innvandringsvei mht. ferskvannsinvertebrater i Norge.
- Stabilitet mht. utbredelse. Finnes det arter som er under ekspansjon, arter som er i tilbakegang eller arter som flytter tyngdepunktet i sin utbredelse?
- Hvilken betydning har menneskelige aktiviteter mht. spredning av ferskvannsorganismer generelt og dyreplanktonet spesielt?

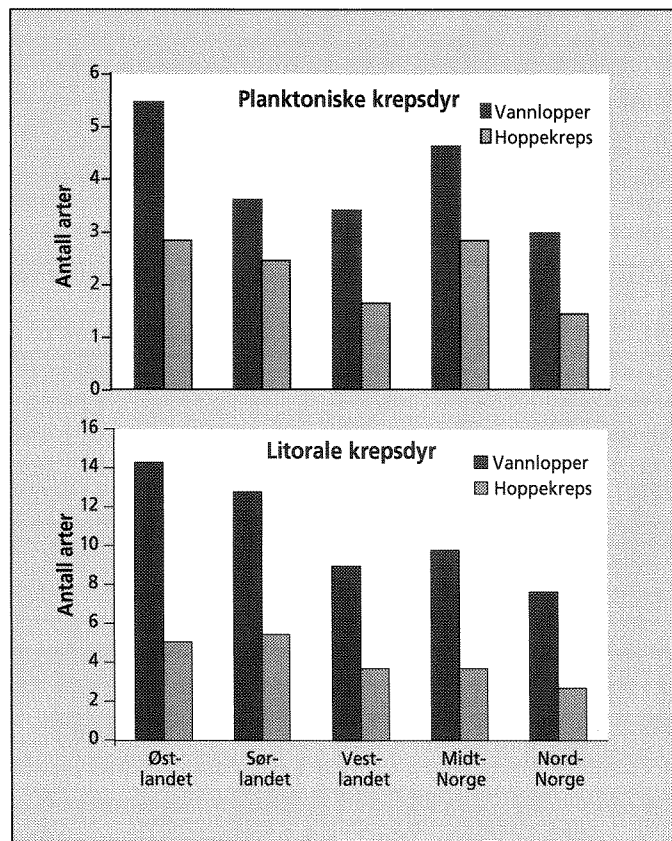




4 Geografiske regioner, miljøforhold og arts mangfold

Beskrivelsen av arts mangfoldet i forskjellige deler av landet er basert på informasjon om vannlopper og calanoide/cyclopoide hoppekreps fra ca. 2500 ferskvannlokaliteter i Norge der planktoniske og/eller litorale former er registrert (Walseng upubl.). Av disse er mer enn 1000 lokaliteter kartlagt med hensyn til både planktoniske og litorale krepsdyr. Variasjonen i artsrikdom hos krepsdyr mellom forskjellige landsdeler viser samme trend som dokumentert for f.eks. steinfluer (Lillehammer 1988) og snegl (Økland 1990). Krepsdyrmaterialet, som omfatter mer enn 130 arter av vannlopper og hoppekreps, er registrert i et variert utvalg av lokalitetstyper fra hele landet.

Figur 7 gir en oversikt over gjennomsnittlig antall arter av krepsdyr (litorale og planktoniske) som er registrert i lokaliteter <700 m o.h. innen de ulike geografiske områdene. Da det ikke er tatt hensyn til at klimaet varierer mellom ulike deler av landet vil de ulike regionene ikke fullt ut kunne sammenlignes. Dette slår spesielt negativt ut for Nord-Norge hvor artsantallet kan være betrak-

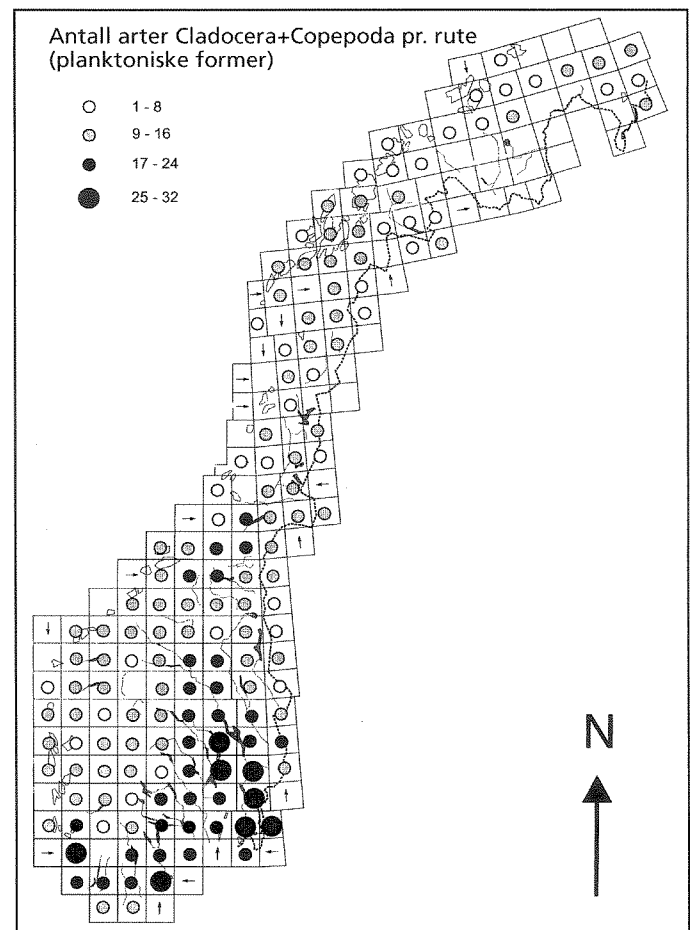


Figur 7

Gjennomsnittlig artsantall (lokaliteter <700 m o.h.) av vannlopper (Cladocera) og hoppekreps (Copepoda) på Østlandet (Østfold, Akershus, Oslo, Oppland, Hedmark, Buskerud, Vestfold), Sørlandet (Telemark, Aust-Agder, Vest-Agder), Vestlandet (Rogaland, Hordaland, Sogn og Fjordane, Møre og Romsdal), Midt-Norge (Sør-Trøndelag, Nord-Trøndelag) og Nord-Norge (Nordland, Troms, Finnmark). A: planktoniske arter, B: litorale arter (Walseng, upubl.).

telig høyere i lavereliggende, mer produktive områder. I **figur 8** er totalt antall planktoniske arter som er registrert innenfor hver 50x50 km kartrute i Norge presentert. Det registrerte arts mangfoldet innenfor en rute vil være bestemt av det reelle arts mangfoldet samt innsamlingsinnsatsen der både antall undersøkte innsjøer og antall prøver i hver innsjø er av betydning. Innenfor enkelte områder (sentrale Østlandet, lavereliggende deler av Sørlandet og området rundt Trondheimsfjorden) er et stort antall innsjøer undersøkt mht. planktoniske krepsdyr mens f.eks. store deler av Finnmarksvidda mangler observasjoner. Hvor stor andel av variasjonen i registrert artsantall som kan tilskrives variasjon i innsamlingsinnsats er imidlertid ikke kjent. En nærmere beskrivelse av arts mangfoldet i de ulike geografiske områdene er gitt senere i dette kapittelet.

En fullstendig artsliste med angivelse av leveområde og funksjon er gitt i **vedlegg 1**. I tillegg til at inndelingen er meget grov, vil fylkesgrensene ikke følge de naturgeografiske regioner. Vi er kjent med at "Naturgeografisk inndeling av Norden" (Nordiska ministerrådet 1977) og Eie et al. (1992), som vurderer type- og referanseavdrag, opererer med finere inndelinger. I fortsettelsen blir arts mangfoldet innen de fem landsdelene belyst.



Figur 8

Antall registrerte arter av planktoniske krepsdyr (Cladocera+Copepoda) pr. 50x50 km rute. Merk: alle arter innen slektene Megacyclops, Acanthocyclops og Diacyclops er inkludert selv om enkelte av disse vanligvis kun finnes litoralt (Walseng & Faafeng, upubl.).

Østlandet

Den største artsrikdommen av ferskvannskrepsdyr i Norge finnes under marin grense i områdene rundt og særlig på østsiden av Oslofjorden. I tillegg til at de vannkjemiske forholdene er gunstige her, med pH fra 6-8 i mange lokaliteter, er også innslaget av østlige arter størst i dette området.

I tillegg til næringsrike lokaliteter finnes det også sure humøse vann med arter som er karakteristiske for disse. I Østfold og Akershus er det i 120 innsjøer (hvorav mange også er næringsfattige) registrert gjennomsnittlig 15 vannlopper og 5,4 hoppekrepser (Walseng et al. 1995b). I de større vannene i Østfold er det funnet 40-50 arter (Walseng 1994). I Gardermo-området er 30-40 arter ikke uvanlig (Halvorsen et al. 1994), mens det over en fireårsperiode med hyppige prøvetaking ble funnet mer enn 70 arter i Dokkadeltaet (Halvorsen et al. 1996).

Over marin grense på Østlandet er ferskvannslokalitetene fattigere på oppløste ioner og ledningsevnen avtar. Artsmangfoldet avtar ved lavt ioneinnhold (se kap. 5.3).

Store variasjoner i naturforholdene resulterer derfor i variasjoner i artsmangfoldet til både flora og fauna avhengig av hvor på Østlandet en befinner seg. I dag er imidlertid mange av lokalitetene i grunnfjellsområdene over marin grense preget av forsurening. Disse har en fauna som har mange fellestrekk med faunaen på Sørlandet (Walseng & Hansen 1995).

Sørlandet

Naturtilstanden må antas å ha variert lite i områdene over marin grense, men en svak nedgang i det gjennomsnittlige artsantall med økende høyde over havet kan forventes (Halvorsen 1981, 1983, 1984, 1985). Unntak er områder i øvre deler av Telemark, f.eks. Kjelavassdraget (Brittain & Nielsen 1987) og øvre deler av Otra (Brittain & Halvorsen 1986) som har innslag av rikere berggrunn, og der artsrikdommen også før forsuringen har vært høyere enn i de skinnere områdene lenger sør.

Det mest markerte skillet mht forskjeller i artsmangfold på Sørlandet har alltid gått mellom områdene over og under marin grense. Det finnes flere eksempler på høy artsrikdom under marin grense (Halvorsen et al. 1993, Walseng 1990, Walseng & Halvorsen 1995).

Vestlandet

Vestlandet har i gjennomsnitt det laveste artsantallet av krepsdyr (figur 7). En grunn til lavt artsmangfold er at denne landsdelen er isolert med høye fjell fra de viktigste innvadringsveiene i øst. En rik berggrunn i midtre deler av Vestlandet resulterer i en høyere artsrikdom her enn hva som er tilfelle innen grunnfjellsområdene i sør og i nord. Større artsrikdom innen områder med f.eks. innslag av kalkholdige fylitter i berggrunnen er bl.a. dokumentert i Saudaområdet (Walseng et al. 1993).

Jærområdet, som er rikt på marine avsetninger, har sannsynligvis alltid hatt det største artsmangfoldet på Vestlandet. Det er felles trekk i arts sammensetningen av krepsdyr mellom Jæren og Østlandsområdet (Walseng 1993). Dagens situasjon med forsurening i deler av området samt med eutrofiering på grunn av landbruksvirksomheten, er imidlertid forskjellig fra naturtilstanden.

Midt-Norge

Her er artsmangfoldet større enn både på Vestlandet og i de nordlige deler av Østlandet. En viktig årsak er at store deler av landsdelen ligger innenfor Trøndelagsfeltet der berggrunnen består av mer eller mindre omdannede kamro-siluriske bergarter. Dessuten ligger det vesentligste av arealet under tregrensen og betydelige områder, særlig rundt Trondheimsfjorden, også under marin grense. Fra vannene i sistnevnte område er det registrert stort artsmangfold i enkeltlokaliteter (Koksvik 1975, Nøst & Koksvik 1981). Langs kysten er mangfoldet lavere enn i indre strøk. Dette er f.eks. illustrert ved at det er registrert færre arter vannlopper i 47 lokaliteter på Hitra (Jensen 1968) enn det er i enkeltlokaliteter i sentrale deler av fylket.

Nord-Norge

Nord-Norge kan sammenlignes med Østlandet mht heterogenitet. Kalkrike områder i Nordland blir avløst av områder med tungt forvitrelig granitt. Mange lange dalfører (Vefsna, Saltdalen) er rike på løsmasser og har et innlandsklima der vekstsesongen har høye temperaturer. Lokaliteter her står i kontrast til lokaliteter i ytre kyststrøk der vekstsesongen er lengre, men med betydelig lavere temperaturer. Størst artsmangfold er registrert i de østligste deler av Finnmark (Walseng & Halvorsen 1993) noe som skyldes innslaget av østlige arter her. Kontrastene er imidlertid store som f.eks. lengst øst i Finnmark med de fattige Jarfjordfjella og det rike Pasvikområdet (Langeland 1993, Walseng & Halvorsen 1993). Store deler av Finnmarksvidda er imidlertid mangelfullt undersøkt mht. krepsdyr. Lenger sør er Faulevatnområdet (Nordland) også et eksempel på et område med en fattig fauna (Erikstad et al. 1990, Koksvik & Arnekleiv 1992).

Artsmangfoldet i kystområdene varierer med berggrunnsgeologi og løsmasser og kan enkelte steder være høy (Walseng 1991, Walseng et al. 1991, Walseng & Halvorsen 1993). Det er også arter som kun er funnet her og som mangler i indre strøk.

Kunnskapsmangler:

- Det registrerte artsmangfoldet innenfor et område vil være bestemt av det reelle artsmangfoldet samt innsamlingsinnsatsen. Hvor stor andel av variasjonen i registrert artsantall som kan tilskrives variasjon i innsamlingsinnsats er ikke kjent men dette kan undersøkes nærmere ved å benytte data fra Krepsdyrdatabasen. Innenfor en geografisk region kan antall arter som er registrert i en 50x50 km rute plottes mot antall innsjøer som er undersøkt i den samme ruten (kumulativt artsantall). Det forventes at antall arter vil øke med økende antall lokaliteter, inntil et visst punkt hvor kurven flater ut. Kurvens form og asymptote vil kunne si noe om forholdet mellom artsantall og innsamlingsinnsats.

5 Variasjon i biodiversitet langs økologiske hovedgradienter

5.1 Klimagradiënten

Generelle trekk ved krepsdyrsamfunnene relatert til klimagradiënten er:

- Avtagende artsantall med avtagende sommertemperatur og lengde på vekstperioden (h.o.h. og breddegrad).
- Avtagende forhold mellom antall arter av vannlopper og antall arter av hoppekreps med økende h.o.h. og breddegrad da en større andel av vannloppene forsvinner når sommertemperaturen blir lavere og vekstperioden kortere.
- Mindre jevnhet i dyreplanktonsamfunnet (total dominans av en eller noen få arter) er mer vanlig under ekstreme klimaforhold.

Artsmangfoldet er relativt konstant opp til 700 m o.h. for deretter å avta med høyden over havet (figur 9). Figuren er imidlertid ikke korrigeret for endringer i klimagradiënten med økende breddegrad. Dette betyr at 700 m o.h. tilsvarer fjellskogen på Østlandet, tregrensa på Vestlandet og fjellet i Nord-Norge. Lokalitetens beliggenhet i forhold til høyden over havet og breddegrad er viktig da mange arter, og spesielt hoppekrepsene, er avhengig av et visst antall døgngreder for at livssyklus skal kunne gjennomføres. Et unntak er imidlertid hoppekrepsen *Cyclops scutifer* som finnes over hele landet og langs hele klimagradiënten. Denne er et eksempel på en svært plastisk art med en livssyklus på 1-3 år og ulike kombinasjoner av dette.

Vannloppene har kort livssyklus og kan under gode forhold gjennomføre en rekke generasjoner i løpet av en sesong. Selv under ganske ekstreme klimaforhold i Norge (kort isfri periode, lav

sommertemperatur) kan mange vannlopper gjennomføre en eller flere generasjoner. Avtagende artsantall blant vannloppene må antas å være bestemt av både næringsmangel, temperatur og lavt ioneinnhold. I tillegg til kort vekstsesong i de høyestliggende lokalitetene er disse ofte næringsfattige med lavt ioneinnhold. De fleste litorale arter er dessuten avhengig av at det substrat og den vegetasjon som arten trenger er til stede.

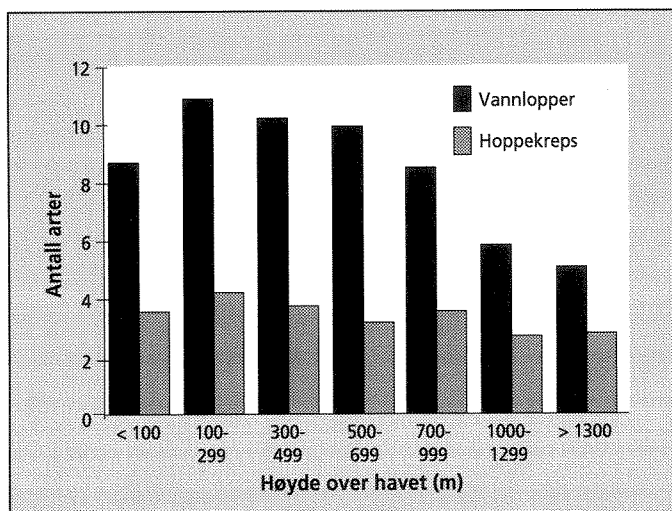
Vannloppen *Diaphanosoma brachyurum* er et eksempel på en vanlig dyreplanktonart som viser avtagende utbredelse med økende høyde over havet (figur 10). Arten finnes i 10% av lokalitetene med beliggenhet 700-1000 m o.h. mens den ikke er registrert i noen av lokalitetene >1000 m o.h. Det er her ikke korrigeret for endringer i klimagradiënten med økende breddegrad.

Kunnskapsmangler:

- Forholdet mellom artsantallet og ulike faktorer som viser negativ korrelasjon med lokalitetens høyde over havet (temperatur, næringstilgang og kalsiumkonsentrasjon) er i liten grad kjent, men kan belyses ved testing mot eksisterende data på planktoniske og litorale krepsdyr.
- Mulige effekter av klimaendringer (økt temperatur og økt UV-stråling, endret nedbørmønster) på artsantall, jevnhet og artsinventar i dyreplanktonet.

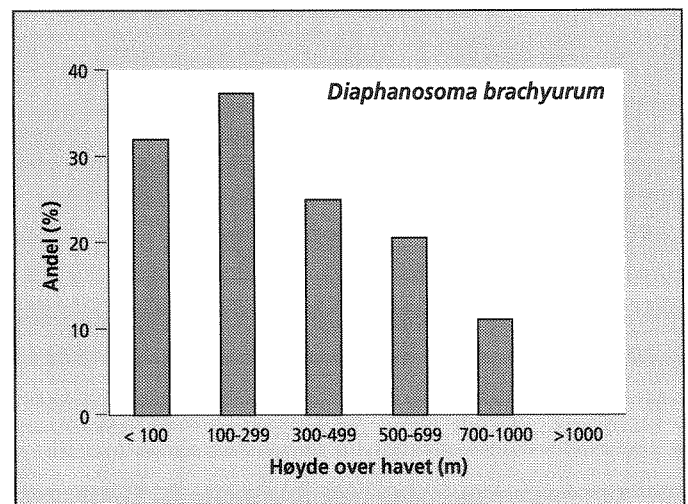
Hypoteser:

- Artsantallet av vannlopper avtar med økende høyde over havet som en effekt av redusert tilgang på egnete næringspartikler.
- Artsantallet av vannlopper avtar med økende høyde over havet på grunn av Ca-begrensning.



Figur 9

Gjennomsnittlig artsantall av vannlopper (*Cladocera*) og hoppekreps (*Copepoda*) (planktoniske + litorale) i forhold til høyden over havet (fra Walseng et al. 1995).



Figur 10

Forekomst av *Diaphanosoma brachyurum* (*Cladocera*) i forhold til høyde over havet. Andel som prosent av totalt antall undersøkte lokaliteter innenfor hver klasse (Walseng, upubl.).

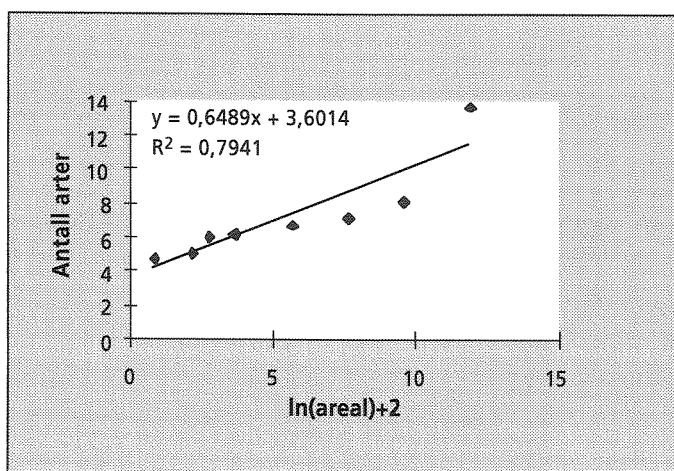
5.2 Innsjøens areal, dyp og gjennomstrømningshastighet

Generelt vil diversiteten være korrelert med innsjøens areal, dyp og oppholdstid ved at:

- Artsmangfoldet av planktoniske arter er større i dype innsjøer med velutviklet hypolimnion enn i grunne innsjøer.
- Artsmangfoldet av planktoniske og litorale arter øker med økende innsjøareal da dette har betydning for antall habitater.
- For de litorale artene vil i tillegg litoralsoneens utbredelse og vegetasjonsutforming være avgjørende mht. arts mangfoldet.
- Lokalteter med stor gjennomstrømningshastighet har dårlig utviklet planktonsamfunn.

En sammenstilling av planktonsamfunnet (krepssdyr) fra 1100 innsjøer i Norge viser at det er en positiv og lineær sammenheng mellom antall arter og logaritmen til innsjøarealet (**figur 11**). Det er vanligvis en positiv samvariasjon mellom innsjøens areal og dyp og begge forhold kan ha betydning for arts mangfoldet. I dype sjøer med en velutviklet hypolimnion vil refugier og nisjesegregering gi grunnlag for sameksistens av arter som ellers kun unntaksvis finnes i samme lokalitet. Slike innsjøer har derfor vanligvis et høyere arts mangfold av planktoniske arter enn grunne innsjøer. Imidlertid kan arts mangfoldet i de minste innsjøene være underestimert sammenlignet med de aller største innsjøene (>10 000 ha) pga. forskjeller i innsamlingsinnsats. Til den sistnevnte gruppen hører svært få innsjøer, men de har til gjengjeld vært gjenstand for grundige undersøkelser.

Lokaliteter med velutviklet litoralsone og stor plantediversitet (mange nisjer) vil vanligvis ha en stor diversitet av litorale former sammenlignet med innsjøer med liten og eksponert litoralsone (Halvorsen et al. 1996). Mindre, grunne innsjøer kan derfor ha et høyt arts mangfold sammenlignet med større, dype innsjøer. Imidlertid er det også for de litorale artene en positiv sammenheng mellom antall arter og innsjøens areal (**figur 12**). Hvor god denne korrelasjonen er gjenstår å teste.

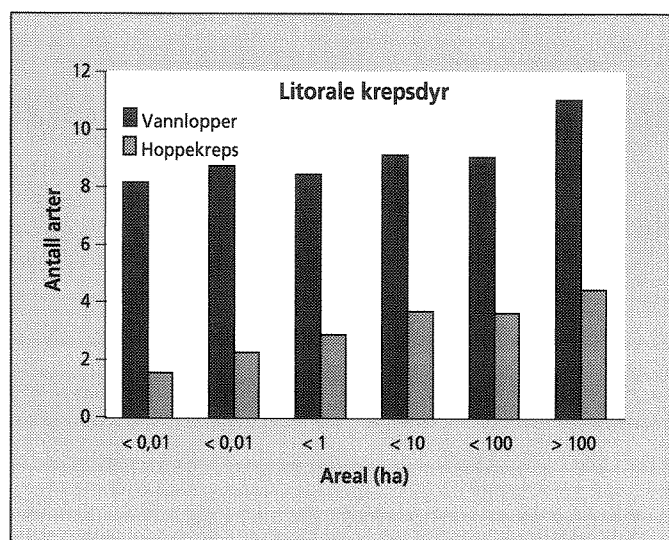


Figur 11

Gjennomsnittlig artsantall av planktoniske krepssdyr (*Cladocera*+*Copepoda*) i forhold til innsjøens areal. For hvert intervall (ha: <1, <10, <100, <1 000, <10 000, >10 000) er gjennomsnittlig størrelse (logaritmen av arealet+2) av innsjøene plottet inn. Antall innsjøer i hvert intervall er hhv. 122, 280, 363, 291, 37 og 6 (Walseng & Sandlund, upubl.).

Enkelte arter er begrenset til de største innsjøene i Norge. Da det ofte er en positiv korrelasjon mellom innsjøens areal og innsjøens dyp kan dypet være den begrensende faktor, dette vil f.eks. gjelde enkelte kaldtvannsformer (eks. *Daphnia longiremis*, *Limnocalanus macrurus*).

Undersøkelser fra fangdammer (tilbakeholdelse av næringsalter) i tilknytning til jordbruksvirksomhet i Rogaland (Walseng et al. 1995a) og på Østlandet (Walseng upubl.) har vist at slike grunne lokaliteter har en fauna som kan være svært forskjellig fra faunen i større og dypere lokaliteter, både mht. til artsinventar og dominansforhold. Allerede fra 1860 foretok zoologen G.O. Sars omfattende undersøkelser i ferskvannsförekomster i Oslos omegn der han fant de fleste norske krepssdyrartene, tilsammen 116 arter (Sars 1993). Mange av artene ble beskrevet for vitenskapen for første gang, og flere av disse er siden ikke registrert eller kun funnet i noen få tilsvarende lokaliteter (jf. Walseng et al. 1995a, Walseng upubl.). De fleste funnlokalitetene var små dammer i tilknytning til kulturlandskapet og mange av lokalitetene eksisterer ikke i dag. Også skogstjern og høyereliggende dammer har en krepssdyrfauna som skiller seg fra større innsjøer (Koksvik & Dalen 1980, Arnekleiv 1981). En forklaring kan være at slike lokaliteter ofte er fisketomme og derfor er viktigste habitat for enkelte predasjonssensitive arter. I tillegg vil slike grunne lokaliteter oppnå en høyere sommertemperatur enn større innsjøer, noe som kan gi livsbetingelser for mer temperaturrevende arter. Mindre lokaliteter har ofte mer utviklet vannvegetasjon, og dette vil også virke positivt for flere litorale krepssdyr. Aktuelle damformer (kan sporadisk også finnes i andre typer lokaliteter) er: vannlopperne *Daphnia pulex*, *D. magna*, *Oxyurella tenuicaudis*, *Pleuroxus laevis*, *P. trigonellus*, *Simocephalus exspinosus*, *Ceriodaphnia laticaudata*, *C. reticulata* og *C. megops* samt hoppekrepssene *Cryptocyclops bicolor*, *Ectocyclops phaleratus* og *Diacyclops bicuspidatus*. I tillegg er dammer og grunne tjern uten fisk viktigste habitat for tusenbeinkrepss, flere svevemyggarter og til dels skjoldkrepss.



Figur 12

Gjennomsnittlig artsantall av litorale vannlopper (*Cladocera*) og hoppekrepss (*Copepoda*) i forhold til innsjøens areal. Antall innsjøer i hvert intervall er hhv. 26, 65, 237, 428, 585 og 391 (Walseng, upubl.).

Innsjøenes morfometri og vannets gjennomstrømningshastighet ser også ut til å påvirke diversiteten i dyreplanktonsamfunnet. Lokalteter med stor gjennomstrømning, som f.eks. innsjødeltaer og grunne elvebasseng, har ved stor vannføring (flom) dårlig utviklet plankton- og litoralsamfunn (Halvorsen et al. 1996). I perioder med lav vannføring om sommeren kan de derimot ha både en artsrik og individrik fauna. Artsmangfoldet er ofte stort i slike lokaliteter da ytre miljøstress hindrer at enkeltarter oppnår stor dominans samtidig som næringstilbudet er relativt godt. Både planktoniske og litorale arter overlever perioder med stor vannføring i bakevjer, inne blant vegetasjon og gjemt nede i substratet. I tillegg vil også arter tilføres fra ovenforliggende lokaliteter (jf. driv i rennende vann). Arter med rask vekst og reproduksjon (r-strateger) vil være favorisert under slike forhold.

Kunnskapsmangler:

- Sammenhengen mellom antall arter og dybdeforhold er ikke fullt ut kjent, men kan testes ved ytterligere statistisk analyse av foreliggende data fra norske vassdrag. Data fra Landsomfattende trofiundersøkelse kan eventuelt brukes etter en supplerings med artsbestemmelser av hoppekrepsene for å få en godt anslag over artsdiversiteten i planktonet.
- Betydningen av vannets gjennomstrømningshastighet for artsdiversiteten av planktoniske versus litorale arter er i liten grad kjent.

Hypoteser:

- Større dyp gir grunnlag for flere nisjer og større artsantall.
- Stor gjennomstrømningshastighet og ustabil miljø fører til at ingen arter klarer å etablere stabile, store populasjoner. Perioder med utspyling gir redusert artsdiversitet mht. planktoniske arter mens artsdiversiteten øker (mange arter og større jevnhet) i perioder med lav vannføring. Litorale arter er mindre utsatt for utspyling enn pelagiske arter.

5.3 Løste salter og vannets surhetsgrad

Generelt vil diversiteten være korrelert med konsentrasjonen av løste salter ved at:

- Innsjøer med svært lav ionekonsentrasjon (<1 mS/m) og innsjøer med svært høy ionekonsentrasjon (brakkvannlokaliteter) har lavt antall av limniske arter.
- Enkelte arter forsvinner ved høye kalsium-konsentrasjoner men, under de forhold vi vanligvis finner i Norge vil antall arter øke med økende kalsiumkonsentrasjon.
- Artsdiversiteten er størst ved pH>6,0 (6,5).

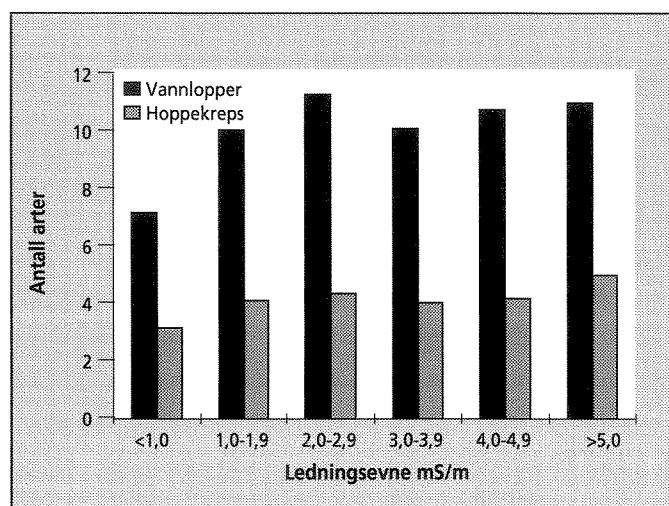
Naturlig overflatevann i Norge har vanligvis pH fra 4,5 til 8,5. Overflatevannets pH er bestemt av geologien, tilførsler av forsurende forbindelser via nedbør og tørravsetninger, samt kjemiske og biologiske prosesser i nedbørfeltet. Norske vassdrag er generelt svært ionefattige sammenliknet med vassdrag i andre deler av Europa. Årsaken er harde bergarter (gneis og granitt) som er lite utsatt for kjemisk oppløsning og sparsomt dekket med løsmasser. Innsjøer i slike områder er vanligvis kalkfattige med lav bufferevne. Innenfor den naturlige pH-gradienten kjenner en ikke til lokaliteter som er for alkaliske til at arter kan etablere seg. Et mulig unntak er gjøkkrepsen *Holopedium gibberum* ved pH>7,5.

Naturlige sure innsjøer er hovedsakelig humusvann, og omtales i kap. 5.4. Antropogent forsurede innsjøer omtales i kap. 6.4 om forsurening.

Ionekonsentrasjonen i norske vassdrag kan i ekstreme tilfeller være så mye lavere enn ionekonsentrasjonen i dyrenes kroppsvæsker at de kan ha betydelige problemer med å opprettholde saltbalansen. Dette kan være årsaken til at artsamangfoldet avtar ved lavt ioneinnhold, dvs. når ledningsevnen er mindre enn 1 mS/m (**figur 13**). Størst artsrikdom av planktoniske og litorale krepsdyr er funnet i lavlandet på Østlandet, dvs. i områder under marin grense (Walseng pers med.), og enkelte av artene er kun registrert her. Hvorvidt det er innholdet av salter *per se*, eller andre faktorer som samvarierer med ionekonsentrasjonen (trofi-grad, Ca-konsentrasjonen, klima, innvandrings- og spredningsveier), som er avgjørende for artsamangfoldet, er usikkert.

En type av naturlige ferskvannssystemer med høy konsentrasjoner av sjøsalter er tidligere kystfjorder som har blitt eller er i ferd med å isoleres fra sjøen. Lakselvatn på Nordlandskysten er et slikt eksempel, der et ferskvannslag av varierende tykkelse, ligger på toppen at et lag med høy konsentrasjon av sjøsalter og med et brakkvannslag mellom (Jensen et al. 1985). I ferskvannslaget finnes typiske ferskvannarter av dyreplankton og tilsvarende marine arter er registrert i dypvannet. Vannloppen *Bosmina longispina* ser ut til å være relativt tolerant mht. saliniteten og finnes ved lave tettheter i alle vannlag. En hoppekreps, *Eurytemora affinis*, ble tilsvarende funnet i relativt store tettheter i alle vannlag. Larver av svevemyggen *Chaoborus flavicans* har begrenset toleranse for salinitet >80 mS/m og døde trolig ut i Lille Lungegårdvann (Bergen) som følge av innblanding av sjøvann (Lysebo 1993).

For enkelte invertebrater (eksempelvis daphniene) kan pH og kalsiuminnholdet av naturlige årsaker være for lavt til at bestander kan etableres. Hessen et al. (1995a) viste at forekomst av arter av slekten *Daphnia* avtok med avtakende kalsium-konsentrasjon,



Figur 13

Gjennomsnittlig artsantall (litorale+planktoniske arter) av vannlopper (*Cladocera*) og hoppekreps (*Copepoda*) i forhold til ledningsevnen (1 mS/m=10 μ S/cm) (modifisert etter Walseng et al. 1995).

