

NIVA – RAPPORT

Norsk institutt for vannforskning  NIVA

Norges Teknisk-Naturvitenskapelige Forskningsråd

Postadresse: Brekke 23 52 80
Postboks 333, Blindern Gaustadalleen 46 69 60
Oslo 3 Kjeller 71 47 59

Rapportnummer: 0-78006
Undernummer: III
Løpenummer: 1510
Begrenset distribusjon:

Rapportens tittel: TYRIFJORD OG STEINSFJORD Undersøkelse av vannvegetasjon 1977-1982 1. Tekstdel	Dato: 8.8.1983
	Prosjektnummer: 0-7800604 0F8162001
Forfatter(e): Bjørn Rørslett	Faggruppe: HYDRØKOLOGI
	Geografisk område: Buskerud
	Antall sider (inkl. bilag): 300


Oppdragsgiver: Tyrifjordutvalget NIVA	Oppdragsg. ref. (evt. NTNf-nr.):
---	----------------------------------

Ekstrakt:
Vannvegetasjon i Tyrifjord og Steinsfjord beskrives, basert på data fra undervannsfotografering. Tyrifjord er preget av artsfattige samfunn og en lite kravfull vegetasjon. Steinsfjord har rik og variert vegetasjon med mange kravfulle arter. Store endringer i Steinsfjordens vegetasjon har funnet sted etter 1930-åra. Økt næringstilgang synes å være en viktig faktor.


4 emneord, norske:
1. Høyere vegetasjon
2. Tyrifjord
3. Steinsfjord
4. Vegetasjonsbeskrivelse
1. Tekstdel

4 emneord, engelske:
1.
2.
3.
4.

Prosjektleder:





Divisjonssjef:



ISBN 82-577-0652-3

For administrasjonen:

T Y R I F J O R D O G S T E I N S F J O R D

UNDERSØKELSE AV VANNVEGETASJON 1977 - 1982

Saksbehandler: Bjørn Rørslett

Medarbeidere : Norman W. Green

Knut H. Kvalvågnæs

Marit Mjelde

Torulv Tjomsland

Dag Berge

For administrasjonen:

J.E. Samdal

Lars N. Overrein

Brekke, 1983-07-20

FORORD

Undersøkelsen av den høyere vegetasjonen i Tyrifjorden og Steinsfjorden har vært en stor og krevende oppgave for Norsk institutt for vannforskning (NIVA). Vegetasjonsundersøkelser av tilsvarende omfang er ikke tidligere blitt utført her til lands i større innsjøer.

Gjennom denne undersøkelsen er det samlet inn et datamateriale som i vesentlig grad øker vår kunnskap om akvatisk vegetasjon. Dette plantelivet lever i et langt hardere og ugjestmildt miljø enn vi vanligvis antar. Plantenes eksistens er nøye forbundet med fysiske prosesser i livsmiljøet, som f.eks. eroderende krefter og dynamisk foranderlige bunnlag. Slike prosesser bestemmer i stor grad om det overhodet er mulig for planteliv å eksistere på ett gitt sted.

Når ikke ytre, fysiske krefter hindrer forekomst av vannvegetasjon, styres planteveksten av dels biologiske, dels kjemisk/fysiske faktorer. Ved undersøkelsen er samspillet mellom de påvirkende faktorer og vegetasjonens "respons" forsøksvis studert ved hjelp av statistiske metoder. Fordi et omfattende datamateriale har vært tilgjengelig, har denne framgangsmåten gitt mange interessante og til dels nye innblikk i vannvegetasjonens livsvilkår. Materialet danner også et verdifullt grunnlag for prognoser om den videre utvikling i de undersøkte innsjøene, og tjener som "base-line" for framtidig overvåking av Tyrifjord og Steinsfjord.

Det hadde ikke vært mulig å utføre denne undersøkelsen uten hjelp fra en rekke personer ved og utenfor NIVA. Hoveddel av det slitssomme dykkerarbeidet er belastet Norman W.Green, men også Knut H.Kvalvågnes har hjulpet til med dette. Ute i felt har Tyrifjordutvalgets feltpersonale (Svein Grønvold og May Rostad) manøvrert båt under de mest skiftende værslag. Hydrologiske spørsmål er vurdert av Torulv Tjomsland, og Dag Berge har assistert med lysmålinger, vannkjemi og øvrige limnologiske aspekter.

Den tidkrevende oppgaven med å analysere det innsamlede datamaterialet, i form av stereobilder tatt under vann, er utført i samarbeid av Marit Mjelde og Bjørn Rørslett. Marit Mjelde har også deltatt i sammenstilling av rapporten. Hovedansvar for rapport og framstilling, inklusive alle feil, hviler på undertegnede alene.

Brekke, 28.06.1983

Bjørn Rørslett



NAJAS FLEXILIS (Willd.) Rostk. et Schm.
(Mykt havfrugras) - den vanligste art
i Steinsfjord fram til 1980.

INNHALDSFORTEGNELSE

<u>Seksjon</u>	<u>Side</u>
1. INNLEDNING	1
1.1. Bakgrunn for undersøkelsen	1
1.2. Problemstilling	1
1.3. Avgrensning av "høyere vegetasjon"	2
1.4. Oppdeling av høyere vegetasjon i funksjonelle grupper	2
1.5. Tidligere undersøkelser	3
1.6. Gjennomføring av undersøkelsen	4
1.6.1. Feltarbeid	4
1.6.2. Databehandling	4
1.6.3. Om rapporten	5
2. UNDERSØKELSESOMRÅDET	7
2.1. Generelt om innsjøene	7
2.2. Undersøkte stasjoner i Tyrifjord og Steinsfjord	11
2.3. Klima	13
2.4. Geologi	13
2.5. Vannkjemi	14
2.6. Produksjonsforhold i de frie vannmassene	15
2.7. Vanntemperatur, lagdeling og strømminger	15
2.8. Lysklima og optiske forhold	17
3. VANNSTANDESDRINGER OG VINDEKSPONERING	21
3.1. Vannstandens betydning for vegetasjonen	21
3.2. Skillet mellom vann- og landmiljøet	22
3.3. Statistiske egenskaper av vannstand som tidsfunksjon	24
3.4. Plasering av nullpunktet Z_0 i Z-skala	25

<u>Seksjon</u>	<u>Side</u>
3.5. Analyse av vannstand - varighetskurver	26
3.6. Vannstandsvariasjoner i Tyrifjord	27
3.6.1. Varighetskurver	27
3.6.2. Ekstremverdier av vannstand	30
3.6.3. Spektralanalyse av vannstandsvariasjonene	30
3.6.4. Frekvensfordeling av døgnvannstander	31
3.7. Erosjon i strandsonen og under vann	33
3.7.1. Bestemmelse av effektiv strøklengde	33
3.7.2. Modell av bølgebetinget erosjonsaktivitet	38
3.7.3. Mål for eksponeringsstress	42
4. VEGETASJON - PRØVETAKING OG METODER	43
4.1. Generelt - prøvetaking av vegetasjon	43
4.2. Undersøkelse av undervannsvegetasjon	43
4.2.1. Bildeanalyse	45
4.3. Vegetasjonsregistrering i strandsonen	48
4.4. Statistisk analyse av vegetasjonens fordeling	50
4.4.1. Fordelings- og responsfunksjoner	50
4.4.2. Estimering av responsfunksjonen $C(z)$	50
4.4.3. Presentasjon av $C(z)$	51
4.4.4. Tyngdepunktsanalyse	52
4.5. Numerisk analyse av struktur i vegetasjon	53
4.5.1. Strukturanalyse ved ordinasjon	53
4.5.2. Egenverdi- og egenvektor analyse	54
5. TYRIFJORD OG STEINSFJORD - ARTSOVERSIKT	55
5.1. Tyrifjord	55
5.2. Steinsfjord	60
5.3. Sammenlikning mellom innsjøene	61
5.4. Tidsendringer i innsjøenes flora	62
5.5. Spesielle arter	63
5.5.1. Isoetider	63
5.5.2. Elodeider	63
5.6. Innsjø-typer	68

Seksjon	Side
6. UNDERVANNNSVEGETASJON I TYRIFJORD	69
6.1. Stasjon TY 1 Kimmerud	70
6.1.1. Generell stasjonsbeskrivelse	70
6.1.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	70
6.1.3. Vegetasjonens dybdefordeling	70
6.1.4. Samfunnsstrukturer	70
6.1.5. Spesielle arter	70
6.1.6. Sammenfatning	71
6.2. Stasjon TY 2 Hornstua	72
6.2.1. Generell stasjonsbeskrivelse	72
6.2.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	72
6.2.3. Vegetasjonens dybdefordeling	72
6.2.4. Samfunnsstrukturer	73
6.2.5. Spesielle arter	74
6.2.6. Tidsutvikling og andre opplysninger	74
6.2.7. Sammenfatning	75
6.3. Stasjon TY 3 Onsakervika - Gomnes	75
6.3.1. Generell stasjonsbeskrivelse	75
6.3.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	75
6.3.3. Vegetasjonens dybdefordeling	75
6.3.4. Samfunnsstrukturer	78
6.3.5. Spesielle arter	78
6.3.6. Sammenfatning	78
6.4. Stasjon TY 5 Frognøya, Breivika	79
6.4.1. Generell stasjonsbeskrivelse	79
6.4.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	79
6.4.3. Vegetasjonens dybdefordeling	80
6.4.4. Samfunnsstrukturer	82
6.4.5. Spesielle arter	82
6.4.6. Sammenfatning	82
6.5. Stasjon TY 6 Røysetangen	83
6.5.1. Generell stasjonsbeskrivelse	83
6.5.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	83
6.5.3. Vegetasjonens dybdefordeling	83
6.5.4. Samfunnsstrukturer	84
6.5.5. Spesielle arter	84
6.5.6. Sammenfatning	85
6.6. Stasjon TY 7 Bønsnes	86
6.6.1. Generell stasjonsbeskrivelse	86
6.6.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	86
6.6.3. Vegetasjonens dybdefordeling	86
6.6.4. Spesielle arter	87
6.6.5. Samfunnsstrukturer	87

Seksjon	Side
6.6.6. Sammenfatning	89
6.7. Stasjon TY 8 Borgenvika	89
6.7.1. Generell stasjonsbeskrivelse	89
6.7.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	89
6.7.3. Vegetasjonens dybdefordeling	89
6.7.4. Samfunnsstrukturer	91
6.7.5. Spesielle arter	92
6.7.6. Sammenfatning	93
6.8. Stasjon TY 9 Rytteråker	93
6.8.1. Generell stasjonsbeskrivelse	93
6.8.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	93
6.8.3. Vegetasjonens dybdefordeling	94
6.8.4. Samfunnsstrukturer	96
6.8.5. Spesielle arter	97
6.8.6. Tidsutvikling	97
6.8.7. Sammenfatning	97
6.9. Stasjon TY 10 Lemontangen	97
6.9.1. Generell stasjonsbeskrivelse	97
6.9.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	97
6.9.3. Vegetasjonens dybdefordeling	98
6.9.4. Samfunnsstrukturer	99
6.9.5. Sammenfatning	100
6.10. Stasjon TY 11 Geitøya	101
6.10.1. Generell stasjonsbeskrivelse	101
6.10.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	101
6.10.3. Vegetasjonens dybdefordeling	101
6.10.4. Samfunnsstrukturer	102
6.10.5. Spesielle arter	103
6.10.6. Sammenfatning	103
6.11. Stasjon TY 12 Rørvika	104
6.11.1. Generell stasjonsbeskrivelse	104
6.11.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	104
6.11.3. Vegetasjonens dybdefordeling	104
6.11.4. Samfunnsstrukturer	105
6.11.5. Spesielle arter	107
6.11.6. Sammenfatning	107
6.12. Stasjon TY 13 Utøya	107
6.12.1. Generell stasjonsbeskrivelse	107
6.12.2. Sammenfatning	107
6.13. Stasjon TY 14 Haga	107
6.13.1. Generell stasjonsbeskrivelse	107
6.13.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	108
6.13.3. Vegetasjonens dybdefordeling	108
6.13.4. Samfunnsstrukturer	109
6.13.5. Sammenfatning	110
6.14. Stasjon TY 15 Støa	110
6.14.1. Generell stasjonsbeskrivelse	110
6.14.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	110

Seksjon	Side
6.14.3. Vegetasjonens dybdefordeling	111
6.14.4. Samfunnsstrukturer	112
6.14.5. Spesielle arter	113
6.14.6. Sammenfatning	113
6.15. Stasjon TY 17 Nakkerud	113
6.15.1. Generell stasjonsbeskrivelse	113
6.15.2. Vegetasjonsbeskrivelse	113
6.15.3. Sammenfatning	114
6.16. Stasjon TY 18 Grønlund	114
6.16.1. Generell stasjonsbeskrivelse	114
6.16.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	114
6.16.3. Vegetasjonens dybdefordeling	115
6.16.4. Samfunnsstrukturer	117
6.16.5. Spesielle arter	117
6.16.6. Sammenfatning	117
6.17. Stasjon TY 19 Stallvika	118
6.17.1. Generell stasjonsbeskrivelse	118
6.17.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	118
6.17.3. Vegetasjonens dybdefordeling	118
6.17.4. Tidsutvikling	120
6.17.5. Samfunnsstrukturer	121
6.17.6. Spesielle arter	121
6.17.7. Sammenfatning	121
6.18. Stasjon TY 21 Lille Svartøy	121
6.18.1. Generell stasjonsbeskrivelse	121
6.18.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	122
6.18.3. Vegetasjonens dybdefordeling	122
6.18.4. Spesielle arter	123
6.18.5. Sammenfatning	123
6.19. Stasjon TY 22 Vikersund	124
6.19.1. Generell stasjonsbeskrivelse	125
6.19.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	125
6.19.3. Vegetasjonens dybdefordeling	125
6.19.4. Samfunnsstrukturer	127
6.19.5. Spesielle arter	128
6.19.6. Sammenfatning	128
6.20. Stasjon TY 23 Sylling	128
6.20.1. Generell stasjonsbeskrivelse	128
6.20.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	128
6.20.3. Vegetasjonens dybdefordeling	128
6.20.4. Spesielle arter	130
6.20.5. Sammenfatning	130
6.21. Stasjon TY 24 Sønsterud	131
6.21.1. Generell stasjonsbeskrivelse	131
6.21.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	132
6.21.3. Vegetasjonens dybdefordeling	132
6.21.4. Spesielle arter	133
6.21.5. Sammenfatning	134

Seksjon	Side
6.22. Stasjon TY 25 Gulsrudvika	134
6.22.1. Generell stasjonsbeskrivelse	134
6.22.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	134
6.22.3. Vegetasjonens dybdefordeling	134
6.22.4. Spesielle arter	135
6.22.5. Sammenfatning	135
7. UNDERVANNISVEGETASJON I STEINSFJORD	137
7.1. Stasjon ST 1 Øgårdsvik - Garntangen	137
7.1.1. Generell stasjonsbeskrivelse	137
7.1.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	137
7.1.3. Vegetasjonens dybdefordeling	137
7.1.4. Samfunnsstrukturer	139
7.1.5. Spesielle arter	139
7.1.6. Sammenfatning	139
7.2. Stasjon ST 2 Bjørnsrudvik	139
7.2.1. Generell stasjonsbeskrivelse	139
7.2.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	139
7.2.3. Vegetasjonens dybdefordeling	140
7.2.4. Spesielle arter	144
7.2.5. Tidsutvikling	144
7.2.6. Sammenfatning	144
7.3. Stasjon ST 4 Viksvik	145
7.3.1. Generell stasjonsbeskrivelse	145
7.3.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	145
7.3.3. Vegetasjonens dybdefordeling	145
7.3.4. Spesielle arter	148
7.3.5. Sammenfatning	149
7.4. Stasjon ST 5 Elvik	149
7.4.1. Generell stasjonsbeskrivelse	149
7.4.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	149
7.4.3. Vegetasjonens dybdefordeling	149
7.4.4. Spesielle arter	150
7.4.5. Sammenfatning	151
7.5. Stasjon ST 6 Loretangen - Herøya	152
7.5.1. Generell stasjonsbeskrivelse	152
7.5.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	152
7.5.3. Vegetasjonens dybdefordeling	154
7.5.4. Spesielle arter	154
7.5.5. Sammenfatning	154
7.6. Stasjon ST 7 Asa	155
7.6.1. Generell stasjonsbeskrivelse	155
7.6.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	155
7.6.3. Vegetasjonens dybdefordeling	155
7.6.4. Spesielle arter	158
7.6.5. Sammenfatning	158
7.7. Stasjon ST 8 Torsrud	158
7.7.1. Generell stasjonsbeskrivelse	158
7.7.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt	158

Seksjon	Side
7.7.3. Sammenfatning	158
8. STRANDVEGETASJON I TYRIFJORD OG STEINSFJORD	160
9. DISKUSJON	169
9.1. Vegetasjonen i Tyrifjord - generelle trekk	169
9.1.1. Dybdefordeling av vegetasjonen	171
9.1.2. Arealdekning av vannsvegetasjonen	175
9.1.3. Produksjon av høyere vegetasjon	175
9.2. Vegetasjonen i Steinsfjord	181
9.2.1. Vegetasjonens dybdefordeling	181
9.2.2. Dybdefordeling : felles arter	186
9.2.3. Tidsutvikling og vegetasjonsendringer 1927-1982	186
9.2.4. Kvantitative vegetasjonsendringer siden 1930-åra	188
9.3. Samband arter og miljøfaktorer	192
9.3.1. Noen potensielt viktige faktorer	193
9.3.2. Statistisk analyse	196
9.4. Samband vannkvalitet og artsforekomst	197
9.4.1. Karbonkilde ved fotosyntese	197
9.4.2. Løste mineralsalter	198
9.5. Miljøfaktorer som dybdefunksjoner	199
9.6. Statistisk beskrivelse av dybdefordeling	201
9.6.1. Samband mellom parametre for dybdefordeling	201
9.6.2. Isoetes lacustris - tyngdepunktsanalyse	202
9.6.3. Parametrisk beskrivelse av dybdefordeling	204
9.7. Erosjon, is og vannstandsvariasjoner	208
9.7.1. Ispåvirkning i strandsonen og på grunt vann	208
9.7.2. Erosjonsaktivitet under vann	210
9.7.3. Vegetasjonens respons	211
9.8. Dybdefordeling av døde planter og løsrevne skudd	216
9.8.1. Forekomst av døde planter	216
9.8.2. Forekomst av løsrevne skudd	221
9.9. Lysklima under vann	223
9.9.1. Relativ lysintensitet og dybdegrensener	223
9.9.2. Modell for lysbegrensning av undervannsvegetasjonen	225
9.10. Samfunnsstruktur og romfordeling	230
9.10.1. Samfunnsstruktur - spatial heterogenitet	230
9.10.2. Ordinasjonsresultater og samfunnsstrukturer	236

Seksjon	Side
9.11. Nisjespesialisering	239
9.12. Kvantitative tidsendringer og årstidsvariasjoner	242
9.12.1. Årstidsvariasjoner	242
9.12.2. Kvantitative tidsendringer på faste prøveflater	242
9.13. Sammenfatning og konklusjoner	245
9.13.1. Tyrifjord : sammenfatning	245
1.1. Om datagrunnlaget	245
1.2. Vegetasjon : karakteristiske arter	245
1.3. Dybdefordeling av vegetasjonen	245
1.4. Arealdekning av undervannsvegetasjonen	245
9.13.2. Steinsfjord	246
2.1. Vegetasjon: karakteristiske arter	246
2.2. Vegetasjonens dybdefordeling	246
2.3. Arealdekning av vegetasjonen	246
9.13.3. Konklusjoner	247
10. VASSPEST I TYRIFJORD OG STEINSFJORD	249
10.1. Vasspestens spredningshistorie og spredningsmåte	249
10.2. Forekomst i Tyrifjord og Steinsfjord	249
10.3. Vasspest i Steinsfjord	253
10.4. Konsekvenser av vasspest-forekomsten i Steinsfjord	256
10.5. Fosfordynamikk og vasspest i Steinsfjord	256
10.6. Mulige bekjempningsmetoder	260
11. HØYERE VEGETASJON I TYRIFJORD OG STEINSFJORD - SAMMENDRAG	261
11.1. Innledning	261
11.2. Metodikk og materiale	262
11.3. Resultater	262
11.3.1. Artsforekomst	262
11.3.2. Dybdefordeling	267
11.3.3. Tidsendringer	270
11.3.4. Miljøfaktorer som påvirker vegetasjonen	271
11.4. Hovedkonklusjoner	275
12. LITTERATUR	277
Appendiks oversikt	289

1. INNLEDNING

1.1. Bakgrunn for undersøkelsen

Tyrifjorden på Ringerike er undersøkt i samband med det Statlige program for forurensningsovervåking. Undersøkelsen, i form av en såkalt basisundersøkelse, startet i 1978 og ble avsluttet i 1981. Mange ulike fagområder er involvert, og gjør Tyrifjord med Steinsfjord til de mest intensivt undersøkte innsjøer i Norge.