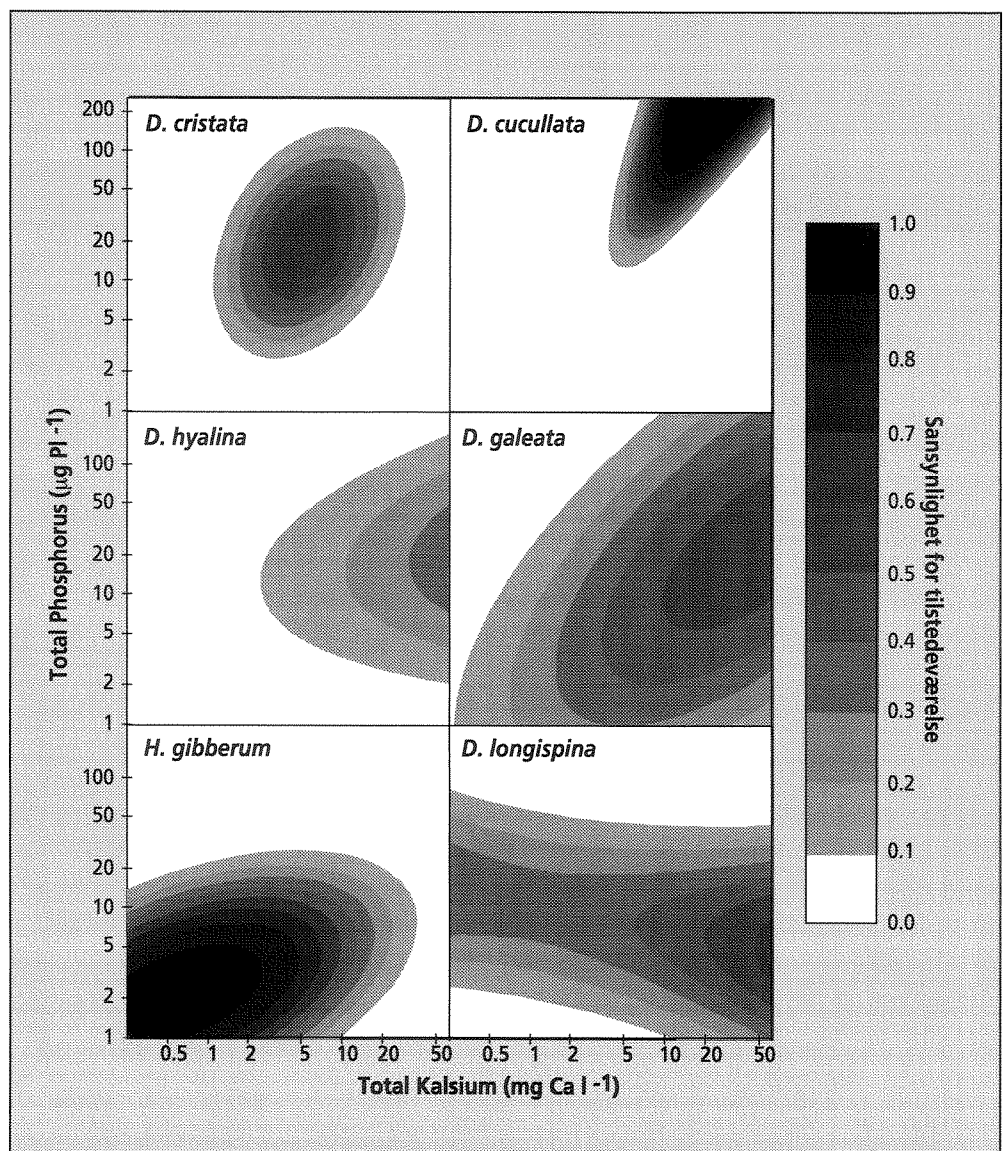
mens *H. gibberum* viste motsatt tendens (figur 14). Dette ble forklart med at *Daphnia* trenger en viss kalsiumkonsentrasjon i vannet for å bygge opp sitt kalsiumholdige kitinskall, slik en kjenner det for ferskvannskreps (*Astacus astacus*), mens *Holopedium* er beskyttet av et tykt gelélag bestående av mukopolysakkarider. Analyser viser også at *Daphnia* har et mye høyere Ca-innhold enn *Holopedium* (Mackie 1989).

Kunnskapsmangler:

- Sammenhengen mellom forekomst av ulike arter og lav ionekonsentrasjon er lite kjent, men kan testes ved ytterligere statistisk analyse av foreliggende data fra norske vassdrag.
- Arters toleranse for lave ionekonsentrasjoner generelt, og kalsiumkonsentrasjoner spesielt, bør testes eksperimentelt.

Hypoteser:

- Krepsdyrarter har forskjellig kalsiumbehov, og de mer krevende artene forekommer ikke i lokaliteter med svært lavt kalsiuminnhold.
- Ekstremt lave ionekonsentrasjoner gir generelt lav artsdiversitet og diversiteten øker med økende ionekonsentrasjon inntil et bestemt nivå for deretter å avta. Dette er ikke bestemt av kalsiuminnholdet alene.



Figur 14

Sammenheng mellom forekomst av *Daphnia* spp. og *Holopedium gibberum* og en todimensjonal gradient av total fosfor og kalsium. Sannsynligheten for tilstedeværelse er beregnet ved bivariate logistisk regresjon basert på data fra 346 innsjøer (fra Hessen et al. 1995a).

5.4 Humus

Generelt:

- Humusvann er oftest sure og artssammensetningen av dyreplanktonet viser til dels store likheter med forsurede innsjøer. Artsmangfoldet kan imidlertid være større i humusvann.
- Biomassen og produksjon av dyreplankton er større enn i klarvannssjøer med tilsvarende konsentrasjoner av næringsalter.
- Humus reduserer effekten av økt UV-innstråling.

Et stort antall norske vann er preget av humus og særlig gjelder dette myrtjernene, men det finnes også større humøse innsjøer (dystrofe innsjøer). Humus er tungt nedbrytbare organiske forbindelser, i løsning eller i kolloidal form, som farger vannet brunt. Det består hovedsakelig av dødt organisk materiale med komplisert kjemisk sammensetning, og inngår kompleksbindinger med metaller og en rekke andre kjemiske forbindelser. Humusstoffene består blant annet av svake syrer, som fungerer som svake buffere. Vann i *Sphagnum*-myrer har ofte pH 3,3-4,5 og innsjøer med mye *Sphagnum*-moser langs bredden og i nedbørfeltet (myrtjern) får ofte pH ned mot 4,5 og lavere. Innsjøer påvirket av humus har vanligvis pH rundt 4,5-6,5. Humusstoffer har imidlertid en dempende virkning på effekter av både forsuring (aluminiumgiftighet) og metaller generelt. Reduksjon i biologisk mangfold som følge av forsuring er generelt sett mindre påfallende i innsjøer med høyt humusinnhold enn i klarvannssjøer (se **figur 24** i kap. 6.4). Dyreplanktonet er likevel primært sammensatt av arter som er typiske for sure innsjøer, men kan også inneholde forsuringssensitive arter, f.eks. *Daphnia* spp. (Hessen & Schartau 1988, Hessen et al. 1990).

I humusvann representerer humusstoffene en viktig næringsressurs for mange arter, hovedsakelig indirekte gjennom assosierte bakterier. Stor dyreplanktonbiomasse og produksjon i humusvann skyldes at dette alloktone organiske materialet utnyttes som næring.

Siden humus absorberer ultrafiolett (UV) lys effektivt, er planktonet i humusvann mindre utsatt for skadevirkninger av økt UV-innstråling som følge av globale klimaendringer (utarming av troposfærisk ozon). Samtidig fører økt UV-innstråling til raskere nedbrytning av humus (foto-oksydasjon), og små endringer i DOC-innholdet (løst organisk karbon, deriblant humusstoffer) gjør at UV-stråling trenger lenger ned i vannmassene. Forsuring bidrar også til redusert humusinnhold. Samvirkning mellom klimaendringer og forsuring er behandlet under kap. 6.4 om forsuring.

Typiske arter i humusvann er *Holopedium gibberum*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Polyphemus pediculus*, *Cyclops scutifer*, *Heterocope saliens* og *Acanthodiptomus denticornis*. *Daphnia longispina* er vanlig så lenge pH ikke blir for lav. Svevemygglarven *Chaoborus obscuripes* er også vanlig.

Kunnskapsmangler:

- I hvilken grad økt humusinnhold med assosierte bakterier bidrar til redusert konkurranse mellom sameksisterende arter av dyreplankton, og dermed til mindre sesongmessige variasjoner i dyreplanktontetthet og -sammensetning.
- Sammenhengen mellom innsjøens humusinnhold og effekter av økt UV-innstråling på det biologiske mangfoldet av dyreplankton og litorale krepsdyr.

Hypoteser:

- Innholdet av humus med assosierte bakterier er en stabil næringstilførsel som gir redusert konkurranse mellom arter. Innsjøer påvirket av humus har derfor mindre sesongmessige variasjoner i tetthet og sammensetning av dyreplankton enn tilsvarende klarvannssjøer.

5.5 Partikkelinnhold

Innsjøer med høyt innhold av uorganiske partikler har generelt:

- Lavt artsangfold av dyreplankton og spesielt få arter av vannlopper.
- Lav produksjon og biomasse av dyreplankton.

Uorganiske partikler i brepåvirkede og erosjonsutsatte vassdrag er et velkjent fenomen i Norge. Mange av disse vassdragene har lav produksjon av fisk og invertebrater. Økt innslag av uorganiske partikler vil redusere lysgjennomgangen og dermed påvirke produksjonsforholdene. Undersøkelser foretatt i oligotrofe-ultraoligotrofe vatn på Saltfjellet (Koksvik 1979) viste et artsantall på 1-2 arter av dyreplankton i brepåvirkede vann, mens ikke-brepåvirkede lokaliteter hadde 4-6 arter. Generelt har bresjøer lav artsdiversitet og få arter av vannlopper.

Effekten av høyt partikkelinnhold er behandlet mer i detalj under kap. 6.2 om partikkelforurensninger.

5.6 Produktivitet/Trofigrad

Generelle trekk ved økende naturlig trofigrad er:

- Økende antall planktoniske arter langs gradienten ultraoligotrofe-oligotrofe-mesotrofe lokaliteter.
- Økende artsantall av litorale arter da egnet substrat og antall habitater ofte er positivt korrelert med trofigraden.
- Individtettheten er bedre korrelert med trofigraden enn artsantallet.

Den naturgitte produktiviteten i norske innsjøer er generelt svært lav. Median-verdien for totalfosfor i et tilfeldig utvalg av norske innsjøer er 3 µg/l (Skjelkvåle et al. 1997), som tilsvarer ultraoligotrofe forhold. Dette skyldes næringsfattig berggrunn og løsmasser kombinert med beskjeden landbruksaktivitet og lav befolkningstetthet. I lavereliggende strøk under marine grense, og i områder med mer kalkholdige bergarter kan den naturlige produktiviteten være atskillig høyere. Generelt vil små, grunne innsjøer være mer produktive fra naturens side enn store, dype innsjøer. De aller fleste "naturlig næringsrike" innsjøer i Norge mottar i tillegg antropogene tilførsler av fosfor og nitrogen. Den øvre grense for naturgitt trofigrad kan likevel grovt anslås til en fosforkonsentrasjon på 15-20 µg/l, da vi kjenner til svært få upåvirkete lokaliteter som har høyere fosforkonsentrasjon enn dette.

Det synes ikke mulig å skille det biologiske mangfoldet i naturlig næringsrike ferskvannslkaliteter fra tilsvarende i antropogent eutrofierte innsjøer. Effekten av økende trofigrad på diversiteten av ulike grupper av dyreplankton samt litorale krepsdyr er derfor behandlet samlet under kap. 6.1 om eutrofiering.

5.7 Predasjon

Generelt:

- Artsrikdommen av planktoniske og litorale krepsdyr øker med økende fiskepredasjon.
- Høy fiskepredasjon kan forårsake bortfall av de store effektive gresserne, og dermed gi redusert stoffomsetning og energioverføring i næringskjeden.
- Små arter (hjuldyr samt små arter av vannlopper og hoppekreps) og små individer ("dvergformer") dominerer i vann med høy tetthet av planktivor fisk, spesielt når det er stor tetthet av sik, lagesild, krøkle, stingsild, mort eller laue.
- Tetthet og sammensetning av fiskebestanden er avgjørende for strukturen i dyreplanktonsamfunnet.
- Predasjon fra invertebrater vil ofte begrenses oppad av byttedyrets størrelse og resultatet kan være lavere artsdiversitet pga. dominans av større og konkurransesterke arter og individer av dyreplankton.

Arter som tolererer et visst predasjonstrykk er arter som har utviklet tilpasninger mht. morfologi (pigmentering, variasjon mht. størrelse og form, utvikling av pigger, gelékapselen til *Holopedium gibberum* osv.), adferd (vertikal migrasjon, bevegelsesmønster) og livssyklus (diapause). Som eksempel kan nevnes *Leptodora kindti*, en stor, planktonisk art som man ville anta var sensitiv for fiskepredasjon. Arten er imidlertid svært hyalin og antagelig mindre synlig enn størrelsen antyder. *L. kindti* synes å være mest tallrik ved moderat til betydelig predasjonstrykk, men da med en gjennomsnittlig størrelse som er mindre enn normalstørrelsen. Dette kan også ha sammenheng med at slike vann er uklare pga. høy algebiomasse. Store hoppekreps kan unngå predasjon fra fisk ved rask, rykkvis svømmebevegelse sammenlignet med vannloppene som har mer forutsigbar bevegelse. Også ved invertebrat predasjon er atferdsmessige responser registrert (Kvam & Kleiven 1995, Kleiven et al. 1996).

5.7.1 Predasjon fra fisk

Det er først og fremst de store, planktoniske artene som er sensitive for predasjon fra fisk. Viktige faktorer i predasjonen er synlighet og bevegelse til byttedyret (dyreplankton), og evnen fisken har til å lokalisere byttet. Enkelte arter unngår fiskepredasjon ved å foreta vertikale vandringer ned i det mørke og kalde dypvannet om dagen, mens de vandrer opp mot overflaten for å skaffe seg føde om natten. Langeland & Nøst (1995) har vist at minimum lengde av vannlopper spist av fisk er sterkt korrelert med den minste lengden av egg bærende hunner. I Landsomfattende trofiundersøkelse av norske innsjøer, som gjennomføres av NIVA, er det analysert forekomst av arter av dyreplankton langs en gradient av fiskepredasjon. Gjennomsnittlig kroppslengde hos *Daphnia* i alle innsjøer innen hver av de 6 predasjonsklassene er sammenliknet. Det er en klar tendens til avtakende kroppslengde med økende predasjonsklasse (Faafeng et al. 1990a).

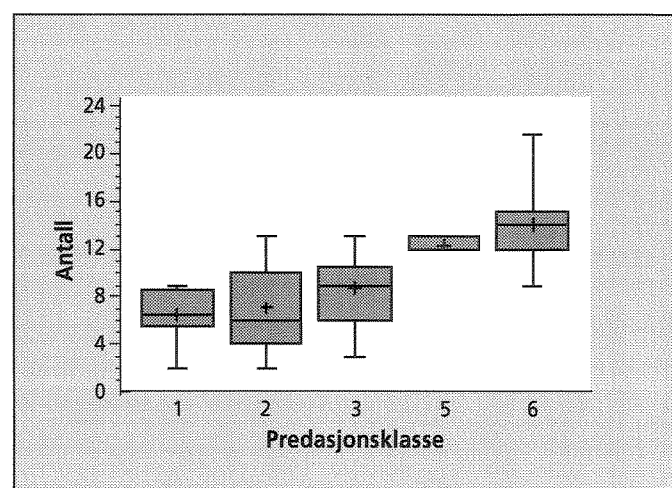
Artsmangfold

For et utvalg av innsjøer der det foreligger grundige undersøkelser av planktoniske og litorale krepsdyr (framkommet ved sammenslåing av data fra NIVAs Landsomfattende trofiundersøkelse og NIVAs Krepsdyrdatabase) er variasjon i artsantall studert i for-

hold til predasjonsregime. Innsjøene som inngår er høyst forskjellige i mange henseende (størrelse, dyp, geografisk beliggenhet). Analysen tar ikke hensyn til disse faktorene, men baseres bare på klassifikasjon av predasjonsregime og næringsrikhet (fosfor). Det er åpenbart at tilnærmingen er svært grov, men analysen reiser noen spørsmål som kan være av interesse. Predasjonstrykket er klassifisert i 6 klasser, fra lavt (klasse 1) til intenst (klasse 6). Lokaliteter med lav predasjon omfatter innsjøer med bare én fiskeart, primært ørret. Lokaliteter med høy fiskepredasjon omfatter lokaliteter med dominans av arter som sik, lagesild, stingsild og/eller karpfisk.

Materialet viser at artsrikdommen øker klart med økende fiskepredasjon (figur 15). En multipl regressjonsanalyse der faktorene h.o.h., innsjøareal, algebiomasse, fosforinnhold, alkalitet, natrium og kalsium var inkludert i tillegg til predasjonsklasse, pekte også klart på den siste faktoren som den viktigste (figur 16). I dette datasettet forklarte de syv faktorene tilsammen 67% av variasjonen i artsrikdom. I en tilsvarende analyse av artsantallet av alle småkreps (litorale og planktoniske) i de samme innsjøer var forklaringsgraden 57%. I begge analysene bidro algebiomasse, areal og h.o.h. ubetydelig til forklaring av variasjon i artsrikdom når predasjon og fosforinnhold allerede var med. Dersom modellen bare inkluderte predasjon som faktor, forklarte denne hhv. 51% (planktoniske krepsdyr) og 45% (planktoniske og litorale krepsdyr) av variasjonen i artsrikdom. Ingen av de andre faktorene alene hadde en tilsvarende høy forklaringsverdi, selv om flere av dem var signifikante. Disse resultatene tyder på at fiskepredasjon er den enkelt-faktor som har størst betydning for en innsjøes artsrikdom av både planktoniske og litorale krepsdyr.

Som et eksempel på hva som kan skje med dyreplanktonet i en innsjø hvor det er manipulert med fiskebestanden har vi valgt å se nærmere på data fra Gjersjøen i Akershus. I 1981 ble det satt

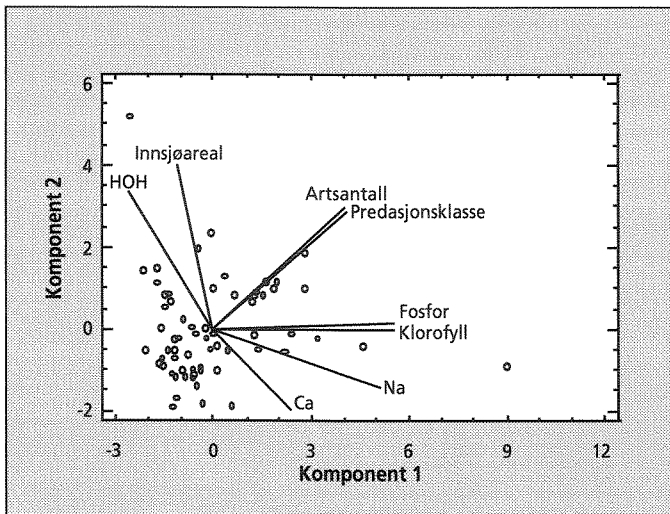


Figur 15.

Box-and Whiskers plott av antall arter planktonkrepsdyr i 66 norske innsjøer, plottet mot fiskepredasjonsklasser 1-6. Antall innsjøer i klasse 1-6 var hhv. 8, 18, 20, 0, 3 og 17. Boksen omfatter 50% av observasjonene innen hver klasse. Horisontal linje angir medianverdien, et kryss angir middelverdien og vertikale linjer angir spredning i observasjonene (Faafeng & Walseng upubl.).

ut gjøres i innsjøen, etterfulgt av en drastisk reduksjon av mortebestanden og mortens bruk av pelagialen. Materialet omfatter prøver fra sensommer/tidlig høst, med en eller to tidspunkt pr. år gjennom perioden 1979-1988. For en fyllestgjørende beskrivelse av Gjersjøen, dens tilstand og biomanipulasjonen vises til Faafeng & Oredalen (1996).

I prøveserien er det totalt registrert 4 arter hoppekreps, 7 arter vannlopper og 10 arter hjuldyr, tilsammen 21 arter. For de enkelte prøvedatoer ble det registrert maksimalt 17 arter, og minimum 7. **Figur 17** viser hvordan artsantallet avtok etter utsetting av gjørs. Dette var tydeligst for hjuldyrene, men også krepsdyrene avtok i artsantall etter at morten forsvant fra pelagialen. I perioden 1979-81 lå artstallet for krepsdyr mellom 7 og 10, og for hjuldyr mellom 6 og 10, sammenlignet med 4-7 arter krepsdyr og 2-4 arter hjuldyr i perioden 1982-88. For hjuldyrene skjedde dette allerede året etter utsetting. I samme periode gikk algebiomassen ned og andelen *Oscillatoria* avtok. Total biomasse av spisbare alger holdt seg imidlertid på samme nivå slik at andelen spisbare alger økte etter introduksjon av gjørs (Faafeng & Brabrand 1997). Økt konkurranse fra større beitere, spesielt *Limnospira frontosa*, som følge av redusert fiskepredasjon synes derfor å være den mest sannsynlige forklaringen på nedgangen i artsdiversiteten av planktoniske krepsdyr og hjuldyr.



Figur 16

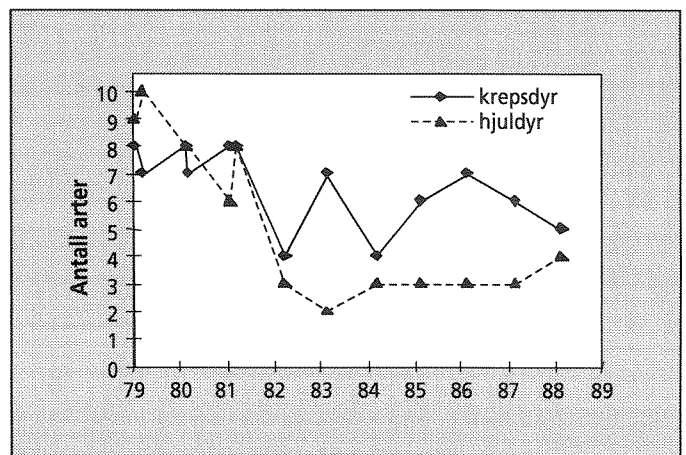
Samvariasjon mellom artsantall av krepsdyrplankton og 7 antatt viktige økologiske faktorer i 66 innsjøer i Norge. En PCA-ordinasjon (Principal Components Analysis) sammenfatter variasjonen i alle 8 parametre til tre komponenter, de to viktigste er vist i figuren. Punktene viser de enkelte innsjøers plassering langs komponentaksene, mens linjene viser hvordan de enkelte faktorene bidrar til komponentene (retning og vektorlengde ut fra nullpunktet). Fosfor og klorofyll bidrar lite til variasjon i komponent 2, men sterkt til komponent 1, mens artsantall og predasjonsklasse bidrar til variasjonen langs begge akser. Komponent 1 og 2 svarer for hhv. 43% og 17% av variasjonen i alle parametre, tilsammen 61%. Inndeling i predasjonsklasser er omtalt i teksten. For fosfor, klorofyll, Ca og Na er det brukt gjennomsnitt av flere målinger fra hver innsjø (Faafeng, Walseng & Lyche, upubl.).

Endringer i artssammensetning

Nilsson & Pejler (1973) har laget en oversikt over artssammensetningen av planktonkrepsdyrene i innsjøer med ulike fiskesamfunn/predasjonsforhold. Data fra den landsomfattende trofiundersøkelsen viser også forskjellig reaksjon på økende fiskepredasjon innen forskjellige arter dyreplankton. Mens noen arter er så store og evt. pigmenterte at de lett kan ses og spises av fisken, er andre arter så små eller lite synlige at de unngår predasjon. **Figur 18** og **19** viser eksempler på relativ forekomst av to arter dyreplankton som synes å reagere positivt, hhv. negativt, på økende fiskepredasjon.

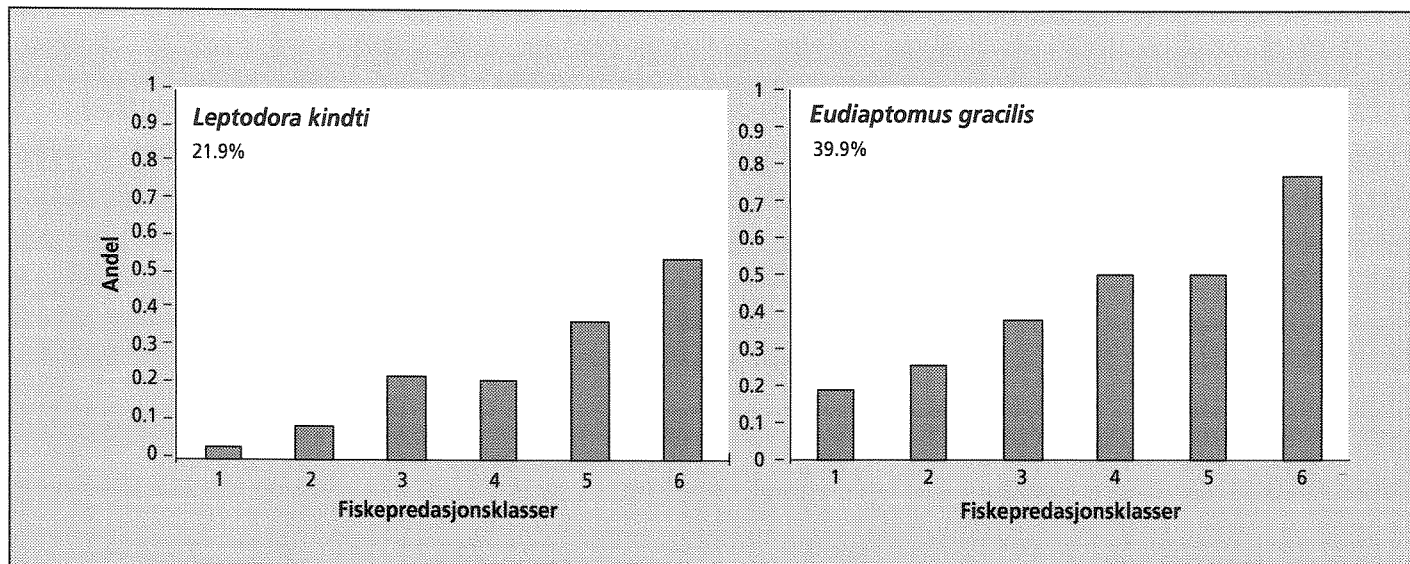
I lokaliteter med svært høy tetthet av planktivor fisk og få andre alternative grupper av næringsdyr kan planktonsamfunnet imidlertid være ekstremt fattig på krepsdyrarter. I tre oligotrofe/mesotrofe vann nær Trondheim ble artsdiversiteten sterkt redusert etter utsetting av mort (Nøst & Langeland 1994, Langeland et al. 1997). Slike resultater står i sterk kontrast til den generelle tendensen mht. endringer i artsdiversiteten ved økende fiskepredasjon (jf. **figur 15**), og kan indikere at responsen i dyreplanktonsamfunnet er avhengig av en rekke faktorer. Tettheten av de planktonspisende fiskeartene, konkurransen mellom de tilstedeværende fiskeartene, hvorvidt disse er en naturlig del av fiskefaunaen i området, alternative næringsdyr, samt innsjøens morfometri og dybdeforhold synes å kunne modifisere effektene på diversiteten i dyreplanktonet. I tillegg vil den geografiske variasjonen i krepsdyrdiversiteten gi varierende mulighet for at nye arter kommer inn til erstatning for de planktonartene som er beitet ned.

Høy fiskepredasjon kan føre til et tap av nøkkelarter i stoffomsættningen, som f.eks. store *Daphnia*-arter, noe som kan forsterke algeoppblomstringer i eutrofe innsjøer med høy fiskepredasjon (Nilssen 1978, Shapiro 1980). Arter som tolererer et visst predasjonstrykk er arter som har utviklet tilpasninger mht. morfologi (pigmentering, variasjon mht. størrelse og form, utvikling av pigger, gelékapselen til *Holopedium gibberum* osv.), adferd (vertikal migrasjon, bevegelsesmønster) og livssyklus (diapause). **Tabell 3** gir en oversikt over arter som anses som spesielt sensitive eller tolerante mht. fiskepredasjon.



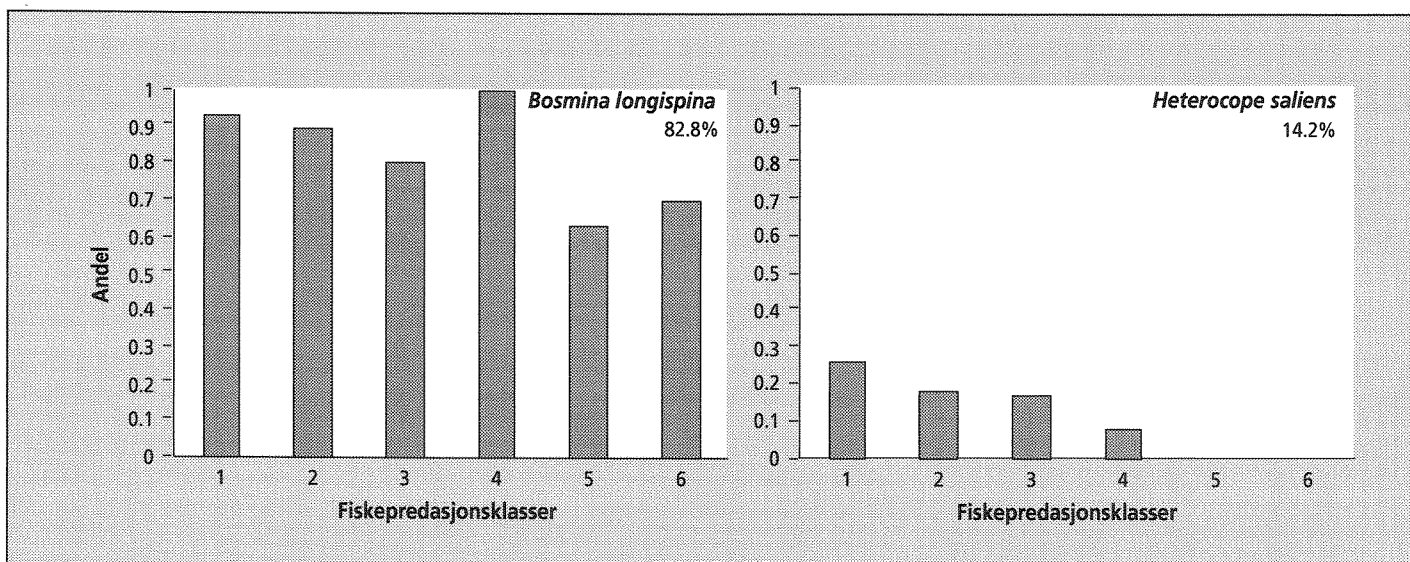
Figur 17

Utvikling i antall arter av krepsdyr og hjuldyr registrert i Gjersjøen i perioden 1979-88 (data fra Faafeng 1994).



Figur 18.

Eksempler på to planktoniske krepsdyrarter som viser økende relativ forekomst (andel registreringer av antall undersøkte lokaliteter i hver klasse) ved økende fiskepredasjon; vannløppen *Leptodora kindti* og hoppekrepsen *Eudiaptomus gracilis*. De to artene ble funnet i hhv. 21.9% og 39.9% av de undersøkte innsjøene. Data fra Landsomfattende trofiundersøkelse av norske innsjøer (Faafeng og medarb., unpubl.).



Figur 19.

Eksempler på to planktoniske krepsdyrarter som viser avtakende relativ forekomst (andel registreringer av antall undersøkte lokaliteter i hver klasse) ved økende fiskepredasjon; vannløppen *Bosmina longispina* og hoppekrepsen *Heterocope saliens*. Artene ble funnet i hhv. 82.8% og 14.2% av de undersøkte innsjøene. Data fra Landsomfattende trofiundersøkelse av norske innsjøer (Faafeng og medarb., unpubl.).

Tusenbeinkrepsene er dårlige svømmere og kan bare overleve i vann som er fisketomme. Vanlig forekomst er i grunne dammer og pytter, men Koksvik & Dalen (1980) fant korthalet tusenbeinkreps (*Polyartemia forcipata*) i en større fisketom innsjø i Hellemoområdet, Tysfjord kommune. Også skjoldkrepsen er utsatt for sterk predasjon fra fisk.

Tabell 3. Krepssyrarter som anses som relativt sensitive, hhv. relativt tolerante mht. predasjon fra fisk. De to gruppene må ikke betraktes som endene av en absolutt gradient. Arter som er ført opp i samme rad vil imidlertid ofte kunne erstatte hverandre.

	Sensitive for fiskepredasjon	Predasjonstolerante
Vannlopper	<i>Daphnia longispina</i> , <i>Daphnia galeata</i> , <i>Daphnia magna</i> , <i>Daphnia pulex</i> , <i>Limnospida frontosa</i> <i>Bosmina longispina</i> * <i>Polyphemus pediculus</i> , <i>Bythotrephes longimanus</i>	<i>Daphnia cristata</i> , <i>Daphnia longiremis</i> , <i>Daphnia cucullata</i> <i>Bosmina coregoni</i> , <i>Bosmina longirostris</i> <i>Leptodora kindti</i>
Hoppekreps	<i>Heterocope saliens</i> <i>Mixodiaptomus laciniatus</i> <i>Acanthodiaptomus denticornis</i> , <i>Eudiaptomus graciloides</i>	<i>Heterocope appendiculata</i> <i>Eudiaptomus gracilis</i> <i>Cyclops scutifer</i> , <i>Cyclops vicinus</i> , <i>Thermocyclops oithonoides</i> , <i>Mesocyclops leuckarti</i>
Hjuldyr		Alle arter

* *Bosmina longispina* er en vanlig art som finnes ved de fleste miljøforhold og den vil vanligvis være tilstede i planktonet også når fiskepredasjonen er høy. Imidlertid vil dominansforholdene ofte endres med en større andel av den mindre slektningen *B. longirostris*.

5.7.2 Predasjon fra invertebrater

Planktoniske invertebrate predatorer finnes både blant hjuldyr (f.eks. *Asplanchna* spp.); hoppekreps (slektene *Heterocope*, *Cyclops*, *Thermocyclops*, *Mesocyclops* og *Megacyclops*); vannlopper (*Leptodora kindti*, *Bythotrephes longimanus* og *Polyphemus pediculus*); pungreker (*Mysis relicta*) og insekter (svevemygglarver av sl. *Chaoborus*). Buksvømmere og ryggsvømmere kan også predatere planktondyr, men er vanligvis begrenset til dammer/tjerner og strandnære områder i større innsjøer. Noen stadier av enkelte vannmiddarter, samt flimmermark av slekten *Mesostoma*, forekommer også som rovdyr i planktonet.

Felles for de invertebrate predatorerne er at de velger byttedyr i den nedre enden av størrelsesspekteret, i motsetning til fisk som velger de største byttedyrene. Dette skyldes begrensninger i hvor store byttedyr som kan håndteres, og det er vanlig å kalle de invertebrate predatorerne for "gape-limited" (Zaret 1980). Siden flere av de invertebrate predatorerne selv er blant de største artene innen planktonet, er disse de første artene som desimeres av fisk. Noen av dem er svært hyaline (spesielt *Leptodora kindti*), og kan derfor sameksistere med en viss predasjonsintensitet fra fisken, særlig i eutrofe lokaliteter med dårlige lysforhold.

De invertebrate predatorernes evne til å strukturere sammensetning og dermed diversitet i planktonsamfunnet er dokumentert etter en rekke med tilfeldige spredninger og utsettinger av slike arter. I de store nord-amerikanske sjøene er flere europeiske arter etablert gjennom spredning med ballastvann, deriblant *Bythotrephes*. Denne har siden spredt seg til mange av vassdragene i det store nedbørfeltet. De økologiske effektene av predasjon fra *Bythotrephes* har vært overraskende dramatiske, med store endringer i artsdominans og suksesjon, spesielt blant vannloppene (Lehman 1991, Lehman & Caceres 1993). Den viktigste grunnen til at arten har fått så stor betydning er at den blir beitet

av fisk i langt mindre grad enn i opprinnelsesområdet (Barnhisel & Harvey 1995).