1.2. Problemstilling

Vannvegetasjonen kan bidra med en vesentlig andel av en innsjøes totale primærproduksjon (Hutchinson 1975). Vekstlivet i strandsonen og under vann påvirker økosystemets energi- og stoffomsetning, og gir i seg selv fundamentale "nisjer" for andre komponenter i økosystemet (f.eks. bunndyr, fisk, påvekstalg). Vegetasjonen kan også bidra til å binde bunnsedimentene, og dermed gjøre resuspensjon fra bølgeaktivitet mindre omfattende.

Vegetasjonen kan være et iøynefallende trekk i innsjøens utseende, og endringer i vegetasjonens sammensetning og mengde påkaller lett almenhetens oppmerksomhet. Tilgroing i strandnære områder kan redusere lokalitetens bruksverdi for ulike typer av rekreasjonsvirksomhet.

Tidsendringer i en lokalitets vegetasjon kan anta ulike former, som

- a) nyinnvandring av arter;
- b) tilbakegang, eventuelt eliminering av arter;
- c) øket forekomst av allerede eksisterende arter;
- d) skifte i vegetasjonens sammensetning uten større (=dramatiske) kvalitative eller kvantitative endringer;

Disse forandringene har i seg selv ulike årsaker, bl.a.

- dynamiske prosesser i vegetasjonssamfunnene;
- rene (spredningsmessige) tilfældigheter;
- skiftninger i ytre miljøfaktorer, som undervannslysklima (f.eks. ved øket produktivitet av fytoplankton), næringstilgang, vannstandsendringer (reguleringseffekter) m.v.

En undersøkelse av høyere vegetasjon kan beskrive tilstanden i en avgrenset tidsperiode, og dersom undersøkelsen gjentas etter noe tid kan en "følsom" analyse av miljøfaktorenes betydning og tidsvariasjon gjøres. For dette formålet er det nødvendig å arbeide dels på et kvalitativt, dels et kvantitativt plan. Det er liten hensikt å detaljstudere vegetasjonsforekomst uten å klarlegge hva slags faktorer som vegetasjonen er respons av.

1.3. Avgrensning av "høyere vegetasjon"

Begrepet "høyere vegetasjon" har ingen entydig definisjon, rent taksonomisk sett (Sculthorpe 1967, Wetzel 1975, Hutchinson 1975).

Ofte blir 'størrelse' av organismen tatt med i begrepet, slik at større alger (f.eks. Chara, Nitella) inkluderes sammen med høyere taksonomiske grupper som moser (Bryophyta), karsporeplanter (Pteridophyta) og dekkfrøede planter (angiospermer). En slik inndeling brukes såvidt ofte i limnologiske arbeider at det er naturlig å følge denne.

"Høyere vegetasjon" er da å forstå som en praktisk oppdeling av vannboende arter etter størrelse mer enn etter tradisjonelle taksonomiske skillelinjer. I beskrivelsen av vegetasjonen i Tyrifjord og Steinsfjord er dette synspunktet ført noe videre, i det større, bentiske organismer som ferskvannssvamp (Porifera:Spongillidae), skorpedannende blågrønnalger (Cyanobacteria: ymse slekter), epifyttiske alger (mest diatomeer) og epilithiske alger (vesentlig Chlorophyceae) er tatt med i vegetasjonsbeskrivelsene. Dette utvidete begrep vil bli omtalt som 'vegetasjon', mens "høyere" vegetasjon vil bli brukt synonymt med karplanter (Pteridophyta og Magnoliophyta) og større alger (Chara, Nitella). Mosene kunne også med fordel inkluderes her, men disse spiller knapt noen rolle i de to undersøkte innsjøene.

1.4. Oppdeling av høyere vegetasjon i funksjonelle grupper

Det er gjennom tidene foreslått mange inndelinger av "høyere vegetasjon" basert dels på systematiske, dels på fysiognomiske eller økologisk funksjonelle kriterier. Felles for alle slike grupperingsforslag er at det alltid finnes eksempler på arter som blir åpenbart feilplasert. Størst nytteverdi synes det å være ved brede, ikke for detaljerte inndelinger med bakgrunn i (i) artenes fysiognomi (utseende i vid forstand) og (ii) egenskaper ved stoffutveksling mellom plante og vann/landmiljøet. I denne rapporten vil det bli anvendt følgende inndeling, som stammer fra du Rietz (1921,1930) :

- Isoetider : kortskuddsplanter, oftest med blad samlet i en rosett ved basis. Næringsopptak skjer vesentlig fra bunnlagene, i mindre grad fra omgivende vannmasser. Mange isoetider er ettårige ; disse artene er gjerne ytterst småvokste og kalles med et treffende uttrykk for "pusleplanter". Spesielt de ettårige isoetidene er karakterarter for oversvømmingsdelen av strandsonen. Alle isoetideartene regnes for å være konkurransesvake, og de fleste indikerer klart næringsfattige (oligotrofe) forhold.
- Nymphaeider : flytebladsplanter , arter med den vesentligste del av bladmassen utviklet som spesielle flyteblad på vannoverflaten. Næringsopptak skjer mest fra bunnlagene, men gassutveksling (CO₂) med atmosfæren. De fleste artene i denne gruppen er mest vanlig i stillestående eller sakteflytende vann (f.eks. nøkkerosene, slektene Nymphaea og Nuphar). Arter med smale, bendelformede flyteblad (f.eks. Sparganium-artene) trives helst i mer strømmende vann.

- Elodeider : langskuddsplanter, undervannsplanter med hovedtyngden av bladmassen i form av spesielle undervannsblad. Slike blader er gjerne tilpasset et liv under vann ved

- a) kutikula mangler eller er rudimentær. Spalteåpninger manglende eller sjeldne.
- b) blad svært tynne, ofte bare noen få celledag tykke. Dette letter diffusjon av stoff inn- og ut av bladene.
- c) styrkevev redusert eller manglende.
- d) ledningsstrenger sterkt redusert, og kan mangle helt.

Næringsopptak skjer både fra omgivende vannmasser (via bladene) og fra bunnen gjennom et ofte redusert, men funksjonelt rotsystem. Mange elodeider trenger bikarbonat (HCO_3) som karbonkilde i fotosyntesen. Slike arter er oftest karakteristiske for mer næringsrike (eutrofe) lokaliteter.

- Lemnider : flytere, små frittflytende vannplanter med blad på eller like under vannoverflaten. Næringsopptak, med mulig unntak for karbonkilden, skjer direkte fra vannmassene. Stor forekomst av dette vegetasjonselementet henger alltid sammen med rik næringstilgang (eutrofe voksesteder). Lemnider finnes hovedsaklig i stillestående eller meget sakteflytende vann.

- Overvannsvegetasjon : et samlebegrep for en uensartet gruppe av planter som vokser i strandnære områder og har det meste av bladmassen over vannoverflaten. Gruppen omfatter såvel sterkt som svakt akvatiske arter med varierende grad av tilpasning til et liv i vann. De mest utpreget akvatiske artene kalles ofte helofytter, men avgrensning mot øvrige myr- og sumpplanter er vanskelig. Artene forekommer under skiftende økologiske vilkår. Spesielt utpregede helofytter kan mangle på sterkt eksponerte lokaliteter.

1.5. Tidligere undersøkelser

Området er relativt dårlig dekket med tidligere botaniske undersøkelser. Braarud m.fl. (1928) publiserte noen observasjoner av botanisk natur fra Steinsfjorden, gjort i 1927. Fra Steinsfjorden finnes det også en hovedfagsoppgave i botanikk, utført i årene 1936-38 (Baardseth 1938, 1942). Dette arbeidet gir et svært verdifullt bakgrunnsmateriale for å spore vegetasjonsendringer gjennom tid i denne innsjøen. Noe tilsvarende finnes desverre ikke for selve Tyrifjordens vedkommende, utover noen merknader i Baardseth's publikasjoner.

1.6. Gjennomføring av undersøkelsen

1.6.1. Feltarbeid

Feltarbeidet i Tyrifjord og Steinsfjord er utført hovedsaklig i 1979-1980, med innledende feltarbeid i 1977-1978 og supplerende innsamlinger i 1981.

Spesielt for Steinsfjordens vedkommende har større endringer funnet sted fra 1981 av (stor spredning av Elodea canadensis). Dette har bare i mindre grad blitt dekket ved våre undersøkelser. Beskrivelsene av vegetasjonsforholdene i Tyrifjord og Steinsfjord representerer derfor situasjonen fram til og med 1981, dersom ikke annet er nevnt. Det er foretatt registreringer fra båt i Steinsfjord én gang pr. år 1979-1982 for å følge med spredningen av Elodea.

1.6.2. Databehandling

Vegetasjonsundersøkelsene i Tyrifjord og Steinsfjord ble fra starten av basert på ekstensiv bruk av EDB. Den generelt lave "informasjonsverdi" som biologiske data har, pga. ikke-tilfeldige fordelinger over arter, tid og rom, er søkt oppveid ved å behandle store dataserier.

Datalagring er basert på database-systemet (NIVA)DAT-SYS (Rørslett 1979a). Analyse av dybdefordelinger er utført med programsystemet (NIVA)Z, og ordinasjonsberegninger med systemet (NIVA)STAT-PAKK. Alle de nevnte systemene er operative på Nord-100 maskin ved NIVA. Etterbehandling, grafiske presentasjoner og generell statistikk er utført på mikromaskiner av type Hewlett-Packard HP-85 og HP-87. Fordi en plotter først ble tilgjengelig mot slutten av prosjektarbeidet, er de fleste grafiske framstillinger hardkopi fra CRT-plot på HP-maskinene.

Selve rapporten er produsert i sin helhet ved hjelp av Norsk Data's tekstbehandlingssystem TED.

1.6.3. Om rapporten

Av flere årsaker er denne rapporten relativt omfattende. Det har vært nødvendig å behandle endel begrep og metoder som var aktuelle for en samlet vurdering av vegetasjonsforholdene i Tyrifjord og Steinsfjord.

Rapporten er delt i en tekstdel og en tabelldel. I tekstdelen er det innarbeidet oversiktstabeller for artenes mengdemessige forekomst og dybdefordeling, og grafisk framstilt generelle trekk ved dybdefordeling, sedimentfordeling o.l. Grunnlagsdata for dette, og bearbejdede resultater fra lysmålinger m.v. er gitt i tabelldelen. Siden det innsamlende rådata-materialet ble såvidt omfattende (omlag 65000 enkeltdata) er dette ikke tatt med her.

Rapporten er organisert i kapitler som delvis kan leses frittstående.

Kap.2 er en beskrivelse av Tyrifjord og Steinsfjord, med administrative og morfometriske data. Stasjonsplasing, klima, geologi, produksjonsforhold i de frie vannmasser, vanntemperatur og lysklima behandles kortfattet.

Kap.3 drøfter betydningen av vannstandsveksling og vindbetinget erosjon som miljøfaktor for høyere vegetasjon. Statistiske egenskaper ved vannstand som en tidsfunksjon behandles, og betydningen av et definert nullpunkt for dybdeangivelser vises. Vannstandsvariasjonene i Tyrifjord beskrives med hensyn på størrelse, varighet og frekvens. Erosjonsaktivitet i strandsonen beskrives med utgangspunkt i lokalitetenes strøklengde og matematiske modeller for vind/bølgebetinget erosjon av ulike sediment-partikkel størrelser.

Kap.4 beskriver først de anvendte kriterier for prøvetaking av vegetasjon over og under vann. Stereofotografering som prøvetakingsmetode, og bildeanalyse blir beskrevet. Ulike statistiske framgangsmåter for behandling av artenes dybdefordeling drøftes. Samfunnsundersøkelser ved hjelp av ordinasjon-teknikk blir også vurdert.

Kap.5 gir en floristisk oversikt for Tyrifjord og Steinsfjord. De generelle floristiske trekk ved innsjøene blir vurdert og sammenliknet med andre norske innsjøer. I dette kapitlet blir også noen spesielle arter kort behandlet med hensyn på økologi, plantegeografi m.v. Tidsutvikling i Tyrifjord-Steinsfjords flora blir drøftet. Dette kapitlet kan leses adskilt fra den øvrige teksten.

Kap.6 gir først en stasjonsvis vegetasjonsbeskrivelse for Tyrifjord. Deretter blir forekomstfrekvens, dybdegrensener og sambandet mellom enkeltarter og miljøfaktorer behandlet mer i detalj.

Kap.7 gir en tilsvarende stasjonsvis vegetasjonsbeskrivelse for Steinsfjord.

Kap.8 gir en kortfattet beskrivelse av vegetasjonen i strandsonen, med størst vekt på helofyttelementet.

Kap.9 diskuterer de generelle trekk ved vegetasjonen i Tyrifjord og Steinsfjord. Samband mellom artsforekomst og miljøfaktorer blir vurdert ved hjelp av statistiske metoder.

Kap.10 drøfter forekomst av vasspest (Elodea canadensis) i de to innsjøene, med størst vekt på forholdene i Steinsfjord. Konsekvenser av masseforekomsten blir kortfattet behandlet.

Kap.11 gir et resymé av de foretatte undersøkelsene. Dette kapitlet kan leses isolert fra den øvrige rapporten.

2. UNDERSØKELSESONRÅDET

2.1. Generelt om innsjøene

Tyrifjorden og Steinsfjorden ligger på Ringerike i Buskerud fylke. Geografisk plassering framgår av fig. 2.1, som viser nedbørfeltet. Innsjøene ligger 63 m.o.h. og har et samlet areal på 135 km². Viktige morfometriske data er ført opp i tab. 2.1. Det er noe skiftende navnebruk på disse innsjøene. Med "Tyrifjord" mener vi hoveddelen av innsjøsystemet uten Steinsfjorden. Tyrifjorden omfatter da Holsfjorden, Vestfjorden, Midtfjorden og Nordfjorden. Et oversiktskart av Tyrifjorden med dybdekurver er gitt i fig. 2.2. Som fig. 2.2 viser er Tyrifjord en svært dyp innsjø, med et største dyp på 295 m.

Steinsfjorden er forbundet med selve Tyrifjorden ved et smalt sund, Kroksund, ved Sundvollen. Dybdekartet (fig. 2.3) viser at denne innsjøen er nokså grunn, med et største dyp på 22 m. Morfometriske data er satt opp i tab. 2.1.

Spesielt Tyrifjord og dens tilløp blir brukt som resipient for avløpsvann fra husholdninger, industri og jordbruk. Det knytter seg store bruksinteresser til de to innsjøene i rekreasjonssammenheng (hytteliv, bading, fiske og båtsport).

Tab. 2.1. Tyrifjord og Steinsfjord. Morfometriske og administrative data. Kilder : NIVA (1968,1970,upubl.)

Parameter	Tyrifjord	Steinsfjord
Høyde over havet, m	63	63
Overflateareal (A) ekskl. øyer, km ²	121.5	13.9
Areal 0-5m dyp , km ²	18.4	3.9
Største dyp , m	295	22
Middeldyp , m	114	9.9
Volum (V) , mill. m ³	13830	139
Middelvannføring ut, m ³ s ⁻¹	170	1.0
Arstilførsel (Q), mill. m ³	5361.12	
Teor. oppholdstid (T), år	2.6	4.6
Nedbørfelt, km ²	9808	62.7
Lite produktive områder km ²	4781	
Skog "	3926	
Jordbruksområder "	454	
Urbane områder "	8	
Vann "	639	
Bosetting, tettsted personer	35700	
" , spredt omr. "	55600	c.3000

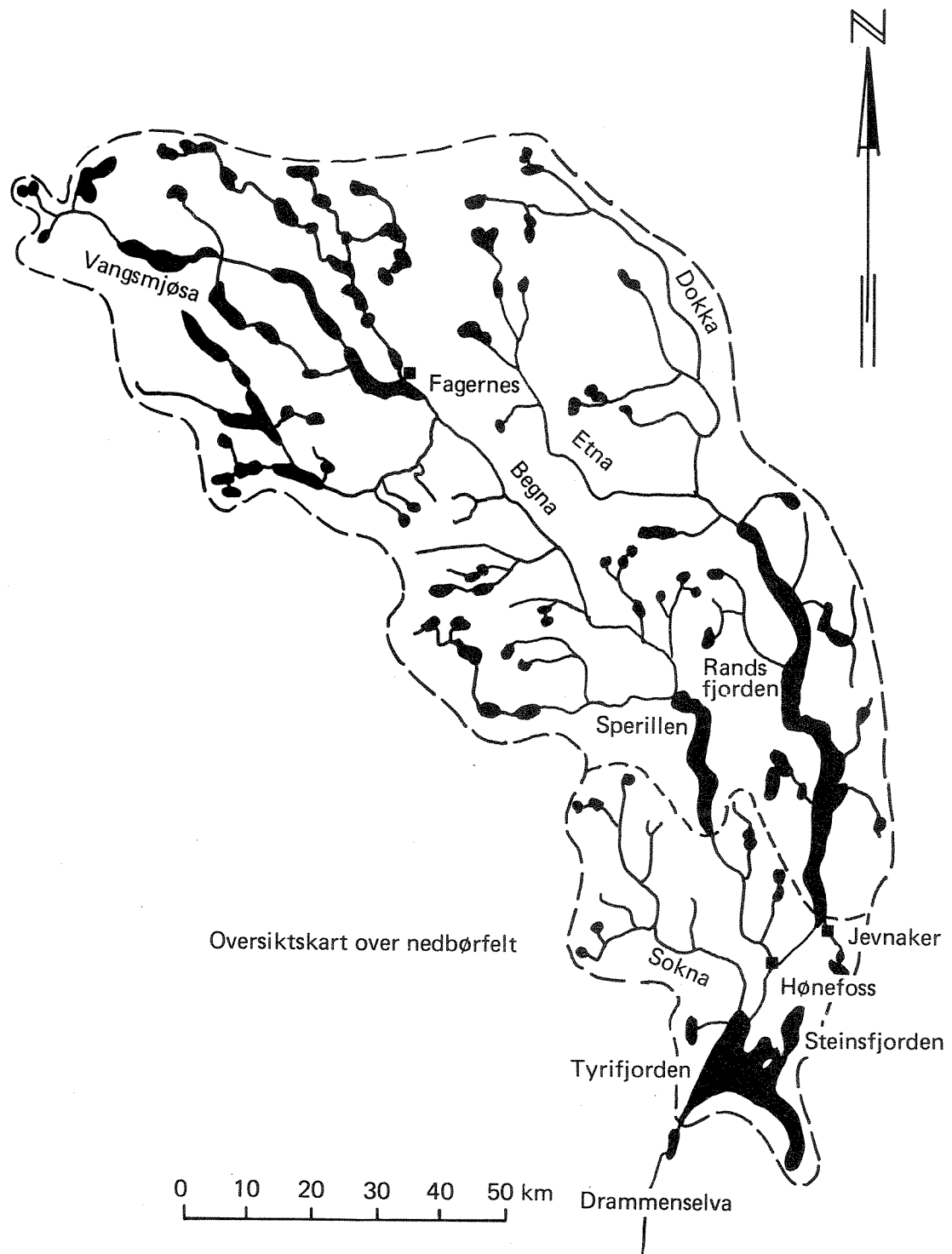


Fig. 2.1. Tyrifjord og Steinsfjord. Nedbørfelt. Etter NIVA (1968).