Liknende effekter har man fått av å sette ut pungreken *Mysis relicta* i en rekke norske og svenske innsjøer (Garnås 1986, Langeland 1981, 1988). Utsetting av denne store arten var forventet å øke avkastningen av røye ved at den beiter effektivt på dyreplankton, og selv er et attraktivt bytte for fisken. Men resultatet er ofte blitt motsatt - den beiter effektivt på arter som også røya spiser (f. eks. *Daphnia*), og unngår selv å bli spist gjennom å vandre ned i dypet mens det er lyst. Undersøkelser i Selbusjøen (Langeland et al. 1991) og Jonsvatn (Koksvik et al. 1991) viser at introduksjon av *M. relicta* fører til reduserte tettheter av både vannlopper og hoppekreps. Effekten var imidlertid størst mht. planktoniske vannlopper, og spesielt for arter av *Bosmina* og *Daphnia*, slik at forholdet vannlopper:hoppekreps avtok etter introduksjon av *M. relicta*. Fra Jonsvatn er det også vist at artssammensetningen av hjuldyr endrer seg etter introduksjon av *Mysis* (Koksvik et al. 1991).

Svevemygg (*Chaoborus* spp.) lever det meste av sitt liv i vann. Larvene oppsøker ofte bunnsedimentet om dagen, men vandrer opp i vannmassene om natten. Fødevalget omfatter både planter og dyr (Moore et al. 1994), men betydningen av predasjon øker med størrelsen til larven. Små larver i de første stadiene tar gjerne hjuldyr og nauplius-larver. Det meste av tiden tilbringes i 4. larvestadium, som kan ta byttedyr opp til små *Daphnia* (Pastorok 1981, Spitze 1985).

I en rekke mindre innsjøer i Bergen fant Hobæk (1996) planktonsamfunn dominert av svevemygglarver og store *Daphnia pulex* og *D. longispina*. *Bosmina* var fåtallig eller manglet, og det samme gjaldt slekten *Cyclops*. Artsdiversiteten var svært lav for både krepssyr og hjuldyr. I disse innsjøene var stedefen fisk mer eller mindre utryddet av utsatt gjedde, og tettheten av svevemygglar-

ver i planktonet høy. *Chaoborus*-predasjon synes altså å føre til lav artsdiversitet i dyreplanktonet i disse innsjøene. En medvirkende årsak kan imidlertid være at artene som er motstandsdyktige mot *Chaoborus*-predasjon, pga. sin størrelse, også er blant de mest effektive filtratorene, og dermed konkurransesterke arter. Det er fortsatt usikkert hvor mye dette betyr i forhold til effekten av selve predasjonen fra invertebrater, fordi begge forhold virker i samme retning og er vanskelige å skille fra hverandre.

Kunnskapsmangler:

- Indirekte vs. direkte effekter av økt predasjonstrykk. Hvilken rolle spiller konkurranse mellom arter?
- Det er vanskelig å skille mellom effekten av endringer i predasjonsregime og effekten av endringer i trofigrad (se også kap. 6.1).
- Effekten av invertebrate predatorer på det øvrige dyreplanktonet i forhold til variasjoner mht. trofigrad er dårlig kjent.

Hypoteser:

- Artsdiversitet innen både plankton- og litorale krepsdyr øker generelt med økende fiskepredasjon, fordi næringskonkurranse mellom krepsdyrartene dempes.
- Ekstremt intens fiskepredasjon kan likevel føre til et artsfattig dyreplankton.
- Sjiktede innsjøer med predasjonsfrie dypvannsrefugier for arter med evne til vertikalvandring, har høyere artsdiversitet enn grunne innsjøer.
- Artsdiversitet i dyreplanktonet reduseres ved massiv predasjon fra invertebrater.
- Innsjøer uten fiskepredasjon forventes å ha relativt få arter dyreplankton, med dominans av store, konkurransesterke filtratorer.

6 Effekter av ulike påvirkningstyper

6.1 Eutrofiering

Generelt:

- Artsantallet er lavest i oligotrofe innsjøer, stiger noe i mesotrofe til eutrofe innsjøer og ser ut til å avta i de mest eutrofe lokalitetene.
- En endring i artssammensetningen fra dominans av store krepsdyr i oligotrofe innsjøer med lav-moderat fiskepredasjon til dominans av små krepsdyr og hjuldyr i eutrofe innsjøer med høy fiskepredasjon.
- I eutrofe lokaliteter kan også de litorale artene bli mer pelagiske.
- Det er usikkert hva som skjer mht. jevnheten i dyreplanktonsamfunnet.

Eutrofiering vil generelt gi større totalt tilbud av fødepartikler til dyreplanktonet (biomasse av alger og bakterier), noe som gir økt total biomasse av dyreplankton, men også en annen størrelsesfordeling av fødepartiklene som betyr endrede konkurranseforhold mellom ulike arter og grupper (Langeland & Reinertsen 1982, Lyche 1984, Rognerud & Kjellberg 1984). Som eksempel vil forekomst av større fødepartikler (lange, trådformete blågrønnalger og koloniformer av grønnealger og kiselalger o.l.) kunne hemme fødeopptaket hos *Daphnia*, mens mikrofiltratorer og store gripere kan profitere på slike situasjoner.

Endringer i artssammensetning og dominansforhold av dyreplankton langs trofiskalaen vil være et resultat både av slike direkte virkninger og av indirekte effekter pga. endrede konkurranseforhold, oksygenvinn i dypvannet, endringer i utbredelse og sammensetning av undervannsvegetasjonen o.l. I tillegg kommer endringer i sammensetning av fiskesamfunnet etter eutrofiering som ofte gir økt predasjonspress på store former av dyreplankton. Det er også en systematisk sammenheng mellom områder i Norge med utbredt eutrofiering og stor forekomst av planktivore fiskearter. Dette gjelder i første rekke tett befolkede områder og landbruksområder i Sørøst-Norge med karpefisk og tilsvarende områder langs kysten med stingsild.

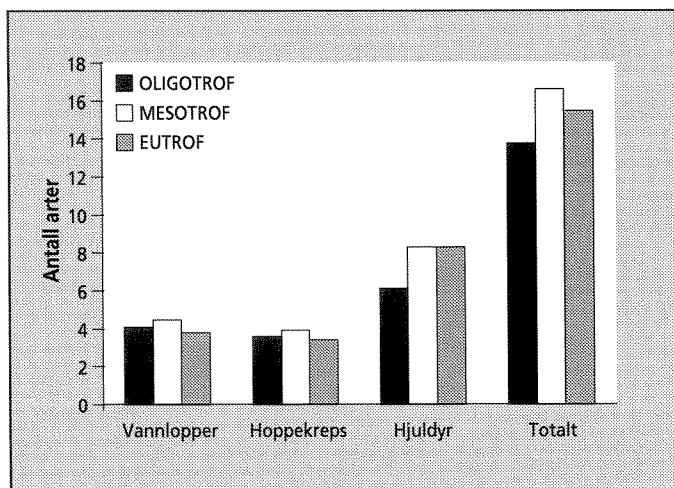
Det ser ikke ut til at moderat eutrofiering har negative følger for diversitet hos dyreplankton, verken mht. artsantall eller jevnhet i abundans. Mye tyder på at artsantallet snarere øker enn minker ved moderat eutrofiering sammenlignet med ultraoligotrofe og oligotrofe innsjøer (se figur 20 og 21). Ved kraftig eutrofiering ser det ut til at artsantallet avtar igjen. Dette kan skyldes kraftig fiskepredasjon kombinert med oksygenvinn, som gjør hypolimnion utilgjengelig for arter som ellers finner et refugium her. Arter som er avhengig av hypolimnion (pga. gunstig temperatur eller redusert predasjon), slik som *Cyclops scutifer* og store *Daphnia*-arter kan derfor dø ut som følge av eutrofiering. Dette kan være nøkkelarter i stoff- og energiomsetningen.

I næringsrike innsjøer vil kaldstenoterme arter kunne forsvinne når oksygenforholdene i hypolimnion blir dårligere. Dette er kjent for bl.a. hoppekrepsen *Cyclops scutifer* fra innsjøer både i

Europa og Nord-Amerika (Rylov 1948, Patalas & Patalas 1961, Elgmork 1967).

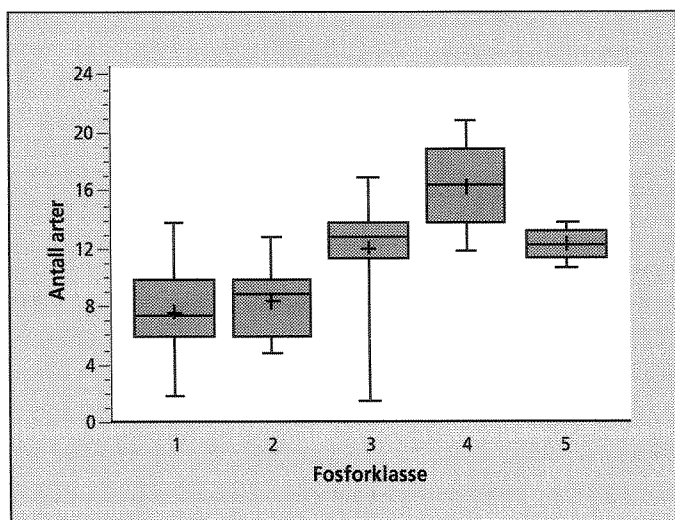
Artsmangfold

I en studie av 21 innsjøer langs en trofigradient i Oslo og Akershus (Lyche 1984, 1990) ble diversiteten i dyreplanktonsamfunnet sammenlignet mht. artsomangfold og jevnhet. Artsantallet var lavest med ca. 11-16 pelagiske arter (krepsdyr + hjuldyr) i oli-



Figur 20

Gjennomsnittlig artsantall av planktoniske vannlopper, hoppekreps og hjuldyr i 19 innsjøer i Oslo og Akershus. Innsjøene er klassifisert som oligotrofe, mesotrofe eller eutrofe (se tekst) (data fra Lyche 1984).



Figur 21

Box-and-Whiskers plott av antall arter planktonkrepsdyr i 68 norske innsjøer, plottet mot innsjøenes tilstandsklasse for fosfor. Antall innsjøer i klasse 1-5 var hhv. 36, 12, 12, 4 og 4. Boksen omfatter 50% av observasjonene innen hver klasse. Horisontal linje angir medianverdien, et kryss angir middelverdien og vertikale linjer angir spredning i observasjonene (Walseng & Faafeng upubl.)

gotrofe innsjøer (Tot-P < 11 µg/l, kl.a < 4 µg/l, siktedyp > 4m). I mesotrofe innsjøer økte artsantallet til 14-19 pelagiske arter, og gikk deretter noe ned i eutrofe innsjøer (12-19 arter) (Tot-P > 30 µg/l, kl.a > 12 µg/l, siktedyp < 2m). Endringen i gjennomsnittlig artsantall for innsjøer i de tre trofikategoriene er vist i **figur 20**. For krepsdyrene er det flest arter i mesotrofe innsjøer, men endringene i midlere artsantall er små. For hjuldyrene er det en tydeligere tendens til flere arter i mesotrofe og eutrofe innsjøer enn i oligotrofe. Av det totale artsantallet var ca. halvparten krepsdyrarter og halvparten hjuldyrarter, med en viss forskyvning mot færre krepsdyrarter og flere hjuldyrarter med økende trofigrad.

De fleste undersøkte grytehullssjøene på Romerike/Gardermoen, som antas å ha liten antropogen næringstilførsel, hadde fosforkonsentrasjoner under 30 µg/l og ble klassifisert som oligotrofe til mesotrofe (Brettum 1994). Undersøkelser av planktoniske og litorale krepsdyr i noen av disse lokalitetene viser at artsantallet var størst i de mest produktive lokalitetene, men dette kan også tilskrives høyere fiskepredasjon og/eller økt Ca-konsentrasjon. Den mest næringsrike gruppen av sjøer hadde et gjennomsnitt på totalt 30 arter, med mer enn 35 krepsdyrarter i enkelte av disse lokalitetene, mens næringsfattige lokaliteter i det samme området hadde gjennomsnittlig 16 arter (Halvorsen et al. 1994). Den største endringen i artsantallet kan tilskrives en forskjell i antall litorale arter. For planktoniske krepsdyr var det en ikke signifikant økning i gjennomsnittlig artsantall fra 7,2 til 7,6. For lokalitetene på Gardermoen er det en positiv korrelasjon mellom trofigrad og Ca-konsentrasjon (Brettum 1994). Diversiteten av kalkkrevende vannplanter øker med økende Ca-innhold, noe som kan være en forklaring på økt diversitet av litorale krepsdyr i de mest produktive innsjøene.

Ved sammenstilling av data fra 68 innsjøer som er spesielt godt undersøkt mht. planktoniske krepsdyr finner vi at artsantallet øker med økende tilstandsklasse for fosfor (jf. Statens Forurensningstilsyn 1992) innenfor intervallet <7-50 µg P/l (**figur 21**). Artsomangfoldet i de mest eutrofierte innsjøene (fosforklasse 5, >50 µg P/l) synes å avta i forhold til moderat eutrofe innsjøer. Antall innsjøer i de to mest næringsrike klassene er imidlertid lavt.

Jevnhet

Fordelingen av totalt individantall eller biomasse i et samfunn beskrives vanligvis ved samfunnets jevnhet. Et samfunn med mange arter som utgjør tilnærmet lik andel av individantallet/biomassen har større jevnhet enn et samfunn der noen få arter dominerer med stor andel av individantallet/biomassen. Jevnheten kan beskrives ved ulike diversitetsmål. I en undersøkelse av 21 innsjøer i Oslo og Akershus ble det funnet en svak tendens til mindre jevnhet med økende trofigrad (figur 2 i Lyche 1990), men denne tendensen kan muligens være bedre korrelert til predasjonstrykket enn til trofigraden *per se*, da de eutrofe lokalitetene hadde enten svært lav eller svært høy fiskepredasjon. De fleste artene i de oligotrofe og mesotrofe innsjøene i dette materialet hadde moderat relativ abundans, mens de fleste artene i de eutrofe innsjøene hadde enten lav eller høy relativ abundans.

Endring av artssammensetning

Hessen et al. (1995b) undersøkte forekomst av herbivore arter dyreplankton i et stort antall norske innsjøer og fant at enkelte arter som *Daphnia cucullata* hadde størst relativt forekomst under eutrofe forhold, mens *D. longispina* var mer utbredt ved meso- og oligotrofe forhold. Årsaker til dette er dels at *D. cucullata* lettere unngår fiskepredasjon pga liten kroppsstørrelse, og samtidig at den tolerer høy konsentrasjon av trådformete blågrønnalger bedre enn andre *Daphnia*-arter (Gliwicz 1980). Den calanoide hoppekrepsen *Eudiaptomus gracilis* og vannloppene *Bosmina longirostris* og *B. coregoni* hadde også høyest forekomst under eutrofe forhold, mens arter som *D. longispina* og *Holopedium gibberum* var mer vanlige under oligotrofe forhold. Tilsvarende fant Lyche (1984, 1990) at artssammensetningen i innsjøer i Oslo og Akershus endret seg fra dominans av *Cyclops scutifer*, *Heterocope appendiculata*, *Holopedium gibberum*, *Bosmina longispina* og *Daphnia longispina* under oligotrofe forhold, til dominans av *D. cucullata*, *B. longirostris*, *Thermocyclops oithonoides*, *Mesocyclops leuckarti* og *Eudiaptomus gracilis* under mer eutrofe forhold. For hjuldyrene ble *Kellicottia longispina* og *Conochilus* spp. funnet å dominere i oligotrofe innsjøer, mens *Keratella quadrata*, *Keratella cochlearis*, *Synchaeta* spp., *Brachionus* spp., *Filinia* spp., *Pompholyx sulcata* og *Polyarthra dolichoptera* var vanligst i eutrofe innsjøer. *Asplanchna priodonta* og *Polyarthra vulgaris* hadde ingen tydelig trofipreferanse i dette materialet, noe som er i samsvar med Pejlers undersøkelser av hjuldyrene i svenske innsjøer (Pejler 1964).

Artsinventaret i de naturlig næringsrike innsjøene på Romerike/Gardermoen er typisk for næringsrike innsjøer på Østlandet med høy fiskepredasjon. Små krepsdyrarter som *Bosmina longirostris*, *Daphnia cristata*, *D. cucullata*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Heterocope appendiculata* og *Eudiaptomus gracilis* dominerte i disse innsjøene, mens *B. longispina*, *D. longispina*, *H. saliens* og *Acanthodiptomus denticornis* dominerte i de mer næringsfattige innsjøene med lav fiskepredasjon.

De ulike krepsdyrartenes trofipreferanse kan belyses ved enkelte eksempler fra den landsomfattende trofiundersøkelsen som gjennomføres av NIVA. Ca. 340 innsjøer er klassifisert med hensyn til trofinivå ut fra en fem-delt skala av tilstandsklasser (Statens Forurensningstilsyn 1992). Andelen av innsjøer innenfor hver av disse klassene som ble registrert med forekomst av de enkelte arter dyreplankton er angitt i form av søylediagrammer (figur 22 og 23).

Av de litorale artene er det vannloppene *Camptocercus lilljeborgi*, *Oxyurella tenuicaudis*, *Ceriodaphnia megops*, *C. laticaudata*, *Alona costata* og *Pseudochydorus globosus* samt hoppekrepsene *Diacyclops abyssicola* og *Cryptocyclops bicolor* som er knyttet til næringsrike lokaliteter.

Endringer i funksjonell biodiversitet

Effekten av eutrofiering på den funksjonelle biodiversiteten ble analysert i en begrenset regional-undersøkelse i Oslo og Akershus (Lyche 1984). Resultatene fra denne undersøkelsen var at eutrofiering medfører en økende andel av mikrofiltratører og små makrofiltratører i dyreplanktonbiomassen, mens andelen store makrofiltratører, gripere og rovformer avtar. Dette var særlig tydelig i sterkt eutrofe innsjøer med høy fiskepredasjon. Disse

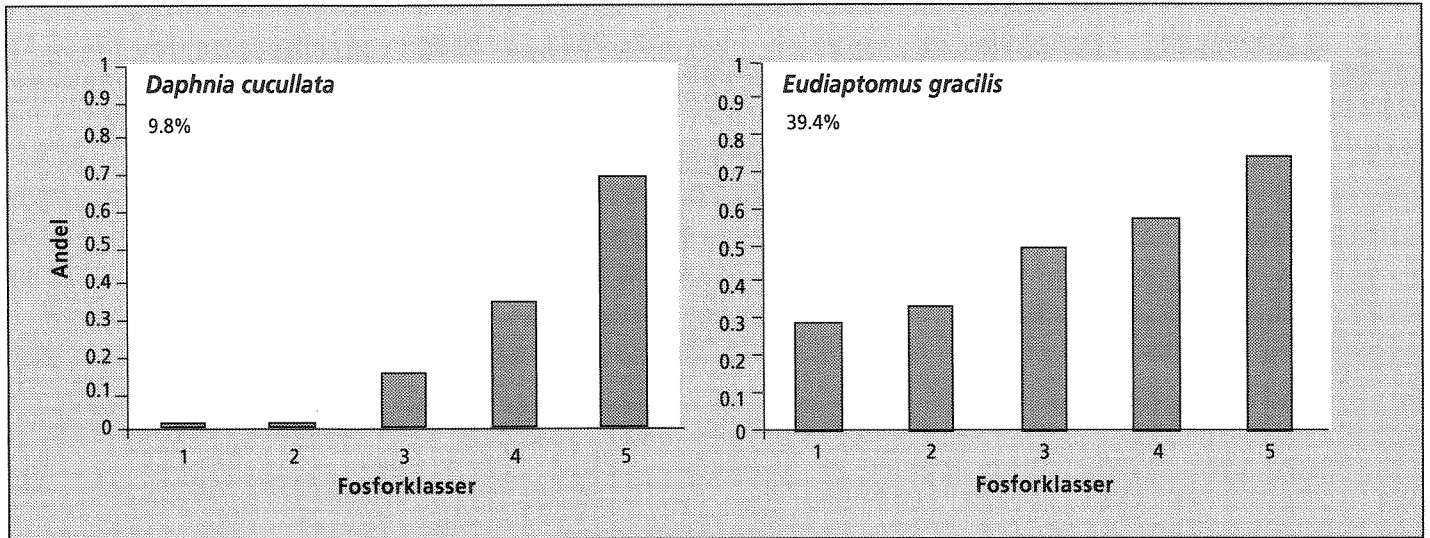
resultatene indikerer redusert funksjonell diversitet i dyreplanktonet ved kraftig eutrofiering med dominans av mikrofiltratører, noe som kan gi en mindre effektiv næringskjede, der en stor del av primærproduksjonen går tapt ved sedimentasjon og/eller ved respirasjon i det mikrobielle næringsnett. Det er imidlertid vanskelig å skille effekten av eutrofiering fra effekten av endringer i predasjonsregime. Fiskepredasjon synes imidlertid å ha en klar effekt mht. størrelsesfordelingen i dyreplanktonet.

Kunnskapsmangler:

- Et begrenset datagrunnlag tyder på at jevnhet i dyreplanktonsamfunnet avtar med eutrofiering. Dette bør testes vha. et større datamateriale.
- Tendensen til lavere artsantall i sterkt eutrofe innsjøer er basert på et spinkelt datagrunnlag. Flere data er nødvendig fra eutrofe innsjøer.
- Kunnskapen om effekter av eutrofiering på funksjonelle grupper av dyreplankton bør styrkes med et større datagrunnlag.
- For å kunne skille mellom effekten av trofigrad og effekten av fiskepredasjon på dyreplanktonets diversitet er det ønskelig med flere data fra næringsrike innsjøer med lav fiskepredasjon, såvel som fra næringsfattige innsjøer med høy fiskepredasjon.
- For å kunne skille mellom effekten av trofigrad og effekten av Ca-konsentrasjon på dyreplanktonets diversitet er det ønskelig med flere data fra næringsrike innsjøer med lav Ca-konsentrasjon, såvel som fra næringsfattige innsjøer med høy Ca-konsentrasjon.
- Forholdet mellom diversitet av litorale arter og litoral vegetasjon (tetthet, diversitet) er lite kjent.

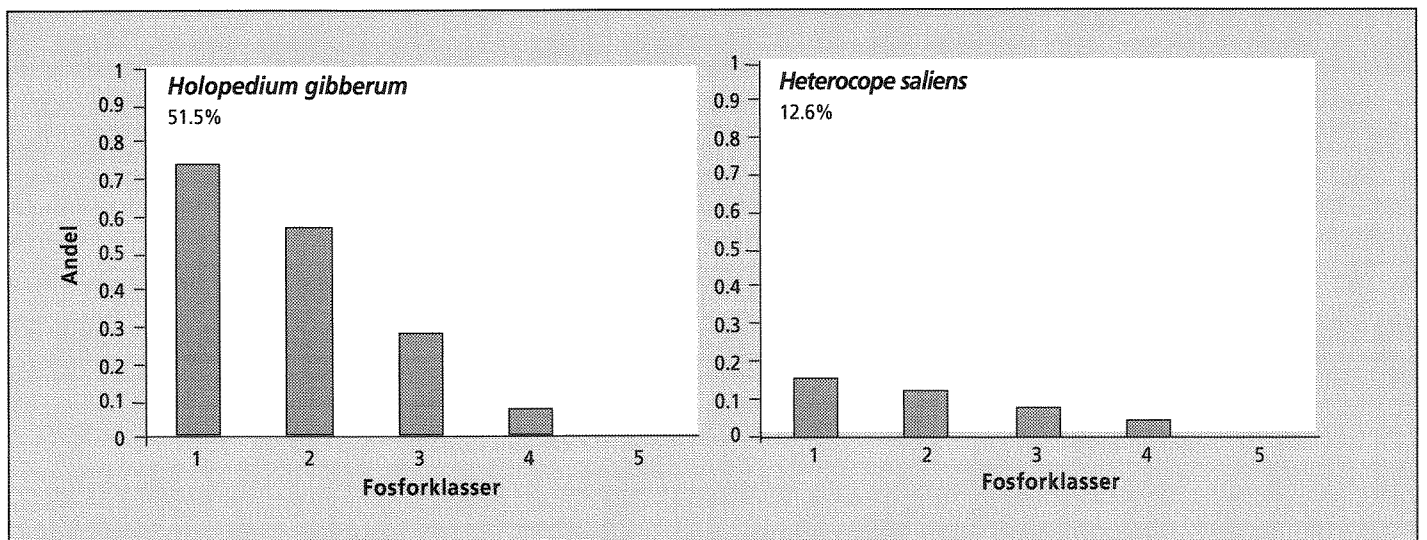
Hypoteser:

- Mesotrofe og moderat eutrofe innsjøer har større biodiversitet av dyreplankton enn oligotrofe og sterkt eutrofe innsjøer.
- Dyreplanktonsamfunnet blir mer heterogent ved eutrofiering, dvs. at det er større variasjon mellom eutrofe innsjøer sammenlignet med oligotrofe og mesotrofe innsjøer. Mindre næringsbegrensning gir større spillerom for effekter av variasjoner mellom innsjøer når det gjelder morfometri, hydrologi og næringskjedestruktur.
- Eutrofiering medfører redusert funksjonell diversitet ved at andelen mikrofiltratører og små makrofiltratører i dyreplanktonbiomassen øker, mens andelen store makrofiltratører, gripere og rovformer avtar. Dette gjelder særlig i sterkt eutrofe innsjøer med høy fiskepredasjon.
- Velutviklede bestander med undervannsvegetasjon i grunne innsjøer gir godt grunnlag for høy diversitet av litorale arter og bidrar til høy diversitet og horisontal vandring av planktoniske arter.



Figur 22

Eksempel på to planktoniske krepsdyrarter som viser økende relativ forekomst (andel registreringer av antall undersøkte lokaliteter i hver klasse) ved økende trofinivå (tilstandsklasser for fosforkonsentrasjon); vannloppen *Daphnia cucullata* og hoppekrepsen *Eudiaptomus gracilis*. Artene ble funnet i hhv. 9.8% og 39.4% av de undersøkte innsjøene. Merk: *E. gracilis* er vanlig også i sure, elektrolyttfattige innsjøer hvor den ofte er dominerende hoppekreps. Data fra Landsomfattende trofiundersøkelse av norske innsjøer (Faafeng og medarb., upubl.).



Figur 23

Eksempel på to planktoniske krepsdyrarter som viser avtakende relativ forekomst (andel registreringer av antall undersøkte lokaliteter i hver klasse) ved økende trofinivå (tilstandsklasser for fosforkonsentrasjon); vannloppen *Holopedium gibberum* og hoppekrepsen *Heterocope saliens*. Artene ble funnet i hhv. 51.5% og 12.6% av de undersøkte innsjøene. Data fra Landsomfattende trofiundersøkelse av norske innsjøer (Faafeng og medarb., upubl.).

6.2 Partikkelforurensning

Generelle trekk ved diversiteten av dyreplankton i partikkelbelastede lokaliteter:

- Redusert artsmangfold.
- Vannlopper er mer sensitive enn hoppekreps.
- Store filtratorer som f.eks. *Daphnia* er mest sensitive.
- Partikkelens konsentrasjon, størrelse og morfologi er avgjørende for omfanget av effektene på artsdiversiteten av dyreplankton.

- Økende partikkelmengde gir redusert reproduksjon og overlevelse.
- Redusert sikt endrer predasjonsforholdene for fisk som kan føre til forandringer i artssammensetningen i dyreplanktonet.
- Redusert lysgjennomtrengelighet vil senke primærproduksjonen og endre artssammensetningen av dyreplankton.

I de senere år er partikkelforurensning som følge av ulike typer anleggsvirksomhet (knuseverk, veifyllinger, tunnelprensning, kraftutbygging) og arealbruk (høstpløying, drenering, fjerning av

kantvegetasjon) blitt et økende problemområde med økende kunnskapsbehov. Imidlertid er det gjort lite systematisk arbeid på dette området, og effekter av viktige variable som partikkelmorfoloji, kornfordeling, temperatur og eksponeringstid er svært lite kjent. Det samme kan sies om effekter på ulike stadier og arter innen dyreplanktonet.

Tellenesvatn i Sokndal (Rogaland) tilføres store mengder finpartikulært uorganisk materiale som stammer fra gruvedriften til Titania A/S. Dette fører til stor sedimentasjon og høy turbiditet (Halvorsen & Pedersen 1988). Bunnfaunaen er meget dårlig utviklet med ekstremt lave tettheter. Tettheten av planktoniske og litorale krepsdyr er også ekstremt lav. Vannloppen *Chydorus sphaericus* synes imidlertid å være relativt tolerant ovenfor stort partikkelinnhold.

Borgstrøm (1973) viste at regulering med påfølgende tilslamming ga klare negative økologiske effekter i Mårvann. Den dramatiske reduksjonen i ørretfangsten ble for en stor grad forklart med nedslamming av bunnområder og reduksjon av næringsdyr, spesielt skjoldkreps. Borgstrøm et al. (1986) viste også at vannloppen *Holopedium gibberum* ble redusert til svært lave tettheter etter tilslamming av Ringedalsmagasinet, noe som fikk negative effekter for ørreten i vannet.

Kirk & Gilbert (1990) fant at fire testede arter av vannlopper (*Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia dubia*, *Daphnia ambigua* og *D. pulex*), alle ble sterkt negativt påvirket av suspenderte leirpartikler ved konsentrasjoner over 50 mg/l, mens fire arter av hjuldyr ikke viste noen negativ respons. Det ble også funnet at fødebehovet for å opprettholde populasjonsvekst hos *Daphnia* ble mer enn doblet ved en partikkelkonsentrasjon på 50 mg/l. Scholtz et al. (1988) viste også at konkurranse mellom ulike arter av *Daphnia* ble påvirket av uorganiske partikler i vannet, og at dette i stor grad kunne tilskrives endrete predasjonsforhold hos fisk ved redusert sikt i vannet.

Hessen (1992) viste i laboratorieforsøk at vesentlige forskjeller i type næringsinntak mellom de ulike hovedgruppene av dyreplankton kan være en årsak til forskjeller i respons ved eksponering for uorganiske partikler. Vannloppen *Daphnia magna* og hoppekrepsen *Eudiaptomus gracilis* ble eksponert for finpartikulært borestøv med partikkelkonsentrasjoner 10, 50 og 100 mg/l (Hessen 1992). Allerede ved eksponering for 10 mg/l ble det funnet redusert overlevelse hos juvenile individer av *Daphnia*. Overlevelsen hos voksne individer av *Daphnia* ble ikke tilsvarende redusert, selv ved de høyeste konsentrasjonene. Imidlertid var det en reduksjon i eggproduksjonen hos eksponerte individer, men denne forskjellen var ikke stor. Ved uselektivt inntak av slampartikler kan man forvente en økt egenvekt og eventuelt mekaniske skader på selve filtreringsapparatet. Eksponerte *Daphnia* økte sin vekt med nesten 25 % i forhold til kontrollindivider og økningen forventes å være mer ved ikke optimale forhold utenfor laboratoriet. Tilsvarende vektøkning ble ikke funnet hos hoppekrepsen, noe som skulle indikere en konkurransefordel hos disse i forhold til vannlopper ved partikkelforurensning. Selv høye konsentrasjoner av relativt kantete partikler synes imidlertid ikke å gi noen direkte skader hos *D. magna* (Hessen 1992).

Kunnskapsmangler:

- Betydningen av ulike partikkeltyper på artsdiversiteten er ikke kjent.
- Arters toleranse for ulike partikkelkonsentrasjoner bør testes eksperimentelt.

Hypoteser:

- Økte tilførsler av uorganiske partikler medfører redusert artsdiversitet.
- Lav produktivitet i bresjøer på grunn av redusert lysgjennomgang og reduserte konsentrasjoner av biotilgjengelige næringssalter gir lavt artsantall av dyreplankton.
- Uselektivt opptak av store mengder uorganiske partikler hos filtratorene (vannloppene) medfører redusert artsantall og en økt dominans av hoppekreps.

6.3 Saltforurensning

Generelt finnes det lite kunnskap om betydningen av økte salttilførsler på diversiteten av dyreplankton og litorale krepsdyr.

I byer og tettstedsnære områder kan den økende saltholdigheten i overflateavrenningen, p.g.a. stadig økende bruk av veisalt, forventes å gi økt saltkonsentrasjon i innsjøer. Effekten vil være størst i små lokaliteter.

Effekten av saltforurensning, i denne sammenheng i forbindelse med veisaltning, på biodiversiteten i dyreplanktonsamfunnet er ikke systematisk studert, men det er grunn til å anta at denne snarere vil øke enn avta ved svak saltforurensning. Dette er sannsynlig fordi de fleste norske innsjøer er svært ionefattige fra naturens side, og at en svak økning i ionestyrken derfor vil være til fordel for de fleste dyreplanktonartene. Et unntak kan være typiske bløtvannarter som *Holopedium gibberum*, som kan tenkes å bli lettere utkonkurrert av andre vannlopper ved økt salttilførsel.

Små og relativt dype innsjøer kan imidlertid tenkes å få redusert biodiversitet ved saltforurensning, særlig dersom saltholdig vann legger seg i de dype vannlagene og dermed gir økt sannsynlighet for stagnasjon av bunnvannet (meromiks). I Padderudvann i Asker som ligger nær E-18 har vannmassene blitt stadig saltere i de senere år, og dette har forsterket innsjøens meromiktiske situasjon (Bækken & Jørgensen 1994). Bunnvannet i slike innsjøer er anoksisk, og alle arter som overvintrer som hvileegg i sedimentene vil etterhvert kunne forsvinne, eller få vesentlig redusert forekomst. Dyreplanktondata fra denne innsjøen viser at artsantallet var lavere i 1992 (8 arter) enn i 1979 (12 arter), og at kaldstenoterme arter som f.eks. *Cyclops scutifer* og *Keratella hiemalis* har fått en vesentlig redusert forekomst (Lyche 1984, Bækken & Jørgensen 1994). Dette er arter som ofte befinner seg under termoklinen om sommeren, og som derfor får innskrenket sitt habitat når en stadig økende del av dypvannet blir anoksisk.

Det er også kjent at økte salttilførsler kan redusere/oppheve naturlig meromiks gjennom økt omrøring av vannmassene. Svinsjøen i Asker er et slikt eksempel (Kjensmo 1997).

Innsjøer og tjern i nærheten av byer og tettsteder rundt Oslofjorden (Østfold, Vestfold og Akershus) og muligens Trondheimsfjorden kan tenkes å være i faresonen mht. saltforurensning.

Kunnskapsmangler:

- Hvilke innsjøer kan være i faresonen for uheldige effekter av saltforurensning?
- Hva er tålegrensen for saltholdighet for ulike dyreplanktonarter i ferskvann?
- Kan salttilførsler motvirke forsuring på samme måte som kalking?

Hypoteser:

- Lav salttilførsel fra veier, byer og -tettsteder gir økt artsdiversitet, men med tap av typiske bløtvannarter, mens stor salttilførsel kan gi redusert artsdiversitet, særlig i kalkrike innsjøer under marin grense.
- Stor salttilførsel kan gi økt sannsynlighet for utvikling/forsterkning av meromiktiske forhold i små, dype innsjøer, noe som kan føre til redusert artsdiversitet og endret artssammensetning i dyreplanktonet, bl.a. med redusert forekomst av kaldstenoterme arter.

6.4 Forsuring

Generelle trekk ved forsuring:

- Redusert artsdiversitet ved lav pH (<6,0/5,5).
- Sensitiviteten mht. forsuring er svært varierende mellom arter av dyreplankton. Daphniene er de mest sensitive fulgt av andre vannlopper og cyclopoide hoppekreps. Calanoide hoppekreps og hjuldyr er antatt å være mest tolerante mht. forsuring, men det kan være store variasjoner i sensitivitet innen alle gruppene.
- Humus vil kunne modifisere effekten av forsuring.