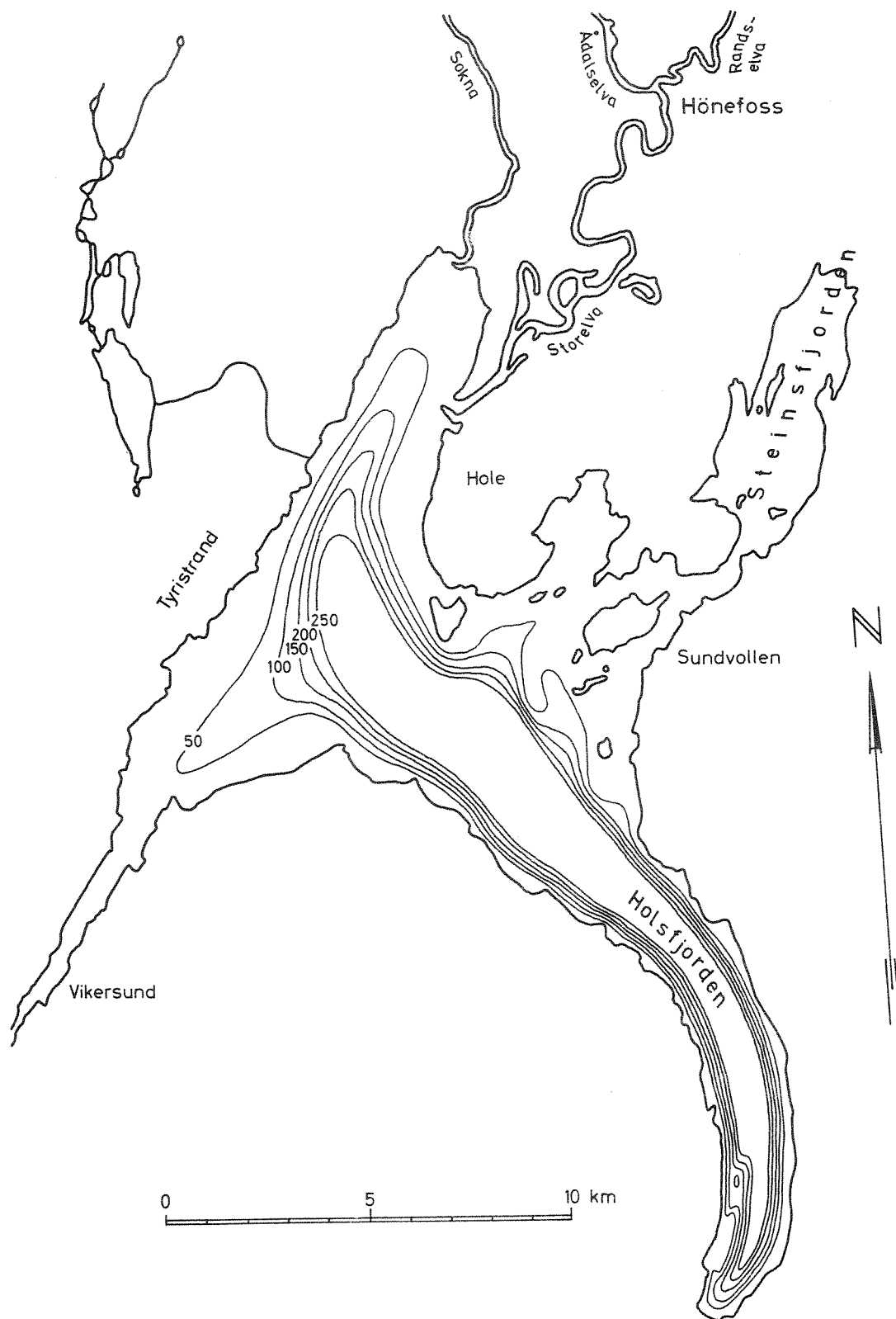


Fig. 2.2. Tyrifjord. Oversiktskart med dybdekurver. Etter NIVA (1970).

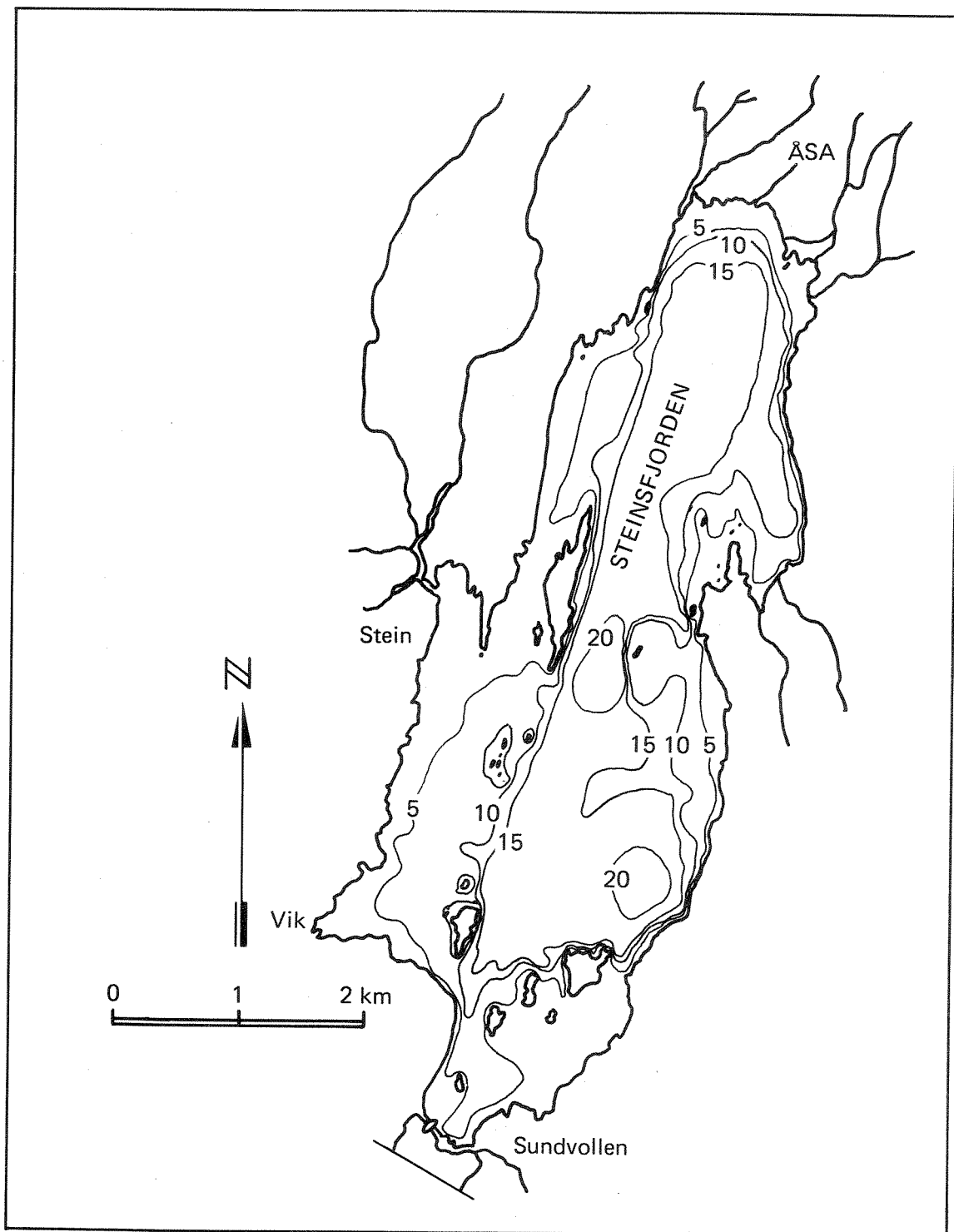


Fig. 2.3. Steinsfjord. Oversiktskart med dybdekurver.

2.2. Undersøkte stasjoner i Tyrifjord og Steinsfjord

Stasjonsnettene i de to innsjøene er vist på fig. 2.4. Plaseringskriteriene er utdypet i avsn.4.1. Stasjonene er gitt i tab. 2.2.

Tab. 2.2. Tyrifjord og Steinsfjord. Stasjonsoversikt.

Kode	Stasjonsnavn	UTM-koordinater	Undersøkt år
Tyrifjord:			
TY 1	Kimmerud, Bjørnsrudtangen	NM 685 514	1978, 1981
TY 2	Hornstua	NM 716 487	1978, 1981
TY 3	Gomnes, Onsakervika	NM 726 605	1978-1981
TY 5	Frognøya, Breivika	NM 655 583	1979
TY 6	Røysetangen, Sersjantløkka	NM 650 603	1979
TY 7	Bønsnestangen, Bønsnes	NM 663 585	1980
TY 8	Borgenvika N Borgen	NM 700 605	1980
TY 9	Rytteråker	NM 694 593	1980-1981
TY 10	Lemonstangen	NM 696 590	1979
TY 11	Geitøya	NM 696 565	1980
TY 12	Rørvika	NM 720 586	1979
TY 13	Utøya	NM 697 552	1980
TY 14	Haga	NM 617 607	1980
TY 15	Støa	NM 623 621	1980
TY 17	Nakkerud	NM 594 570	1978-1981
TY 18	Grønlund	NM 582 516	1979
TY 19	Stallvika	NM 593 528	1980-1981
TY 21	Lille Svartøy (innside)	NM 683 589	1979
TY 22	Vikersund	NM 565 495	1980
TY 23	Sylling, Røykås	NM 729 422	1980
TY 24	Sønsterud	NM 726 508	1980
TY 25	Gulsrudvika	NM 634 544	1980
Steinsfjord:			
ST 1	Øgardsvik	NM 726 605	1977
ST 2	Sundvolden, kommunal bade plass	NM 731 597	1979, 1980
ST 4	Vik, utafor Garntangen	NM 718 613	1979
ST 5	Elvika	NM 750 639	1980
ST 6	Herøya, sund mot Loretangen	NM 732 634	1980
ST 7	Åsa	NM 748 667	1980
ST 8	Torsrud	NM 747 625	1980

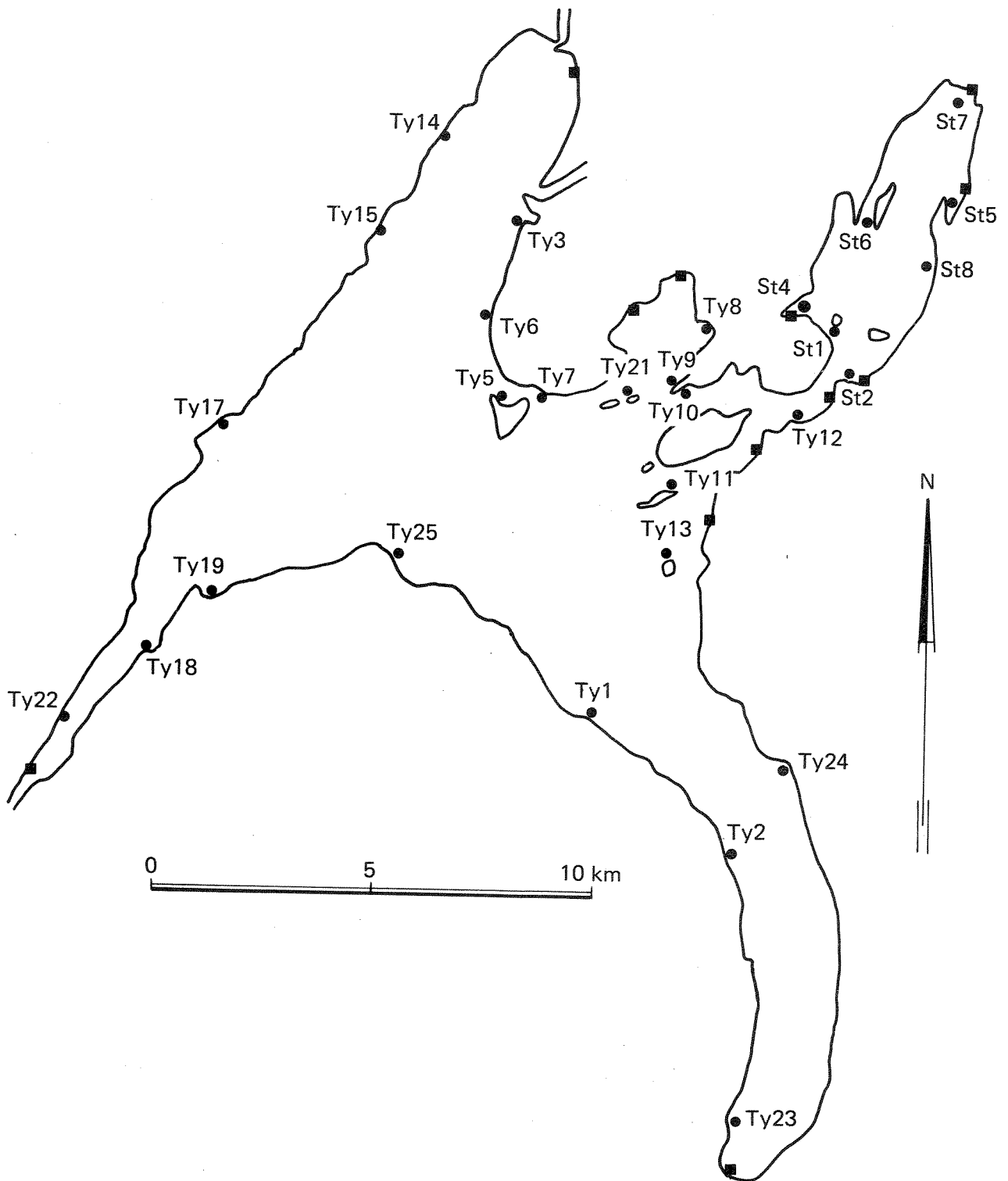


Fig. 2.4. Tyrifjord og Steinsfjord. Stasjonsplasing for vegetasjonsundersøkelser 1977-1981.

- = Stereofoto-stasjon
- = Undersøkelser i strandsonen

2.3. Klima

Området har et utpreget innlandsklima med forholdsvis lite årlig nedbør, ca. 6-700 mm, og med de største nedbørmengdene om sommeren og høsten (juni-september). Temperatur- og nedbørnormalene er gitt i tab. 2.3 nedenfor.

Tab. 2.3. Månedlig temperatur og nedbør. Eggemoen meteorologiske stasjon, normalperiode 1931-60.

Måned	Normaltemperatur °C	Normalnedbør mm
Januar	-7.8	38
Februar	-7.5	28
Mars	-2.9	22
April	3.3	34
Mai	9.3	41
Juni	13.6	63
Juli	16.1	74
August	14.4	80
September	9.4	66
Oktober	3.7	57
November	-0.8	52
Desember	-4.5	45

Temperaturen er relativt lav i vinterhalvåret og høy i sommerhalvåret.

2.4. Geologi

Størsteparten av Tyrifjordens nedbørfelt består av harde bergarter, som grunnfjell og sparagmitter, men sterkt omdannede kambrosiluriske bergarter er også vanlige. I de sørøstlige delene av nedbørfeltet består berggrunnen av lite omdannede kambrosiluriske bergarter. Løsavsetningene i den nordlige del av nedbørfeltet består i det vesentligste av et tynt lag morenegrus. I de sørlige delene, under den marine grensen, er marine avsetninger (leire) framtedende. Omkring Storelvas løp, bl.a. like nord for Hønefoss (Eggemoen) og foran utløpet fra Randsfjorden er det store avsetninger av glasifluvialt materiale (sand og grus). Selve Tyrifjorden er demt opp av en stor morene ved Sylling.

Berggrunnen i Steinsfjordens nedbørfelt består vesentlig av kambrosiluriske bergarter som kalksteiner og leirskifre, men i nord og langs østsiden av Steinsfjorden er disse bergartene dekket av sandsteiner (devon, downton).

2.5. Vannkjemi

Vanmassene i Tyrifjorden og Steinsfjorden har ulik kjemisk sammensetning, som det framgår av tab. 2.4. Tyrifjorden har svakt sure vannmasser, med lavt innhold av oppløste stoffer. Steinsfjorden, på den andre siden, er kjennetegnet ved svakt basiske vannmasser med markert større saltinnhold.

Tab. 2.4. Tyrifjorden og Steinsfjorden. Variasjonsbredde for hovedkomponenter 1967-68 og 1978-81 (NIVA 1970, unpubl.).

Parameter		Tyrifjord	Steinsfjord
pH		6.8 - 7.2	6.9 - 9.0
Konduktivitet	mS/m	32	86 - 96
Kalsium	mg Ca/l	3.6 - 4.9	12.3 - 13.9
Magnesium	mg Mg/l	0.63 - 1.19	1.81 - 2.47
Natrium	mg Na/l	0.53 - 1.38	2.62 - 3.81
Kalium	mg K/l	0.24 - 0.63	0.68 - 0.83
Bikarbonat	mg HCO ₃ /l *	11.2 - 21.1	36.8 - 53.4
Klorid	mg Cl/l	0.8 - 2.0	3.4 - 4.7
Sulfat	mg SO ₄ /l	2.6 - 7.5	5.4 - 9.4
Totalfosfor	mg P/m ³	6 - 8	8 - 13
Totalnitrogen	mg N/m ³	400	200 - 300

*): beregnet ut fra alkalitetsverdier

Middelverdi for konduktivitet viser klart den betydelige forskjellen mellom innsjøene. Vanmassene i Steinsfjorden har vesentlig større innhold av bikarbonat, klorid og metallioner enn Tyrifjorden. I tillegg er innholdet av næringsstoffer adskillig høyere i Steinsfjorden.