Dyreplanktonsamfunnet kan gjennomgå store strukturelle endringer ved forsuring. Totalt antall arter reduseres (Confer et al. 1983, Havens 1991), samfunnets kompleksitet reduseres (Havens 1991, Havens 1993) og det er store endringer i dominansforholdene (Confer et al. 1983, Tessier & Horwitz 1990). Det sterkeste og mest generelle mønsteret er at daphnier er minst forsuringstolerante etterfulgt av andre vannlopper, cyclopoide hoppekreps og hjuldyr (Hobæk & Raddum 1980, Brett 1989, Keller et al. 1990). Av predatorartene er *Mysis relicta* regnet for å være minst forsuringstolerant med sterkt redusert tetthet ved pH<5,6 (Schindler et al. 1985), mens larver av svevemygg (*Chaoborus* sp.) er registrert ned mot pH 4,5 (f.eks. Sprules 1975, Sierszen & Frost 1993). Antall arter av krepsdyr og hjuldyr reduseres og den relative betydningen av daphnier avtar. Dyreplanktonbiomassen viser også svak tendens til reduksjon i sure innsjøer (Confer et al. 1983, Morling og Pejler 1990, Siegfried & Sutherland 1992). Økt andel av hjuldyr og små krepsdyrarter er funnet i enkelte undersøkelser (Sprules 1975, Yan & Geiling 1985, Arvola et al. 1986) men resultatene er ikke entydige. Havens (1992) fant redusert effektivitet mht. energiomsetning i forsurede lokaliteter.

Artsantallet av vannlopper og andre grupper av dyreplankton avtar i sterkt sure innsjøer. Humus har imidlertid en positiv effekt

på artsantallet i sure innsjøer. En undersøkelse av 21 innsjøer i Sør-Norge (Hobæk & Raddum 1980) viste at klare, sure innsjøer med pH under 5,0 hadde gjennomsnittlig lavere artsantall av alle tre grupper av dyreplankton (vannlopper, hoppekreps og hjuldyr) sammenlignet med tilsvarende sure innsjøer påvirket av humus (**figur 24**). For de forsuringfølsomme artene synes det som om humus virker dempende på surstress. Humuspartiklene kan også være viktig kilde til næring for dyreplanktonet (se kap. 5.4). Høyest artsantall hadde imidlertid de mindre sure innsjøene (pH>5,5).

Forsuring fører i seg selv til kortere levetid av og reduksjon i mengden av DOC i vann. Sammenhengen mellom innsjøens humusinnhold og effekter av økt UV-innstråling er berørt i kap. 5.4 om humus. Resultater fra Canada tyder på at den kombinerte effekten av forsuring og økt UV-innstråling er tydelig i noen områder (Wright & Schindler 1995, Schindler et al. 1996). Biologiske samfunn i arktiske og alpine områder vil være særlig utsatt ved økt UV-innstråling.

Krepsdyrsamfunnene i forsurede lokaliteter består av forsuringstolerante arter (**tabell 4**). Mange av disse har en vid toleranse for de fleste miljøfaktorene og er vanligvis til stede i alle typer biotoper (eks. *Bosmina longispina*, *Chydorus sphaericus*). Det finnes også noen konkurransesvake arter som øker i dominans i forsurrede innsjøer pga. redusert predasjon fra fisk eller redusert konkurranse fra andre krepsdyrarter. Med mulige unntak av vannloppen *Holopedium gibberum* (Hamilton 1958, Hessen et al. 1995a) kjenner vi imidlertid ikke til noen syreelskende (acidofile) arter av krepsdyr i norsk fauna. For *Holopedium* er det antydning at høy pH (>7,5) kan være direkte skadelig for dannelsen av gelékappen (Hessen et al. 1995a), men ved pH-nivåer som er mer typiske for norske forhold, vil det antagelig være konkurranse med andre vannlopper (eks. *Daphnia*) som er avgjørende for artens tilstedeværelse.

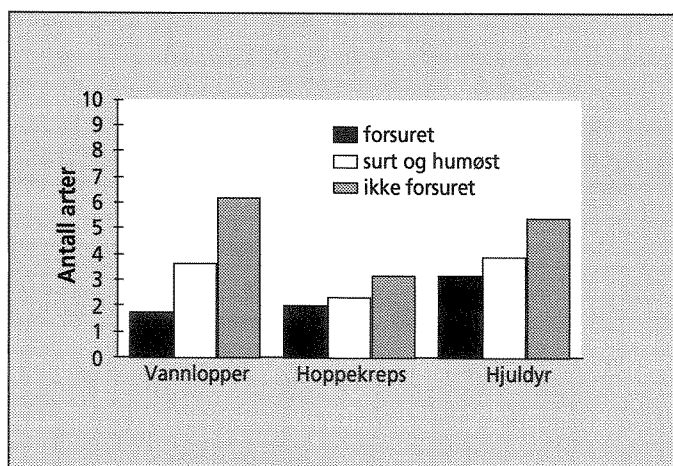
Ved kalking kommer nye arter inn og flertallet av eksisterende arter øker i tetthet (Walseng et al. 1995b). I en del av de kalkede innsjøene finnes arter som er vanlig å finne i mer næringsrike/kalkrike innsjøer og sjelden i næringsfattige klarvannssjøer (eks. *Eucyclops macrurus*, **figur 25**). En del av disse kalkingslokalitetene har antagelig oppnådd en vannkvalitet etter kalking som er "bedre" enn opprinnelig vannkvalitet for regionen. Den frekvensvise fordelingen av de to nært beslektede vannloppene *Alona costata* og *A. rustica* mht. pH-gradienten viser betydning av sikre artsbestemmelser (**figur 26**).

Kompleksiteten i dyreplanktonsamfunnet ble studert ved sammenlikning av dyreplanktonet fra 25 ionefattige innsjøer i USA (pH 4,7-7,2). Totalt artsantall, antall predator-byttedyr interaksjoner, gjennomsnittlig antall interaksjoner pr. art og gjennomsnittlig antall byttedyr pr. predator var positivt korrelert med innsjøens pH. En negativ korrelasjon mellom pH og graden av omnivor og kannibalisme ble også funnet (Havens 1991).

Effektene på akvatiske økosystemer er et komplekst samspill mellom direkte pH-effekter, effekter av giftige Al-fraksjoner og indirekte effekter gjennom endringer i interaksjoner mellom arter/trofiske nivåer.

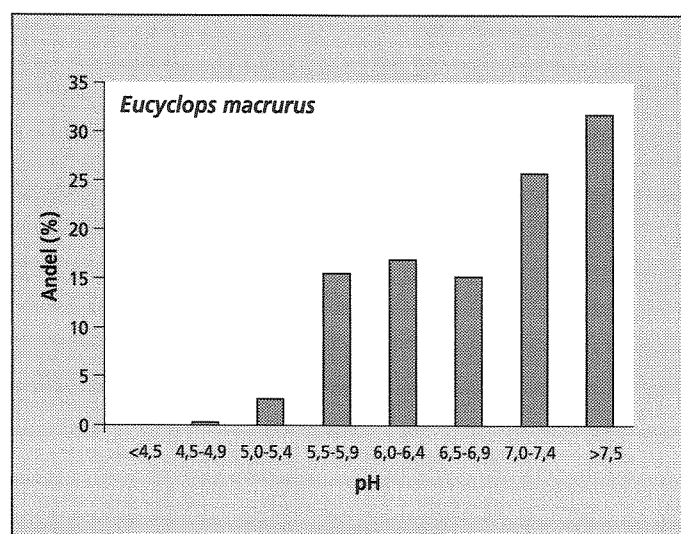
Tabell 4. En oversikt over krepsdyrarter som anses som sensitive for forsurening, versus forsureningstolerante arter. De to gruppene må ikke betraktes som endene av en absolutt gradient. Arter som er ført opp i samme rad vil imidlertid ofte kunne erstatte hverandre.

	Sensitive for forsurening	Forsuringstolerante
Vannlopper	<i>Daphnia</i> spp. <i>Ceriodaphnia pulcella</i> <i>Alona rectangula</i> <i>Alona costata</i> <i>Chydorus gibbus</i> , <i>C. piger</i> , <i>C. latus</i> <i>Pseudochydorus globosus</i>	<i>Bosmina longispina</i> , <i>Holopedium gibberum</i> <i>Diaphanosoma brachyurum</i> <i>Alona rustica</i> <i>Alonella excisa</i> <i>Chydorus sphaericus</i> <i>Acantholeberis curvirostris</i> <i>Streblocerus serricaudatus</i>
Hoppekrebs	<i>Mixodiaptomus laciniatus</i> <i>Eucyclops macrurus</i> , <i>E. macruroides</i> , <i>E. speratus</i> <i>Acanthocyclops robustus</i>	<i>Acantodiaptomus denticornis</i> , <i>Eudiaptomus gracilis</i> <i>Heterocope saliens</i> <i>Eucyclops serrulatus</i> , <i>Diacyclops</i> spp. <i>Acanthocyclops vernalis</i>



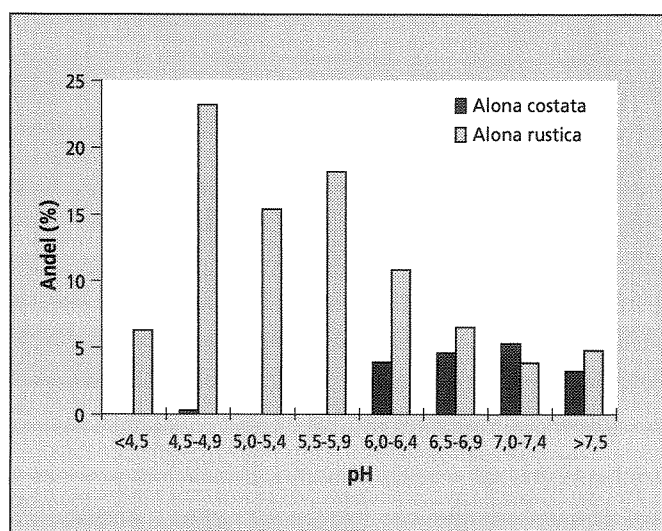
Figur 24

Gjennomsnittlig artsantall av planktoniske vannlopper (Cladocera), hoppekrebs (Copepoda) og hjuldyr (Rotatoria) i 21 innsjøer i Sør-Norge. Innsjøene er klassifisert som sure klarvannssjøer, sure humøse sjøer, og ikke forsurede klarvannssjøer (modifisert etter Hobæk & Raddum 1980).



Figur 25

Forekomst av *Eucyclops macrurus* (Cyclopoida, Copepoda) i forhold til pH. Andel som prosent av totalt antall undersøkte lokaliteter innenfor hver klasse (fra Walseng et al. 1995).



Figur 26

Forekomst av *Alona costata* og *A. rustica* (Cladocera) i forhold til pH. Andel som prosent av totalt antall undersøkte lokaliteter innenfor hver klasse (Walseng, upubl.).

Paleolimnologi, som omfatter studier av sedimentkjerner, er et godt hjelpemiddel for å rekonstruere tidligere fauna. Kiselalger (Renberg & Hellberg 1982) har vært en sentral gruppe i denne sammenheng, men også daphnier (Nilssen 1984), chydorider (Frey 1968, Whiteside 1970, Sandøy & Nilssen 1986, Battarbee et al. 1990) og fjærmygg (Schnell & Raddum 1993) er brukt. Studier av kjerneprøver har bl.a. vist at en forsuringfølsom gruppe som daphnier avtok i antall allerede fra tidlig på 1900-tallet (Nilssen 1984).

Kunnskapsmangler:

- Hvilken rolle aluminium spiller mht. forsuringsskader på invertebrater.
- Den relative betydningen av direkte forsuringseffekter vs. indirekte effekter pga. endringer i samfunnets artssammensetning, funksjon og struktur.
- Effekter av forsuring på forholdet mellom de ulike funksjonelle gruppene av dyreplankton og litorale krepsdyr.
- Samvirkning mellom forsuring og globale klimaendringer (økt UV-innstråling).

Hypoteser:

- For invertebratene generelt, og dyreplanktonet spesielt, er de indirekte effektene viktigere enn direkte negative effekter ved moderat forsuring.
- Bortfall av fiskepredasjon er den viktigste strukturerende faktoren for planktonsamfunnet ved forsuring.
- Forsuring fører til en endring av samfunnet fra arter med spesielle miljøkrav til stress-tolerante arter med en vid utbredelse (euryøke arter).
- Antall interaksjoner avtar og samfunnene blir "enkler".
- Funksjonene (energiomsetning, produksjon) i samfunnet endres bl.a. gjennom tap av større vannlopper som *Daphnia*.
- Forsuring øker effekten av globale klimaendringer gjennom bl.a. nedbrytning av humusstoffer som fører til at UV-stråling trenger dypere ned i vannmassene.

6.5 Kalking

Generelle trekk ved diversiteten av dyreplankton og litorale krepsdyr i kalkete lokaliteter:

- Høyt artsantall sammenlignet med forsurede innsjøer.
- Artssammensetningen vil nærme seg forholdene i ukalkete referanselokaliteter med god vannkvalitet men vil ofte avvike noe fra denne.
- Totalt artsantall av dyreplankton og hvilke arter som etablerer seg vil være avhengig av både direkte effekter av kalking (økt pH og kalsium, reduserte mengder aluminium) og indirekte effekter, bl.a. av predasjon fra fisk. Hvor raskt fiskepopulasjonene etablerer seg etter kalking vil være avgjørende for sammensetningen i planktonsamfunnet.

Effekter av kalking på invertebrater er grundig behandlet i Walseng et al. (1995b) og Aagaard & Framstad (1997). Vi vil derfor ikke gå nærmere inn på denne problemstillingen, men kun nevne at kalkingsvirksomheten i Norge etter hvert har nådd et omfang som kan få store konsekvenser for det biologiske mangfoldet i ferskvann.

Kunnskapsmangler:

- I hvilke grad dagens kalkingsomfang og nivåer av kalktilførsler medfører endringer i det biologiske mangfoldet (artsinventar, artssammensetning) som avviker fra forventet naturtilstand.

Hypoteser:

- Kalkede innsjøer har en fauna som er mer lik hverandre enn tilsvarende ikke kalkede lokaliteter.
- Dagens kalkingsomfang og nivåer av kalktilførsler fører til en endring av det biologiske mangfoldet i retning av forventet naturtilstand mht. antall arter. Artssammensetningen vil imidlertid avvike fra naturtilstanden og være representativ for mer "kalkrike" lokaliteter i Norge.

6.6 Metallforurensning

Generelle trekk ved diversiteten av dyreplankton og litorale krepsdyr i metallbelastede lokaliteter:

- Redusert artsdiversitet.
- Redusert kompleksitet, dvs. enklere næringsnett.
- De største vannloppene er mest sensitive og forsvinner først.
- En forskyvning i artssammensetningen mot en dominans av euryøke krepsdyrarter (*Bosmina* spp. og hoppekreps) og hjuldyr.
- I laboratoriet vil selv lave metallkonsentrasjoner kunne gi negative effekter mht. vekst, overlevelse og reproduksjon. Effekter på populasjons- og samfunnsnivå under ellers naturlige forhold er sterkt avhengig av sekundære effekter som skyldes interaksjoner mellom arter.
- Humus vil kunne modifisere effekten av metallbelastninger. Tilsvarende effekt vil kunne forventes med økende trofegrad og økende Ca-konsentrasjon/ionestyrke mens kombinasjonen av flere metaller vil kunne virke både antagonistisk og synergistisk.

De fleste studier av negative effekter på dyreplankton og andre akvatiske organismer er basert på kortvarige laboratorietester med en art og ett metall, under forhold som ofte er svært forskjellig fra det man finner i naturen. Det finnes imidlertid noen få felteksperimenter der effekter av metaller på struktur og funksjon av dyreplanktonsamfunn er undersøkt (Urech 1979, Marshall & Mellinger 1980, Marshall et al. 1981, Havens 1994, Schartau 1994, Schartau 1996). Det generelle mønsteret er: redusert total biomasse, redusert andel av vannlopper, økt andel av hjuldyr og hoppekreps, redusert kompleksitet/diversitet og redusert effektivitet mht. karbon- og energiomsättning.

Sensitiviteten for spormetaller er artsavhengig og vil dessuten variere med alder, størrelse, utviklingstrinn, kjønn og fysiologisk status. Generelt er umodne individer mer sensitive overfor giftige forbindelser enn voksne vannlopper (f.eks. Lalande & Pinel-Alloul 1984, Jones et al. 1991). Vannloppene er antatt å være mer sensitive for metallbelastninger enn hoppekrepsene og blant vannloppene er daphniene regnet som mest følsomme. Følgende rekkefølge av dyreplanktongrupper mht. sensitivitet for kadmium er rapportert: *Daphnia longispina* > *Holopedium gibberum* > *Bosmina longirostris* / *B. longispina* > calanoide hoppekreps > cyclopoide hoppekreps (Baudouin & Scoppa 1974, Marshall & Mellinger 1980, Lawrence & Holoka 1987, Schartau 1996). Det er imidlertid vist

at det kan være store forskjeller mellom arter av *Daphnia* (Moore & Winner 1989, Havens 1994). De mest benyttede testorganismene i standard giftighetstester, *D. magna* og *D. pulex*, er f.eks. mindre sensitive for kobberbelastning enn vanlige innsjøformer som *D. galeata*, *Chydorus sphaericus* og *B. longirostris* (Koivisto et al. 1992). Generelt er det en stor variasjon i respons hos en og samme art. Mulige kilder til variasjon inkluderer (1) variasjon i testbetingelsene, dvs. miljøforholdene, (2) genetiske forskjeller innen en art mht. metalltoleranse (Baird et al. 1990) og (3) utvikling av resistens mot miljøgifter ved fysiologisk tilpassning (LeBlanc 1982, Klerks 1987). Økt kadmium-resistens gjennom syntese av metallothionin-lignende proteiner ved eksponering for ikke-dødelige nivåer av kadmium er registrert (Bodar et al. 1990). Det siste er proteiner av lav molekylvekt som har en selektiv evne til å binde metallioner som Zn, Cd og Cu. I tillegg må man i feltstudier ta hensyn til sekundære effekter via biologiske interaksjoner.

I forbindelse med metallforurensninger (Cu, Zn, Cd) fra Storwartz gruver (Røros) er det gjennomført undersøkelser av plante- og dyreplankton, bunndyr og fisk i Hittervassdraget (Grande et al. 1996). Dyreplanktonet i de nedenforliggende innsjøene Djupsjøen, Stikkilen og Hittersjøen hadde klart færre arter enn i referansesjøen Store Hittersjøen. I Djupsjøen manglet både *Holopedium gibberum* og *Daphnia* spp. og disse ble kun registrert ved lave tettheter i Stikkilen og Hittersjøen. Hoppekrepsene *Arctodiaptomus laticeps* og *Cyclops scutifer*, vannloppen *Bosmina longispina* samt flere av hjuldyrene så derimot ut til å klare seg bra. Konsentrasjonene av kobber (29 µg/l) og sink (123 µg/l) i Djupsjøen er såvidt høye at det er rimelig å anta at dette kan være årsak til lavere artsantall og fravær av bl.a. daphnier i denne innsjøen.

I forbindelse med kartlegging av forurensningsbelastningen fra Pechenga nikkel industrien på Øst-Kola er det gjennomført ferskvannsbiologiske undersøkelser i Pasvikvassdraget samt totalt 45 mindre innsjøer i grenseområdet Norge-Russland i perioden 1990-96 (Nøst et al. 1991, Langeland 1993, Nøst et al. 1997). Utvalget av innsjøer inneholder gradienter mht. trofigrad, fiskepredasjon, forsuring og metallforurensninger og resultatene kan derfor være vanskelig å tolke. I de mest belastede lokalitetene er konsentrasjonen av nikkel svært høy (snitt: 72-336 µg/l) i tillegg til høye konsentrasjoner av andre metaller som kobber, sink og delvis mangan. Av planktoniske krepsdyr er kun en (*Eudiaptomus graciloides*) eller to (*E. graciloides* og *Bosmina longispina*) arter registrert. Også blant de litorale artene var det et redusert artsmangfold sammenlignet med referanselokalitetene. Dyreplanktonet fra åtte stasjoner i Pasvikvassdraget er studert i perioden 1990-92 og en presentasjon av resultatene er gitt i kap. 7.3.

Kunnskapsmangler:

- Effekter av lavdose, kroniske belastninger på naturlige populasjoner og samfunn under forhold som er typiske for Norge, dvs. lavt ioneinnhold og lave temperaturer.
- Effekter av metallforurensning på forholdet mellom de ulike funksjonelle gruppene av dyreplankton og litorale krepsdyr.
- Samvariasjon mellom ulike metaller og andre miljøbelastninger, f.eks. forsuring og eutrofiering.

Hypoteser:

- Når det gjelder invertebratene generelt, og dyreplanktonet spesielt, er de indirekte effektene viktigere enn direkte negative effekter ved moderate belastninger.
- Metallbelastninger fører til en endring av samfunnet med avtagende andel sensitive arter med spesifikke miljøkrav og økende dominans av euryøke arter.
- Antall interaksjoner avtar og samfunnene blir "enkler".

6.7 Organiske miljøgifter

Generelle trekk ved diversiteten hos dyreplankton og litorale krepsdyr relatert til belastning av organiske miljøgifter:

- Indirekte effekter kan være viktigere enn direkte effekter.
- Toleransegrensene med hensyn til giftighet kan være svært forskjellige for ulike arter/taxa og for ulike utviklingsstadier og dessuten variere med forskjellige organiske forbindelser.
- Insektmidler vil særlig ramme arter/dyregrupper som representanter (er beslektet med) målgruppen, dvs. krepsdyr og svevemygglarver (*Chaoborus*) i motsetning til hjuldyr.

Karakteristisk for mange av de organiske miljøgiftene er at de i ulik grad biokonsentreres (høyere konsentrasjoner i organismer enn i vann), bioakkumuleres (økning i konsentrasjoner med alder/størrelse) og biomagnifiseres (økning i konsentrasjoner oppover i næringskjedene). Virkningene av organiske miljøgifter i økosystemene er ofte svært kompliserte bl.a. fordi det i mange tilfeller dreier seg om flere stoffer gjerne i kombinasjoner med f.eks. spormetaller. Dessuten kan ulike forbindelser virke høyst forskjellig på ulike organismer. I en oversiktsartikkel om skader på hormonsystemene og reproduksjonen hos marine organismer konkluderer Reijnders & Brasseur (1992) med at persistente klororganiske forbindelser (spesielt PCB) synes å skape størst grunn for bekymring bl.a. fordi konsentrasjonene i økosystemene antas å øke i framtida.

Vi har ikke kjennskap til eksempler fra "naturlige" norske innsjøsystemer der det er registrert skader på arter eller endret artsdiversitet innen dyreplanktonet som følge av eksponering for persistente organiske miljøgifter. For tiden pågår en større landsomfattende undersøkelse for å kartlegge forurensningsgraden av bl.a. PCB, HCB, lindan, DDT (med metabolitter) og PAH i norske innsjøsedimenter i regi av SFT (Rognerud et al. 1997). Undersøkelsen vil kunne gi indikasjoner på om det finnes lokaliteter med så høye konsentrasjoner at det kan gi mistanke om skader på ferskvannsorganismer. Det synes rimelig å anta at eventuelle skader vil kunne dreie seg om både direkte effekter på dyreplanktonet og (kanskje like sannsynlig) mer indirekte effekter som følge av endret predasjonspress fra fisk dersom fiskebestander skades.

Det er velkjent at en lett nedbrytbar og mye anvendt gift som rotenon (brukes for å utrydde/ redusere uønskede fiskebestander) også virker akutt giftig på hjuldyr og krepsdyr i normale doseringer (se f.eks. Anderson 1970). Sjusjøen i Hedmark ble behandlet med rotenon i slutten av mai 1990 for å redusere den tette abborbestanden. Etter ca. 4 uker ble det bare funnet 5 hjuldyrarter i dyreplanktonet (hvorav 3 med svært få individer), mens det på denne årstida i tillegg vanligvis registreres 3 hoppekreps-

arter og 5-7 vannloppearter (Rognerud et al. 1990, Løvik et al. 1993). Flere vannloppearter etablerte betydelige bestander i løpet av sommeren og høsten samme år p.g.a. klekking av hvileegg som overlevde behandlingen. Hopperekreps ble imidlertid ikke registrert i planktonet dette året. To år etter rotenon-behandlingen hadde Sjusjøen igjen et dyreplankton-samfunn som bestod av de opprinnelige artene, men hvor storvokste arter og individer utgjorde en større andel enn før behandlingen. Årsaken var antagelig et lavere predasjonspress fra fisk.

Analysen av rester av vannlopper i sedimentkjerner fra to toxaphen-behandlede innsjøer og ett ubehandlet innsjøbasseng i Kanada viste at det var både direkte korttidseffekter av toxaphen og mer indirekte langtidseffekter av etterfølgende fiskeutsettinger (Miskimmin & Schindler 1994). Toxaphen er en blanding av polyklorerte forbindelser som ble brukt i USA og Kanada både for å redusere fiskebestander og som et pesticid i landbruket. I innsjøen med høy toxaphen-konsentrasjon gikk de planktoniske vannloppene sterkt tilbake i antall, og dominansen endret seg raskt fra små- til storvokste former. *Bosmina* ble redusert med ca. 90 % i forbindelse med behandlingen og forsvant senere ettersom invertebrate predatorer som *Chaoborus* økte som respons på liten overlevelse av utsatt fisk. Akutt gifteffekter ble ikke registrert i innsjøen som hadde lavere toxaphen-konsentrasjon. I begge sjøene ble den stedbundne planktonspisende fisken utryddet, og utsettingene av regnbueørret var delvis mislykkede. Dette førte til dominans av store invertebrater.

Peither et al. (1996) gjennomførte innhengningsforsøk med "naturlige" dyreplanktonsamfunn og tilsetninger av insektmidlet lindan i konsentrasjoner fra 0-50 µg/l. Forsøkene viste at svevemygglarven *Chaoborus flavicans* og cyclopoide nauplier (*Eucyclops serrulatus*) fikk sterkt nedsatt overlevelse ved lindan-konsentrasjoner i størrelsesorden 2-12 µg/l og høyere. Det ble ikke funnet lindan-induserte effekter hos vannloppene *Daphnia longispina* og *Chydorus sphaericus*. Hjuldyrene ble sannsynligvis heller ikke direkte berørt, men tap av den viktigste predatoren (*C. flavicans*) førte til økte tettheter av *Asplanchna priodonta*. Dette var trolig årsaken til markert nedgang i tettheten av *Keratella quadrata* som regnes for å være et viktig byttedyr for *Asplanchna*.

Daphnier (spesielt *D. magna* og *D. pulex*) er mye brukt i laboratorietester for vurdering av giftighet av forskjellige stoffer. NIVA har bl.a. brukt slike tester for økotoksikologisk karakterisering av 22 tøyvaskemidler (Källqvist 1994). Det ble konkludert med at samtlige vaskevann var giftige for testalgen *Selenastrum capricornutum* og for vannloppen *Daphnia pulex*. Det var imidlertid store forskjeller i graden av giftighet for de forskjellige vaskemidlene. Resultatene viste at vaskevannet fra en normalvask (ca. 80 l) måtte fortynnes i opptil 30 000 l vann for å komme ned til en konsentrasjon som tilsvarte LC₅₀-verdien (eller EC₅₀-verdien for alger). Biologisk nedbrytning og kjemisk felling sammen med kloakkvann reduserte vaskevannets giftighet. Videre ble det konkludert med at tensidene (overflateaktive stoffer) trolig er den viktigste komponenten med hensyn til gifteffekter, og at den store variasjonen i giftighet sannsynligvis skyldtes forskjeller i mengde og type tensider.

Hessen et al. (1994) gjorde akutt giftighetstester i laboratorium med *Daphnia magna* og *Daphnia pulex* samt omfattende innhengningsforsøk med "naturlige" dyreplanktonsamfunn for å undersøke effekter av fire vanlig brukte plantevernmidler i Norge. De konkluderte bl.a. med at de testede ugressmidlene (klorsulfuron, glyfosat og propiconazole) neppe representerte noe stort problem for dyreplankton med de konsentrasjonene som er rapportert fra overflatevann her i landet. Insektmidlet dimetoat var derimot langt mer giftig overfor krepsdyr, og da spesielt vannloppene, enn de nevnte herbicidene. Det ble f.eks. registrert 100% dødelighet av *Daphnia longispina* i innhengningene ved en konsentrasjon på 10 µg/l. Forsøkene viste betydelige forskjeller i følsomhet hos forskjellige arter. Krepsdyrene var mest sensitive overfor insektmidlet, mens hjuldyrene viste motsatt effekt. Hjuldyrene gav ingen negativ respons på dimetoat, men viste negativ respons (redusert individantall i forhold til kontroll) i innhengninger med klorsulfuron og glyfosat. Disse forskjellene var ikke overraskende ettersom krepsdyrene i likhet med insektene tilhører dyrerekken Arthropoda (Leddyrene) og dermed representerer målorganismer for dimetoat. Hjuldyrene står derimot taksonomisk fjernt fra krepsdyrene og er langt mindre sensitive overfor denne giften. I forbindelse med denne undersøkelsen ble det ikke funnet sterke indirekte effekter av ugressmidler på dyreplanktonet som kunne skyldes redusert tilgang på næring (algeeffekter). Tester med ugressmidlet atrazin viste imidlertid at slike indirekte effekter kan være viktigere enn direkte effekter på ikke-målorganismer (dyreplankton) (Lampert et al. 1989).

Kunnskapsmangler:

- Konsentrasjoner av organiske miljøgifter i norske innsjøer er lite kjent både når det gjelder vannfasen, sediment og biota. Pågående landsomfattende sedimentundersøkelse i regi av SFT vil gi indikasjoner på nivåer av en del utvalgte organiske miljøgifter. Lokaltiteter med høye belastninger bør undersøkes mht. evt. effekter f.eks. på dyreplankton, bunndyr og fisk.
- Effekter av stoffer som kan virke skadelig på hormonsystemet og reproduksjonen.
- Forskjellige arters/livsstadiers toleransegrenser for ulike organiske miljøgifter i "norske" vanntyper er lite kjent.
- Effekter av ulike organiske miljøgifter på forholdet mellom de ulike funksjonelle gruppene av dyreplankton og litorale krepsdyr.
- Interaksjoner mellom organiske miljøgifter og andre forurensningstyper.

Hypoteser:

- Høye konsentrasjoner av organiske miljøgifter fører til redusert diversitet, dvs. færre arter og økende dominans av noen få arter.
- Organiske miljøgifter vil kunne gi direkte negative effekter på dyreplanktonet. F.eks. vil utilsiktede utslipp av insektmidler kunne forårsake økt dødelighet/redusert reproduksjon av visse krepsdyrarter.
- Organiske miljøgifter vil kunne gi indirekte effekter på dyreplanktonet. F.eks. kan skader på fiskepopulasjoner medføre markerte endringer i predator/bytte-forholdene i innsjøen og dermed betydelige endringer i artssammensetning og dominansforhold innen dyreplanktonet.

6.8 Fysiske inngrep

Generelt:

- Fysiske inngrep vil for enkelte organismegrupper være den største trusselen mot biologisk mangfold.
- Litorale arter som er begrenset til næringsrike dammer samt arter (planktoniske og litorale) som kun finnes i fisketomme lokaliteter (vanligvis dammer og mindre vannansamlinger) kan være særlig sårbare overfor denne type inngrep.

Vassdragsreguleringer med følgende oppdemning av kunstige innsjøer, nedregulering av eksisterende innsjøer samt endring i vannføringsregimet i elveavsnitt er blant de større fysiske inngrepene i ferskvann. Effektene av tradisjonelle vassdragsreguleringer på akvatiske organismer er oppsummert i Faugli et al. (1993). Fysiske inngrep omfatter også mindre arealinngrep som bekkelukking, gjenfylling, drenering osv. Slike inngrep har vært/er svært vanlig i byer og tettstednære områder og har ofte størst negativ effekt i forhold til mindre vannansamlinger som bekker og dammer.

Bynære dammer og dammer i kulturlandskapet (gårdsdammer, isdammer) er identifisert som biotoper med høy trusselgrad i forhold til biologisk mangfold (Daverdin et al. 1995), og er en gruppe lokaliteter som har vært lite undersøkt gjennom tidene. Denne type lokaliteter har blitt sjeldne, særlig pga. ulike typer arealinngrep men også pga. forurensninger, og samtidig er det kjent at artsmangfoldet er stort. Som et eksempel er de fleste av de dammer som G.O. Sars undersøkte i Oslo-området i dag borte pga. ulike inngrep. Mange av de litorale krepsdyrene ble beskrevet for første gang nettopp i disse dammene. Nyetablerte dammer koloniseres raskt og det viser seg at de også inneholder mange av de artene som vi tidligere har karakterisert som sjeldne (Walseng, upubl.).

6.9 Introduksjon av arter

Generelt:

- Introduksjon av fremmede organismer vil føre til at naturen verden over homogeniseres, variasjonen blir mindre og tilpasningsmulighetene reduseres.
- Omfanget av introduksjoner har nær sammenheng med befolkningens tetthet og menneskelig aktivitet.
- Introduksjoner til innsjøer med særegen flora og fauna og/eller få arter, kan medføre dramatiske endringer i opprinnelig artsmangfold.
- Introduksjon av planktonpisende fisk er generelt antatt å være en av de viktigste årsakene til store endringer i planktonsamfunnet, men også introduksjon av invertebrate predatorer og konkurrenter (eks. *Mysis relicta*) kan gi endringer av tilsvarende omfang.

Inroduksjoner av arter er en viktig årsak til tap av biologisk mangfold. I noen tilfeller kan introduserte organismer medføre en total forandring av hele økosystemer (jf. Drake et al. 1989). Spesielt har mange introduksjoner til øyer og innsjøer med særegen flora og fauna og/eller få arter, medført dramatiske påvirkninger. Fremmede organismer påvirker lokale arter og systemer bl.a. gjennom å være parasitt- og sykdomspredere, konkurrenter eller predatorer.

På gen- og populasjonsnivå kan introduksjoner av fremmede populasjoner av en art, redusere det biologiske mangfoldet ved at populasjonsblandinger medfører reduksjon av lokale tilpasninger. For dyreplanktonet og de øvrige krepsdyrene sin del har vi liten kunnskap om genetisk variasjon mellom populasjoner og lokal tilpasning (jf. kap. 2.2).

Generelt vil introduksjon av fremmede organismer føre til at naturen verden over homogeniseres, variasjonen blir mindre og tilpasningsmulighetene reduseres (Lodge 1993).

Det er en naturlig prosess at arter spres og etablerer seg i nye områder, dør ut i enkelte områder og senere invaderer på nytt og reetablerer seg. Det kan derfor være problematisk å fastslå hvilke arter som er introdusert av mennesker og hvilke arter som har spredt seg naturlig i Norge i nyere tid, dvs. i de siste par hundre år. Videre har vi liten kunnskap om virkninger på samfunn og økosystemer selv om en kjenner noen effekter på enkelte arter. Problemstillingen med menneskeskapte habitater som har muliggjort etablering gjennom "naturlig spredning" er også et lite kjent felt.

Menneskelig aktivitet som kilde til spredning av dyreplankton og andre invertebrater i ferskvann er omtalt i kap. 3. Omfanget og eventuelle effekter mht. biologisk mangfold har vi imidlertid svært liten eller ingen kunnskap om.

Da tilstedeværelse/manglende tilstedeværelse av predatorer er svært viktig for mangfoldet av planktoniske og litorale krepsdyr kan effekten av introduksjon av enkelte ferskvannsfisk og invertebrate predatorer være dramatisk. Mort (*Rutilus rutilus*) er en karpfisk som finnes naturlig i Norge. Den er en østlig innvandrer med sitt hovedutbredelsesområde i sør-østre deler av landet. Gjennom menneskelig aktivitet (dyrefôr, agnfiske) har morten spredd seg til en rekke nye lokaliteter innenfor sitt naturlige utbredelsesområde men er også spredd til Trøndelag, bl.a. til flere vann i Trondheim bymark. Ved moderate populasjonstettheter kan den bidra til økt artsdiversitet i dyreplanktonet ved at den reduserer konkurransen mellom planktonartene. Eksempler fra introduksjoner til lokaliteter utenfor utbredelsesområde har også vist at morten har evne til å beite ned dyreplanktonet så effektivt at mange av de største artene forsvinner helt (Nøst & Langeland 1994, Langeland et al. 1997).

Lagesilda (*Coregonus albula*) er også en østlig innvandrer med naturlig utbredelse i Sørøst-Norge. Tidlig på 1960-tallet ble lagesild satt ut i Enaresjøen, Finland. Derfra har den vandret ned til den nordlige delen av Pasvikvassdraget hvor den første gang ble registrert i 1989. Fram til 1995 har lagesilda spredd seg over hele Pasvikvassdraget og delvis fortrent den stedegne planktonsiken mot litoralen.

Andre fiskearter av betydning for dyreplanktonet er røye (*Salvelinus alpinus*) som primært ernærer seg av planktoniske krepsdyr, spesielt større vannlopper, og som siden 1870-årene har blitt spredd til et større antall, opprinnelig fisketomme, fjellsjøer i Norge.

Karpfiskene karpe (*Cyprinus carpio*), karuss (*Carassius carassius*) og gullfisk (*Carassius auratus*) hører opprinnelig ikke til i vår fau-

na men har i de siste hundre årene blitt satt ut i en rekke fiske-tomme dammer, primært på Øst- og Sørlandet. Lite er kjent mht. effekter på planktoniske og litorale invertebratsamfunn men det er kjent at mindre krepsdyrarter inngår i dietten til alle artene.

Pungreken *Mysis relicta* finnes naturlig i innsjøer i lavlandet i Sør-Norge. Med motivasjon å øke næringsgrunnlaget for fisk i regulerede innsjøer ble arten satt ut i flere innsjøer i Midt-Norge. I perioden 1969-1974 ble arten innført fra Sverige (Stora Blåsjö) til Limingen, Tunnsjøen, Namsvatn, Vektern, Bangsjøene, Selbusjøen, Stugusjøen og Gjeviltvatnet mens individer til Benna ble hentet fra Østlandet (Gunnerød 1977). Via kraftutbygging har vann blitt overført til nye vassdrag. Slik har *Mysis* blitt overført fra Bangsjøene til Snåsavatnet og videre til Fossemvatnet og Reinsvatnet. Fra Selbusjøen har *Mysis* kommet til Jonsvatnet. *Mysis* etablerte seg i alle innsjøene og har påført økosystemene store endringer. I ettertid er introduksjonene generelt betraktet som svært uheldige. Effekter på dyreplanktonet for øvrig er berørt i kap. 5.7.2.

Kunnskapsmangler:

- Virkninger av introduksjoner på samfunn av dyreplankton og litorale krepsdyr er dårlig kjent selv om en kjenner noen effekter på enkelte arter.
- Omfanget av spredning av dyreplankton og andre invertebrater i ferskvann som et resultat av menneskelig aktivitet er lite kjent.
- Problemstillingen med menneskeskapt habitat som har muliggjort etablering gjennom "naturlig spredning" er et lite kjent felt.

Hypoteser:

- Ferskvannslokaliteter som ligger innenfor de store befolkningscentraene vil være særlig utsatt for introduksjon av fremmede arter/populasjoner pga. økt menneskelig aktivitet. En vil derfor forvente en homogenisering både mht. artssammensetning og genetisk diversitet innen populasjonene i slike områder.
- For mange arter representerer norske forekomster utkanten av et europeisk utbredelsesområde. Pga. relativ isolasjon inneholder slike populasjoner ofte mindre genetisk variasjon enn sentralområdene, og de kan være genetisk særpregete i forhold til sentrale populasjoner. Slike populasjoner vil derfor være spesielt sårbare overfor introduksjon av "fremmede gener".

7 Mål på biologisk mangfold - utprøving av numeriske metoder

Vi har foran søkt å belyse hvilke faktorer som påvirker diversiteten av dyreplankton og litorale krepsdyr og variasjoner i diversitet over økologiske hovedgradienter. I dette avsnittet tar vi for oss noen norske innsjøer hvor det foreligger data som er gode nok til å illustrere diversitet i tradisjonell forstand, dvs. artsrikdom og relativ abundans. Vi har dessuten benyttet disse dataene til utprøving av nye teknikker (gradientanalyser og multivariate metoder). I Brandrud & Aagaard (1997) er det gitt en presentasjon av de mest benyttede metodene for beskrivelse av mangfold på samfunnsnivå.

Det foreligger en rekke diversitetsindekser som beskriver forskjeller og likheter i samfunn (Magurran 1988). De enkleste mål for diversitet er variasjonen i antall arter, artssammensetning og dominansforhold gjennom året og mellom år. En enkel diversitetsindeks er Berger-Parker indeksen ($d = N_{maks}/N$, eventuelt $1/d$), som tar utgangspunkt i andelen av den mest dominerende arten (N_{maks}) i forhold til totalt antall individer eller total biomasse (N). Avtagende dominans i samfunnet og økende diversitet gir økende verdi av $1/d$.

En annen sentral og mye brukt indeks er Shannon-Wieners diversitetsindeks ($H' = -\sum p_i \ln p_i$), der p_i er andelen av art i basert på total biomasse eller individtetthet. Under normale forhold i et krepsdyrsamfunn vil Shannons H' variere mellom $<0,5$ og $2,0$. I så artsfattige samfunn som planktonsamfunnene vil diversiteten bare unntaksvis overstige $2,0$. Shannon-Wieners diversitetsindeks tar hensyn til både antall arter/kategorier og andelen av hver art/kategori. Stor dominans av en eller noen få arter gir lav diversitet, mens jevn fordeling gir høyere diversitet.

En tredje diversitetsindeks er Simpsons indeks ($D = \sum p_i^2$ eller $1/D$, eller kanskje bedre $-\ln D$). Verdien $1/D$ tilsvarer Hills 2. diversitetstall (se kap. 7.4) og angir hvor mange arter i samfunnet som er svært vanlige (dominerende). Mens Shannon-Wieners og Simpsons diversitetsindekser tar hensyn til både antall arter/kategorier og fordelingen mellom dem tar Berger-Parker kun hensyn til andelen av den mest dominerende art/kategori.

Ved bruk av tradisjonelle diversitetsindekser ønsker vi å belyse følgende spørsmål:

- Gir det noen forskjell om diversitet baseres på individantall eller biomasse?
- Finner vi klare sesongmessige mønstre i diversitet?
- Er det sammenheng mellom diversitet og total tetthet eller biomasse?
- Hvordan påvirkes diversiteten av hvilke grupper som inkluderes (krepsdyr, hjuldyr hver for seg, eller begge slått sammen)?
- Er det sammenheng mellom innsjøens trofegrad og diversiteten av dyreplankton?

I denne sammenheng benyttet vi data fra to innsjøer hvor det foreligger lange dataserier og grundige analyser mht. artsutvalg.

Innsjøene representerer en nær upåvirket tilstand (Atnsjøen i Hedmark) og en sterkt kloakkbelastet tilstand (Kolbotnvann i Akershus).

For Pasvikvassdraget, hvor det finnes flere parallelle miljøgradienter (trofigrad, metallforurensning, fiskepredasjon), har vi også benyttet tradisjonelle diversitetsindekser for å beskrive variasjoner i diversiteten av planktoniske krepsdyr. Dette materialet er videre beskrevet ved bruk av gradientanalyser, og korrelasjoner mellom diversitet og miljøvariable er testet ved multivariate metoder.

7.1 Atnsjøen

Undersøkelsene i Atnsjøen har foregått siden 1985 med noe varierende stasjonsnett og innsamlingsmetodikk. Hjuldyr-, hoppekreps- og vannloppesfaunaen er undersøkt. Vi mangler dessverre primærdataene fra de første årene med unntak av 1987, og det er derfor ikke mulig å trekke resultatene fra de første årene inn i diskusjonen omkring biodiversiteten i planktonsamfunnet. Bearbeidingen har dessuten vært mer omfattende f.o.m. 1989, bl.a. med langt flere arter bestemt av hjuldyr

Materialet fra Atnsjøen er ellers godt egnet til å studere utviklingen og variasjonen i biologisk diversitet i et planktonsamfunn.

Antall arter av hjuldyr, hoppekreps og vannlopper i Atnsjøen er lavt, men typisk for denne type innsjøer. Antall arter hjuldyr varierer vanligvis mellom 9 og 11 med 8 og 12 som ytterpunktene. Antall hoppekrepsarter er med få unntak begrenset til kun to, en cyclopoide og en calanoide. Antall arter vannlopper varierer stort sett mellom 4 og 5. Det er liten forskjell mellom de enkelte år. En sammenligning med en del andre innsjøer viser at Atnsjøen er middels artsrik. De større lavlandssjøene på Østlandet har nær dobbelt så mange arter av krepsdyr som Atnsjøen.

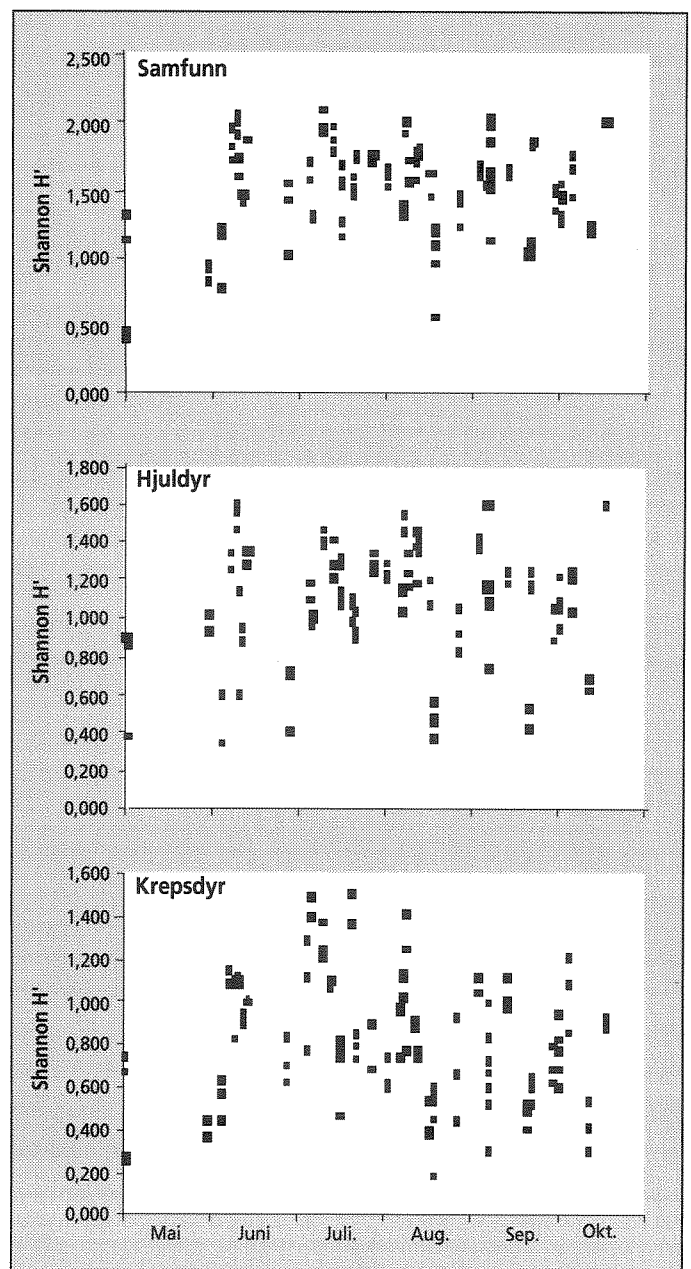
Variasjon over tid

Samfunnsutviklingen hos hjuldyrene og krepsdyrene gjennom årene 1985-1995 (Halvorsen & Papinska 1997) viser at det er mulig å se enkelte fellestrekk mellom enkeltår hos hjuldyrene, mens det hos krepsdyrene er større variasjon og vanskeligere å se tilsvarende utviklingstrender. Den totale tettheten synes normalt å variere omkring 140 - 150 ind./l, men den var særlig stor i 1995 (>400 ind./l) og spesielt lav i perioden 1985-1988 (< 30 ind./l). Det er vanskelig å finne enkle korrelasjoner mellom tetthet/samfunnsstruktur og miljøfaktorer, men resultatene fra 1995 kan indikere at tilførselen av alloktont materiale har stor betydning.

Figur 27 viser Shannon-Wieners diversitetsindeks for henholdsvis hjuldyr, krepsdyr og planktonsamfunnet samlet. Mens tyngdepunktet for planktonsamfunnet samlet ligger omkring $H' = 1,5$ ligger det hos hjuldyrene på $H' = 1,0 - 1,2$ og hos krepsdyrene omkring $H' = 0,8$. Hovedgrunnen til denne forskjellen er et ulikt antall arter. Samfunn med $H' > 1,4$ anses å være rike og varierte, og ut fra dette er diversiteten i planktonsamfunnet i Atnsjøen normalt høy. Hvis en ser på hjuldyrsamfunnet alene avtar diversiteten i forhold til hele samfunnet og samfunnet har middels høy diversitet. Diversiteten avtar ytterligere hvis en ser

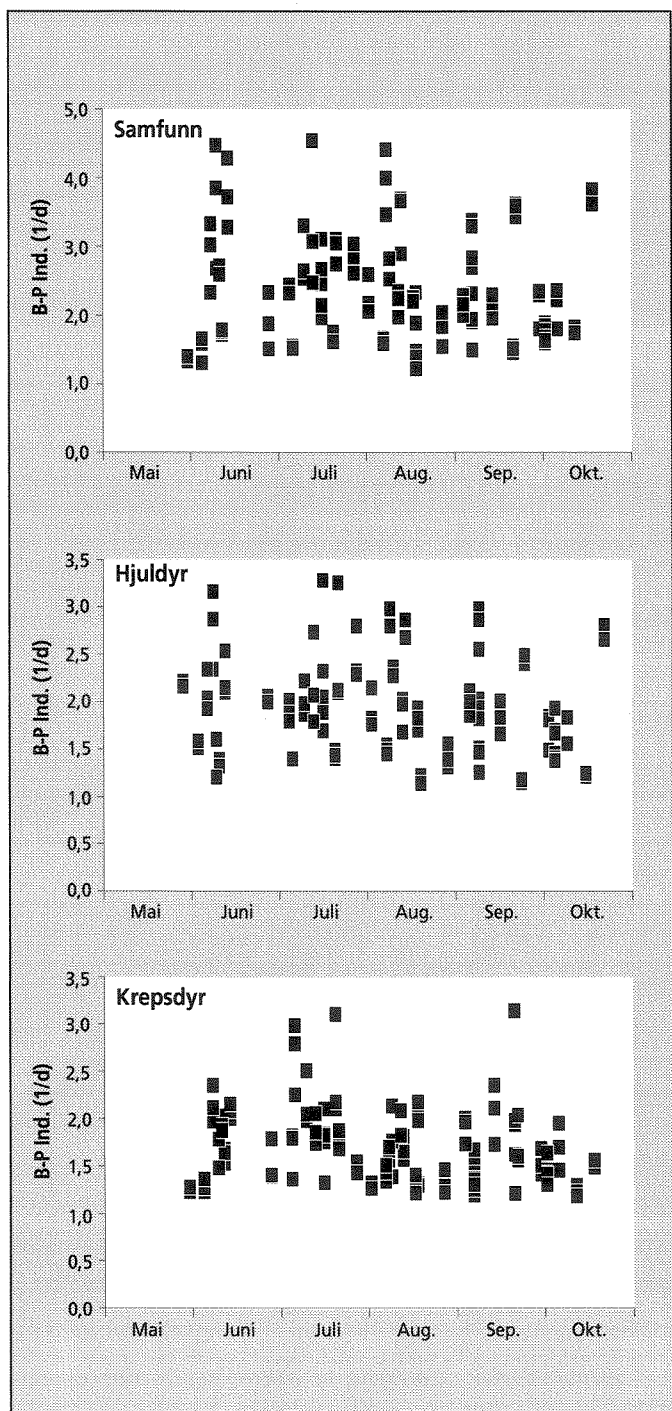
krepsdyrsamfunnet isolert med kun 6-7 arter, men også her kan diversiteten karakteriseres som middels høy. Det er ikke noe klart mønster med hensyn til utviklingen av diversiteten gjennom året, men det er i enkelte år en svak reduksjon utover høsten. I enkelte år er diversiteten relativt lav om våren med sterk dominans av *Cyclops scutifer* (nauplier) før hjuldyrene og vannloppene har fått tid til å utvikle seg fra hvileegg.

Simpson diversitetsindeks gir et tilsvarende bilde som Shannon-Wieners diversitetsindeks og er derfor ikke vist her. Berger-Parkers indeks tar ensidig utgangspunkt i andelen av den mest dominerende art. **Figur 28** angir variasjonen (1/d) gjennom sommersesongen i de enkelte år. Denne indeksen viser det samme



Figur 27
Årstidsvariasjon i Shannon-Wieners diversitetsindeks ($H' = -\sum p_i \ln p_i$) i planktonsamfunnet samlet og for henholdsvis hjuldyr og krepsdyr i Atnsjøen for perioden 1987 og 1989-1995 (Halvorsen upubl.).

bilde som de øvrige indeksene, med størst gjennomsnittlig diversitet i samfunnet som helhet (1/d: ca 2,5), noe lavere hos hjuldyrene (1/d: ca 2,0) og ytterligere noe lavere hos krepsdyrene (1/d: ca 1,75).

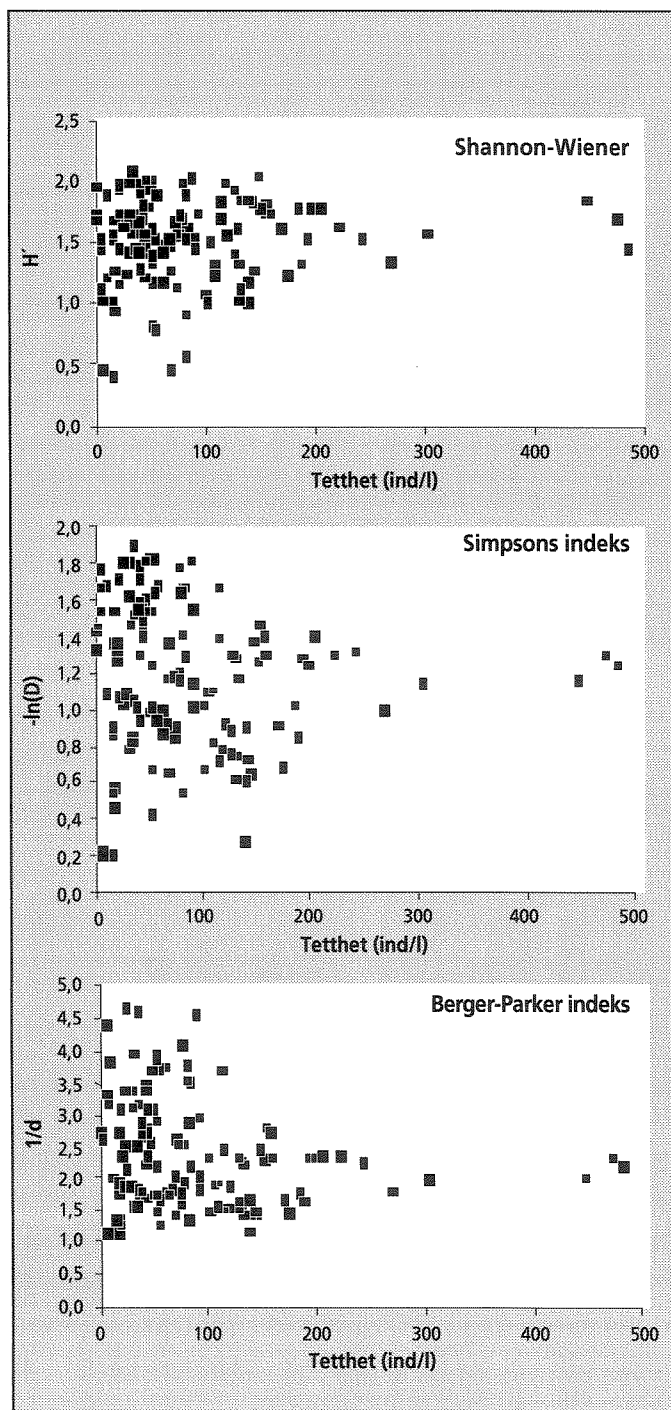


Figur 28

Årstidsvariasjon i Berger-Parker diversitetsindeks ($d=N_{maks}/N$, $1/d$ er benyttet) i planktonsamfunnet samlet og for henholdsvis hjuldyr og krepsdyr i Atnsjøen for perioden 1987 og 1989-1995. (Halvorsen upubl.).

Diversitet og abundans

Det synes ikke å være noen klar sammenheng mellom diversiteten og individtettheten (**figur 29**) selv om det er antydning til en noe mindre variasjon med økende tetthet. Imidlertid er antall observasjoner ved høy tetthet få. Det er her ingen forskjell mellom de ulike diversitetsindeksene.



Figur 29

Sammenhengen mellom Shannon-Wieners, Simpsons og Berger-Parker diversitetsindekser og dyreplanktontettheten i Atnsjøen for perioden 1987 og 1989-1995 (Halvorsen upubl.).

7.2 Kolbotnvann

Dette er en liten (0,3 km²) innsjø, med maksimaldyp 18 m. Den har vært sterkt belastet med kloakktilførsler. Tidlig på 70-tallet lå fosfor- og nitrogenkonsentrasjonene rundt 250 µg/l Tot-P og 1200 µg/l Tot-N. Kloakksanering har redusert tilførslene betydelig, slik at Tot-P i 1985-90 har variert mellom 50 og 80 µg/l. Verdiene for Tot-N var imidlertid ikke vesentlig redusert i samme periode. Oksygenvinn i stagnasjonsperiodene har ført til utløsning av næringsalter fra sedimentene, og dette er en del av årsaken til at innsjøen fortsatt har en dårlig tilstand (SFTs vannkvalitetsklasse V).

Flere restaureringstiltak er satt i verk for å motvirke dette. En oversikt over tiltak og utvikling i tilstand finnes i Faafeng et al. (1990 b, c). Innsjøen har hatt kraftige oppblomstringer av blågrønnalger (særlig *Oscillatoria agardhii*), og dette skjedd også så sent som i 1989 til tross for både redusert belastning og lufting. Biomassen av alger har vært generelt høy, men spesielt høy i perioder med mye blågrønnalger.

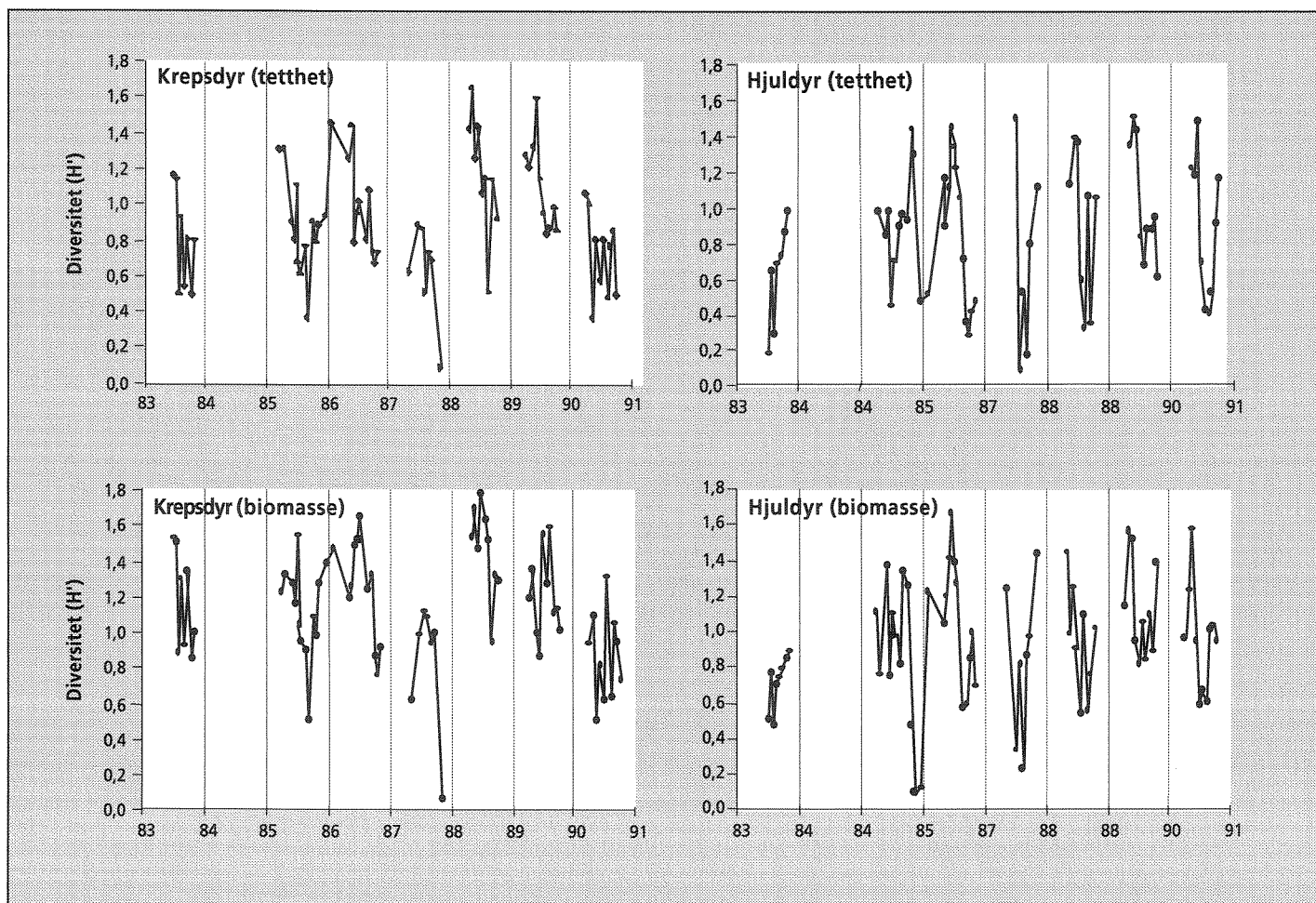
Data for dyreplankton foreligger fra perioden 1983-90. Kvantitativ prøvetaking er utført med van Dorn-henter, og representerer alle dyp i innsjøen. Data er hentet fra Erlandsen et al.

(1988) og Faafeng et al. (1990 b, c). Samfunnet var i hele perioden dominert (i forhold til tetthet og biomasse) av små arter og et stort antall arter av hjuldyr ble registrert. Innsjøen har en tett fiskebestand, med mort som viktigste predator på dyreplanktonet. Store arter og individer blir holdt borte av denne predasjonen. Totalt er det registrert 8 arter vannlopper, 4 arter hoppekreps og minst 14 arter hjuldyr i dyreplanktonet, tilsammen minst 26 arter. Tilfeldige innslag av litorale arter (f.eks. Chydoridae) er ikke regnet med. Antall arter registrert ved enkeltprøvetakinger var vesentlig lavere (median 13, max. 17 og min. 8 arter).

Variasjon over tid

Undersøkelse av variasjon i tetthet og biomasse gjennom undersøkelsesperioden viste at hjuldyrene oftest er tallmessig dominante, mens det vanligvis er krepsdyrene som dominerer mht. biomasse. I gjennomsnitt var hjuldyrenes andel av individene 69% (max. 99%, min. 9%), og tilsvarende gjennomsnitt for biomasse 20% (max. 84%, min 1%).

Diversiteten for hver av gruppene er vist i **figur 30**, beregnet på grunnlag av henholdsvis tetthet og biomasse. I store trekk viser kurvene samme forløp uavhengig av beregningsgrunnlaget. Generelt ligger diversiteten noe høyere når beregningen baseres

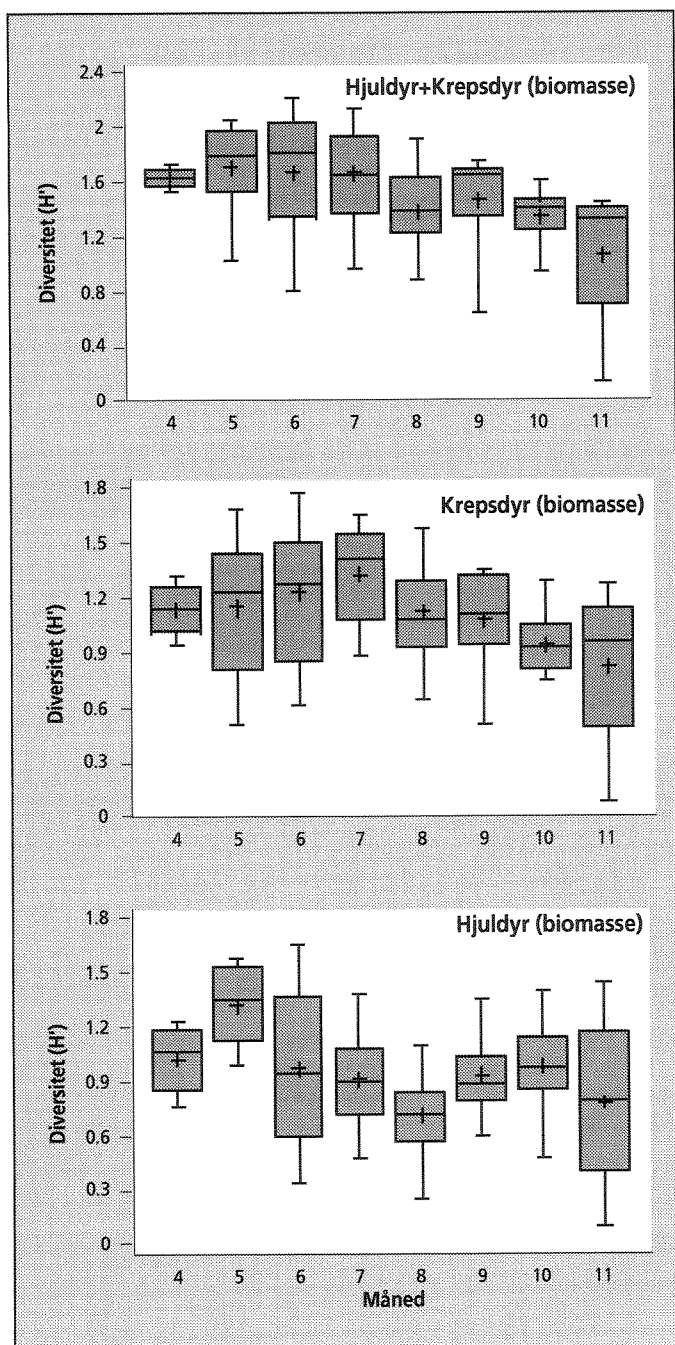


Figur 30

Diversitet (Shannon-Wiener) av planktoniske krepsdyr (panelene til venstre) og hjuldyr (panelene til høyre) i Kolbotnvann gjennom perioden 1983-90. De to øverste panelene viser diversitet beregnet ut fra individtetthet, og de nederste panelene viser diversitet beregnet fra biomasse (Faafeng & Løvik, upubl.).

på biomasse. For både hjuldyr og krepsdyr er variasjonen i diversitet (Shannons H') enorm fra en dato til en annen. Det er også tydelig at nivået på diversiteten kan variere betydelig mellom år.

I **figur 31** er vist hvordan diversiteten (Shannons H') varierer over sesongen, alle år slått sammen. Her er diversiteten beregnet ut fra biomasse. Selv om det er stor spredning i enkeltmålingene, er det likevel tydelig at diversiteten er høyest i juni, og avtar utover



Figur 31

Årstidsvariasjon i diversitet (Shannon-Wiener) av dyreplankton i Kolbotnvann i perioden 1983-90. Diversitetsindeksen er basert på biomasse av de enkelte arter. Øverst total diversitet (krepsdyr + hjuldyr), i midten krepsdyr, og nederst hjuldyr. Fra månedene januar -mars og desember fantes bare enkelt-verdier, disse er ikke tatt med (Faafeng & Løvik, upubl.).

sommeren og høsten. Mønsteret er imidlertid ulikt hvis vi ser på krepsdyr og hjuldyr separat (**figur 31**). Diversiteten beregnet for krepsdyrene separat viser omtrent sammem tendens som totaldiversiteten med topp midt på sommeren, mens hjuldyrene har høy diversitet i mai og en periode med lav diversitet på sensommeren før den igjen øker noe. Dersom vi velger individtethet som grunnlag for diversitetsberegningene, vil hjuldyrene i langt større grad prege mønsteret (**figur 32**).

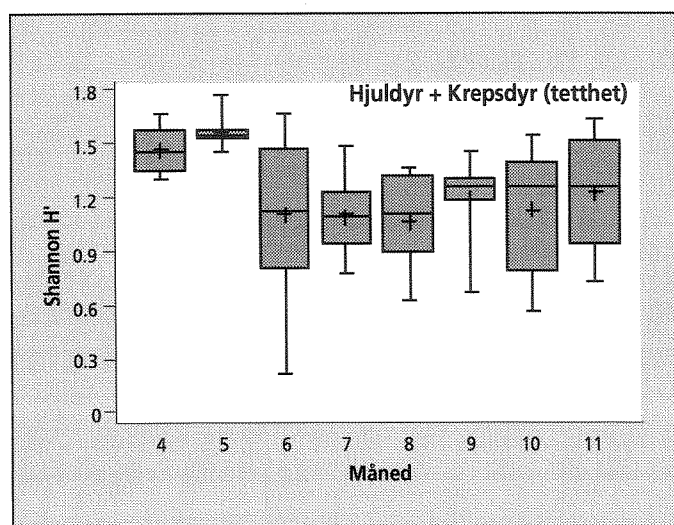
Diversitet og abundans

Sammenhengen mellom diversitet (Shannons H') og individtethet og mellom diversitet og biomasse er vist i **figur 33**. Igjen er hovedinntrykket at diversiteten viser stor spredning. Shannons-Wiener's diversitetsindeks viser ingen systematisk variasjon med biomassen, men en viss avtagende tendens med økende individantall.

Dersom vi plotter diversitet mot tetthet av krepsdyr og hjuldyr hver for seg ser vi at det er en klar sammenheng mellom høy tetthet og lav diversitet for krepsdyrene, selv om lav diversitet kan forekomme både ved lave og høye tettheter. For hjuldyrene synes denne sammenhengen å være langt svakere (**figur 34**).

Biomasse og tetthet som grunnlag for diversitetsberegning

Variasjon i diversitet beregnet på grunnlag av biomasse og tetthet i Kolbotnvann er vist i **figur 36**. Både krepsdyr og hjuldyr er med. Gjennom flere perioder var avviket mellom de to beregningsmåtene stort, og større for hjuldyr enn for krepsdyr sammenlignet separat (jf. **figur 30**). Dette skyldes at biomassebaserte indekser styres primært av variasjon i fordeling av krepsdyrbiomassen, mens dette ikke slår ut i de tetthetsbaserte beregningene.