Det er ikke målt oksygen-metning mindre enn 75% i Tyrifjordens dypvannslag ved begynnelsen av sommerstagnasjonen. Oksygenavtaket i bunnvannet i løpet av sommerstagnasjonen er svært lite (NIVA 1970). Oksygenforholdene avspeiler innsjøens oligotrofe karakter og bærer lite preg av organisk belastning. Steinsfjorden avviker i betydelig grad fra Tyrifjorden her. Oksygenmetning i overflatelagene kan overstige 100% (p.g.a. primærproduksjon), mens bunnvannet har vist metning ned i 20%.

Retensjonskoeffisienten for fosfor i Tyrifjorden har vært nær konstant fra år til annet og ligger på ca. 50% av innkommende fosfor (Tyrifjordutvalgets Årsrapport 1980). Fosfor fordeler seg omtrent som det partikulære materialet i Tyrifjorden, dvs. med de høyeste konsentrasjonene i Nordfjorden og de laveste verdiene midtfjords og ved Sylling.

2.6. Produksjonsforhold i de frie vannmassene

Tyrifjorden kan klassifiseres som en klart oligotrof innsjø (NIVA 1968, 1970, Rognerud 1975), mens Steinsfjorden er en mesotrof innsjø (NIVA 1970, Skogheim og Rognerud 1978).

Veide middelverdier for algemengde i Tyrifjorden (hovedstasjon) er vist i fig. 2.5 for tidsrommet 1972-81 (Tyrifjordutvalget, Årsrapport 1980).

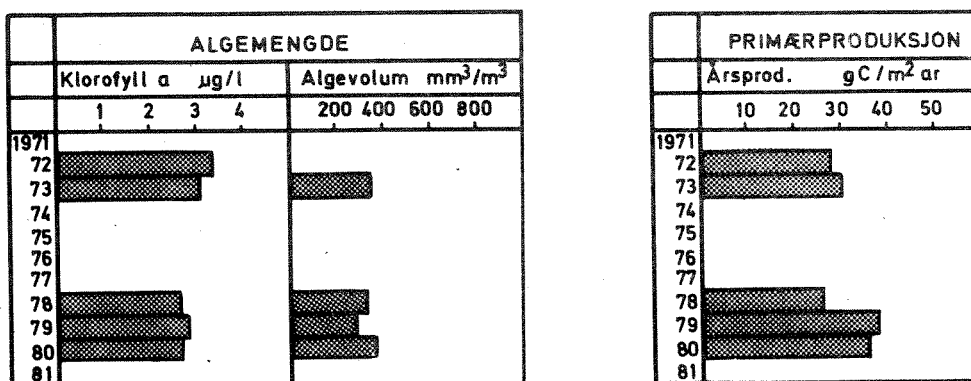


Fig. 2.5. Tyrifjorden (hovedstasjon). Veide middelverdier (juni-sept.) av klorofyll a, totalt algevolum og primærproduksjon 1972-81.

Den midlere konsentrasjonen av klorofyll a varierer mellom 2.6 og 3.0 mg m⁻³. I følge Berge m.fl. (1980) er dette et betenkelig nivå for store, lagdelte innsjøer på Østlandet.

Primærproduksjonsmålinger i Tyrifjorden (se fig. 2.5) viser at denne innsjøen er relativt lite produktiv, med senere års produksjonsnivå omkring 35-40 g C m² år⁻¹. Steinsfjorden har adskillig mer produktive vannmasser : årlig primærproduksjon er omlag 115 g C m² år⁻¹ (Skogheim 1975).

2.7. Vanntemperatur, lagdeling og strørninger

Tyrifjord er en lagdelt innsjø med regelmessig årlig fullsirkulasjon. Et dybde/tid-diagram for årene 1979-80 er vist i fig. 2.6 nedenfor. Termoklinen etableres på mellom 10 og 20 m dyp juni-august. Vannmassene fullsirkulerer i slutten av november til begynnelsen av desember. Innsjøen er vanligvis islagt fra desember/januar til april/mai.

Et komplekst strørningsmønster og indre seiches fører til at termoklinens posisjon kan variere fra sted til sted i innsjøen. Et eksempel er gitt i fig. 2.7, hvor termoklinen er i 8.5m til 39m dyp samme dag på ulike lokaliteter.

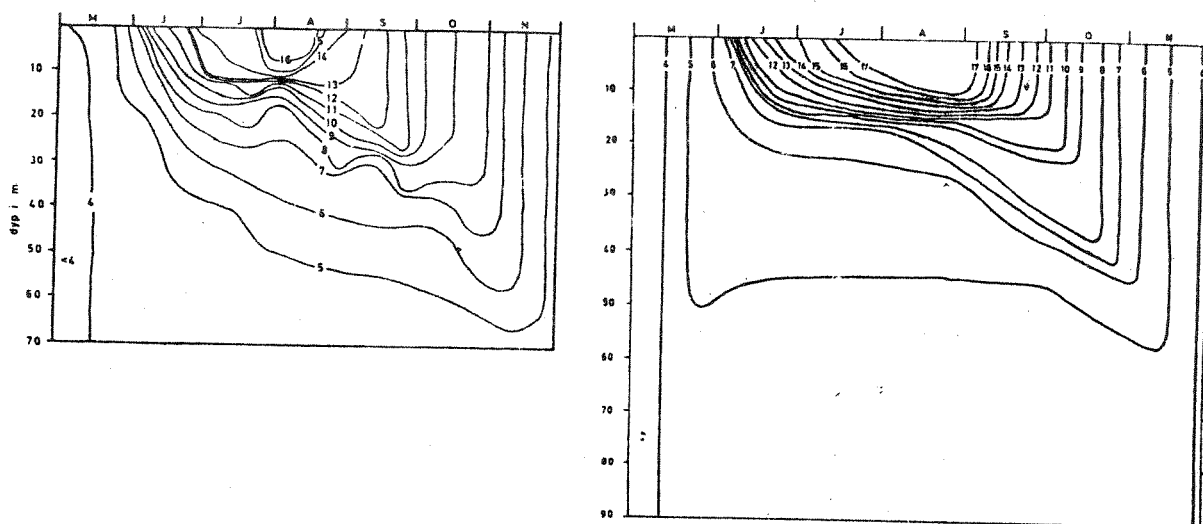


Fig. 2.6. Tyrifjord. Dybde-tid diagram over temperatur (ned til 70m) i sommerhalvårene 1979-80.

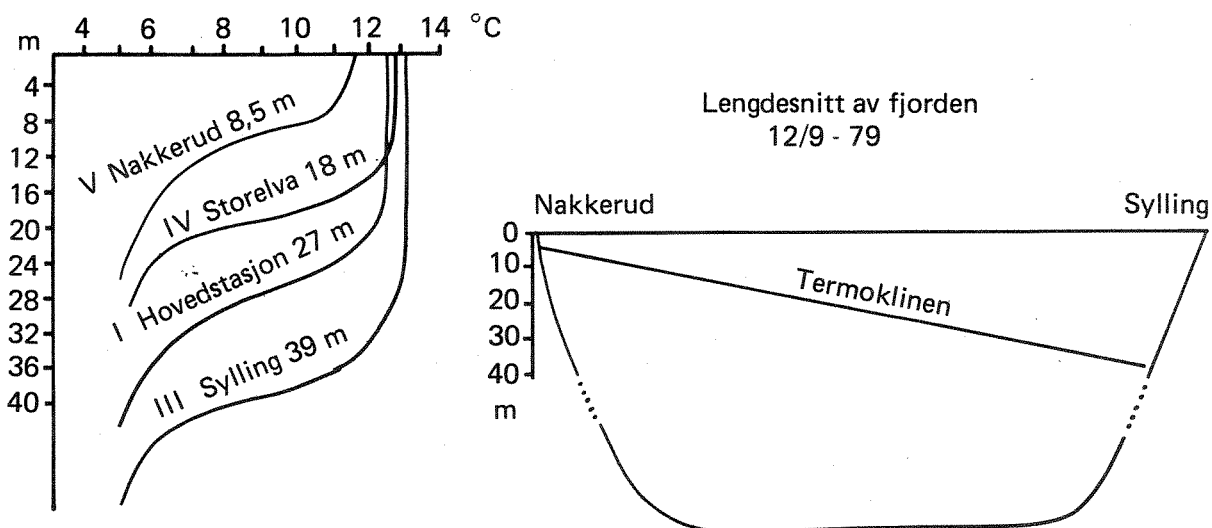


Fig. 2.7. Tyrifjord. Vertikale temperaturprofiler 12. september 1979.

Feltobservasjoner av vind, strøm, temperatur og hydrologi er anvendt i matematiske modeller for å gi et oversiktsbilde over strømningsforholdene i Tyrifjord og Steinsfjord (Tjomsland 1980). Simulert strøm med vind fra de dominerende vindretningene laget strømningsmønstrene vist i fig. 2.8. Med vind mot nord får vi oppadgående strømmer ("upwelling") i sør og øst, og nedadgående strømmer ("downwelling") i motsatt ende av innsjøen. Vind mot sør gir stort sett det motsatte strømningsmønstret (Tjomsland 1980). Ved de dominerende vindretningene vil ofte Steinsfjorden bli avskåret fra vannutveksling med selve Tyrifjorden, p.g.a. grunne områder og øyer inn mot Kroksund.

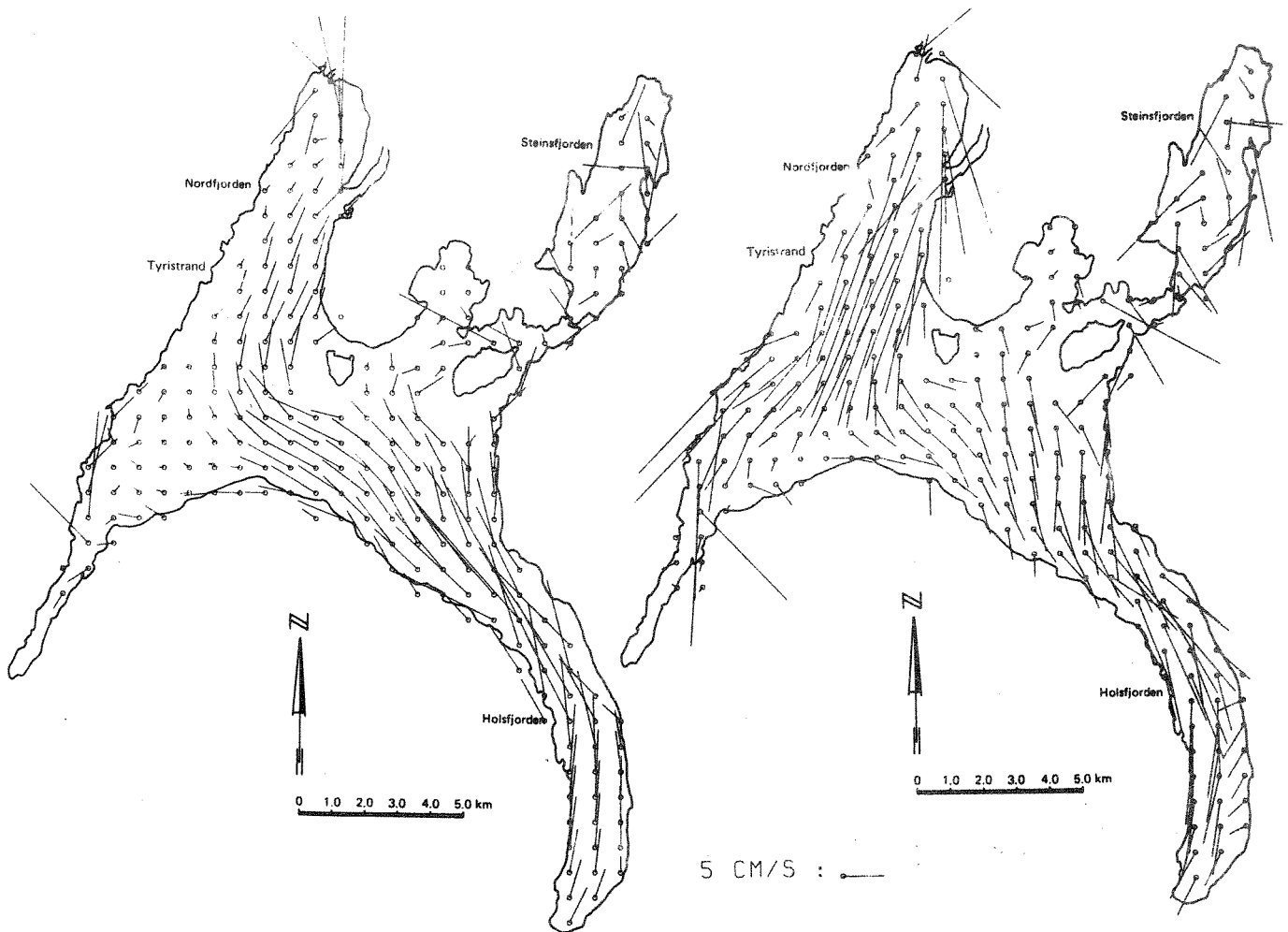


Fig. 2.8. Tyrifjorden og Steinsfjorden. Simulert strømningsmønster med vind mot nord (A) og mot sør (B). Etter Tjomsland (1980).

2.8. Lysklima og optiske forhold

Under vann påvirkes tilgangen på fotosyntetisk aktiv stråling (PAR) av en rekke faktorer. Vannet absorberer stråling ulikt i forskjellige bølgelengder. Oppløste stoffer, især humus, absorberer spesielt blått lys. Noe av den innfallende strålingen reflekteres fra overflaten, og noe spres diffust i vannmassene p.g.a. "scattering" fra partikler i vannet. Ved lysmåling under vann vil en såkalt "kvantelysmåler" gi de beste verdiene, sett fra et økologisk synspunkt. For å karakterisere vannets optiske egenskaper, brukes også "siktedyp" målt ved hjelp av en secchiskive. Denne parameteren er gjenstand for subjektive målefeil.

Lysmålinger og bestemmelse av siktedyp er foretatt på fire stasjoner i Tyrifjorden (se fig. 2.2). I appendiks (E.1) er den statistiske metoden for å bestemme svekningskoeffisienter beskrevet. Gjennomsnittsverdier for lys-isobather (dvs. dyp hvor en viss prosent av overflate-lyset finnes) og siktedyp er gitt i tabellen på neste side.

Tab. 2.5. Tyrifjord og Steinsfjord. Gjennomsnittsverdier for isobather og siktedyp 1979-81.

Stasjon	Dyp for relativ lysintensitet (m) (isobather)						Siktedyp (m)
	1%	5%	10%	25%	50%	75%	
T:Tyrifjord							
T:Hovedstasjon	8.9	5.5	4.0	2.2	1.1	0.5	7.2
T:Nakkerud	7.8	4.8	3.6	2.0	1.1	0.5	5.9
T:Storelva	7.6	4.8	3.6	2.0	1.1	0.5	5.2
T:Sylling	10.1	6.2	4.7	2.6	1.3	0.6	8.2
Steinsfjord	8.7	5.7	4.3	2.5	1.3	0.6	4.9

Som tab. 2.5 viser kan stasjonene rangeres :

Sylling > Hovedstasjon > Steinsfjord > Nakkerud > Storelva

med hensyn på vannets transparens. Trass i det laveste gjennomsnittlige siktedypet, er lystilgangen på dypt vann i Steinsfjorden større enn på flere stasjoner i Tyrifjorden.

I litteraturen oppgis ofte at siktedypet tilsvare 5-15% av overflate-lyset (Hutchinson 1957, Carlson 1977, Vollenweider 1969). Bortsett fra subjektive målefeil, influeres siktedypet bl.a. av :

- partikulært organisk materiale (vesentlig alger).
- partikulært uorganisk materiale (turbiditet).
- løst organisk materiale.

Disse faktorene påvirker siktedypet på ulik måte, bl.a. ved absorpsjon i ulike bølgeområder (f.eks. absorberer organisk materiale mest de korteste bølgelengdene) og spredning. Sambandet mellom siktedyp og reell lyssvekning (målt) må derfor nødvendigvis bli ikke-linjært. I fig. 2.9 er det observerte forholdet mellom vertikalsvekningskoeffisienter og siktedyp satt opp, og i fig. 2.10 siktedyp mot prosent lys ved siktedypet. Det gjennomsnittlige lysklima for hele Tyrifjordkomplekset er skissert i fig. 2.11, i form av et isolinje-kart for den vertikale svekningskoeffisienten k . Kartet er basert på måledata fra 1979-1981 og feltobservasjoner av steder med grumset vann fra re-suspensjon av finsediment.

Appendiks (E) inneholder de bearbejdede lysmålingene for 1979-81, og anslag for sannsynlighetsfordeling av ulike lysintensiteter.

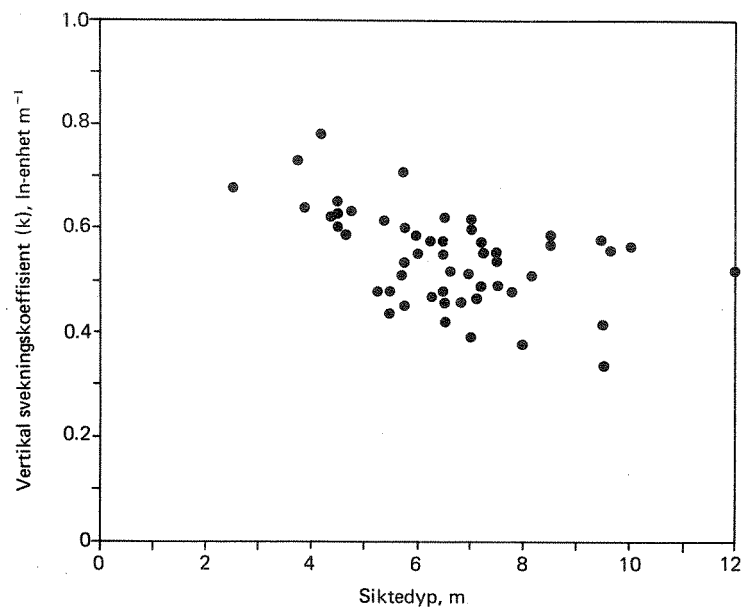


Fig. 2.9. Tyrifjord og Steinsfjord. Siktedyp mot vertikale lyssvekkningskoeffisienter (PAR). Data fra 1979-1981.

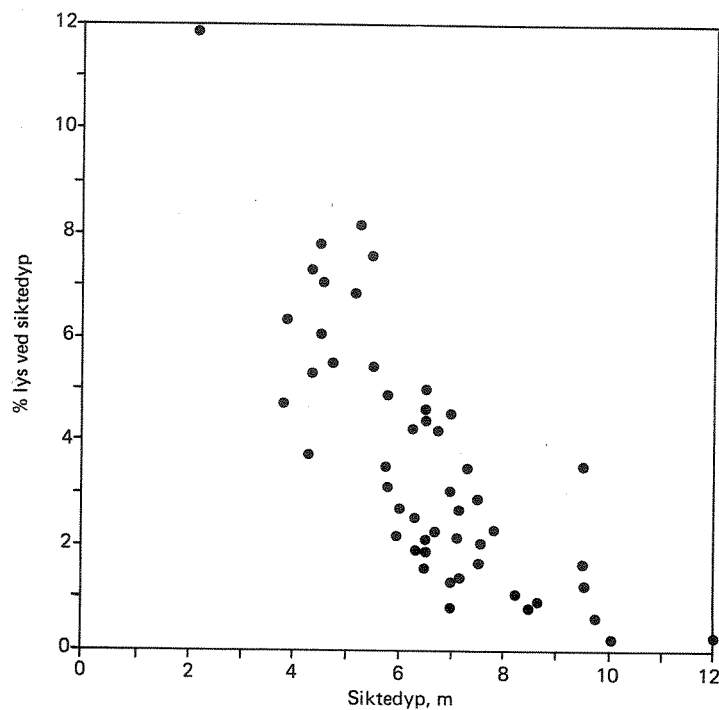


Fig. 2.10. Tyrifjord og Steinsfjord. Siktedyp mot prosent av overflateløys (PAR) ved siktedyp. Data fra 1979-1981.

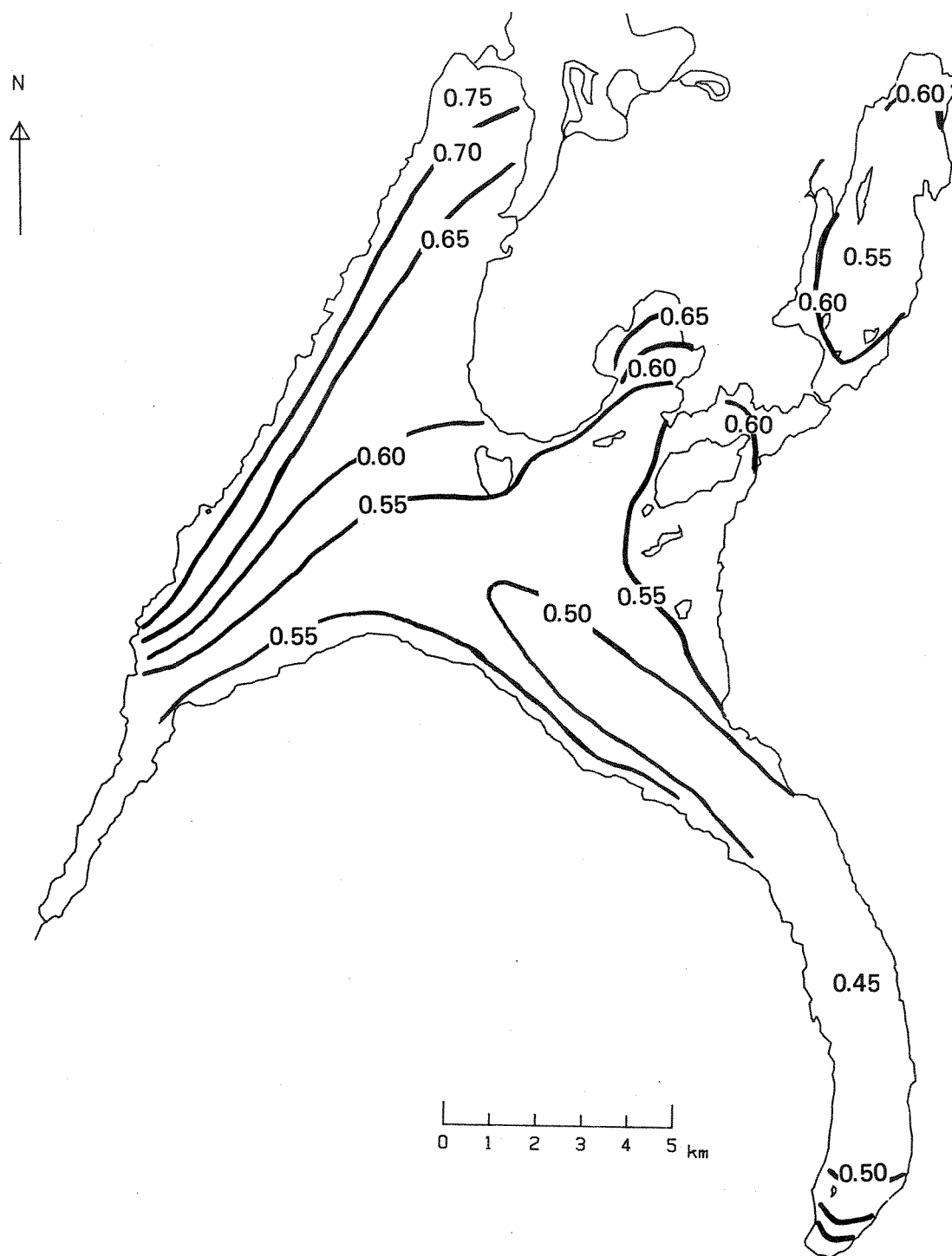


Fig. 2.11. Tyrifjord og Steinsfjord. Isolinjer for gjennomsnittlig svekningskoeffisient k (\ln -enheter/m), PAR-målinger.

3. VANNSTANDESTRINGER OG VINDEKSPONERING

3.1. Vannstandens betydning for vegetasjonen

For alt vannboende planteliv er (selvsagt) vannstanden ved voksestedet og tidsendringene i vannstand av stor betydning. Mange miljøfaktorer forandres radikalt ved overgang fra et terrestrisk (land) til et akvatisk miljø :

- i) Lysklimaet endres. Under vann avtar lysintensiteten tilnærmet eksponensielt med dyp, mens den over vann er omlag konstant ved et gitt tidspunkt
- ii) Under vann vil den årlige variasjonsbredde i temperatur være langt mindre enn på land.
- iii) Plantenes stoffskifte påvirkes. For de arter som bruker CO₂ i fotosyntesen er tilgangen på denne karbonkilden ofte større via sedimentene enn i de omgivende vannlagene. Diffusjons-trykket for CO₂ i vann er $1.6 \cdot 10^{-4} \text{ mm}^2 \text{ s}^{-1}$ og dette er 100.000 ganger lavere enn i luft (Raven 1970). Ved opptak av CO₂/HCO₃ kan vannplantene forskyve likevekten mellom karbonkomponentene. Resultatet av dette kan bli en hurtig økning av pH-verdien i vannmassene, særlig på dagtid ved stor fotosynteseaktivitet.
- iv) Plantenes muligheter for stoffopptak gjennom rotsystemet endres under vann. Sedimentene kan bli anoksiske eller anaerobe.
- v) I strandsonen påvirkes plantene mekanisk av til dels sterke eroderende krefter (vind, bølgeslag, is o.l.).
- vi) På dypere vann skjer det en ± hurtig akkumulering av resente sedimenter, som vil "begrave" de arter som ikke er i stand til å "følge" med overflatens dynamiske endringer gjennom tiden. Dette er en akvatisk parallell til landmiljøets sanddyner, ørkenlandskap o.l.

Denne oversikten viser at det er vesentlig å avgrense vann- fra landmiljøet. Dette ville være ukomplisert dersom innsjøens vannstand var konstant. Men fordi dette sjelden eller aldri er tilfelle, må problemet sees fra en begrepsmessig, statistisk synsvinkel.

3.2. Skillet mellom vann- og landmiljøet

Som nevnt i foregående avsnitt, er det viktig å avgrense land- fra vannmiljøet. Utgangspunktet er data om vannstandens tidsvariasjon i en innsjø. Vi vet at mange viktige miljøfaktorer er (i vid forstand) funksjoner av vannstand eller 'dyp'.

Bortsett fra suksesjonseffekter er plantenes potensielle voksesteder i en innsjø stasjonære gjennom tid og rom. Dersom vannstanden varierer gjennom tiden, betyr dette at voksestedenes dyp selv er en funksjon av tiden. I fig. 3.1 nedenfor er dette illustrert. Voksestedene kan tenkes projisert inn på en vertikal akse (Z) i et tre-dimensjonalt (X,Y,Z) rom. I dette koordinatsystemet kan også vannstandene gjennom tiden tegnes inn, som vist i fig. 3.2. Translokeringene i fig. 3.2 bruker et nullpunkt Z'_0 . Foreløpig lar vi dette punktet være vilkårlig plasert på Z-aksen. Senere vil det bli vist at bare ett slikt punkt er optimalt i økologisk henseende.

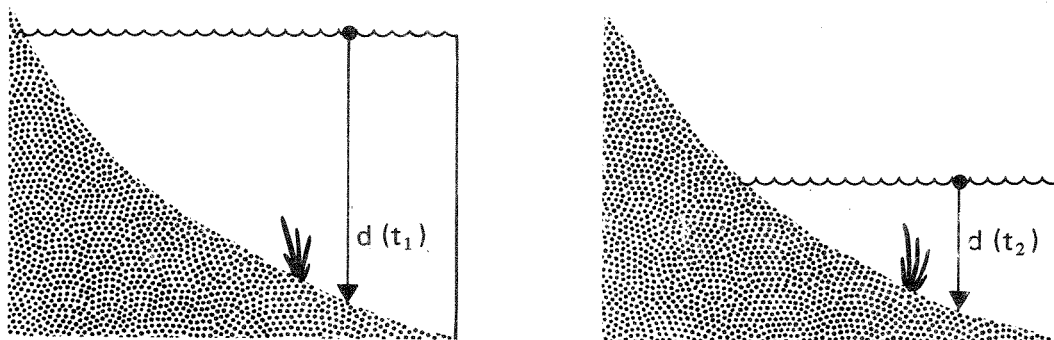


Fig. 3.1. Forekomst av planter ved ulike tidspunkt. Voksestedets 'dyp', d.v.s. avstand til vannoverflaten, er en funksjon av tid.

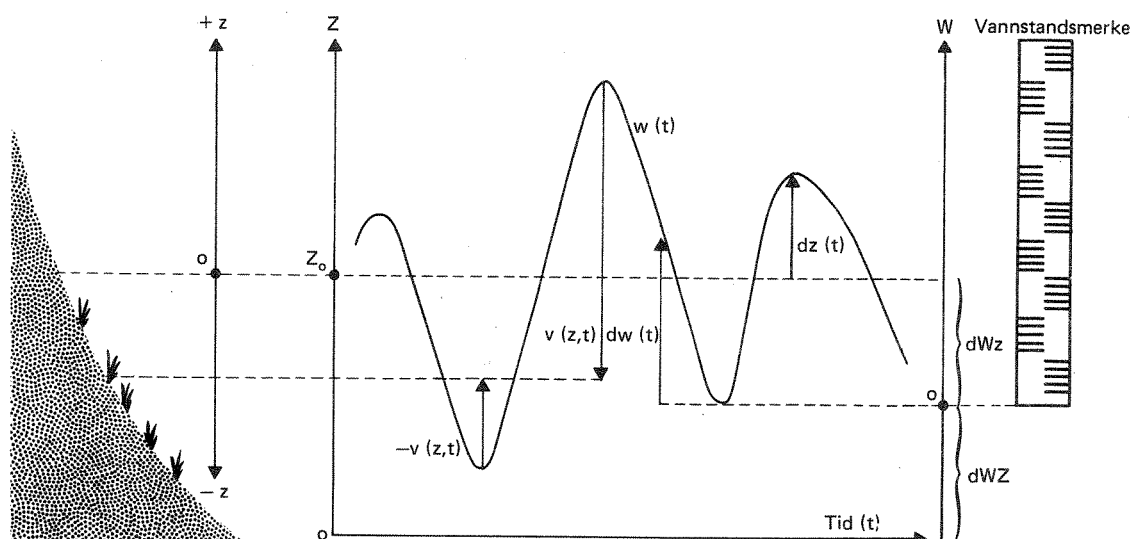


Fig. 3.2. Translokering av vannstand inn til Z-kordinat system. Se tekst for videre forklaring.

Tab. 3.1. Samband mellom ulike begrep i angivelse av vannstand og 'dyp' innen Z-koordinat systemet

Begrep	Relasjon
Vannstand: fast skala	$w(t) = dw(t) + dWz$
Lokal z-skala: som avvik fra <u>tidsstasjonært</u> punkt	$z = Z - Z'o$
Momentant avvik vannstand fra <u>tidsstasjonært</u> punkt	$dz(t) = w(t) - Z'o$
Momentant avvik vannstand i <u>lokal</u> z-skala	$v(z,t) = dz(t) - z$
Momentant <u>dyp</u> i z-skala	$d(z,t) = \begin{cases} v(z,t) & v \geq 0 \\ 0 & v < 0 \end{cases}$

Mellom de ulike begrepene vist i fig. 3.2 gjelder relasjonene gitt i tab. 3.1.

3.3. Statistiske egenskaper av vannstand som tidsfunksjon

Translokert inn i W-skala, som er ekvivalent med Z-skala brukt for plantenes voksesteder, kan observerte vannstander representeres ved en stokastisk variabel $W = w(t)$.

Den kumulative fordelingsfunksjonen (cdf) av W er gitt ved:

$$P_W(w) = \text{Prob}(W \leq w)$$

med den tilsvarende sannsynlighetstetthet funksjon gitt ved

$$p_W(w) = \frac{dP(w)}{dw}$$

Sambandet mellom P_W og p_W er da gitt ved :

$$P_W(w) = \int_{-\infty}^w p_W(u) du$$

Imidlertid er, som det framgår av tab. 3.1, fordelings- og tetthetsfunksjonene tilknyttet $v(z)$, av større interesse. Da z- og W-skalaene bare er ulike med en translokeringskonstant dWz , får vi umiddelbart fordelingsfunksjonen av $v(z)$ som

$$P_V(z) = P_W(z+dWz)$$

$$p_V(z) = p_W(z+dWz)$$

Den midlere vannstanden, eller forventningsverdien av tidsserien, er gitt ved

$$\bar{w} = E(W) = \int_{-\infty}^{+\infty} u \cdot p_W(u) du$$

Tidsseriens varians er

$$s^2 = \text{Var}(W) = \int_{-\infty}^{+\infty} (u-\bar{w})^2 \cdot p_W(u) du$$

I et senere avsnitt (3.5) vil det bli vist hvordan denne samlede varians i tidsområdet kan brytes opp i sine respektive frekvenskomponenter, ved hjelp av spektralanalyse.

Middelverdi og varians beskriver en tidsserie lite tilfredsstillende dersom varighet over tid er av betydning for å "tolke" en dataserie. Nettopp dette er vesentlig i økologisk sammenheng. I så fall er medianen mer relevant enn den (tidsveide) middelverdien selv. Fra den kumulative fordelingen finnes medianen enkelt ved sambandet nedenfor :

$$P_W(w_M) = \int_{-\infty}^{w_M} p_W(u) du = 1/2$$

Medianen w_M er også 50-prosentilen i W's fordeling. Andre prosentiler som brukes er f.eks. w_{10} og w_{90} .

3.4. Plasering av nullpunktet Z'_0 i Z-skala

Tidligere er det angitt at nullpunktet Z'_0 ved translokering av vannstand og voksestedsnivå inn i en tidsstasjonær skala (jfr. fig. 3.2) kunne velges vilkårlig. Vi skal nå vise at bare ett punkt er optimalt, dersom formålet er å sette en grense mellom land- og vannmiljøet.

Utsagnet ovenfor innebærer at vi ønsker å inndelegge Z-nivåene i adskilte kategorier, eller klasser, basert på økologiske kriterier. Dette er en klassifikasjon, og sett på bakgrunn av avsn. 3.1 er det åpenbart at vi har to klasser : Vann og Land.

Begivenheten $E_1 = (Z < Z'_0)$ impliserer ($Z \in \text{Vann}$).

Tilsvarende $E_2 = (Z > Z'_0)$ impliserer ($Z \in \text{Land}$).

Sannsynlighetene tilknyttet disse begivenhetene er åpenbart

$$p(E_1) = \text{Prob}(w(t) > Z'_0) = 1 - P_W(Z'_0)$$

$$p(E_2) = \text{Prob}(w(t) \leq Z'_0) = P_W(Z'_0)$$

Over alle verdier av Z vil den minste feil i klassifiseringen inntre for

$$p(E_1) = p(E_2)$$

Men dette er ekvivalent med

$$1 - P_W(Z'_0) = P_W(Z'_0)$$

$$P_W(Z'_0) = 1/2$$

som klart identifiserer Z'_0 som medianen w_M av vannstandsserien $W=w(t)$.

Det samme resultatet kan oppnås ved en alternativ framgangsmåte. Ved hjelp av informasjonsteori kan det vises at dette nullpunktet også maksimerer klassifikasjonens informasjonsinnhold. Det gjennomsnittlige informasjonsinnholdet ("entropien") i en klassifikasjon kan skrives som

$$H = - \sum p_i \cdot \log_2 p_i$$

hvor p_i er sannsynligheter for ulike klassifikasjonsalternativer (Shannon og Weaver 1948). Fordi begivenhetene E_1 og E_2 er gjensidig eksklusive, kan informasjonsinnholdet i Z -nivå klassifikasjonen ovenfor skrives

$$H(Z'_0) = - (p(E_1) \cdot \log_2 p(E_1) + (1-p(E_1)) \cdot \log_2 (1-p(E_1)))$$

Ved differensiering finnes H_{maks} ved $p(E_1) = 1/2$ som før.

3.5. Analyse av vannstand - varighetskurver

Vannstand i en innsjø er kjennetegnet ved :

- størrelse (mengde)
- varighet
- variasjon gjennom tid.

Det er vanlig å trekke sammen størrelse og varighet i varighetskurver. Slike kurver kan beregnes på flere ulike måter. Grunnlaget er i alle tilfelle vannstandens kumulative fordelingsfunksjon. Midtles de årlige kumulative fordelingene fås midlere årlig varighet, som er mest anvendt i hydrologisk sammenheng (Otnes og Ræstad 1971). Varighetskurvene alene gir et statisk bilde av vannstand gjennom tid på en lokalitet. Frekvensmønsteret for høye eller lave vannstandsverdier kan ikke avleses fra varighetskurvene (Otnes og Ræstad 1971).

Spektralanalyse er en matematisk metode for å beregne hvordan variens i en dataserie fordeler seg over (tids)frekvenser.

La $x(t)$ være en observasjonsserie over tid : $t=t_1, \dots, t_n$

Mellom elementene i $X=x(t)$ kan vi beregne den såkalte autokovarians av r .te orden

$$C_r = (\sum (x(t)-\bar{X}) \cdot (x(t-r)-\bar{X})) / (n-r)$$

(nb: $r=0 \Rightarrow$ ordinær varians av X)

Vi er interessert i en funksjon $P(f)$ som beskriver intensiteten av C fordelt over frekvens f . Uten å gå i detalj (som kan finnes f.eks. i Jenkins og Watts 1968) er den ønskede funksjonen $P_A(f)$ gitt ved :

$$P_A(f) = 2h \left[C_0 + 2 \sum_{r=1}^{m-1} C_r w(r) \cos(2\pi r f) \right]$$

hvor $w(r)$ er en "glattings"funksjon, f.eks.

$$w(r) = (1 + \cos(\pi r/m)) / 2$$

og frekvensene f er gitt ved

$$0 \leq f \leq 1/(2h)$$

hvor h er tidsintervallet mellom dataobservasjonene.