Figur 32

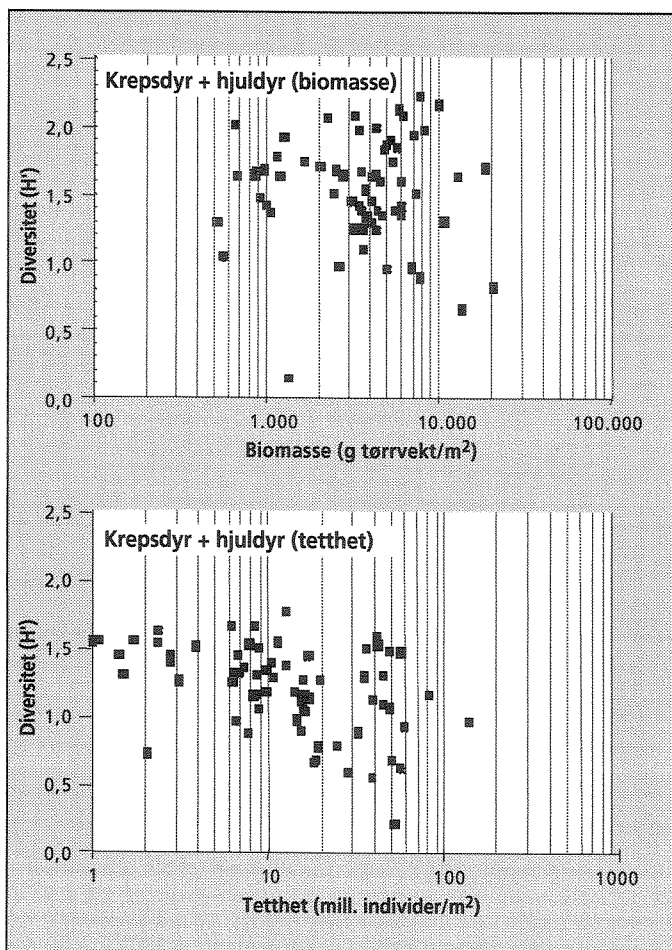
Årstidsvariasjon i diversitet (Shannon-Wiener) av dyreplankton i Kolbotnvann i perioden 1983-90. Diversitetsindeksen er basert på tetthet av de enkelte arter. Fra månedene januar-mars og desember fantes bare enkelt-verdier, og disse er ikke tatt med. Sammenlign med øverste panel i **figur 31** (Faafeng & Løvik, upubl.).

Figur 37 viser Shannons H' beregnet ut fra biomasse plottet mot samme indeks basert på tetthet. Generelt lå biomassebasert diversitet høyere (middelverdi \pm standard feil $1,54 \pm 0,046$; mot $1,21 \pm 0,038$ for tetthetsbasert diversitet). Amplityden var stor for begge, men størst for biomassebasert diversitet (2,07 mot 1,55). De to parametrene viser bare begrenset samvariasjon, med en korrelasjonskoeffisient på 0,39.

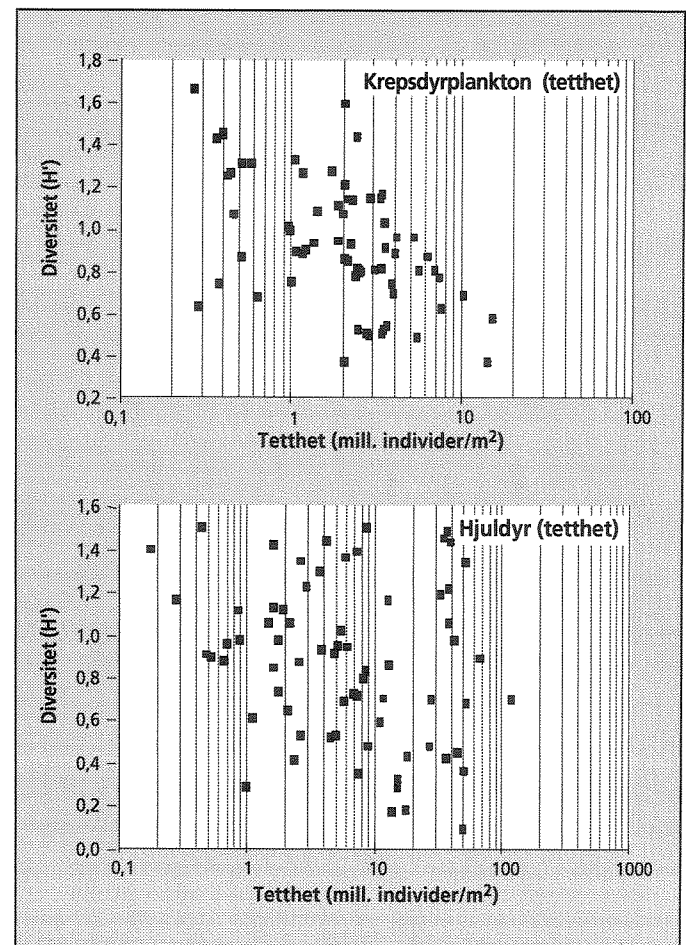
En mer prinsipiell diskusjon om innholdet i begrepet diversitet kan vanskelig unngås hvis vi vil komme videre med dette aspektet. Hvordan måler vi hvor "mye" det er av en art? Utgangspunktet for utviklingen av Shannons H' var å måle informasjonsmengder. Analogt kan vi betrakte hvert individ, uansett art, som

en økologisk enhet innen samfunnet, og individene bør da telle likt. Hvis vi derimot tar utgangspunkt i funksjonelle aspekter i samfunnet, som stoff- og energimengder og omsetning av disse, vil en individbasert indeks lett bli meningsløs. Hvis man ønsker å belyse nisjesegregering og dominans knyttet til en begrensende ressurs, vil biomasse være det riktige grunnlaget. Dette er en vanlig problemstilling i vår sammenheng, siden forurensning i mange tilfeller påvirker næringsgrunnlaget.

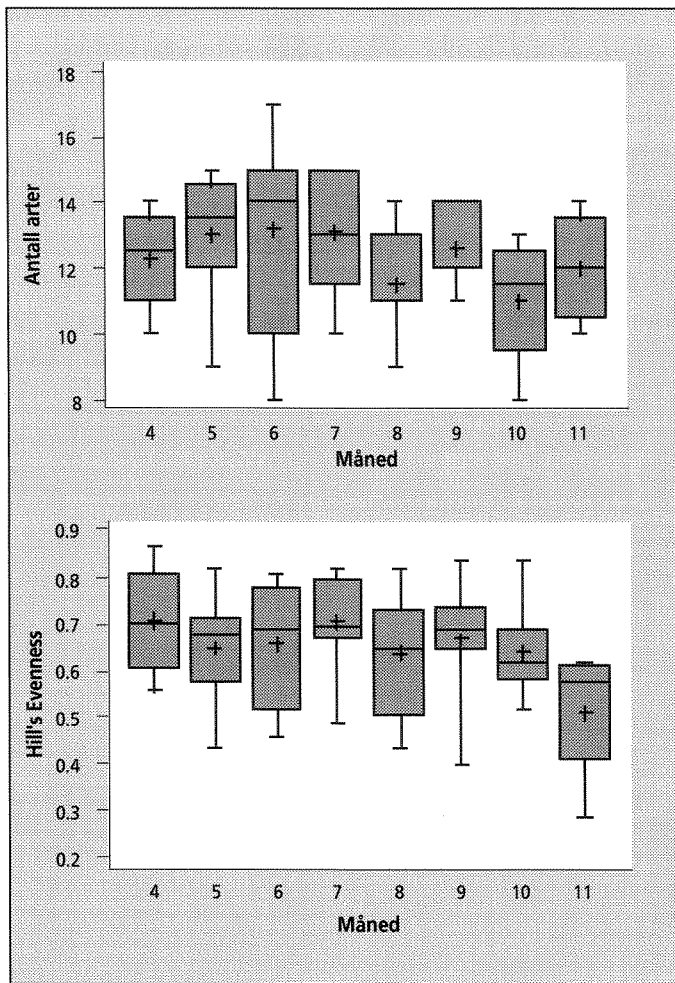
Mye taler for at begge tilnærminger kan gi relevant informasjon om samfunnene, og at det derfor kan være interessant å se på begge. Det er imidlertid viktig at man holder dem fra hverandre, og vet hva som sammenliknes.



Figur 33
Diversitet (Shannon-Wiener) i Kolbotnvann i perioden 1983-90 som funksjon av total biomasse (øverst) og total tetthet (nederst). Begge x-aksene har logaritmisk skala (Faafeng & Løvik, unpubl.).

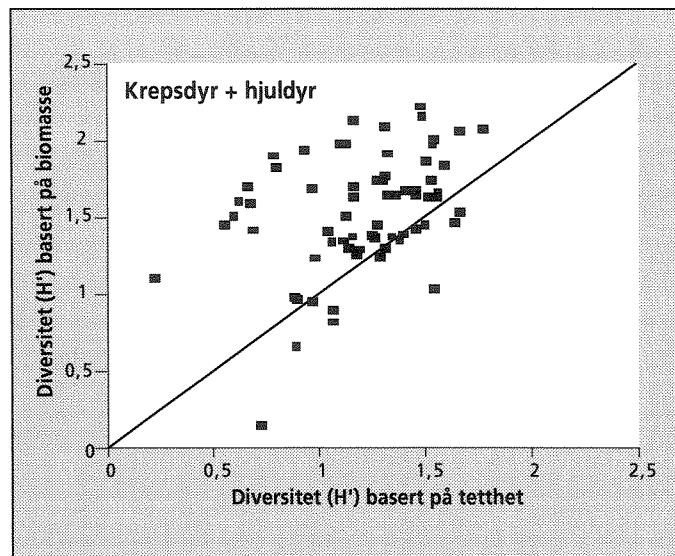


Figur 34
Diversitet (Shannon-Wiener) i Kolbotnvann 1983-90 som funksjon av henholdsvis krepssdyrtetthet (øverst) og hjuldyrtetthet (nederst). Begge x-aksene har logaritmisk skala (Faafeng & Løvik, unpubl.).



Figur 35

Sesongvariasjon i antall arter (øverst) og i jevnhet i abundans (nederst) i Kolbotnvann i perioden 1983-90. Data er oppsummert månedsvis, og sammenfattet som Box-plott. For figurforklaring se **figur 31**. Hill's Evenness er basert på biomasse av de enkelte artene, og både hjuldyr og krepsdyr er med. Fra månedene januar-mars og desember fantes bare enkelt-verdier, disse er ikke tatt med.

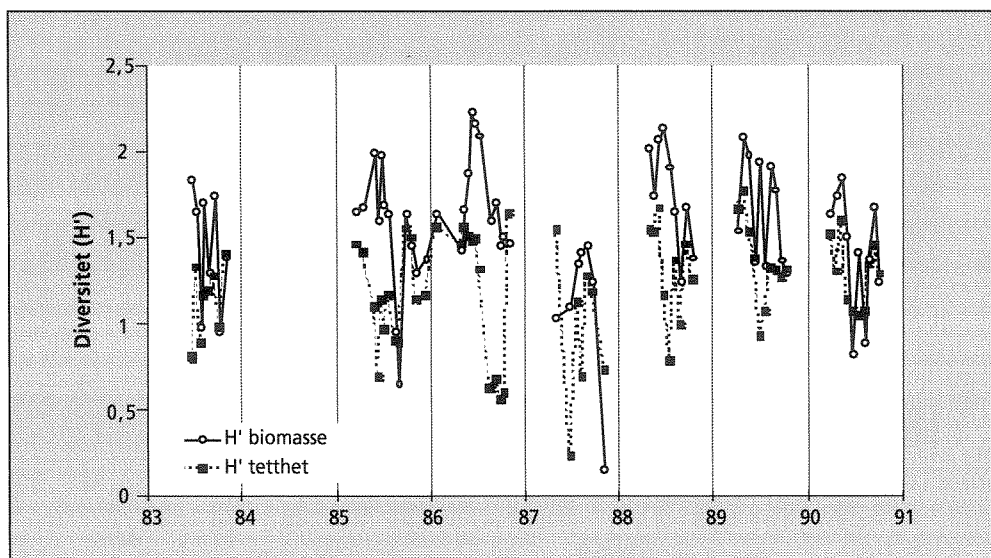


Figur 37

Diversitet (Shannons-Wiener) i Kolbotnvann 1983-1990 basert på biomasse plottet mot den samme indeksen beregnet ut fra individ-tetthet. Diagonalen viser et 1:1 forhold (Faafeng & Løvik, unpubl.).

Figur 36

Variasjon i diversitet (Shannon-Wiener, beregnet for krepsdyr + hjuldyr) over tid i Kolbotnvann. Diversitet er beregnet både på grunnlag av biomasse og individtetthet (Faafeng & Løvik, unpubl.).



7.3 Pasvikvassdraget

Pasvikvassdraget er grensevassdrag mellom Norge og Russland, men har sitt utspring i Enaresjøen i Finland. Den felles norsk-russiske delen er 12 mil lang, og har et samlet areal på 142 km², hvorav halvparten er på norsk side. Høydeforskjellen i denne delen av vassdraget utgjør ikke mer enn 70 m. Den russiske delen av vassdraget, Kuetsyarvi, mottar store mengder spormetaller, vesentlig nikkel (Ni) og kobber (Cu), samt svoveldioksyd fra metall-prosessindustrien i Nikel. Det er også registrert en firedobling av konsentrasjonen av kalsium, og de fleste andre kationer, i Kuetsyarvi sammenlignet med den norske delen av vassdraget. Sammenligning av NINAs data fra Kuetsyarvi (1992: 13-48 µg P/l og 166-325 µg N/l) (Langeland 1993) med NIVAs data fra Skogfoss, øvre del av Pasvikvassdraget, (1990-92: 2-9 µg P/l og 120-290 µg N/l) (Taaen et al. 1993) og fra Bjørnevatt, nedre del av Pasvikvassdraget, (1993: 3-20 µg P/l og 148-275 µg N/l) (Moiseenko et al. 1994) viser at det også er en gradient mht. næringsaltbelastning innen vassdraget.

Vassdraget er svært fiskerikt, og er Nord-Norges mest artsrike med tilsammen 15 fiskearter. De dominerende fiskeartene i vassdraget er sik, abbor og gjedde, med sik som den mest tallrike. Siken er representert ved to ulike former eller populasjoner, kalt bunnsik og planktonsik på bakgrunn av dominerende leveste. Planktonsiken dominerer ute i de frie vannmassene der den beiter krepsdyrplankton, mens bunnsiken oppholder seg mest i strandsona og beiter bunndyr. Lagesilda, som er en svært effektiv planktonbeiter, ble satt ut i Enaresjøen på begynnelsen av 1960-tallet og i 1989 ble den registrert i Pasvikvassdraget.

I forbindelse med kartlegging av forurensningsbelastningen fra nikkel-industrien på Øst-Kola er dyreplanktonet fra åtte stasjoner i Pasvikvassdraget studert i perioden 1990-92. De fem stasjonene i Kuetsyarvi (Ku) ligger på russisk side og nærmest utslippene fra Nikel. Ruskebukta (Ru) og Lyngbukta (Ly) ligger i øvre del av Pasvikvassdraget, oppstrøms samløpet med Kuetsyarvi, mens

Skrukkebukta (Sk) er lokalisert nedstrøms samløpet. Lagesilda ble første gang registrert i Ruskebukta og Lyngbukta sensommeren 1991 (Amundsen & Staldvik 1993, Bøhn et al. 1996) men ble ikke registrert verken i Skrukkebukta eller Kuetsyarvi i løpet av undersøkelsesperioden. I Kuetsyarvi er tettheten av planktonspisende sik imidlertid svært stor og predasjostrykket er derfor vurdert som betydelig.

Endimensjonale diversitetsmål

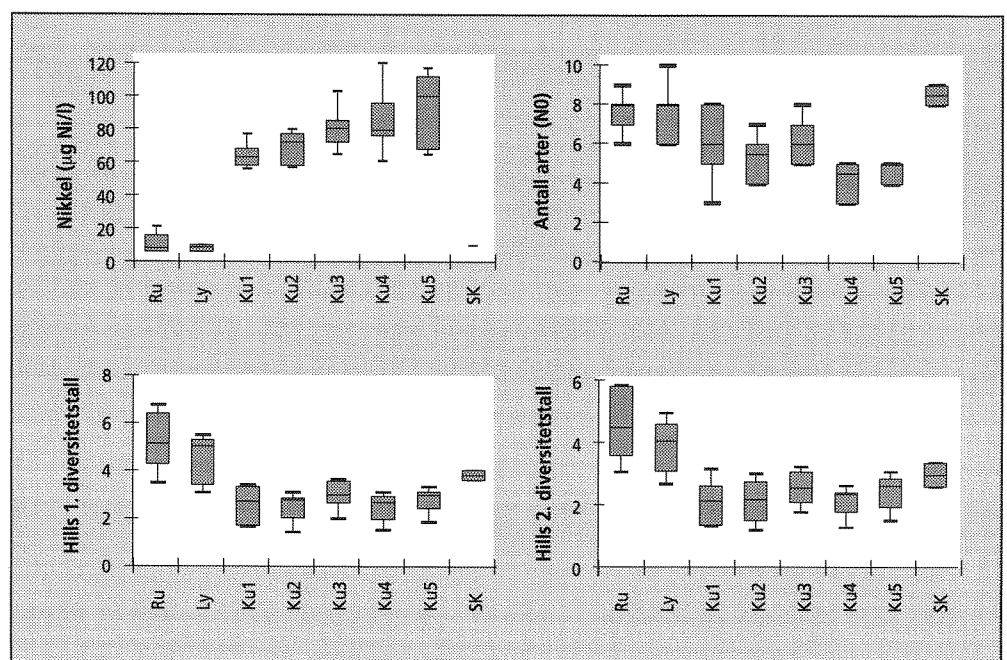
Diversiteten i dyreplanktonet (krepsdyrene) basert på antall arter og andelen av hver art (Hills diversitetstall, N0-N2) er presentert i **figur 38**. Det er registrert totalt 14 arter av planktoniske/planktonlitorale krepsdyr. Medianverdier mht. totalt antall arter (N0), antall vanlige arter (N1) og antall svært vanlige (dominerende) arter (N2) er alle negativt korrelert med belastningen av nikkel og delvis også kobber. I de to referanselokalitetene er 7-8 planktoniske krepsdyr vanlig artsantall for en enkelt prøvetaksdato. I de belastede lokalitetene kan tilsvarende artsantall registreres, men 3-5 arter er mer vanlig. Stasjonen som representerer samløpet av de to delene av vassdraget (Sk) har vanligvis 8-10 arter registrert pr. prøvetaksdato (**figur 38**). Antall vanlige og svært vanlige arter er imidlertid lavere enn på referansestasjonen, noe som indikerer større dominans i samfunnet. Resultatene fra Pasvikvassdraget viser at metallbelastninger kan føre til redusert diversitet, både mht. artsantall og jevnhet, i planktonsamfunnet. Imidlertid er det stor variasjon over tid og verdier fra enkelte datoer kan overlappes. Enkeltobservasjoner av diversitet har derfor begrenset verdi for å vurdere den reelle diversiteten.

Ordinasjonsanalyser/Multivariate metoder

Ordinasjoner gir en mulighet til å analysere og presentere forholdet mellom ulike prøver og forholdet mellom arter som punkter i et flerdimensjonalt rom. Likheter og ulikheter i artssammensetningen (artsinventar og ev. dominansforhold) bestemmer avstanden mellom punktene. I økologisk sammenheng vil ikke-lineære, unimodale fordelinger vanligvis være mest relevante.

Figur 38

Box-and-Whiskers plott (median, 25-persentilen, 75-persentilen, minimum og maksimum) for nikkelkonsentrasjonen (µg Ni/l), artsantall og fordeling av planktoniske krepsdyr fra åtte stasjoner i Pasvikvassdraget basert på data fra 1990-92. Panel B-D viser henholdsvis totalt antall arter, antall vanlige arter og antall svært vanlige arter av krepsdyr (Hills diversitetstall, N0-N2 (se Ludwig & Reynolds 1988)). Merk: deteksjonsgrensen for Ni er 20 µg/l og verdier mindre enn denne er angitt som 10 µg/l. Ru: Ruskebukta, Ly: Lyngbukta, Ku: Kuetsyarvi, Sk: Skrukkebukta (Schartau & Nøst, upubl.).



DCA/CCA er analyseverktøy som er basert på slike modeller (ter Braak 1987, 1990). Når variasjon i prøveplottet er mindre enn ca. 1,5 SD-enheter benyttes i stedet PCA/RDA som forutsetter en lineær sammenheng mellom artenes respons og ordinasjons-aksene (ter Braak 1988). PCA (Principal Components Analysis) er en slik ordinasjonsanalyse der det søkes å finne hovedgradientene i arts materialet uavhengig av miljøparametrene (indirekte analyse). Denne hovedvariasjonen kan deretter tolkes ved generell kunnskap om artene/lokalitetene. For å kunne teste de ulike miljøvariablenes betydning i forhold til artenes fordeling er det imidlertid nødvendig å benytte en direkte analyse. RDA (Redundancy Analysis) med "forward selection" benyttes for å identifisere de viktigste miljøvariablene som deretter testes med en Monte Carlo permutasjonstest. Ordinasjonsdiagrammet som fremkommer ved en direkte analyse viser ikke hovedvariasjonen, men er basert på samvariasjon mellom artssammensetningen og et utvalg av kjente miljøparametre og vil derfor, som regel, være noe forskjellig fra tilsvarende diagram framkommet ved en indirekte analyse.

Ordinasjonene er gjennomført vha. dataprogrammet CANOCO, versjon 2.1 (ter Braak 1987, 1990). En PCA er benyttet på totalmaterialet (48 prøver) og resultatet av ordinasjonen er gitt i diagrammer med prøveplott/artsplott for akse 1 (horisontalt) og akse 2 (vertikalt). Akse 1 representerer den viktigste underliggende variabel (vanligvis en kombinasjon av flere miljøvariable) som er avgjørende for artenes fordeling, mens akse 2 representerer den nest viktigste variabelen osv. RDA med forward selection er benyttet for å teste betydningen av seks utvalgte miljøvariable. Signifikansen av de valgte miljøvariablene er testet statistisk ved Monte Carlo permutasjonstest med 99 permutasjoner (ter Braak 1987, 1990). For Pasvikvassdraget benyttet vi biomassedata (log-transformerte) av planktoniske krepsdyr. Miljøvariablene ledningsevne, nikkel, kobber og farge er også log-transformert.

PCA-ordinasjonen av prøveplottet (en prøve er her basert på samlet resultat av flere parallelle prøver fra samme dato) gir en hovedgradient med to adskilte grupper langs akse 1. Med unntak av en prøve er alle prøvene fra Kuetsyarvi plassert til venstre for prøvene fra den norske delen av Pasvikvassdraget (**figur 39a**). Langs akse 2 er det også to adskilte grupper, spesielt for prøvene fra Kuetsyarvi, med juni-prøver plassert øverst i diagrammet og juli-prøver nederst. Prøvene samlet inn i august er fordelt langs akse 2. Plassering av prøvene i ordinasjonsdiagrammet er basert på artssammensetningen i prøvene. Artsplottet gir indikasjon om hvilke arter som i særlig grad bidrar til prøvenes plassering (**figur 39b**). I denne ser vi at *Bosmina longirostris* er plassert lengst til venstre i diagrammet, fulgt av hoppekrepsartene og de øvrige vannloppene lengst til høyre. Vannloppen *Leptodora kindti* er også plassert i venstre del av diagrammet men isolert fra de øvrige artene. Vannloppene *Daphnia* spp., *B. longispina*, *Holopedium gibberum* og *Ceriodaphnia quadrangula* samt den calanoide hoppekrepsen *Heterocope appendiculata* har sitt tyngdepunkt i prøvene fra den norske delen av Pasvikvassdraget og har bidratt til plassering av disse prøvene i høyre del av prøveplottet. De øvrige hoppekrepsene samt vannloppene *B. longirostris* og *L. kindti* er i større grad representert i prøvene fra Kuetsyarvi. Med basis i de kunnskaper vi har om planktonkrepsdyr og deres toleranse/sensitivitet for fiskepredasjon vil en naturlig tolkning være at det her er en gradient av økende predasjonstrykk fra høyre mot venstre. En nærmere analyse av dataene gir imidlertid et mer sammensatt bilde.

RDA er brukt til å undersøke de seks antatt viktigste miljøvariablenes bidrag til det observerte ordinasjonsplottet (**tabell 5**). Dersom hver av de valgte parametrene blir vurdert isolert gir ledningsevnen best forklaringsgrad med 27% av total forklaringsgrad på 38%. Deretter følger Ni, pH, Cu og predasjon mens farge gir en ikke signifikant forklaringsgrad på kun 2%. Alle variablene er positivt korrelert og etter at vi har lagt inn ledningsevne og pH i forklaringsmodellen vil de øvrige parametrene ikke bidra signifikant ($p > 0,05$) til forklaring av restvariasjonen.

I de videre analysene er prøvetakingstidspunkt (juni-juli-august) lagt inn som en kovariabel for å fjerne variasjonen som skyldes årstidsvariasjoner. **Figur 40** viser hvordan ledningsevnen er korrelert med hovedaksen (akse 1) mens restvariasjonen i noen grad er forklart med variasjon i pH og predasjon. Variasjonen i ledningsevnen er i stor grad forklart av variasjon i Ni-konsentrasjonen, eller andre variable som er sterkt korrelert med denne (næringssalter?). Dersom vi velger Ni som første parameter i en forklaringsmodell vil restvariasjonen som kan forklares med variasjon i ledningsevnen være redusert til 5%.

I en slik analyse vil et hovedmål være å vurdere om det finnes variasjoner i materialet som kan tilskrives en forurensningsgradient, altså om denne gradienten kan separeres fra naturlige gradienter som fiskepredasjon. Vi valgte derfor å legge inn predasjon i forklaringsmodellen som første parameter for deretter å se på restvariasjonen (**tabell 6**). Ledningsevne, pH og Ni gir fremdeles et signifikant bidrag til forklaring av denne restvariasjonen. Det betyr at vi i dette planktonmaterialet har en variasjon mht. artsinventar og sammensetning som delvis kan forklares med en gradient i predasjonstrykket fra fisk og delvis med en forurensningsgradient og at disse to faktorenes betydning kan separeres og testes for signifikans.

Ledningsevnen er en kompleks variabel som bl.a. er positivt korrelert med konsentrasjonen av nikkel og kobber men også med næringssalter og andre ioner. Data på fosfor og nitrogen, samlet inn i forbindelse med andre undersøkelser (Taaen et al. 1993, Moiseenko et al. 1994), vil gjøre det mulig å teste ut i hvilken grad eutrofieringen av Pasvikvassdraget bidrar til variasjon i dyreplanktonet.

Konklusjon

I Pasvikvassdraget er gradientene så skarpe at tradisjonelle diversitetsmål synes å fange opp de endringene som har funnet sted i samfunnsstrukturen til krepsdyrplanktonet. Bruk av ordinasjonsmetodikk genererer imidlertid i tillegg en rekke hypoteser omkring årsak-respons. Metodikken gir også mulighet for å teste ut hvilke parametre som samvarierer best med de observerte variasjonene i dyreplanktonet og hvordan de ulike miljøparametrene samvarierer. De ulike parametrenes betydning kan dessuten skilles statistisk.

Tabell 5. Korrelasjon mellom variasjon i krepsdyrplanktonets artssammensetning og de seks antatt viktigste miljøparametrene (RDA m/forward selection, 42 prøver). Prøvetakingstidspunkt er ikke lagt inn som kovariabel. Monte Carlo permutasjonstest er benyttet for hver av de valgte parametrene og deretter for de gjenstående parametrene etter at parametrene med best forklaringsgrad suksessivt er valgt inn i forklaringsmodellen (uthevet). For hver test er det angitt forklaringsgrad (%) for hver enkelt parameter (p-verdi i parentes). Det er benyttet et 95% signifikansnivå ($p < 0,05$). Total forklaringsgrad er 38% med de valgte parametrene. Samlet forklaringsgrad for de to signifikante parametrene (ledningsevne og pH) er 32%.

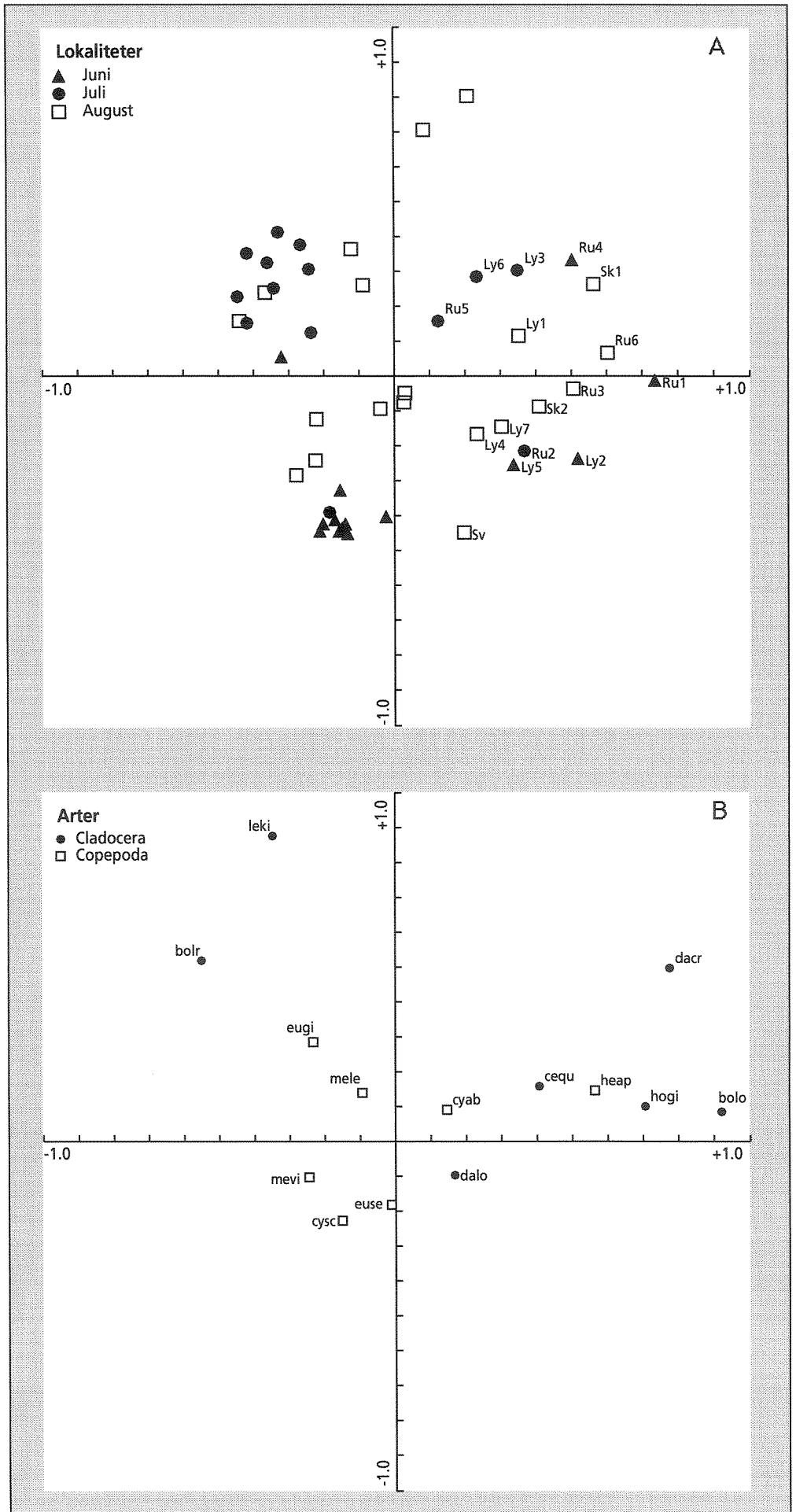
Parameter	Test 1	Test 2	Test 3
Farge	2 (0,44)	2 (0,28)	2 (0,18)
Predasjon	9 (0,01)	2 (0,14)	2 (0,07)
Kobber (Cu)	9 (0,01)	1 (0,44)	1 (0,27)
pH	19 (0,01)	4 (0,02)	
Nikkel (Ni)	24 (0,01)	1 (0,46)	1 (0,33)
Ledningsevne	27 (0,01)		

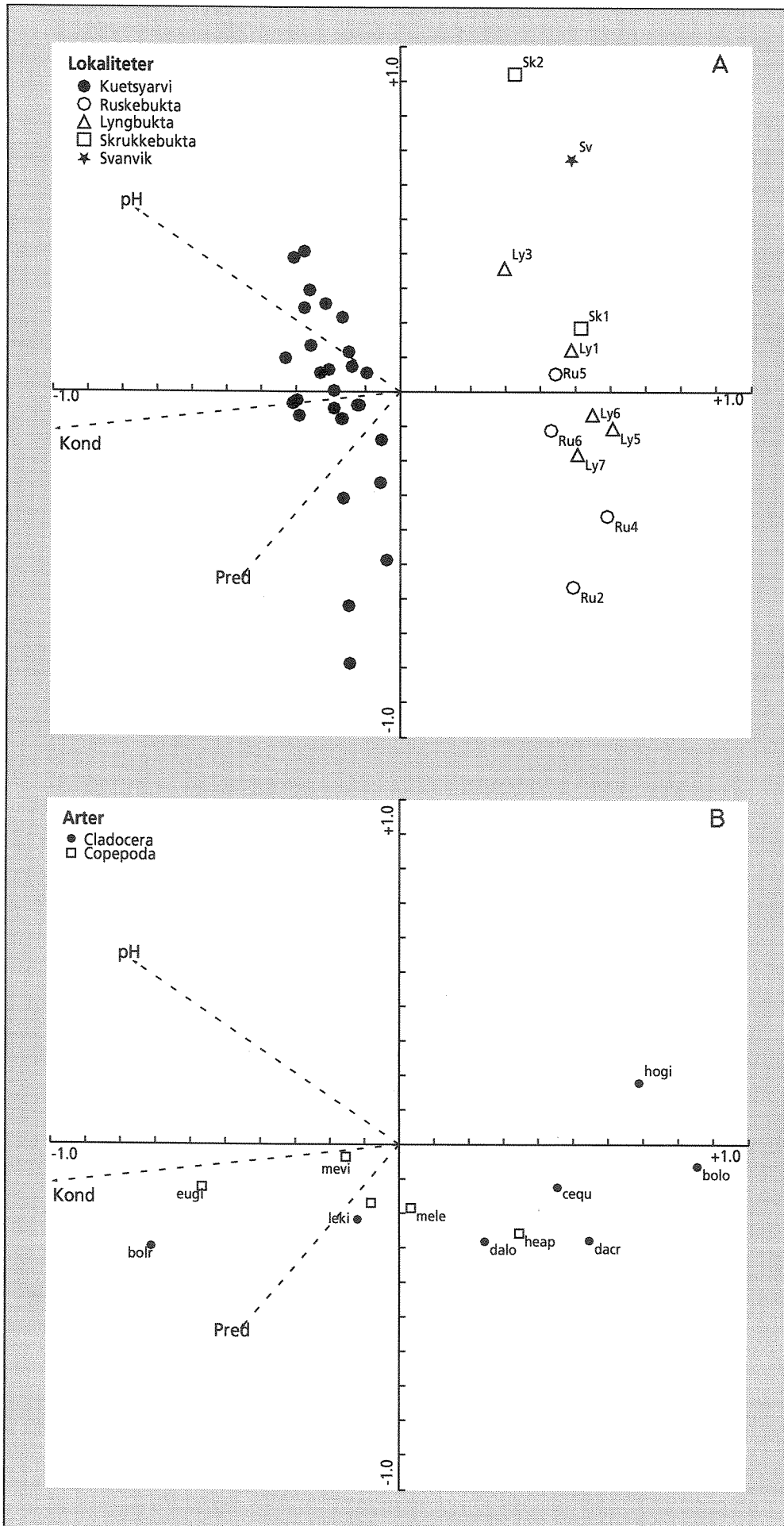
Tabell 6. Korrelasjon mellom variasjon i krepsdyrplanktonets artssammensetning og de seks antatt viktigste miljøparametrene (RDA m/forward selection, 42 prøver). Predasjon er valgt som første parameter. Se tabell 5 for ytterligere forklaring til tabellen.