$P_A(f)$ beskriver hvordan variens av X fordeles i frekvensområdet. Dette spektret vil bli representert på en logaritmisk (dB) skala, p.g.a. den store spredningen av P -verdiene. Beregningene er utført for frekvenser opp til $f_{maks} = 25 \text{ år}^{-1}$.

3.6. Vannstandsvariasjoner i Tyrifjord

Det finnes ett vanmerke i Tyrifjord ved Skjærdalen , med målinger fra 1890. Dette vanmerket (NVE nr. 431) antas også å være representativt for Steinsfjord. Vannstandsdata for tidsrommet 1944-1978 er analysert ved hjelp av standard EDB-programvare på NIVA. Alle beregninger er basert på 7-døgns middelerverdier.

3.6.1. Varighetskurver

Midlere årlig varighetskurve for 1944-78 er vist i fig. 3.3. Denne kurven er asymmetrisk omkring medianvannstand (50% varighet), med større vannstandsavvik over medianen enn under dette punktet. Medianvannstand 1944-78 er 4.03m på den lokale skala ved Skjærdalen. Tyrifjord er nominelt regulert 1.0m siden 1907 (NVE 1974). Varighetskurven for denne innsjøen avviker fra det "normale" for norske reguleringsmagasiner med sterk vintervedtapping, hvor vannstandsavvikene fra medianpunktet gjerne er størst under dette.

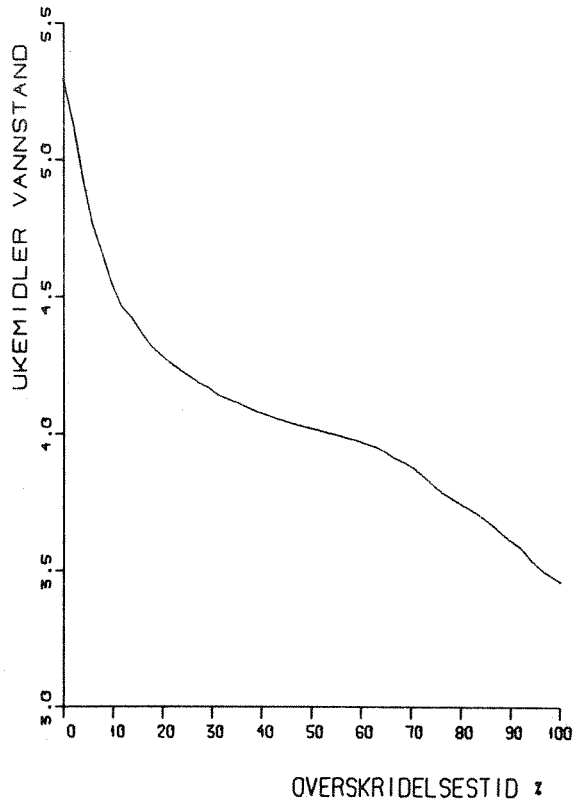


Fig. 3.3. Tyrifjord VM 431 Skjærdalen. Midlere årlig varighetskurve 1944-78.

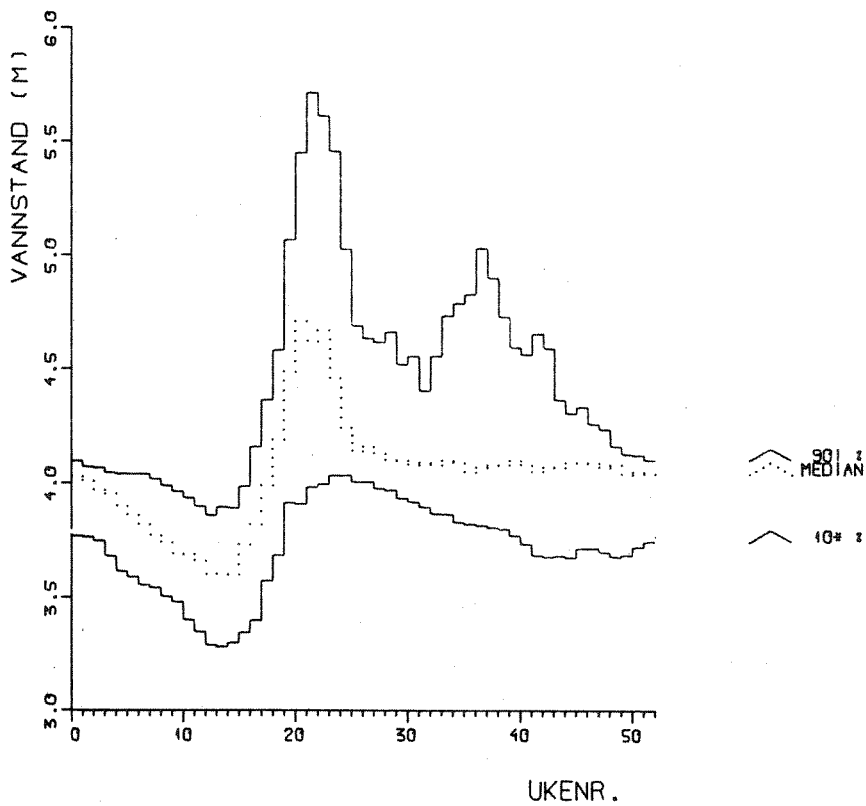


Fig. 3.4. Tyrifjord VM 431 Skjærdalen. Midlere årlige varighetsprosentiler fordelt over året. Basert på perioden 1944-78.

Varighetsfordelingen over året er illustrert i fig. 3.4. Normalt følges lavvannstand på senvinteren av en vårflom, typisk i juni måned. Utover sommeren faller vannstanden jevnt inntil en mindre markert høstflom i september. Fordi flommene opptrer på ulike tidspunkt hvert år vil medianvannstand være nokså konstant i sommerhalvåret, som fig. 3.4 klart viser. Vannstandsprosentilene for ulike tidsrom (sommer/vinter) er satt opp i tab. 3.2.

Tab. 3.2. Tyrifjord VM 431 Skjærdalen. Prosentiloversikt for perioden 1944-78, basert på årlige varighetskurver. Vannstandsverdier som avvik fra medianvannstand (4.03m).

Tidsrom	Årlig prosentil	Prosentil (m, ref. medianvannst.)				
		10%	25%	50%	75%	90%
Sommerhalvår (1.mai til 15.okt.)	maksimum	0.00	0.20	0.68	1.25	1.68
	middel	-0.29	-0.16	0.03	0.25	0.57
	minimum	-0.75	-0.60	-0.43	-0.32	-0.17
Vinterhalvår	maksimum	-0.26	0.01	0.06	0.20	0.62
	middel	-0.35	-0.12	-0.03	0.05	0.16
	minimum	-0.49	-0.39	-0.26	-0.11	-0.01
Hele året	maksimum	0.00	0.20	0.68	1.25	1.68
	middel	-0.31	-0.14	0.00	0.18	0.36
	minimum	-0.75	-0.60	-0.43	-0.32	-0.17

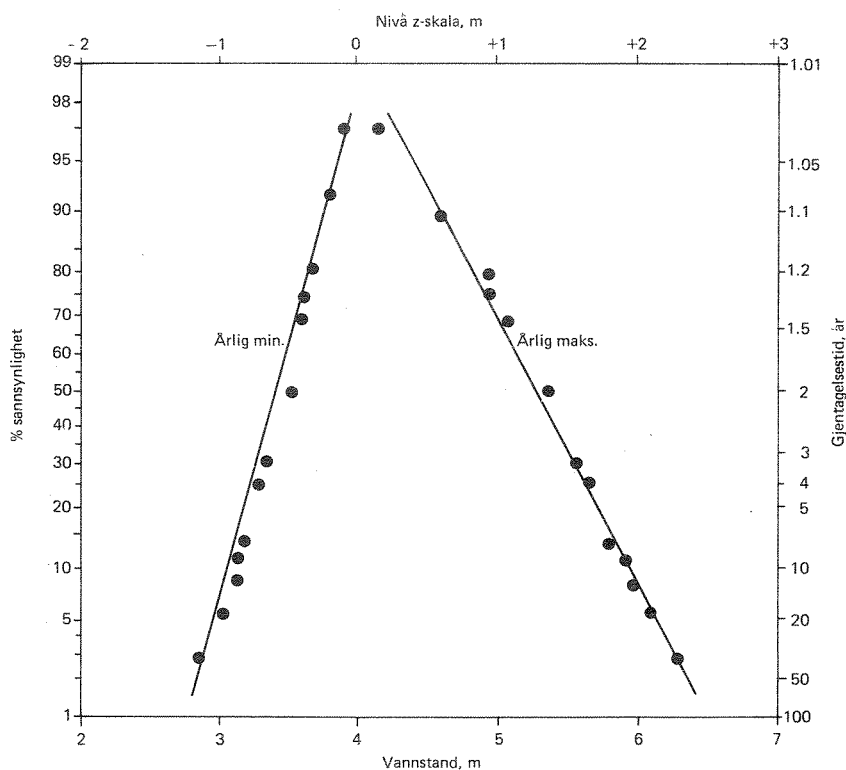


Fig. 3.5. Tyrifjord, VM 431 Skjærdalen. Sannsynlighet for ekstreme vannstander.

3.6.2. Ekstremverdier av vannstand

En statistisk analyse av ekstreme vannstander er utført i henhold til Otnes og Ræstad (1971). Grunnlag er 7-døgns middelveier for tidsrommet 1944-78. Resultatet er satt opp i fig. 3.5 og kommentert nedenfor. Median årlig maksimalvannstand er ca. 5.3m (= 1.3m ref. median vannstand), dvs. at halvparten av de årlige maksima vil være høyere enn dette, og halvparten lavere. I 10% av årene kan vannstanden forventes å overskride ca. 5.9m, og vannstanden kan forventes større enn 6.3 m en gang i løpet av en 50-års periode.

Median årlig minstevannstand er ca. 3.5 m. I en periode på henholdsvis 10 og 50 år kan vannstanden forventes å underskride 3.1 m respektiv 2.8 m.

3.6.3. Spektralanalyse av vannstandsvariasjonene

Vannstandsdata fra tidsrommet 1944-78 er analysert ved hjelp av et EDB-program basert på algoritmer gitt av Jenkins og Watts (1968) og Kinsman (1965). Spektralanalyse vil oppfatte langtidsvariasjoner (trender) som "støy". Dataserien er derfor trendkorrigert etter overføring til 7-døgns middelveier. Trendkorreksjon er utført i 2 trinn, først for 7-års delperioder og deretter for alle 35 år under ett. Detrendingsalgoritmen er hentet fra Kinsman (1965).

Varians-frekvens ("power") spektrum er gitt i fig. 3.6. Som grunnfrekvens (f_0) er valgt 1 år^{-1} .

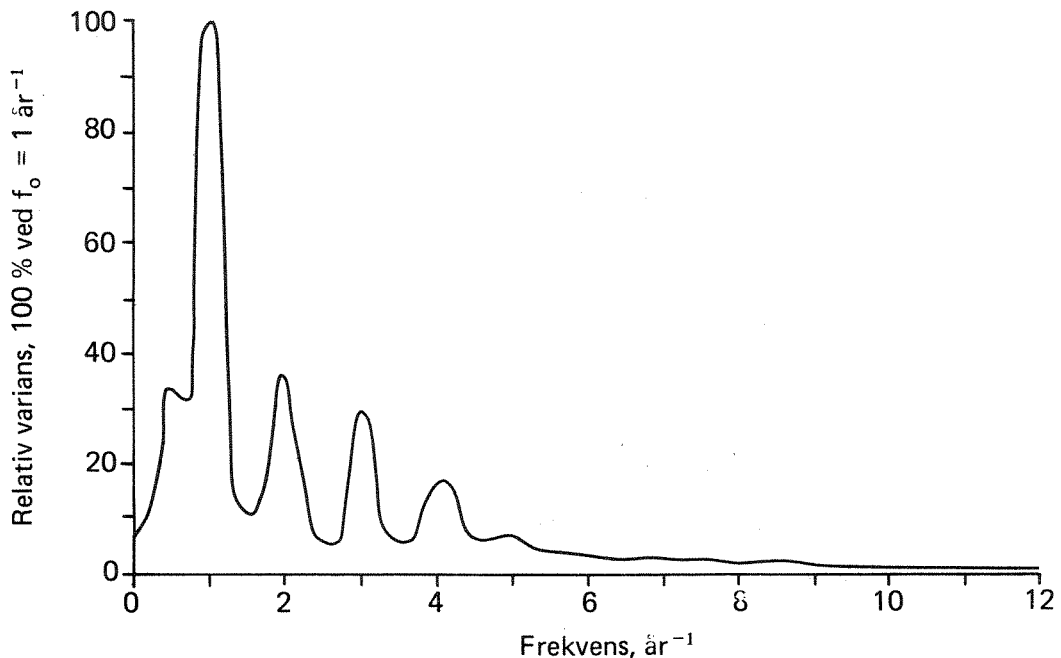


Fig. 3.6. Tyrifjord VM 431 Skjærdalen. "Power" spektrum av vannstand, basert på 7-døgns midler. Trendkorrigererte data.

Som ventet, viser spektret (fig. 3.6) at ett-års komponenten dominerer. Amplituden på denne komponenten kan anslås til ca. $\pm 0.4\text{m}$ i

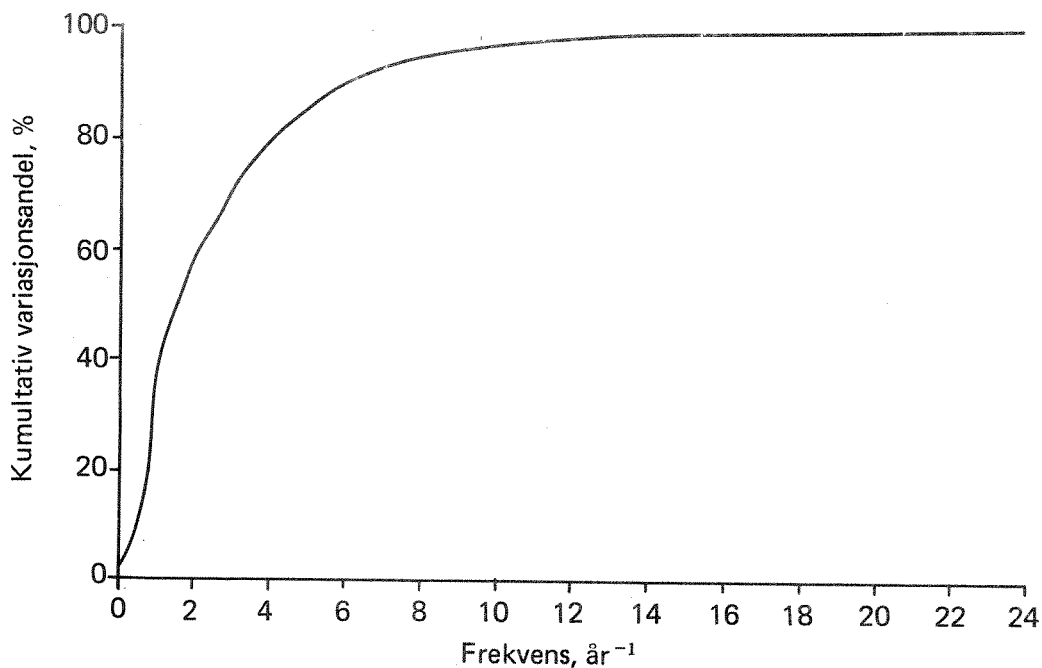


Fig. 3.7. Tyrifjord VM 431 Skjærdalen. Integrert (kumulativt) "power" spektrum.

gjennomsnitt. Samlet utgjør frekvensene ≤ 1 år⁻¹ omkring 37% av data-seriens totalvarians. Over $f=4$ år⁻¹ faller variansbidraget hurtig av. Opp til $f=4$ år⁻¹ "forklares" i alt 80% av totalvariansen.

3.6.4. Frekvensfordeling av døgnvannstander

For å kompletttere bildet av vannstandsendingene i Tyrifjorden er de daglige vannstandene 1944-1978 også analysert. De maksimale avvik fra medianvannstand (Z_0) på døgnbasis er henholdsvis +2.3 og -1.6m over alle år. For sommerperioden (1.mai til 15.oktober) er de tilsvarende avvikene +2.3 og -1.1m.

Fordelingen av døgnvannstandene for hele året respektiv sommerperioden er illustrert i fig. 3.8 og fig. 3.9. Det er liten forskjell mellom disse fordelingene. Begge viser en markant ansamling av døgnvannstander omkring medianpunktet (Z_0), med tendens til den samme asymmetriske fordeling som omtalt for den midlere årlige varighetskurven tidligere.

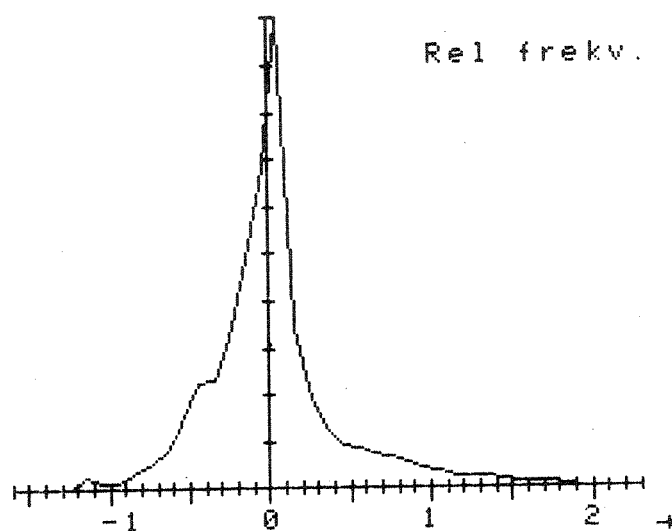


Fig. 3.8. Tyrifjorden VM 431 1944-1978. Frekvensfordeling av døgnavnstander (hele året). Oppløsning $\Delta z=0.1$ m.

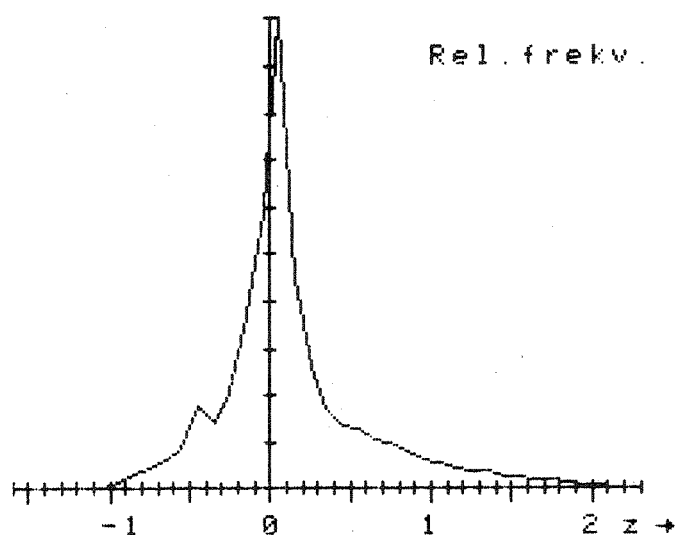


Fig. 3.9. Tyrifjorden VM 431 1944-1978. Frekvensfordeling av døgnavnstander (periode 1.mai-15.oktober). Oppløsning $\Delta z=0.1$ m.

3.7. Erosjon i strandsonen og under vann

Stasjonene i Tyrifjord og Steinsfjord er i ulikt omfang påvirket av vind og bølgegang. Dette er tydelig å se i felt, hvor strandsonens utseende veksler fra grov stein over sand til fin siltholdig bunn. På noe dypere vann kan også større variasjoner i sediment-type observeres.

Skal eksponeringsgrad og erosjonsaktivitet vurderes som økologiske miljøfaktorer, er det nødvendig å få kvantitative mål for disse parametrene. Fig.3.10 skisserer sambandet mellom påvirkning og sedimentrespons. Erosjon i strandsonen er uttrykk for en forvandling av potensiell energi (bølgeenergi) til mekanisk arbeid (flytting av sedimentpartikler). Bunnsedimentene gjennomgår dynamiske prosesser: erosjon, transport og akkumulasjon. Det er mange faktorer som påvirker disse prosessene (Håkanson 1977). Betydningen av erosjon fra vindgenererte overflatebølger synes i mange tilfelle å være undervurdert (Sly 1973,1978, Johnson 1980, Håkanson 1977, 1978, 1981a,b).

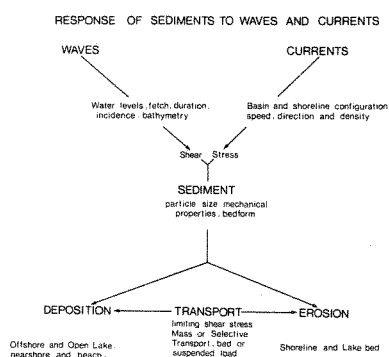


Fig. 3.10. Skjematisert samband mellom innsjøsediment og påvirkning fra bølger og strømminger (fra Sly 1978).

Ved hjelp av modeller for bølgegenerering ved vind av ulik styrke og "arbeidslengde" (strøklengden) kan den vindbetingede erosjonsaktiviteten under vann anslås.

3.7.1. Bestemmelse av effektiv strøklengde

Ifølge Håkanson (1977) er bølgelengden trolig den energi-parameter som har størst innvirkning på bunnforholdene og dermed også det dyp som erosjon skjer ned til. Videre er bølgelengden en funksjon av den effektive strøklengden ("fetch"), vindhastigheten og vindretningen. Effekten av ulike bølgelengder er også en funksjon av vanddyppet (Håkanson 1977).

Beregning av effektiv strøklengde F_{eff} kan gjøres grafisk etter en metode gitt av Beach Erosion Board (1972). Et eksempel er gitt i fig. 3.11. Ved denne metoden tas det bare hensyn til vind ifra en bestemt retning.

Bruk av strøklengden som mål for en lokalitets eksponeringsgrad innebærer en forenklet modell av de fysiske prosesser som styrer bunnens dynamiske utvikling. Derfor vil det oppstå problemer dersom høye vindhastigheter er sjeldne eller vinden oftest kommer fra en retning.

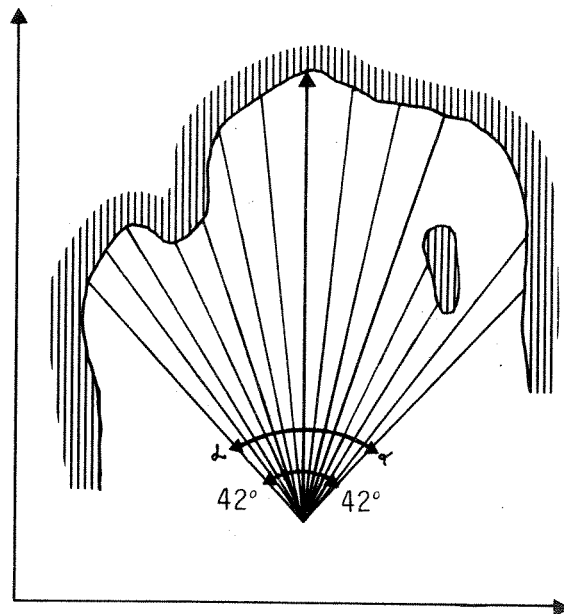


Fig. 3.11. Eksempel på bestemmelse av effektiv strøklengde.

Effektiv strøklengde beregnes slik:

For ett sett hovedretninger (nord/øst/sør/vest) måles sektorlengder fra stasjonen til skjæring med land, i en samlet vinkel på 40-45° på hver side av hovedretningen. Sektorvinklene er her valgt til 10°, slik at hvert målesett utgjøres av maks. 9 sektorer. For en hovedretning blir

$$F_{eff} = \frac{\sum x \cos a}{\sum \cos a}$$

hvor: x = sektorlengde (km)
 a = vinkel mellom hovedretning og aktuell sektor

Deretter veies F_{eff} -verdiene med vindfordelingen. Vi har brukt vinddata fra Tyrifjordutvalgets vindmålerstasjon på Frognøya. Tjomsland (1982) påviste at denne stasjonen ga for lave verdier av vindhastighet, særlig for noe sterk vind, sammenliknet med observasjoner

Tab. 3.3. Prosentvis fordeling av vindmålinger. Frognøya 1980 (febr.-nov.)

	Retning				Sum
	N	S	Ø	V	
Vind %	27.7	32.7	14.1	17.2	91.7

ute på selve Tyrifjorden. Av tab. 3.3 sees at vind i nordlig og sørlig retning er dominerende ved Frognøya. I måleperioden var det vindstille 8.3% av tiden.

Tab. 3.4. Effektiv, veid strøklengde for stasjoner i Tyrifjorden.

Stasjon	Partiell strøklengde (km)				Maksimal effektiv strøklengde (km)
	Nord	Sør	Øst	Vest	
TY 1	6.7	3.4	0.0	1.3	7.1
TY 2	0.5	2.1	0.0	0.0	2.1
TY 3	2.8	0.1	3.3	3.4	5.8
TY 5	0.4	0.0	0.3	0.0	0.5
TY 6	1.2	0.0	2.4	4.6	6.0
TY 7	0.0	1.3	5.5	1.0	6.4
TY 8	0.9	0.0	0.0	4.2	4.2
TY 9	1.2	0.1	0.0	0.7	1.7
TY 10	0.0	0.7	0.5	0.0	0.7
TY 11	0.5	0.1	0.1	2.0	2.0
TY 12	0.7	0.2	0.0	0.6	0.9
TY 13	1.6	0.3	0.0	6.8	6.8
TY 14	0.3	2.8	6.3	0.0	6.3
TY 15	0.0	3.5	5.7	0.0	6.7
TY 16	0.0	6.6	4.5	0.0	7.1
TY 17	0.0	7.1	4.0	0.1	7.1
TY 18	2.6	0.0	0.0	0.8	2.6
TY 19	5.4	0.8	0.0	0.3	5.9
TY 21	1.2	0.2	0.0	0.5	1.2
TY 22	0.0	0.3	0.4	0.0	0.4
TY 23	0.3	0.0	0.6	0.4	0.6
TY 24	0.0	0.0	3.1	0.7	3.1
TY 25	6.4	4.8	0.0	2.1	6.5

Tab. 3.5. Effektiv, veid strøklengde for stasjoner i Steinsfjorden

Stasjon	Partiell strøklengde (km)				Maksimal effektiv strøklengde (km)
	Nord	Sør	Øst	Vest	
ST 1	0.6	0.0	1.0	0.0	1.0
ST 2	0.6	0.0	0.3	0.4	0.6
ST 4	0.4	0.2	1.0	0.2	1.1
ST 5	0.6	0.0	0.2	0.0	0.6
ST 6	0.2	0.5	0.0	0.5	1.1
ST 7	0.2	1.9	0.3	0.6	2.0
ST 8	0.2	0.6	0.0	1.8	1.8

Sammenliknes tab. 3.4 med tab. 3.5 framgår det klart at stasjonene i Tyrifjorden er gjennomgående langt mer vindeksponerte enn tilfellet er i Steinsfjorden.

På grunnlag av sediment- og effektiv fetch-data satte Håkanson (1977) opp et empirisk samband mellom erosjonsaktivitet, dyp og fetch ("ETA-diagram"). Et utsnitt av dette med relevante fetch-verdier for Tyrifjord er vist i fig. 3.12. De potensielle maksimale effektive fetch-verdier i Tyrifjord er gitt på fig. 3.13. Håkanson (1977) klassifiserte bunnområdene i erosjons-, transport- og akkumulasjonsregioner. Skillet mellom disse ble bestemt av vanninnhold i bunnsedimentoverflaten (0-1cm).

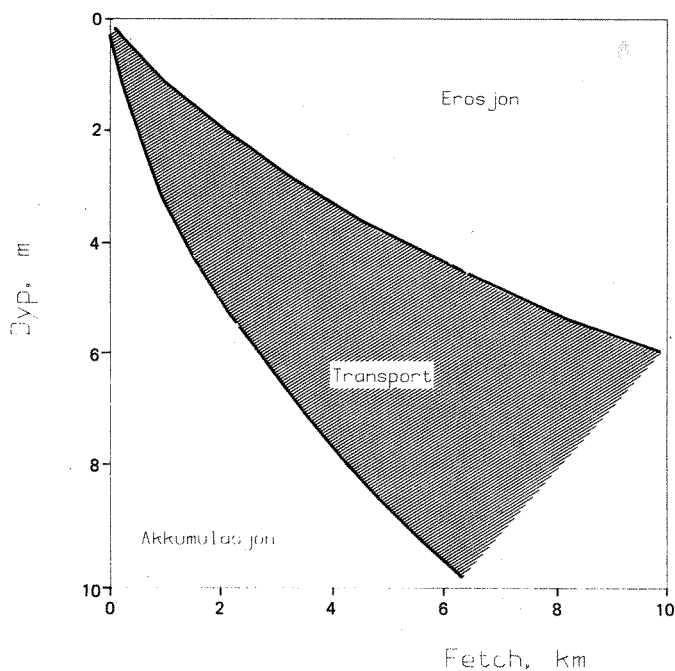


Fig. 3.12. Empirisk ETA-diagram (erosjon, transport, akkumulasjon) etter Håkanson (1977).

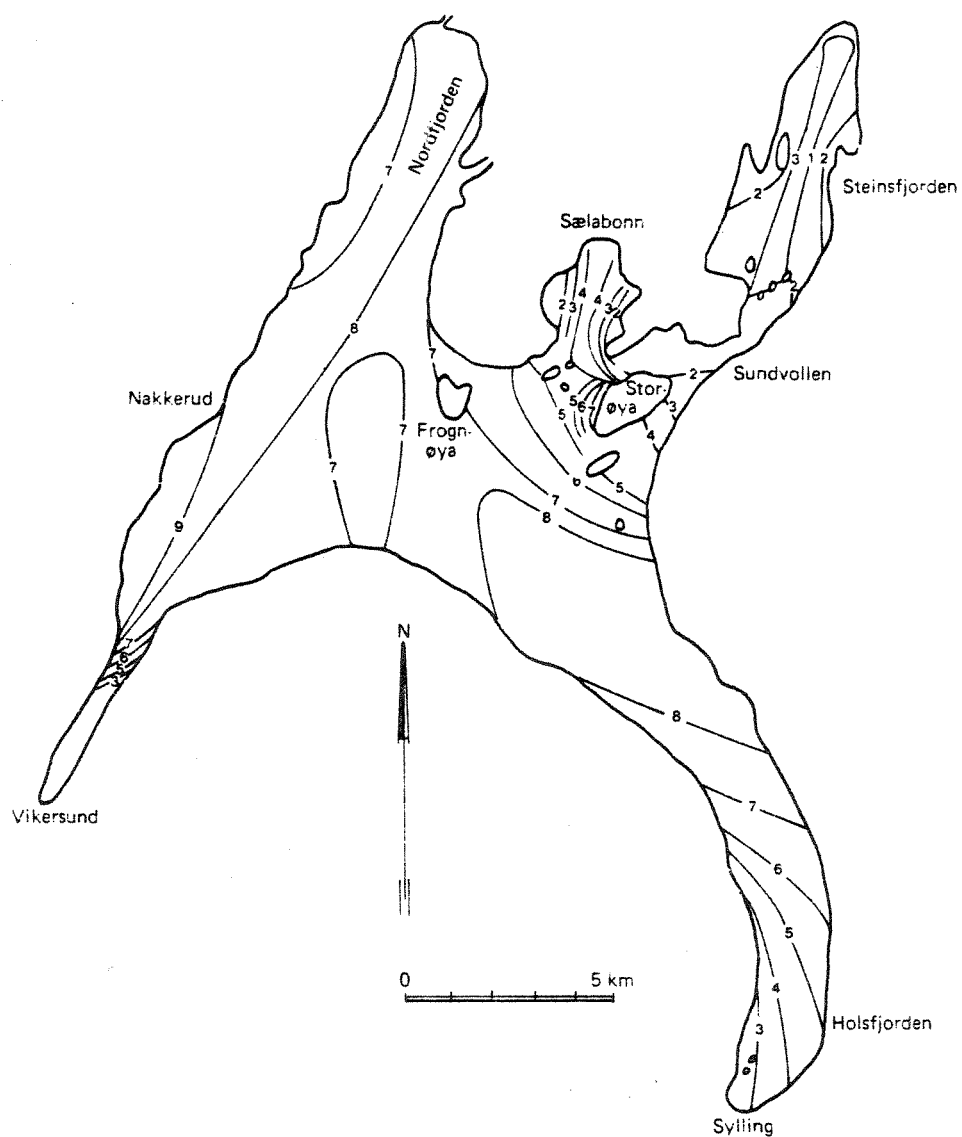


Fig. 3.13. Tysrifjord og Steinsfjord. Isolinjer for potensiell maksimal effektiv fetch. Etter Tjomsland (1982).

3.7.2. Modell av bølgebetinget erosjonsaktivitet

Sverdrup-Munk-Bretschneider (SMB) metoden er brukt for å modellere bølgeaktivitet som funksjon av vindstyrke, dyp og strøklengde ("fetch"). En modifisert SMB-metode tilpasset grunt vann er brukt (U.S. Army Coastal Engineering Research Center 1977).

SMB-metoden er delvis empirisk basert, og det finnes bedre og langt mer avanserte metoder (Kinsman 1965, Johnson 1980). Disse forutsetter stort sett bedre vinddata (og mer data) enn det som var tilgjengelig for Tyrifjord.

SMB-metoden forutsier signifikant bølgehøyde, bølgeperiode og bølglengde på grunnlag av vindstyrke, fetch og dyp er kjent ("signifikant" betyr her gjennomsnitt av tredjedel av de største bølgene). Bølger generert av vind i gruntvannsområder blir generelt sett mindre enn bølger dannet over dypt vann. Dette skyldes energitap til bunn, turbulens og sedimenttransport.

Signifikant bølgehøyde H (m) og signifikant bølgeperiode T (s) beregnes fra likningssettet :

$$(3.1) \quad H = \left[\frac{U^2}{g} \right]^{0.283} \tanh \left(0.53 \left[\frac{gh}{U^2} \right]^{0.75} \right) \tanh \left[\frac{0.0125 \left[\frac{gF}{U^2} \right]^{0.42}}{\tanh \left(0.53 \left[\frac{gh}{U^2} \right]^{0.75} \right)} \right]$$

$$(3.2) \quad T = \left[\frac{2\pi U}{g} \right]^{1.2} \tanh \left(0.833 \left[\frac{gh}{U^2} \right]^{0.375} \right) \tanh \left[\frac{0.077 \left[\frac{gF}{U^2} \right]^{0.25}}{\tanh \left(0.833 \left[\frac{gh}{U^2} \right]^{0.375} \right)} \right]$$

hvor U = vindhastighet (m s⁻¹)
 g = tyngdekraft akselerasjon (9.81 m s⁻²)
 h = vanddyp (m)
 F = effektiv fetch (strøklengde) (m)

Likning (3.1) og (3.2) er basert på Bretschneider og Reid (1953), Ijima og Tang (1966) og Johnson (1980). Effektiv fetch F_{eff} beregnes som vist på side 34.

Signifikant bølgelengde L (m) beregnes på bakgrunn av følgende likning (U.S. Army Coastal Engineering Research Center 1977) :

$$(3.3) \quad L = \frac{gT^2}{2\pi} \tanh \left(\frac{2\pi h}{L} \right)$$

Likning (3.3) må løses iterativt. En beregningsrutine i BASIC er laget for dette på HP-87 mikromaskin.

Ved hjelp av vind-data og (3.1) - (3.3) kan nå sannsynlighet for transport av ulike sediment-partikkelstørrelser beregnes som funksjon av dyp. Passerende bølger medfører oscillerende vannbevegelser nær bunnen. Omfanget kan beregnes fra Airy bølgeteori (Komar et al. 1972). Horisontal forflytning ved bunnen, d , finnes fra:

$$(3.4) \quad d = \frac{H}{\sinh(2\pi h/L)}$$

Maksimal horisontal hastighet nær bunnen u_m finnes ved:

$$(3.5) \quad u_m = \frac{\Pi d}{T} = \frac{\Pi H}{T \sinh(2\Pi h/L)}$$

Komar og Miller (1973, 1975) og Sternberg og Larson (1975) satte opp empiriske likninger mellom vannhastighet og sediment-partikkel størrelse D :

$$(3.6) \quad \frac{\rho u_m^2}{(\rho_s - \rho)gD} = 0.13 \left[\frac{d_o}{D} \right]^{1/2} \quad D < 0.5\text{mm}$$

$$(3.7) \quad \frac{\rho u_m^2}{(\rho_s - \rho)gD} = 0.46 \pi \left[\frac{d_o}{D} \right]^{1/4} \quad D > 0.5\text{mm}$$

hvor ρ_s = sediment tetthet (satt lik 2.6 g cm^{-3})
 ρ = tetthet av vann (=1 ")

Når bølgene kommer inn mot grunt vann antas periode T å forbli konstant, mens lengde L og høyde H forandres (Komar 1976):

$$(3.8) \quad L/L_0 = \tanh(2\Pi h/L) \approx (\tanh(2\Pi h/L_0))^{1/2}$$

$$(3.9) \quad H/H_0 = (L_0/2nL)^{1/2}$$

hvor L_0 = bølgelengde på dypt vann ($h \gg L/2$)
 H_0 = bølgehøyde på dypt vann

$$n = (1 + 2kh / \sinh(2kh)) / 2$$

$$k = 2\Pi/L_0$$

Likningsystemet (3.1) - (3.9) er programmert i BASIC for HP-87 mikro-datamaskin. Vindstyrke-data fra Frognøya, justert for høye hastigheter (Tjomsland 1982) er deretter brukt for å simulere erosjonsaktivitet som funksjon av dyp, kornstørrelse og vindfelt for alle stasjoner i Tyrifjord. For å holde beregningstid på et akseptabelt nivå er det brukt en oppløsning på 0.5m i dyp.

Resultatene er gitt for valgte kornstørrelser 0.1-1mm i fig. 3.14 til fig. 3.16, og presentert som sannsynlighetsprosentiler for flytting av de gitte kornstørrelsene over tid, strøklengde og dyp. På fig. 3.17 er det empiriske ETA-diagram (Håkanson 1977) lagt inn på simulerte resultater for $D=0.1\text{mm}$. Det ser ut til å være et bra samsvar: Håkanson's transportområde ligger omkring 50% sannsynlighet for partikkelflytting. Erosjonsområdet i ETA-diagrammet tilsvarer høy sannsynlighet, og akkumulasjonsområdet lav sannsynlighet for flytting.