Parameter	Test 1	Test 2	Test 3	Test 4
Farge	2 (0,44)	3 (0,25)	2 (0,17)	2 (0,18)
Predasjon	9 (0,01)			
Kobber (Cu)	9 (0,01)	7 (0,01)	1 (0,53)	1 (0,30)
pH	19 (0,01)	16 (0,01)	4 (0,04)	
Nikkel (Ni)	24 (0,01)	18 (0,01)	1 (0,47)	1 (0,44)
Ledningsevne	27 (0,01)	21 (0,01)		

Figur 39

PCA-ordinasjon (Principal Components Analysis) basert på artssammensetning av krepsdyrplankton fra Pasvikvassdraget i perioden 1990-1992. Log-transformerte ($\ln(\text{verdi}+1)$) biomasseverdier er benyttet. Sjeldne arter (*Daphnia longispina*, *Eucyclops serrulatus*) er nedveid. A. Prøveplot der prøvetakingsdato (juni/juli, juli/august, august/september) er markert med symbol. Ru: Ruskebukta, Ly: Lyngbukta, Sv: Svanvik, Sk: Skrukkebukta. Prøver fra Kuetsyarvi er kun angitt med symbol. B. Artsplot der artenes tyngdepunkt er markert med en bokstavkode (de to første bokstavene i slektsnavnet + de to første bokstavene i artsnavnet) (Schartau & Nøst, upubl.).





Figur 40

RDA-biplot (Redundancy Analysis) basert på artssammensetning (biomasseverdier) av krepsdyrplankton fra Pasvikvassdraget i perioden 1990-1992 og tre utvalgte miljøvariable. Prøvetakingstidspunkt er lagt inn som kovariabel. A. Prøveplot der de ulike lokalitetene er angitt med symbol. Forklaring som i **figur 39a**. Miljøvariablene; ledningsevne (Kond), pH og predasjonstrykk (Pred); er lagt inn med vektorer som angir retning og lengde (omtrentlig relativ korrelasjon mellom artsvariasjon og miljøvariablen). B. Artsplot. Forklaring som i **figur 39b** (Schartau & Nøst, upubl.).

7.4 Sammenfattende konklusjon og anbefaling av metoder

Spørsmålene vi stilte ved innledningen av kapittelet kan på basis av dette materialet besvares slik:

- Resultatene fra Kolbotnvann viser klart at diversitetsindekser gir forskjellig resultat avhengig av om datagrunnlaget er i biomasse eller tetthet. Spesielt gjelder dette dersom flere grupper av dyreplankton (som krepsdyr og hjuldyr) slås sammen. Biomassebasert diversitet lå generelt høyere enn tetthetsbasert diversitet.
- Generelt er det lettere å sammenligne diversitetsmål mellom innsjøer hvis de er basert på biomasse. Gruppene (hjuldyr og krepsdyr) bør analyseres hver for seg, da gruppene viser forskjellig avhengighet med sesong og abundans. Dette er spesielt viktig dersom diversitetsindeksene baseres på tetthetsdata.
- Sesongmessige mønstre i diversitet blir lett kamuflert av den store variasjonen. I Atnsjøen fant vi en tendens til at diversiteten innen krepsdyrplankton økte mot juli, og avtok senere gjennom sesongen. For hjuldyrene fant vi ingen slik tendens. Forholdene var litt annerledes i Kolbotnvann. Basert på samme metode som i Atnsjøen (tetthet) fant vi her høyest diversitet i mai, avtak gjennom sommeren og økning igjen på høsten. Imidlertid gav biomassebasert diversitet andre mønstre, med tydelige sesongsvingninger som var ulike for hjuldyr og krepsdyr. Årsaken til ulikhetene mellom lokalitetene og mellom gruppene er ikke avklart, og kan være både klimatiske og økologiske.
- Krepsdyrplanktonet i Kolbotnvann viste avtagende diversitet med økende tetthet. For hjuldyr fant vi derimot ingen tetthetsavhengighet. For hele samfunnets diversitet fant vi en tendens til at lav diversitet forekom hyppigst ved høy tetthet, men spredningen var stor. Tetthet gav ingen store utslag på diversiteten i Atnsjøen.
- Det er ikke mulig å påvise noen klar forskjell i nivå av diversitet mellom den næringsfattige Atnsjøen og det eutrofierte Kolbotnvann. Både artsrikdom og indeksverdier lå generelt på samme nivå. Forskjeller i bearbeidelsen av materialet (større presisjon og flere hjuldyrarter i Atnsjøen, men ingen biomassedata) gjør imidlertid at vi ikke kan avskrive mulige forskjeller. Sammenhengen mellom artsrikdom og eutrofiering er diskutert i kap. 6.1.

Erfaringene med å benytte diversitetsindekser på dyreplankton i ferskvann gir foruten punktene ovenfor grunnlag for følgende kommentarer og anbefalinger:

- Tradisjonelle diversitetsindekser viser enorm spredning benyttet på prøver av dyreplankton. Dette er naturlig i slike dynamiske samfunn. En enkelt prøve kan derfor ikke karakterisere diversiteten i en innsjø, og tidsserier er helt nødvendige for å få et bilde av biodiversiteten. Også variasjon mellom år kan være betydelig (jf. **figur 30**). Minimumskrav til prøvetakingsfrekvens og bearbeidelse bør utarbeides for vurdering av diversitet. Det bør også vurderes ulike alternativer for statistisk vurdering av forskjeller i indeksverdier (parametriske og ikke-parametriske tester, jack-knifing og boot-strapping).
- Ujevn presisjon i artsbestemmelser er et stort problem ved sam-

menligning av resultater. F.eks. var bearbeidelsen av hjuldyr mer omfattende i Atnsjøen enn i Kolbotnvann. For videre arbeid er det derfor viktig å etablere retningslinjer både for innsamling og bearbeidelse av dyreplankton.

- Ingen av de relativt enkle, endimensjonale diversitets-målene som er benyttet i dette studiet (Shannon-Wiener, Simpson, Berger-Parker, Hill's evenness), og som har vært de mest vanlig benyttede innen forurensningsøkologien, synes å bidra til økt forståelse av årsakssammenhenger ved de endringer som finner sted i dyreplanktonsamfunnet. Disse viser i tillegg innbyrdes forskjeller, noe som kunne forventes ut fra litteraturen (Magurran 1988).
- Både artsrikdom og jevnhet i abundans er i seg selv viktige og informative komponenter, og bør derfor presenteres separat sammen med en generell indeks (av typen Shannons H') når forskjeller i biodiversitet diskuteres. Det foreligger en lang rekke alternative indekser. Hill's evenness er blitt anbefalt som en godt egnet indeks for å uttrykke jevnhet (Ludwig og Reynolds 1988). Anvendt på data fra Kolbotnvann viste denne indeksen godt samsvar med Berger-Parkers indeks, og er derfor ikke vist. Hills diversitetstall er nært beslektet med (og delvis avledet av) Shannons og Simpsons indekser, og samtidig laget for å utfylle hverandre slik at absoluttverdiene blir mer meningsfylte. Hills sett av indekser kan være et godt alternativ for beskrivelse og sammenligning av diversitet (Ludwig og Reynolds 1988), og har en verbal beskrivelse som gjør dem lettere å forstå enn mange andre indekser.
- Multifaktorielle analyser vil trolig kunne avdekke mer presist hvordan diversitet og dens komponenter avhenger av ulike faktorer, som temperatur, predasjonsregime, og eutrofiering. **Figur 12** (kap. 5.3) viser sannsynlighet for utvalgte vannloppers forekomst langs gradienter av kalsium og fosfor, basert på en logistisk regresjonsligning der enkeltleddene er beregnet på grunnlag av empiriske data fra mange innsjøer (Landsomfattende trofiundersøkelse; Hessen et al. 1995a). Et annet eksempel på en analyse av enkelt-arters fordeling i forhold til predasjon og næringsalter finnes i Hessen et al. (1995b). Tilsvarende er ordinasjon av krepsdyrsamfunn brukt for å vise utvikling over tid i kalkete lokaliteter (Walseng et al. upubl.). I denne rapporten er det vist to eksempler på bruk av ordinasjonsmetoder; data fra den landsomfattende trofiundersøkelsen kombinert med NINAs krepsdyrdatabase (kap. 5.7.1) og data fra Pasvikvassdraget (kap. 7.3). Disse arbeidene illustrerer en av de viktigste mulighetene ved multifaktorielle analyser, nemlig å ta hensyn til en lang rekke faktorer og samtidig peke ut effekter av en bestemt faktor (her: hhv. fiskepredasjon og forurensning) som ellers er vanskelige å se på den variable bakgrunnen. Til forskjell fra de enklere indeksene tillater ordinasjonsmetodene at man også får med hvilke arter som inngår i samfunnet, og dette kan i seg selv bidra til bedre oppløsning.

Teknikkene som benyttes i ordinasjonsanalyser er relativt nye, og verktøyet er verken lett tilgjengelig eller lett å bruke for de fleste. Et vesentlig problem er at det er vanskelig å forklare med enkle ord hvordan analysene utføres og hva de faktisk viser, og det er derfor viktig å arbeide videre med både analysemetoder og presentasjonsmåter for å kunne utnytte deres potensielle også i en forvaltningsrettet sammenheng.

8 Sammendrag og konklusjoner

Det har vært gjennomført få undersøkelser innenfor by- og tettstedsnære områder med tanke på å avdekke effekter av menneskelige aktiviteter på diversiteten innen gruppene dyreplankton og litorale krepsdyr. Kunnskapen om denne problemstillingen må derfor betraktes som svært mangelfull. Det finnes imidlertid en rekke undersøkelser der målet har vært å studere effekten av et bestemt inngrep eller en kjent forurensningskilde/type. I denne rapporten har vi gitt en oversikt over kunnskapsstatus mht. disse dyregruppene geografiske utbredelse, deres miljøkrav, variasjoner i artsdiversitet over økologiske hovedgradienter og effekter av ulike forurensningstyper/inngrep på artdiversiteten.

Krepsdyrene er relativt godt kjent mht. geografisk utbredelse og krav til miljø. Denne kunnskapen er basert på informasjon om krepsdyr (vannlopper og calanoide/cyclopoide hoppekreps) fra ca. 2500 ferskvannslokalteter i Norge der planktoniske og/eller litorale former er registrert. Krepsdyrmaterialet, som omfatter mer enn 130 arter, er registrert i et variert utvalg av lokalitetstyper fra hele landet og en fylkesvis oversikt er presentert i bl.a. *Limnofauna norvegica* (Aagaard & Dolmen 1996). Kunnskapen om hjuldyrene er mer begrenset og artenes geografiske utbredelse gjenspeiler hvor det er gjennomført systematiske innsamlinger. Tilsvarende gjelder også for mindre grupper som svevemygg, pungreker, tusenbeinkreps, skjoldkreps, muslingbladføtter og muslingkreps. Når det gjelder ciliater og heterotrofe flagellater er artkunnskapen svært mangelfull og disse gruppene er derfor ikke behandlet i denne rapporten.

I Norge har en stor del av ferskvannslokalitetene så lave verdier av kalsium at dette betraktes som en begrensende faktor for utbredelsen av en rekke dyr og planter. Da kalsium-konsentrasjonen ofte samvarierer med andre kjemiske (næringssalter) og biotiske (fiskesamfunn, makrovegetasjon) faktorer er det ikke enkelt å vurdere hvilke betydning innholdet av kalsium har mht. dyreplanktonets utbredelse. Våre kunnskaper er derfor mangelfulle på dette området.

Forsuring er regnet som den største trusselen mot biologisk mangfold i ferskvann i Norge, og forsuring er vist å ha signifikante effekter på både artsmangfoldet og sammensetningen i planktoniske og litorale samfunn. Kalking er et viktig tiltak i forhold til forsuring, men vil i seg selv kunne føre til store endringer i det biologiske mangfoldet dersom ikke kalkingen gjennomføres med varsomhet.

For mange forurensningstyper finner vi at artsmangfoldet av planktoniske og litorale krepsdyr går tilbake ved økende grad av forurensning. Dette gjelder imidlertid ikke ved tilførsler av næringssalter og organisk stoff. Artsantallet øker ofte langs gradienten ultraoligotrofe - moderat eutrofe innsjøer, men synes å avta i de mest eutrofierte innsjøene. Undersøkelser viser store endringer i artsinventar ved eutrofiering, ved at store krepsdyrarter, som har en nøkkelrolle i stoffomsetningen, blir erstattet av hjuldyr og små krepsdyrarter.

Metallforurensninger og organiske miljøgifter er vesentlig et lokalt problem knyttet til punktutslipp fra industri og søppelfyllinger og evt. til avrenning fra veier/asfalterte flater. Effektene av lave konsentrasjoner og blandinger av ulike miljøgifter fra diffuse kilder er lite kjent. Dette gjelder også for andre forurensningstyper, som partikkelforurensning og økte salttilførsler. I by- og tettstedsnære områder er det vanlig med mange slike påvirkningsfaktorer som virker sammen, særlig i små vannforekomster, og den samlede effekt på biologisk mangfold kan ikke forutsies basert på dagens kunnskapsnivå.

Fysiske inngrep er en trusselfaktor av stor betydning for mange lokaliteter i by- og tettstedsnære områder. Dammer i kulturlandskapet (parkdammer, gårdsdammer, isdammer) er identifisert som biotoper med høy trusselgrad i forhold til biologisk mangfold. Denne type lokaliteter er blitt sjeldne, særlig pga. ulike typer arealinngrep, og samtidig er det kjent at de ofte har stort artsmangfold. Blant de litorale krepsdyrene finnes en rekke arter som kun er beskrevet fra dammer og mindre vannansamlinger.

For de fleste miljøpåvirkninger er de målbare effektene et resultat av primære/direkte effekter som skyldes fysiske/kjemiske endringer kombinert med sekundære/indirekte effekter som skyldes endringer i biotiske faktorer.

For de fleste artene har vi lite kunnskap om hvilke vannkjemiske forhold som er mest skadelige og artenes tålegrenser for disse (tabell 7). Hos mange organismer er toleransen mht. ulike typer av miljøstress også avhengig av andre forhold, både abiotiske (fysiske og kjemiske faktorer) og biotiske (næringstilgang, konkurranse og predasjon). Det er også betydelige kunnskapshull mht. effekter av ulike forurensningstyper som virker sammen (antagonistiske og synergetiske effekter). Laboratorieforsøk har gitt en del kunnskap om de planktoniske krepsdyrenes fysiologiske tålegrenser, spesielt mht. forsuring (aluminiumkonsentrasjon og pH) samt uorganiske og organiske miljøgifter. Slike forsøk er imidlertid ofte gjennomført med en-arts samfunn, under fysiske og kjemiske forhold som ikke er representative for norske ferskvannslokaliteter.

En meget viktig faktor for sammensetning av dyreplankton og bunndyr er tettheten av fisk og sammensetningen av fiskesamfunnet. Gjennom predasjon på ulike byttedyr er fiskebestanden ofte den viktigste enkeltfaktor som bestemmer sammensetning og tetthet av invertebrater. Når nøkkelarter som f.eks. ørret eller røye faller ut pga. forsuring, skjer det en forenkling av samfunnene av byttedyr, trolig fordi konkurransen mellom disse da blir hardere. Foreløpige analyser viser en positiv sammenheng mellom artsantall i dyreplanktonet og intensiteten av fiskepredasjonen. Innsjøer med dominans av karpefisk har flest arter av dyreplankton. Det samme forholdet gjelder også for litorale krepsdyr. Høy fiskepredasjon kan likevel føre til et tap av nøkkelarter som kan ha store negative økologiske konsekvenser (forsterkning av skadelige algeoppblomstringer).

Introduksjon av fremmede arter er nært knyttet opp til menneskelig aktivitet og etablering av befolkningsentra. Antropogen spredning av fiskearter og invertebrate predatorer (eks. *Mysis*) har skjedd både bevisst eller ved ubetenksomhet, og er en av de største påvirkningsfaktorene mht. endringer i diversiteten av planktoniske og litorale invertebrater.

Blant de planktoniske krepsdyrene synes store vannlopper generelt og daphniene spesielt å være mest sensitive mht. alle typer forurensninger. Disse gruppene vil også være mest utsatt for predasjon fra planktonspisende fiskearter, enten årsaken er introduksjon av nye arter eller endringer i fiskesamfunnet som en effekt av f.eks. eutrofiering. Mest tolerante er euryøke arter med vid utbredelse. Eutrofiering vil endre artsinventaret i hjuldyrsamfunnet, som et resultat av endrede konkurranseforhold når predasjonstrykket på de større krepsdyrene øker. Når det gjelder andre typer forurensninger har vi liten eller ingen kunnskap om effekter på hjuldyrplanktonet.

Effekter av ulike forurensningstyper og miljøpåvirkninger er forsøkt målt gjennom bruk av ulike diversitetsmål/-indekser. De tradisjonelle diversitetsindeksene viser enorm spredning benyttet på prøver av dyreplankton. Dette er naturlig i slike dynamiske samfunn. En enkelt prøve kan ikke karakterisere diversiteten i en innsjø særlig godt, og tidsserier er helt nødvendige for å få et bilde av biodiversiteten. Ingen av de endimensjonale diversitetsmålene som er benyttet i dette studiet (Shannon-Wiener, Simpson, Berger-Parker, Hill's evenness), og som har vært de mest vanlige

benyttede innen forurensningsøkologien, synes å bidra til økt forståelse av årsakssammenhenger ved de endringer som finner sted i dyreplanktonsamfunnet. Bruk av funksjoner som beskriver abundansefordeling (antall arter og antall individer eller biomasse av hver art) og ordinasjonsmetodikk (antall arter, abundansefordeling og artsinventar) synes derimot å være lovende metoder for videre bearbeiding av den informasjon som ligger i samfunnenes sammensetning og struktur.

Minimumskrav til prøvetakingsfrekvens og bearbeidelse bør utarbeides for vurdering av diversitet.

Dyreplankton og litorale krepsdyr er egnet for overvåking av miljøtilstanden i innsjøer og dammer fordi: i) Til disse gruppene hører relativt mange arter med ulike miljøkrav og mange av artene er sensitive mht. forurensninger og fysiske inngrep. ii) Med stor evne til rekolonisering vil en forvente en rask respons ved bedring i vannkvaliteten. iii) Innsamling av prøver er relativt lite ressurskrevende, både mht. arbeidsinnsats og prøvetakingsutstyr.

Tabell 7. Forsøk på å kvantifisere betydningen (x: liten, xx: moderat, xxx: betydelig) av de ulike trusselfaktorene mhp. endringer og tap av biologisk mangfold når det gjelder dyreplankton og litorale krepsdyr i Norge. Merk: De endringer som finner sted ved eutrofiering er antatt i stor grad å være forårsaket av endringer i fiskesamfunnet.

Trusselfaktor	Grad av endring	Fare for nasjonalt tap	Fare for lokalt tap	Sårbare arter/artsgrupper	Kunnskap
Eutrofiering	xxx	x	x(x)	Daphnia longispina/galeata, Holopedium	moderat/god
Forsuring	xxx	x	xx	Daphnia spp.	god
Metaller	xx	x	x(x)	Daphnia spp.	moderat
Org. Mikroforuren.	x	x	x(x)	Daphnia spp.	dårlig
Partikkelforuren.	xx	x	x(x)	Vannlopper	dårlig
Saltforuren.	x	x	x	Kaldstenoterme arter	dårlig
Fysiske inngrep	xxx	xx	xx(x)	Mange litoral. arter	moderat
Intro. fremmede arter	xxx	xx	xx	Store plankt. arter (intro. fisk)	moderat

9 Referanser

- Amundsen, P.-A. & Staldvik, F. 1993. Lagesilda i Pasvikvassdraget - undersøkelser i 1991 og 1992. - Norges Fiskerihøgskole, Univ. i Tromsø. Rapport. 13 s.
- Anderson, R.S. 1970. Effects of rotenone on zooplankton communities and study of their recovery patterns in two mountain lakes in Alberta. - J. Fish. Res. Bd. Canada 27: 1335-1356.
- Arnekleiv, J.V. 1981. Ferskvannsbioologiske og hydrografiske undersøkelser i Lomsdalsvassdraget 1980-81. - K.norske Vitensk. Selsk. Mus. Rapport Zool. Ser. 1981-20: 1-69.
- Arvola, L., Salonen, K., Bergström, I., Heinänen, A. & Ojala, A. 1986. Effects of experimental acidification on phyto-, bacterio- and zooplankton in enclosures of a highly humic lake. - Int. Revue ges. Hydrobiol. 71: 737-758.
- Baird, D.J., Barber, I. & Calow, P. 1990. Clonal variation in general responses of *Daphnia magna* Straus to toxic stress. I. Chronic life-history effects. - Funct. Ecol. 4: 399-407.
- Barnhisel, D.R. & Harvey, H.A. 1995. Size-specific fish avoidance of the spined crustacean *Bythotrephes*: Field support for laboratory predictions. - Can J. Fish. Aquat. Res. 52: 768-775.
- Battarbee, R.W., Mason, J., Renberg, I. & Talling, J.F. 1990. Paleolimnology and lake acidification. - Phil. Trans. R. Soc. London. B. 327: 223-245.
- Baudouin, M.F. & Scoppa, P. 1974. Acute toxicity of various metals to freshwater zooplankton. - Bull. Environ. Contam. Toxicol. 12: 745-751.
- Bodar, G.W.M., van der Sluis, I., van Montford, J.C.P., Voogt, P.A. & Zandee, D.I. 1990. Cadmium resistance in *Daphnia magna*. - Aquat. Toxicol. 16: 33-40.
- Borgström, R. 1973. The effect of increased water level fluctuation upon the brown trout population of Mårvatn, a Norwegian reservoir. - Norw. J. Zool. 21: 101-112.
- Borgström, R., Brabrand, Å. & Solheim, J.T. 1986. Tilslamming og redusert siktedyp i Ringedalsmagasinet: Virkning på habitatbruk, næringsopptak og kondisjon hos pelagisk aure. - Rapp. Lab. Ferskv. Økol. Innlandsfiske, Oslo 90: 1-36.
- ter Braak, C.J.F. 1987. - CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). TNO Inst. Appl. Comp. Sci., Stat. Dept. Wagenigen, Wagenigen, 95 s.
- ter Braak, C.J.F. 1990. - Update notes: CANOCO version 3.10. Agricult. Math. Group, Wagenigen, 35 s.
- ter Braak, C.J.F. & Prentice, I.C. 1988. A theory of gradient analysis. - Advances in Ecolog. Res. 18: 271-317.
- Brett, M.T. 1989. Zooplankton communities and acidification processes (a review). - Water, Air and Soil Pollut. 44: 387-414.
- Brettum, P. 1994. Referanseundersøkelser av grytehullsjøene i Gardermoen-området 1993. - NIVA-rapport 3015: 1-116.
- Brittain, J.E. & Halvorsen, G. 1986. Bygging av Skarg kraftverk og ytterlige overføringer til Brokke kraftverk, Aust-Agder. Hydrografi og bunndyr i sidevassdragene til Otra. - Rapp. Lab. Ferskvannsvet. Innlandsfiske, Oslo, 83: 1-39.
- Brittain, J.E. & Nielsen, P.S. 1987. Bunndyrundersøkelser i Kjelavassdraget, Telemark: En vurdering av minstevannføring og forurensningsbelastning. - Rapp. Lab. Ferskv. Økol. Innlandsfiske, Oslo, 97: 1-39.
- Brandrud, T.E. & Aagaard, K. (red.) 1997. Felles instituttprogram
- Virkninger av forurensninger på biologisk mangfold: Vann og vassdrag i by- og tettstedsnære områder. En kunnskapsstatus. - NINA temahefte 13/NIVA-rapport 3734-97: 1-100.
- Bækken, T. og T. Jørgensen, 1994. Vannforurensning fra veg - langtidseffekter. - Publikasjon nr. 73, Vegdirektoratet. 57 s.
- Bøhn, T., Amundsen, P.-A. & Staldvik, F. 1996. Invasjon av lagesild i Pasvikvassdraget - status og konsekvenser pr. 1995. - Norges Fiskerihøgskole, Univ. i Tromsø. Rapport. 42 s.
- Colbourne, J.K. & Hebert, P.D.N. 1996. The systematics of North American *Daphnia* (Crustacea: Anomopoda): a molecular phylogenetic approach. - Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B. 351: 349-360.
- Confer, J.L., Kaaret, T., & Likens, G.E. 1983. Zooplankton diversity and biomass in recently acidified lakes. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 36-42.
- Daverdin, R.H., Aagaard, K., Sandlund, O.T. & Tømmerås, B.Å. (red.) 1995. Rapport fra NINA/DN seminar - Indikatorer for overvåking av biologisk mangfold. - NINA Oppdragsmelding 329: 1-63.
- DeMeester, L. 1996. Local genetic differentiation and adaptation in freshwater zooplankton populations: patterns and processes. - Écoscience 3: 385-399.
- DeMeester, L., Weider, L.J. & Tollrian, R. 1995. Alternative anti-predator defences and genetic polymorphism in a pelagic predator-prey system. - Nature 378: 483-485.
- Drake, J.A., Mooney, H.A., di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, F.J., Rejmánek, M. & Williamson, M. 1989. Biological invasions: A global perspective. - SCOPE 37. Wiley & Sons, Chichester, UK. 525 s.
- Eie, J.A., Faugli, P.E. & Sjulsen, O. 1992. Type og referansevassdrag. - NVE Publikasjon 7-1992: 1-40.
- Einsle, U. 1988. Taxonomy of the genus *Megacyclops* (Crustacea: Copepoda): Morphometry and the use of enzyme electrophoresis. - Hydrobiologia 167-168: 387-391.
- Elgmork, K. 1967. On the distribution and ecology of *Cyclops scutifer* Sars in New England (Copepoda, Crustacea). - Ecology 48: 967-971.
- Erikstad, L., Halvorsen, G., Korsmo, H., Bergmann, H.H. & Walseng, B. 1990. Naturfaglige undersøkelser i Faulvatn-området i forbindelse med konsesjonssøknad. - NINA Utredning 19: 1-41.
- Erlandsen, A.H., Brettum, P., Løvik, J.E., Markager, S. & Källqvist, T. 1988. Kolbotvatnet. Sammenstilling av resultater fra perioden 1984-87. - NIVA-rapport 2161. 118 s.
- Faugli, P.E., Erlandsen, A.H. & Eikenæs, O. 1993. Inngrep i vassdrag; konsekvenser og tiltak - en kunnskapsoppsummering. - NVE Publikasjon 13: 1-638.
- Flössner, D. 1993. Zur Kenntnis einiger *Daphnia*-Hybriden (Crustacea: Cladocera). - Limnologica 23: 71-79.
- Frey, D.G. 1968. Paleolimnology. - Science 159: 1262-1264.
- Faafeng, B. 1994. Gjersjøens utvikling 1972-93 og resultater fra sesongen 1993. - NIVA-rapport 3111. 56 s.
- Faafeng, B., Brettum, P. & Hessen, D.O. 1990a. Landsomfattende undersøkelse av trofitestanden i 365 innsjøer i Norge. - Statlig program for forurensningsovervåking. SFT-rapport 389/90. - NIVA-rapport 87124: 1-57.
- Faafeng, B., Erlandsen, A. & Løvik, J.E. 1990b. Kolbotvatnet med tilløp 1988 og 1989. - NIVA-rapport 2408: 1-56.
- Faafeng, B., Erlandsen, A., Løvik, J.E. & Oredalen, T.J. 1990c. Kolbotvatnet med tilløp 1990. - NIVA-rapport 2604: 1-42.
- Faafeng, B. & Oredalen, T.J. 1996. Gjersjøens utvikling 1972-95

- og resultater fra sesongen 1995. - NIVA-rapport 3571: 1-65.
- Faafeng, B. & Brabrand, Å. 1997. Collapse of a perennial, metalimnetic population of *Leptothrix* (formerly *Oscillatoria*) in a deep, temperate lake after introduction of predatory pike perch (*Stizostedion lucioperca*) (under utarbeidelse).
- Garnås, E. 1986. Changes in the diet of charr *Ssalvelinus alpinus* L. after introduction of *Mysis relicta* Lovén in two subalpine reservoirs in Norway. - Fauna Norveg. Ser. A 5: 17-22.
- Gliwicz, Z.M. 1980. Filtering rates, food size selection, and feeding rates in cladocerans - another aspect of interspecific competition in filter-feeding zooplankton. - Am. Soc. Limnol. Oceanogr. Spec. Symp. 3: 282-291.
- Grande, M., Andersen, S., Brettum, P., Hylland, K. & Løvik, J.E. 1996. Storvassprosjektet. Dokumentasjon av gruvdriftens påvirkning av miljøet. Del II. Biologiske undersøkelser i Hittervassdraget. - NIVA-rapport 3473: 1-72.
- Gunnerød, T.B. 1977. Utsetting av *Mysis relicta* i Selbusjøen og Stugusjøen i Neavassdraget og i Gjevilvatnet (Driva) i Oppdal. - DVF Rapport 1-1977: 1-21.
- Halvorsen, G. 1981. Hydrografi og evertebrater i Lyngdalsvassdraget i 1978 og 1980. - Kontaktutv. vassdragsreg., Univ. Oslo, Rapp. 26: 1-89.
- Halvorsen, G. 1983. Hydrografi og evertebrater i Kosånåvassdraget 1981. - Kontaktutv. vassdragsreg., Univ. Oslo, Rapp. 62: 1-62.
- Halvorsen, G. 1984. Reguleringsundersøkelser i Skafsåvassdraget, Telemark fylke. II. Hydrografi og dyreplankton. - Rapp. Lab. Ferskv. Økol. Innlandsfiske, Oslo, 66: 68-80.
- Halvorsen, G. 1985. Hydrografi, plankton og strandlevende krepssdyr i Kilåvassdraget, Fyresdal, sommeren 1984. - Kontaktutv. vassdragsreg., Univ. Oslo, Rapp. 80: 1-48.
- Halvorsen, G., Bergstrøm, R., Dons, J., Erikstad, L., Halvorsen, R., Sloreid, S.E. & Wiersdalen, T.A. 1993. Ny E18 gjennom Bamble-naturfaglige konsekvenser. - NINA Utredning 53: 1-95.
- Halvorsen, G. & Papinska, K. 1997. Planktonundersøkelser i Atnsjøen 1985-1995, s. 126-168. - I Fagerlund, K.H. & Grundt, Ø. (red.), Samlerapport for Atnsjøen i perioden 1985-1995. NVE Forskref rapp. 2-1997. 215 s + vedlegg.
- Halvorsen, G. & Pedersen, O. 1988. Botaniske og ferskvannsbio- logiske undersøkelser i Lundetjønn-området, Sokndal kommune, Rogaland. - Økoforsk utredning 1988, 19: 1-31.
- Halvorsen, G., Sloreid, S.-E., Sporsheim, P. & Walseng, B. 1994. Ferskvannsbio- logiske undersøkelser av grytehullsjøene i Gerdermo-området. - NINA Forskningsrapport 57: 1-42.
- Halvorsen, G., Sloreid, S.-E., Walseng, B. 1996. Dokka-deltaet - ferskvannsbio- logiske konsekvenser av kraftutbyggingen i Dokkavassdraget. - NINA Oppdragsmelding 437: 1-101.
- Hamilton, J.D. 1958. On the biology of *Holopedium gibberum* Zaddach (Crustacea: Cladocera). - Verh. Int. Ver. Limnol. 13: 785-788.
- Hanski, I. & Gilpin, M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. - Biol. J. Linn. Soc. 42: 3-16.
- Havel, J.E. 1987. Predator-induced defences: A review, s. 263-278. - I Kerfoot, W.C. & Sih, A. (red), Predation. Direct and indirect impacts on aquatic communities. Univ. Press of New England. 386 s.
- Havens, K.E. 1991. Crustacean zooplankton food web structure in lakes of varying acidity. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48: 1846-1852.
- Havens, K.E. 1992. Acidification effects on the algal-zooplankton interface. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49: 2507-2514.
- Havens, K.E. 1993. Pelagic food web structure in Adirondack Mountain, USA, lakes of varying acidity. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 50: 149-155.
- Havens, K.E. 1994. Structural and functional responses of a fresh-water plankton community to acute copper stress. - Environ. Pollut. 86: 259-266.
- Hessen, D.O. 1992. Uorganiske partikler i vann; effekter på fisk og dyreplankton. - NIVA-rapport 2787: 1-42.
- Hessen, D.O., Andersen, T. & Lyche, A. 1990. Carbon metabolism in a humic lake: Pool sizes and cycling through zooplankton. - Limnol. Oceanogr. 35: 85-99.
- Hessen, D. O., Faafeng, B. A. & Andersen, T. 1995a. Competition or niche segregation between *Holopedium* and *Daphnia*; empirical light on abiotic key parameters. - Hydrobiologia 307: 253-261.
- Hessen, D. O., Faafeng, B. A. & Andersen, T. 1995b. Replacement of herbivore zooplankton species along gradients of ecosystem productivity and fish predation pressure. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 52: 733-742.
- Hessen, D.O., Källqvist, T., Abdel-Hamid, M.I. & Berge, D. 1994. Effects of pesticides on different zooplankton taxa in mesocosm experiments. - Norwegian Journal of Agricultural Sciences. Supplement 13: 153-161.
- Hessen, D.O. & Schartau, A.K.L. 1988. Seasonal and spatial overlap between cladocerans in humic lakes. - Int. Revue. Ges Hydrobiol. 73: 379-405.
- Hobæk, A. 1995. Hoppekreps i ferskvann - hva bestemmer deres forekomst?. - I Direktoratet for naturforvaltning, 1995. Spredning av ferskvannsorganismer. Seminarreferat. DN-notat 1995-4: 90-97.
- Hobæk, A. 1996. Overvåking av ferskvannsresipienter i Bergen kommune 1995. Grimseid-, Fjøsanger- og Gaupåsvassdragene. - NIVA-rapport 3506-96: 1-112.
- Hobæk, A. & Raddum, G.G. 1980. Zooplankton communities in acidified lakes in South Norway. - Rapport IR 75/80, SNSF-prosjektet. 132 s.
- Hobæk, A. & Wolf, H.G. 1991. Ecological genetics of Norwegian *Daphnia*. II. Distribution of *Daphnia longispina* genotypes in relation to short-wave radiation and water colour. - Hydrobiologia 225: 229-243
- Jensen, J.W. 1968. Planktoniske ferskvanns-crustacea på Hitra i Sør-Trøndelag med en hydrografisk oversikt og notater om littorale crustacea. - Cand. real. oppgave i spesiell zoologi (upubl.). Univ. i Oslo. 109 s.
- Jensen, J.W., Nøst, T. & Stokland, Ø. 1985. The invertebrate fauna of a small fjord subject to wide ranges of salinity and oxygen content. - Sarsia 70: 33-43.
- Jones, M., Folt, C. & Guarda, S. 1991. Characterizing individual, population and community effects of sublethal levels of aquatic toxicants: an experimental case study using *Daphnia*. - Freshwater Biol. 26: 35-44.
- Keller, W., Yan, N.D. Holtze, K.E. & Pitblado, J.R. 1990. Inferred effects of lake acidification on *Daphnia galeata mendotae*. - Environ. Sci. Technol. 24: 1259-1260.
- Källqvist, T. 1994. Økotoksikologisk karakterisering av tøyvaske- midler. - NIVA-rapport 3106: 1-41.
- Kirk, K.L. & Gilbert, J.J. 1990. Suspended clay and the population dynamics of planctonic rotifers and cladocerans. - Ecology 71: 1741-1755.

- Kjensmo, J. 1997. The influence of road salt on the salinity and the meromictic stability of Lake Svinsjøen, South Eastern Norway. - *Hydrobiologia* 347: 151-158.
- Klerks, P.L. 1987. Genetic adaptation of heavy metals in aquatic organism: a review. - *Environ. Pollut.* 45: 173-205.
- Kleiven, O.T., Larsson, P. & Hobæk, A. 1996. Direct distributional response in *Daphnia pulex* to a predator kairomone. - *J. Plankton Res.* 18: 1341-1348.
- Koivisto, S., Ketola, M. & Walls, M. 1992. Comparison of five cladoceran species in short- and long-term copper exposure. - *Hydrobiologia* 248: 125-136.
- Koksvik, J.I. 1975. Årstidsvariasjoner og døgnrytmikk hos litorale cladocera (Crustacea) i Målsjøen, Sør-Trøndelag. - Cand. real. oppgave i zoologi (upubl.). Univ. i Trondheim. 130 s.
- Koksvik, J.I. 1979. Ferskvannsbiologiske og hydrografiske undersøkelser i Saltfjell-/Svartisområdet. Del VI. Oppsummering og vurderinger. - *K.norske Vitensk. Selsk. Mus. Rapport Zool. Ser.* 1979-4: 1-79.
- Koksvik, J.I. & Arnekleiv, J.V. 1992. Verneplan IV, Ferskvannsbiologiske data fra et utvalg vassdrag i Troms og Finnmark. - Notat fra Zoologisk avdeling, Univ. Trondheim 1992/7: 1-31.
- Koksvik, J.I. & Dalen, T. 1980. Ferskvannsbiologiske og hydrografiske undersøkelser i Hellemoområdet, Tysfjord kommune. - *K.norske Vitensk. Selsk. Mus. Rapport Zool. Ser.* 1980-10: 1-57.
- Koksvik, J.I., Reinertsen, H. & Langeland, A. 1991. Changes in plankton biomass and species composition in Lake Jonsvatn, Norway, following the establishment of *Mysis relicta*. - *American Fisheries Society Symposium* 9: 115-125.
- Kvam, O.V. & Kleiven, O.T. 1995. Diel horizontal migration and swarm formation in *Daphnia* in response to *Chaoborus*. - *Hydrobiologia* 307: 177-184.
- Lalande, M & Pinel-Alloul, B. 1984. Toxicity of heavy metals to planktonic crustaceans from lakes in Quebec. - *Sciences et Techniques de l'Eau*. 17: 253-259.
- Lampert, W., Fleckner, W., Pott, E., Schober, U. & Störkel, K.-U. 1989. Herbicide effects on planktonic systems of different complexity. - *Hydrobiologia* 188/189: 415-424.
- Langeland, A. 1981. Decreased zooplankton density in two norwegian lakes caused by predation of recently introduced *Mysis relicta*. - *Verh. Int. Verein. Limnol.* 21: 926-937.
- Langeland, A. 1988. Decreased zooplankton density in a mountain lake resulting from predation by recently introduced *Mysis relicta*. - *Verh. Int. Verein. Limnol.* 23: 419-429.
- Langeland, A. (red.) 1993. Pollution impact on freshwater communities in the border region between Russia and Norway. II. Baseline study 1990-92. - NINA forskningsrapport 44: 1-53.
- Langeland, A., Koksvik, J.I. & Nydal, J. 1991. Impact of the introduction of *Mysis relicta* on the zooplankton and fish populations in a Norwegian lake. - *American Fisheries Society Symposium* 9: 98-114.
- Langeland, A. & Nøst, T. 1995. Gill raker structure and selective predation on zooplankton by particulate feeding fish. - *Journal of Fish Biology* 47: 719-732.
- Langeland, A. & Reinertsen, H. 1982. Interactions between phytoplankton and zooplankton in a fertilized lake. - *Holarct. Ecol.* 5: 253-274.
- Langeland, A., Schartau, A.K.L. & Nøst, T. 1997. Biomanipulation experiments in three temperate lakes. - *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26 (I trykk).
- Larsson, P. & Dodson, S. 1993. Invited review - Chemical communication in planktonic animals. - *Arch. Hydrobiol.* 129: 129-155.
- Lawrence, S.G. & Holoka, M.H. 1987. Effects of low concentrations of cadmium on crustacean zooplankton community of an artificially acidified lake. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 163-172.
- LeBlanc, G.A. 1982. Laboratory investigation into the development of resistance of *Daphnia magna* to environmental pollutants. - *Environ. Pollut. A* 27: 309-322.
- Lehman, J.T. 1991. Causes and consequences of cladoceran dynamics in Lake Michigan: Implications of species invasion by *Bythotrephes*. - *J. Great Lakes Res.* 17: 437-445.
- Lehman, J.T. & Caceres, C.E. 1993. Food web responses to species invasion by a predatory invertebrate: *Bythotrephes* in Lake Michigan. - *Limnol. Oceanogr.* 38: 879-891.
- Lillehammer, A. 1988. Stoneflies (Plecoptera) of Fennoscandia and Denmark. - *Fauna Entomologica Scandinavia* 21: 1-165.
- Lodge, D.M. 1993. Biological invasions: Lessons for ecology. - *TREE* 8,4: 133-137.
- Ludwig, J.A. & Reynolds, J.F. 1988. - *Statistical ecology. A primer on methods and computing.* John Wiley & Sons, New York. 337 s.
- Lyche, A. 1984. Plankton i innsjøer langs en trofigradient. En regional undersøkelse av samfunnsstrukturen i fytoplankton og zooplankton i Oslo-området. - Cand. real. oppgave i limnologi (upubl.). Univ. i Oslo. 259 s.
- Lyche, A. 1990. Cluster analysis of plankton community structure in 21 lakes along a gradient of trophicity. - *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 586-591.
- Lysebo, E.M. 1993. Behavioural and morphological changes in polymorphic *Daphnia* and changing predation regimes. - Cand. scient. oppgave i zoologi (upubl.). Univ. i Bergen. 47 s.
- Løvik, J.E., Rognerud, S. & Kjellberg, G. 1993. Tiltaksorientert overvåking av Mesna-vassdraget 1992-94. Årsrapport for 1992. - NIVA-rapport 2878: 1-37.
- Magurran, A. E. 1988. - *Ecological diversity and its measurement.* Croom Helm Ltd. 179 s.
- Marshall, J.S. & Mellinger, D.L. 1980. Dynamics of cadmium-stressed plankton communities. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 403-414.
- Marshall, J.S., Parker, J.I., Mellinger, D.L. & Lawrence, S.G. 1981. An *in situ* study of cadmium and mercury stress in the plankton community of Lake 382, Experimental Lakes Area, north-western Ontario. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1209-1214.
- Miskimmin, B.M. & Schindler, D.W. 1994. Long term invertebrate community response to toxaphene treatment in two lakes: 50-yr reconstructed from lake sediments. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 923-932.
- Moiseenko, T., Mjelde, M., Brandrud, T.E., Brettum, P., Dauvalter, V., Kagan, L., Kashulin, N., Kudriavtseva, L., Lukin, A., Sandimirov, S., Traaen, T.S., Vandysch, O. & Yajovlev, V. 1994. Pasvik river watercourse, Barents Region: Pollution impacts and ecological responses. Investigations in 1993. Institute of North Industrial Ecology Promlems (INEP), Apatity in cooperation with Norwegian Institute for Water Research (NIVA), Oslo. - NIVA-rapport O-93144: 1-87.
- Moore, M.V. & Winner, R.W. 1989. Relative sensitivities of *Ceriodaphnia dubia* laboratory test and pond communities of zooplankton and benthos to chronic copper stress. - *Aquat. Toxicol.* 15: 311-330.

- Moore, M.V., Yan, N.D. & Pawson T. 1994. Omnivory of the larval phantom midge (*Chaoborus* spp.) and its potential significance for freshwater planktonic foodwebs. - *Can. J. Zool.* 72: 2055-2065.
- Morling, G. & Pejler, B. 1990. Acidification and zooplankton development in some West-Swedish lakes 1966-1983. - *Limnologica* 20: 307-318.
- Nilssen, J.P. 1978. Eutrophication, minute algae and inefficient grazers. - *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 36: 193-214.
- Nilssen, J.P. 1984. An ecological jig-saw puzzle: reconstructing aquatic biogeography and pH in acidified regions. - Institute of Freshwater Research Drottningholm, Report 61: 138-147.
- Nilsson, N.-A. & Pejler, B. 1973. On the relation between fish fauna and zooplankton composition in North Swedish lakes. - Institute of Freshwater Research Drottningholm, Report 53: 51-77.
- Nordiska ministerrådet, N. 1977. Naturgeografisk regioninndeling av Norden. - Nordisk utredningsserie B 1977. 34. 137 s.
- Nøst, T., Kashulin, N., Schartau, A.K.L., Lukin, A., Berger, H.M. & Sharov, A. 1997. Impacts of pollution on freshwater communities in the border region between Russia and Norway. III. Monitoring lakes 1990-96. - NINA Fagrapport 29: 1-37.
- Nøst, T. & Koksvik, T. 1981. Ferskvannsbiologiske og hydrografiske undersøkelser i Snåsavassdraget 1980. - *K.norske Vidensk. Selsk. Mus. Rapport Zool. Ser.* 1981-19: 1-54.
- Nøst, T. & Langeland, A. 1994. Introduction of roach (*Rutilus rutilus*) in an oligohumic lake: 2. Selective predation impacts on the zooplankton. - *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 2118-2122.
- Nøst, T., Yakolev, V., Berger, H.M., Kashulin, N., Langeland, A. & Lukin, A. 1991. Impacts of pollution on freshwater communities in the border region between Russia and Norway. I. Preliminary study in 1990. - NINA forskningsrapport 26: 1-41.
- Pastorok, R.A. 1981. Prey vulnerability and size selection by *Chaoborus* larvae. - *Ecology.* 62: 1311-1324.
- Patalas, J. & Patalas, K. 1961. The crustacean plankton in morphologically different lakes in Wdzydze complex. - *Roczn. Naukro. In. Rolniczyck* 93(D): 111-139.
- Peither, A., Jüttner, I., Kettrup, A. & Lay, J.-P. 1996. A pond mesocosm study to determine direct and indirect effects of lindane on a natural zooplankton community. - *Environ. Pollut.* 93, 1: 49-56.
- Pejler, B. 1964. Regional-ecological studies of Swedish freshwater zooplankton. - *Zool. Bidrag Uppsala* 36: 407-515.
- Pourriot, R. 1977. Food and feeding habits of Rotatoria. - *Arch. Hydrobiol. Beih.* 8: 243-260.
- Proctor, V.W. 1964. Viability of crustacean eggs recovered from ducks. - *Ecology* 45: 656-657.
- Proctor, V.W. & Malone, Ch.R. 1965. Further evidence of the passive dispersal of small aquatic organisms via the intestinal tract of birds. - *Ecology* 46: 728-729.
- Raddum, G.G. & Fjellheim, A. 1984. Acidification and early warning organisms in freshwater in Western Norway. - *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 1973-1980.
- Raddum, G.G. & Fjellheim, A. 1994. Invertebrate community changes caused by reduced acidification, s. 345-354. - I Steinberg, C.E.W. & Wright, R.F. (red.), *Acidification of freshwater ecosystems: Implications for the future.* John Wiley & Sons Ltd., Chichester. 404 s.
- Reijnders, P.J.H. & Brasseur, S.M.J.M. 1992. Xenobiotic induced hormonal and associated developmental disorders in marine organisms and related effects on humans; An overview, s. 159-174. - I Colborn, T. & Clement, C. (red.), *Chemically-induced alterations in sexual and functional development: The Wildlife/Human Connection.* Adv. Modern Environ. Toxicol. 21. 403 s.
- Renberg, I. & Hellberg, T. 1982. The pH history in Southwestern Sweden, as Calculated from the Subfossil Diatom Flora of the Sediments. - Department of ecological Botany, Umeå University, S-901 87 Umeå, Sweden. - *Ambio* 11 (1).
- Rognerud, S., Fjeld, E. & Løvik, J.E. 1997. Regional undersøkelse av miljøgifter i innsjøsedimenter. Delrapport 1. Organiske mikroforurensninger. SFT-rapport 712/97. - NIVA-rapport 3699: 1-34 + vedlegg.
- Rognerud, S. & Kjellberg, G. 1984. Relationships between phytoplankton and zooplankton biomass in large lakes. - *Verh. Internat. Verein Limnol.* 22: 666-671.
- Rognerud, S., Kjellberg, G. & Brettum, P. 1990. Sjusjøen i Hedmark. En undersøkelse av vannkvaliteten. - NIVA-rapport 2512: 1-21.
- Rylov, W.M. 1948. Freshwater Cyclopoida. Fauna USSR, Crustacea 3 (3). - Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem 1963. 314 s.
- Sandøy, S. & Nilssen, J.P. 1986. A geographical survey of littoral crustacea in Norway and their use in paleolimnology. - *Hydrobiologia* 143: 277-286.
- Sars, G.O. 1993. On the freshwater crustaceans occurring in the vicinity of Christiania. - John Grieg Produksjon AVS, Bergen.
- Schartau, A.K.L. (red.) 1994. Effekter av lavdose kadmiumbelastning på litorale ferskvannspopulasjoner og -samfunn. Feltforsøk utført i innegninger. - NINA Forskningsrapport 55: 1-67.
- Schartau, A.K.L. 1996. Effekter av forurensning og kadmium-forurensning på populasjoner og -samfunn av limnisk zooplankton, s. 119-123. - I Fløisand, I. & Løbersli, E. (red.), *Lufttransporterte forurensninger - Tilførsler, virkninger og tålegrenser.* Sammendrag av foredrag og postere fra møte på Klækken Hotell, Hønefoss, 22.-24. januar 1996. Miljøvern-departementet Fagrapport 77. 248 s.
- Schindler, D.W., Curtis, P.J., Parker, B.R., Stainton, M.P. 1996. Consequences of climate warming and lake acidification for UV-B penetration in North American boreal lakes. - *Nature* 379: 705-708.
- Schindler, D.W., Mills, K.H., Malley, D.F., Findlay, D.L., Shearer, J.A., Davies, I.J., Turner, M.A., Linsey, G.A. & Cruikshank, D.R. 1985. Long-term ecosystem stress. The effects of years of experimental acidification on a small lake. - *Science* 228: 1395-1401.
- Schnell, Ø.A. & Raddum, G.G. 1993. Past and present fauna of chironomids in remote mountain lakes. Preliminary results from the "ALPE1" project, s. 444-447. - I Guissani, G. & Callieri, C. (red.), *Strategies for lake ecosystems beyond 2000.* Proceedings, Stresa. 598 s.
- Scholtz, S., Seaman, M.T. & Pieterse, A.J.H. 1988. Effects of turbidity on the life history parameters of two species of *Daphnia*. - *Freshwater Biology* 20: 177-184.
- Schwenk, K. & Spaak, P. 1995. Evolutionary and ecological consequences of interspecific hybridization in cladocerans. - *Experientia* 51: 465-481.
- Shapiro, J. 1980. The importance of trophic level interactions to the abundance and species composition of algae in lakes, s.

- 105-116. - I Barica, J. & Mur, L.R. (red.), Hypertrophic ecosystems. Dev. Hydrobiol. 2. Dr. W. Junk Publishers, Hague. 348 s.
- Siegfried, C.A. & Sutherland, J.W. 1992. Zooplankton communities of Adirondack lakes - changes in community structure associated with acidification. - J. Freshw. Ecol. 7: 97-112.
- Sierszen, M.E. & Frost, T.E., 1993. Response of predatory zooplankton populations to the experimental acidification of Little Rock Lake, Wisconsin. - J. Plank. Res. 15: 553-562.
- Skjelkvåle, B.L., Henriksen, A. & Faafeng, B. 1997. Regional innsjøundersøkelse 1995. En vannkjemisk undersøkelse av 1500 innsjøer. - Statlig program for forurensningsovervåking. SFT-rapport 677/96: 1-71.
- Slatkin, M. 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. - Science 236: 787-792.
- Spitze, K. 1985. Functional response of an ambush predator: *Chaoborus americanus* predation on *Daphnia pulex*. - Ecology 66: 938-949.
- Spurles, W.G. 1975. Midsummer crustacean zooplankton communities in acid-stressed lakes. - J. Fish. Res. Board. Can. 32: 389-395.
- Statens Forurensningstilsyn, 1992. Klassifisering av miljøkvalitet i ferskvann. Kortversjon. - SFT-rapport TA-905/1992. 31 s.
- Taylor, D. J., Hebert, P.D.N. & Colbourne, J.K. 1996. Phylogenetics and evolution of the *Daphnia longispina* group (Crustacea) based on 12S rDNA sequence and allozyme variation. - Mol. Phylogen. Evol. 5: 495-510.
- Tessier, A.J. & Horwitz, R.J. 1990. Influence of water chemistry on size structure of zooplankton assemblages. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47: 1937-1943.
- Traaen, T.S., Henriksen, A., Källqvist, T. & Wright, R.R. 1993. Forsuring og tungmetallforurensning i grenseområdene Norge/Russland. Vannkjemiske undersøkelser 1986-1992. - NIVA-rapport O-89187: 1-47.
- Urech, J. 1979. MELIMEX, an experimental heavy metal pollution study: Effects of increased heavy metal load on crustacean plankton. - Schweiz. Z. Hydrol. 41/2: 247-260.
- Väinölä, R., Riddoch, B.J., Ward, R.D. & Jones, R.I. 1994. Genetic zoogeography of the *Mysis relicta* species group (Crustacea: Mysidacea) in northern Europe and North America. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 51: 1490-1505.
- Walseng, B. 1990. Ferskvannsbefaringer i 6 vassdrag i Vest-Agder og Aust-Agder. - NINA Utredning 9: 1-46.
- Walseng, B. 1991. Verneplan IV. Ferskvannsbiologiske befaringer i seks kystvassdrag i Nordland. - NINA Utredning 23: 1-33.
- Walseng, B. 1993. Verneplan I og II, Rogaland Krepsdyrundersøkelser. - NINA Oppdragsmelding 222: 1-33.
- Walseng, B. 1994. Verneplan I og II, Østfold - Krepsdyrundersøkelser. NINA Oppdragsmelding 304: 1-26.
- Walseng, B., Eie, J.A. & Halvorsen, G. 1991. Utbredelsen til ferskvannskrepsdyr (cladocerer og copepoder) i Lofoten og Vesterålen. - NINA Forskningsrapport 12. 75 s.
- Walseng, B., Hagmann, E., Halvorsen, G., & Sloreid, S. E. 1995a. Krepsdyr- og bunndyrfaunaen i en rensepark på Jæren med syv fangdammer - et pilotprosjekt. - NINA Oppdragsmelding 336. 19 s.
- Walseng, B. & Halvorsen, G. 1993. Verneplanstatus i Troms og Finnmark med fokusering på vannkjemiske forhold og krepsdyr. - NINA Utredning 54. 97 s.
- Walseng, B. & Halvorsen, G. 1995. Rorevassdraget - effekt av kalking. Krepsdyrundersøkelser 1993, s. 101-107. - Kalking i vann og vassdrag. Overvåking av større prosjekter 1993. DN-Notat 1995-2. 182 s.
- Walseng, B., Halvorsen, G. & Sloreid, S.E. 1993. Ferskvannsundersøkelser i Saudaområdet. - NINA Utredning 40: 1-71.
- Walseng, B. & Hansen, H. 1995. Krepsdyr og bunndyr i sure vann i Østfold. - NINA Oppdragsmelding 335: 1-29.
- Walseng, B., Raddum, G.G. & Kroglund, F. 1995b. Kalking i Norge. Invertebrater. - DN-utredning 1995-6: 1-65.
- Weider, L.J. 1984. Spatial heterogeneity of *Daphnia* genotypes: vertical migration and habitat partitioning. - Limnol. Oceanogr. 29: 225-235.
- Whiteside, M.C. 1970. Danish Chydorid Cladocera: Modern Ecology and Core Studies. - Ecol. Monogr. 40: 79-118.
- Wolf, H.G. & Mort, M.A. 1986. Interspecific hybridization underlies phenotypic variability in *Daphnia* populations. - Oecologia 68: 507-511.
- Wright, R.F., Schindler, D.W. 1995. Interaction of acid rain and global changes: Effects on terrestrial and aquatic ecosystems. - Water, Air and Soil Pollution 85: 89-99.
- Zaret, T. M. 1980. - Predation and freshwater communities. Yale Univ. press. 180 s.
- Yan, N.D. & Geiling, W. 1985. Elevated planktonic rotifer biomass in acidified metal-contaminated lakes near Sudbury, Ontario. - Hydrobiologia 120: 199-205.
- Yan, N.D. & Mackie. 1989. Seasonal patterns in metal levels of the net plankton of three Canadian Shield lakes. - Sci. Total Env. 87/88: 439-461.
- Økland, J. 1990. - Lakes and snails. Environment and Gastropoda in 1,500 Norwegian lakes, ponds and rivers. Universal Book Services/Dr. W.Backhuys, Oegstgeest. 516 s.
- Aagaard, K. & Dolmen, D. (red) 1996. - Limnofauna norvegica. Katalog over norsk ferskvannsfåuna. Tapir forlag, Trondheim. 310 s.
- Aagaard, K. & Framstad, E. 1997. Kalking og effekter på akvatiske invertebrater. Referat fra consencus-møte i Selbu 7.-8. januar 1997. - DN-utredning 1997-5: (I trykk).

Vedlegg

Vedlegg 1. Vannloppenes og hoppekrepsenes forekomst i de forskjellige landsdeler. Levested (planktonisk/litoral) samt funksjon for en del av artene er angitt i tabellen. MiF=mikrofiltratorer MaF=makrofiltratorer Gri=gripere Rov=rovformer

Antall lokaliteter	plankt./lit.	funksjon	Østlandet 691	Sørlandet 343	Vestlandet 442	Midt-Norge 370	Nord-Norge 653
Vannlopper							
Diaphanosoma brachyurum (Liév.)	PL	MiF	x	x	x	x	x
Latona setifera (O.F.M.)	PL		x	x	x	x	x
Limnospida frontosa Sars	PL	Mi/MaF	x	x			
Sida crystallina (O.F.M.)	L	MaF	x	x	x	x	x
Holopedium gibberum Zaddach	P	MaF	x	x	x	x	x
Ceriodaphnia dubia Richard	L	MiF	x				
Ceriodaphnia laticaudata P.E.M.	L	MiF	x			x	
Ceriodaphnia megops Sars	L	MiF	x				
Ceriodaphnia pulchella Sars	PL	MiF	x	x	x	x	x
Ceriodaphnia quadrangula (O.F.M.)	PL	MiF	x	x	x	x	x
Ceriodaphnia reticulata (Jur.)	L	MiF	x				x
Ceriodaphnia rotunda Sars	L	MiF	x				
Ceriodaphnia setosa	L	MiF	x				
Daphnia cristata Sars	P	MiF	x	x	x	x	x
Daphnia cucullata Sars	P	MiF	x	x	x		
Daphnia galeata Sars	P	MiF/MaF	x	x	x	x	x
Daphnia hyalina Leydig	P	MiF/MaF	x	x	x	x	x
Daphnia longiremis Sars	P	MiF	x	x	x	x	x
Daphnia longispina (O.F.M.)	P	MiF/MaF	x	x	x	x	x
Daphnia magna Straus	P	MiF/MaF					x
Daphnia middendorffiana Fisch.	P	MiF/MaF					x
Daphnia obtusa Kurz	P	MiF/MaF		x			
Daphnia pulex (De Geer)	P	MiF/MaF		x	x		x
Daphnia similis Claus	P	MiF/MaF		x			
Scapholeberis microcephala Sars	L		x				
Scapholeberis mucronata (O.F.M.)	L		x	x	x	x	x
Simocephalus expinosus (Koch)	PL		x	x			
Simocephalus serrulatus (Koch)	PL		x			x	x
Simocephalus vetula (O.F.M.)	PL		x	x	x	x	x
Moina brachiata (Jurine)	L		x				
Moina macrocopa (Straus)	L		x				
Bosmina coregoni (Baird)	PL	MiF	x	x	x		
Bosmina longirostris (O.F.M.)	PL	MiF	x	x	x	x	x
Bosmina longispina Leydig	PL	MiF	x	x	x	x	x
Acantholeberis curvirostris (O.F.M.)	L		x	x	x	x	x
Drepanothrix dentata (Eurén)	L		x	x	x	x	x
Ilyocryptus acutifrons Sars	L		x	x		x	x
Ilyocryptus agilis Kurz	L		x	x		x	
Ilyocryptus sordidus (Liév.)	L		x		x	x	
Lathonura rectirostris (O.F.M.)	L		x	x		x	x
Macrothrix hirsuticornis Norm. Brady	L						x
Macrothrix laticornis (Fischer)	L		x	x			
Ophryoxus gracilis Sars	L		x	x	x	x	x
Streblocerus serricaudatus (Fisch.)	L		x	x	x	x	x
Acroperus harpae (Baird)	L		x	x	x	x	x
Alona affinis (Leydig)	L		x	x	x	x	x
Alona costata Sars	L		x			x	x
Alona guttata Sars	L		x	x	x	x	x
Alona intermedia Sars	L		x	x	x	x	x

forts. neste side

Vedlegg 1. Fortsetter.

MiF=mikrofiltratorer MaF=makrofiltratorer Gri=gripere Rov=rovformer

Antall lokaliteter	plankt./lit.	funksjon	Østlandet 691	Sørlandet 343	Vestlandet 442	Midt-Norge 370	Nord-Norge 653
Vannlopper							
Alona karelica Stenroos	L		x				x
Alona quadrangularis (O.F.M.)	L		x	x	x	x	x
Alona rectangula Sars	L		x	x	x	x	x
Alona rustica Scott	L		x	x	x	x	x
Alona weltneri Keilhack	L		x				
Alonella excisa (Fischer)	L		x	x	x	x	x
Alonella exigua (Fischer)	L		x	x	x	x	x
Alonella nana (Baird)	L		x	x	x	x	x
Alonopsis elongata Sars	L		x	x	x	x	x
Anchistropus emarginatus Sars	L		x		x	x	x
Camptocercus lilljeborgi Schoedler (24)	L		x				
Camptocercus rectirostris Schoedler	L		x	x	x	x	x
Chydorus gibbus Lilljeborg	L		x	x		x	x
Chydorus latus Sars	L		x	x	x	x	x
Chydorus ovalis Kurz	L		x		x		
Chydorus piger Sars	L		x	x	x	x	x
Chydorus sphaericus (O.F.M.)	L		x	x	x	x	x
Disparalona rostrata (Koch)	L		x			x	x
Eurycercus glacialis Lilljeborg	L						x
Eurycercus lamellatus (A.F.M.)	L		x	x	x	x	x
Eurycercus pompholygodes Frey	L						x
Graptoleberis testudinaria (Fischer)	L		x	x	x	x	x
Kurzia latissima (Kurz)	L		x	x			
Leydigia quadrangularis (Leydig)	L		x				
Monospilus dispar	L		x	x	x	x	x
Oxyurella tenuicaudis (Sars)	L		x				
Pleuroxus laevis	L		x		x	x	x
Pleuroxus trigonellus (O.F.M.)	L		x			x	x
Pleuroxus truncatus (O.F.M.)	L		x	x	x	x	x
Pleuroxus uncinatus Baird	L		x				
Pseudochydorus globosus (Baird)	L		x	x	x	x	x
Rhynchotalona falcata Sars	L		x	x	x	x	x
Polyphemus pediculus (Leuck.)	PL	Gri/Rov	x	x	x	x	x
Bythotrephes longimanus Leydig	P	Gri/Rov	x	x	x	x	x
Leptodora kindti (Focke)	P	Rov	x	x	x	x	x
Antall vannlopper			76	56	50	55	60

forts. neste side

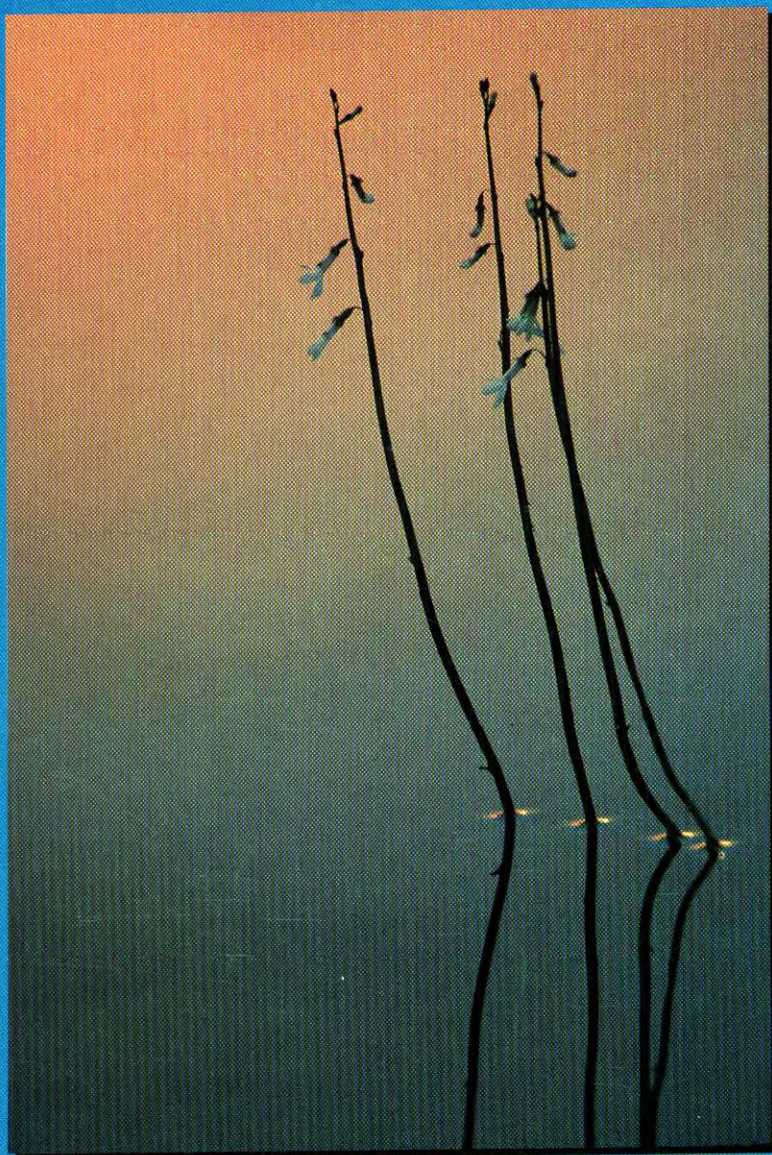
Vedlegg 1. Fortsetter.

Mif=mikrofiltratorer MaF=makrofiltratorer Gri=gripere Rov=rovformer

Antall lokaliteter	plankt./lit.	funksjon	Østlandet 691	Sørlandet 343	Vestlandet 442	Midt-Norge 370	Nord-Norge 653
Hoppekreps							
Limnocalanus macrurus Sars	P	MaF/Gri	x			x	
Diaptomus castor (Jur.)	PL	MaF/Gri	x				
Acathodiaptomus denticornis (Wierz.)	PL	MaF/Gri	x	x	x	x	x
Acathodiaptomus tibetanus (Daday)	PL	MaF/Gri				x	x
Eudiaptomus gracilis Sars	PL	MaF/Gri	x	x	x		x
Eudiaptomus graciloides (Lillj.)	PL	MaF/Gri	x			x	x
Arctodiaptomus bacillifer (Koelbel)	PL	MaF/Gri					x
Arctodiaptomus laticeps (Sars)	PL	MaF/Gri	x	x	x	x	x
Mixodiaptomus laciniatus (Lillj.)	PL	MaF/Gri	x	x	x	x	x
Eurytemora lacustris (Poppe)	PL	MaF/Gri/Rov	x				
Eurytemora velox (Lillj.)	PL	MaF/Gri/Rov	x				
Heterocope appendiculata Sars	PL	MaF/Gri/Rov	x	x	x	x	x
Heterocope borealis (Fisch.)	PL	MaF/Gri/Rov					x
Heterocope saliens (Lillj.)	PL	MaF/Gri/Rov	x	x	x	x	x
Macrocylops albidus (Jur.)	L		x	x	x	x	x
Macrocylops fuscus (Jur.)	L		x	x	x	x	x
Eucyclops denticulatus (A. Graet.)	L		x	x	x	x	x
Eucyclops macruroides (Lillj.)	L		x	x	x		x
Eucyclops macrurus (Sars)	L		x	x	x	x	x
Eucyclops serrulatus (Fisch.)	L		x	x	x	x	x
Eucyclops speratus (Lillj.)	L		x	x	x	x	x
Paracyclops affinis Sars	L		x	x	x	x	x
Paracyclops fimbriatus (Fisch.)	L		x	x	x		x
Ectocyclops phaleratus (Koch)	L		x	x	x		
Cyclops abyssorum s.l.	P	MaF/Gri/Rov	x	x	x	x	x
Cyclops insignis (Claus)	P	MaF/Gri/Rov	x				x
Cyclops lacustris Sars	P	MaF/Gri/Rov	x				
Cyclops scutifer Sars	P	MaF/Gri/Rov	x	x	x	x	x
Cyclops strenuus Fisch.	P	MaF/Gri/Rov	x	x	x		x
Cyclops vicinus Uljanin	P	MaF/Gri/Rov				x	
Megacyclops gigas (Claus)	L		x	x	x	x	x
Megacyclops viridis (Jur.)	L		x	x	x	x	x
Acanthocyclops capillatus (Sars)	L		x	x	x	x	x
Acanthocyclops robustus Sars	L		x	x	x	x	x
Acanthocyclops vernalis (Fisch.)	L		x	x	x	x	x
Diacyclops abyssiicola (Lillj.)	PL	MaF/Gri/Rov?	x				
Diacyclops bicuspidatus (Claus)	PL	MaF/Gri/Rov?	x	x			
Cyclops bisetosus (Rehbg.)	PL	MaF/Gri/Rov?	x				
Diacyclops crassicaudis (Sars)	PL	MaF/Gri/Rov?		x			x
Cyclops languidoides S.L.	PL	MaF/Gri/Rov?	x	x			
Diacyclops languidus (Sars)	PL	MaF/Gri/Rov?	x	x			
Diacyclops nanus (Sars)	PL	MaF/Gri/Rov?	x	x	x	x	x
Mesocyclops leuckarti (Claus)	PL	MaF/Gri/Rov?	x	x	x	x	x
Thermocyclops crassus (Fisch.)	PL	MaF/Gri/Rov?	x				
Thermocyclops dybowskii (Lande)	PL	MaF/Gri/Rov?	x	x			
Thermocyclops oithonoides (Sars)	PL	MaF/Gri/Rov?	x	x			
Microcyclops varicans (Sars)	PL	MaF/Gri/Rov?	x				
Cryptocyclops bicolor (Sars)	PL	MaF/Gri/Rov?	x	x	x		x
Speocyclops demetiensis (Scourf.)	PL	MaF/Gri/Rov?			x		
Antall hoppekrepsarter			43	33	28	25	32
Totalt antall arter			119	89	78	80	92

Vedlegg 2. Oversikt over funksjonelle grupper av hjuldyr (Rotatoria). MiF: mikrofiltratorer, MaF: makrofiltratorer, Gri: omnivore gripere, Rov: rovformer (etter Pourriot 1977).

Slekt	Funksjonell gruppe
Aneuropsis	MiF
Brachionus	MiF
Conochilus	MiF
Euchlanis	MiF
Filinia	MiF
Hexarthra	MiF
Kellicottia	MiF
Keratella	MiF
Notholca	MiF
Pompholyx	MiF
Collotheca	MaF
Ascomorpha	Gri
Gastropus	Gri
Polyarthra	Gri
Synchaeta	Gri
Asplanchna	Gri/Rov
Ploesoma	Gri/Rov
Trichocerca	Gri/Rov



ISBN 82-426-0882-2
ISSN 0804-421X