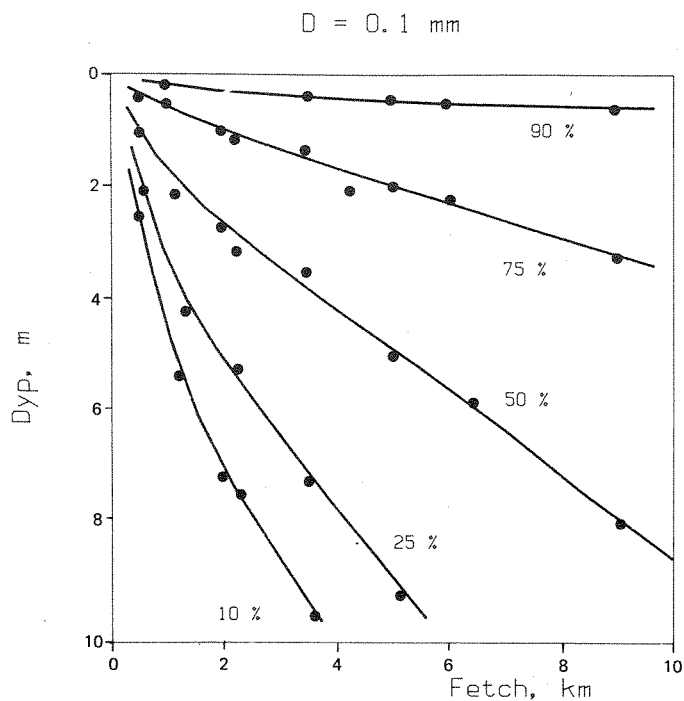


Fig. 3.14. Tyrifjord. Simulert erosjonsaktivitet for kornstørrelse $D=0.1\text{mm}$. Resultat som prosent sannsynlighet for flytting på angitt dyp.

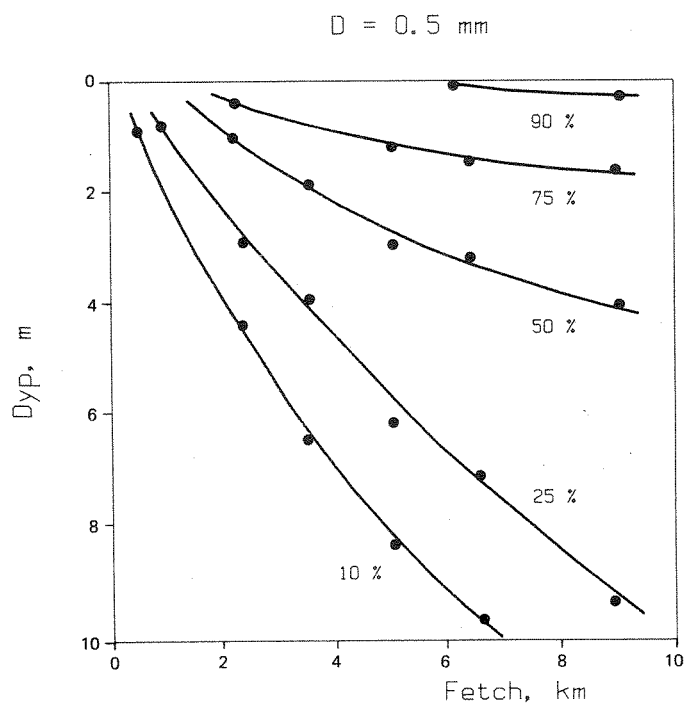


Fig. 3.15. Tyrifjord. Simulert erosjonsaktivitet for kornstørrelse $D=0.5\text{mm}$. Resultat som prosent sannsynlighet for flytting på angitt dyp.

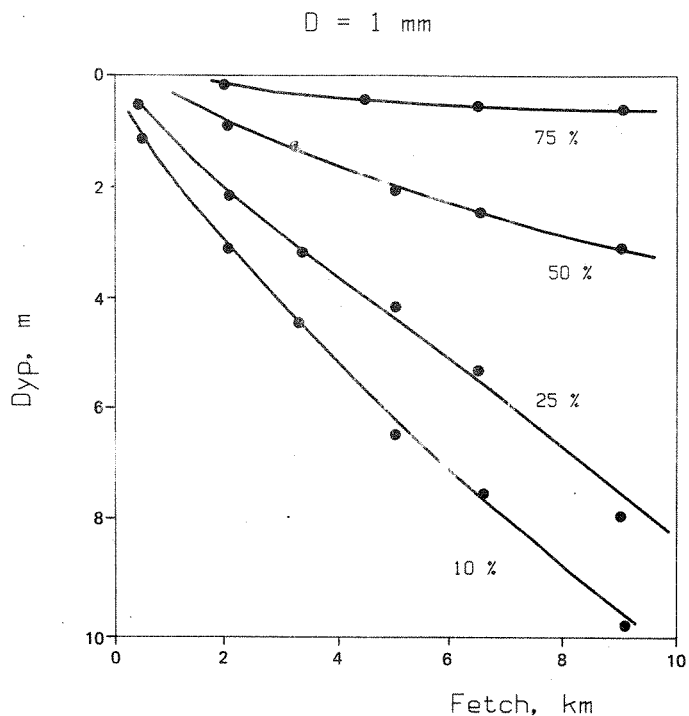


Fig. 3.16. Tyrifjord. Simulert erosjonsaktivitet for kornstørrelse $D=1\text{mm}$. Resultat som prosent sannsynlighet for flytting på angitt dyp.

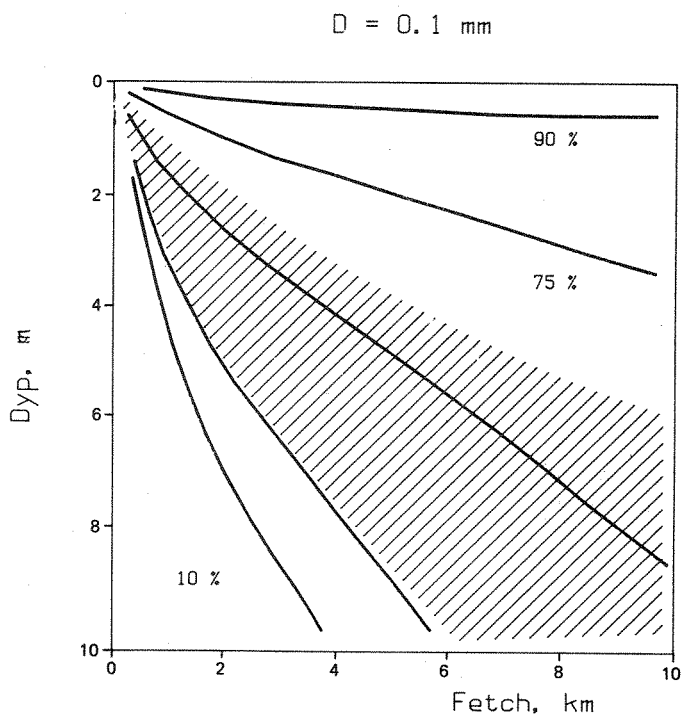


Fig. 3.17. Tyrifjord. Simulert erosjonsaktivitet for kornstørrelse $D=0.1\text{mm}$. Det empiriske ETA-diagram (Håkanson 1977) er vist, med transportområdet skravert.

3.7.3. Mål for eksponeringsstress

Ulike størrelser av sedimentpartiklene har visse grensehastigheter for omflytning (transport) på bunnen. Formler for dette er gitt i foregående avsnitt. Ved en bestemt vindhastighet tilsvarer transporthastighetene kritiske z-nivåer for sediment-typene.

Det mangler imidlertid data for å anslå hvordan fordelingene av slike kritiske z-nivåer er under skiftende strøklengder i Tyrifjorden. Her må det også tas hensyn til variasjoner i vannstand gjennom tid.

Ett mulig alternativ er å beregne (semikvantitativt) en "stress"funksjon for snitt langs z-aksen. Med "stress" vil vi her forstå

- a) Eksponering for bølgeslag over vannoverflaten, som vasker ut finmaterialet i strandsonen. Dette er åpenbart (indirekte) en funksjon av bølgehøyde.
- b) Turbulens og "graving" i bunnen under vannoverflaten. Dybdeintervallet som berøres er knyttet sammen med partikkelstørrelser og vind/bølgehastighet.

Anta at punktene ovenfor kan representeres ved to parametre : e_1 og e_2 som angir øvre og nedre grense for "stress" ved en gitt eksponeringsgrad på lokaliteten. Fordi e_1 og e_2 selv er (ukjente) funksjoner av partikkelstørrelse, vindhastighet (størrelse, varighet og frekvens) og strøklengde, kan "stress" bare beregnes for gitte situasjoner.

Stressfunksjonen $H(z)$ defineres her som konvolusjonsintegralet av sannsynlighetstettheten $p_V(z)$ og indikatorfunksjonen $h(u)$

$$H(z) = \int_{-\infty}^{+\infty} h(u) \cdot p_V(u-z) du$$

hvor $h(u)$ er gitt av

$$h(u) = \begin{cases} 1 & \text{hvis } -e_1 \leq u \leq e_2 \\ 0 & \text{ellers} \end{cases}$$

Vi ser at ved en normering av $H(z)$ kan "stress"funksjonen også oppfattes som sannsynligheten for stress ved gitt z-nivå.

4. VEGETASJON - PRØVETAKING OG METODER

4.1. Generelt - prøvetaking av vegetasjon

Vi vil oppfatte prøvetaking i vegetasjon som et statistisk problem, med de nødvendige hensyn til spesielle biologiske karaktertrekk som denne vegetasjonen måtte ha.

Grunnlaget er et statistisk fornuftig opplegg for prøvetakingen. Vi ønsker derfor å arbeide med tilfeldig valgte prøvetakingsområder ('random sampling'), for å unngå skjevheter i prøveutvalget. Med stor spennvidde i vegetasjonens sammensetning, både mellom lokaliteter og innen en lokalitet, er det ønskelig med en stratifisert tilfeldig prøvetaking. Stratifisering kan f.eks. skje på grunnlag av stasjonenes eksponeringsgrad.

Fordelen med random sampling er at vi er sikre på å unngå systematiske skjevheter i grunnlagsdata. Alle vanlige statistiske beregninger, som f.eks. middel og varians, kan utføres med forutsigbar nøyaktighet (mens vi f.eks. med systematisk prøvetaking nok kan beregne en middelverdi, men ikke den statistiske usikkerhet knyttet til denne).

4.2. Undersøkelse av undervannsvegetasjon

Prøvetaking av undervannsvegetasjon byr på en rekke spesielle problemer. Disse kan f.eks. være :

- a) Vegetasjonen er sterkt ujevnt fordelt på bunnen (Rørslett 1975, Rørslett m.fl. 1978). Den ujevne fordelingen gjelder også fra en lokalitet til en annen.
- b) Artene har til dels lav dekning. Sjansen for å observere et individ av en gitt art er en direkte funksjon av artens dekningsgrad (med "dekning" forstås her horisontalprojeksjonen av bladverk og stengler). I ytre deler av artenes forekomstområde kan samfunnets totaldekning være <0.1%, og langt lavere dekning forekommer for noen arter (f.eks. kan Elatine hydropiper ha dekning <0.02%).
- c) Den ujevne fordelingen gjør det nødvendig med et stort antall prøver, dersom vegetasjonens forekomst skal beskrives tilfredsstillende. Et stort antall prøver gir imidlertid andre problemer (tid og kostnad).
- d) I praksis kan artsbestemmelse være problematisk. Mange arter vil opptre i sterile former med stor vegetativ variasjon.

Punktene ovenfor tilsier at prøvetakingsmetoden må være :

- i) Effektiv, dvs. gi stort informasjonsutbytte pr. prøve.
- ii) Hurtig i bruk, så et stort antall prøver kan innsamles.

- iii) Lite selektiv, dvs. gi alle arter samme mulighet til å komme med.
- iv) Virksom over større arealer for å "glatte" ut mikrovariasjoner i samfunnets sammensetning.
- v) (Helst) kvantitativ, evt. gi data som kan kvantifiseres med ikke for stor arbeidsinnsats.

Fotografisk registrering av undervannsvegetasjonen oppfyller disse kravene, med noe forbehold for punkt (iii). Spesielt velegnet er stereofotografisk registrering, som i tillegg til punktene ovenfor har disse fordelene :

- Ikke-destruktiv prøvetaking gjør det mulig å følge faste punkter på bunnen gjennom tid (Lund 1971).
- Artenes tilstand kan lett dokumenteres. Det er f.eks. lett å inndele artsobservasjonene i :
 - a) Aktivt levende tilstand.
 - b) Løsrevne skudd, som være rotfestet eller ikke.
 - c) Døde planter, enten hele individer eller deler.
- Samfunnets romstruktur bevares og kan analyseres med ønsket detaljeringsgrad.
- (Semi)kvantitativ analyse av bunnssubstratet også mulig.
- Fotogrammetriske målinger lar seg gjennomføre om ønskelig. (Torlegård og Lund 1974).
- For visse arter lettes observasjon og identifisering ved tredimensjonal betraktning.
- Bildematerialet er samtidig primærdata og data-arkiv, som kan re-analyseres til enhver tid.

Ved undersøkelser i Tyrifjord og Steinsfjord er stereofotografering utført med utstyr spesielt utviklet ved NIVA (Rørslett m.fl. 1978, Green 1980). De viktigste parametrene er gitt i tab. 4.1 neste side. Av tab. 4.1 framgår det at minste (nominelle) arbeidsdyp ved fotografiering er 0.5m. Dette betyr at strandsonen i praksis vil bli underrepresentert ved den fotografiske prøvetakingen. Nå er imidlertid fotografiering utført ved varierende vannstand, slik at (korrigerte) z-verdier $>-0.5m$ forekommer. Ved senere analyse av vegetasjonsdata er det tatt hensyn til dette forholdet under tolking av data.

Tab. 4.1. Stereofotografiske prøvetakings- og utstyrsparemetre

Prøvetaking :

Prøveflatestørrelse	0.5 x 0.5m
Arbeidsdyp	≥ 0.5m
Gj.snittlig prøvefrekvens (pr. dykk)	ca. 3 bilder pr. minutt
Maksimal prøvefrekvens, do.	7-10 bilder pr. minutt

Fotografering :

Filmformat og kamera	35mm	Nikonos III
Effektivt format med stereodekning	20 x 20 mm	
Fotograferingsavstand	0.55 m	
Kamerabasis (B)	0.3 m	
Objektiv	UW-Nikkor	15mm f/2.8
Bildevinkel under vann	90 grader	nominelt
Bildemålestokk	1:25	nominelt

Oppløsning :
(typiske data)

Filmtype:

Kodachrome 25

Kodak Photo-
micrography
color

Høykontrast motiv, sentrum	<0.2 mm	<0.1 mm
" " ,hjørne	<0.3 mm	<0.2 mm
Lavkontrast motiv, sentrum	<0.4 mm	<0.2 mm
" " ,hjørne	<0.5 mm	<0.3 mm

4.2.1. Bildeanalyse

Etter arkivering er bildematerialet analysert på artsinnhold, bunnsubstrat og spor etter erosjon. Bildenes observasjonsdyp, Z_{obs} er senere korrigert til z-nivå skala ved hjelp av den aktuelle vannstanden ved fototidspunktet (fra VM 431 Skjærdalen). Billedata er lagret i databaser på NIVAs NORD-100 datamaskin med programsystemet (NIVA)DAT-SYS (Rørslett 1979a), og behandlet videre med standard dataprogramvare.

Bildeanalyse - biologiske data

Biologiske bestemmelsene på bildematerialet er gjort ned til artsnivå der hvor dette var mulig. Noen taksonomiske grupper er behandlet på et høyt takson-nivå.

Dette gjelder alle grupper av bentiske og epifyttiske alger, hvor vi ikke kunne gå lenger ned enn klasse (Cyanophyceae, Bacillariophyceae og Chlorophyceae). Unntaksvis er bestemmelser av karplanter også avsluttet på slektsnivå (f.eks. Callitriche spp.).

For alle taksa er følgende informasjon registrert :

- a) Bestemmelses-status, dvs. (sikker, usikker, kollektivt takson, slekts- eller høyere takson-nivå). Dette gjør det mulig å innde dele materialet senere med gruppering i sikre/usikre observasjoner.
- b) "Livs"tilstand, som er :
 - 1) døde, ikke rotfestede skudd;
 - 2) døde, hele individer (el. kolonier);
 - 3) aktive, levende og rotfestede planter. Som tillegg også hvorvidt steril/fertil;
 - 4) levende, løsrevete skudd;
- c) Dekningsgrad (se nedenfor);
- d) Kolonisering av epifytter;

Dekningsgrad oppgis tradisjonelt etter såkalte 'deknings'skalaer, hvor Hult-Sernanders fem-delte skala er mest anvendt i Skandinavia. Slike skalaer er uheldige av flere grunner (data bare på ordinal-nivå, stor grad av subjektivitet ved skala-plasering av observerte dekninger, lav nøyaktighet både for høye og lave dekningsgrader).

En mer tilfredsstillende framgangsmåte, særlig velegnet for bildeanalyse, er punkt-prøvetaking og punkt-frekvens telling (Green 1980). Innledende forsøk viste imidlertid at dette var for tidskrevende i forhold til det økte presisjonsnivået. En alternativ framgangsmåte ble derfor valgt.

La det minste areal (i bildet) som dekkes 100% av en plantekoloni eller ett individ være b. Ved å dele inn prøveflaten i et rutenett med rutestørrelse $b/2 \cdot b/2$ kan antall ruter dekket av vedkommende art lett bestemmes. Dersom antall ruter med arten er n, får vi artens prosentvise dekning direkte som

$$c_{obs} = 100 n b/Q$$

hvor Q = prøveflatens areal (samme enhet som b)

Denne framgangsmåten vil gi et øvre anslag for c_{obs} dersom rutenettets størrelse er for stor. I praksis må b velges slik at $b < b'/2$ hvor b' er minste subareal med 100% dekning. Dette er en direkte følge av Shannon's samplingsteorem.

Bestemmelse av dekning etter metoden skissert ovenfor er en form for systematisk sampling. Vi kan derfor ikke direkte bestemme den statistiske usikkerhet forbundet med estimatet. Det kan vises (jfr. Pielou 1977) at gjentatt sampling med tilfeldig forskyvning av rutenettet gir et brukbart anslag for den statistiske usikkerhet, målt som middelverdiens standardfeil. Strengt tatt er usikkerheten en funksjon av vegetasjonens romlige fordeling. Forsøk med ulike typer vegetasjon og dekningsgrader fra vårt bildemateriale viser imidlertid at variasjonene er små. Som en gjennomsnittlig verdi kan vi angi dekningsmidlets standardavvik til $\pm 20\%$ for dekning $\geq 50\%$, og omkring $\pm 30\%$ for lavere dekninger.

Andre data

Observasjonsdyp for det enkelte bildepar er avlest fra en Precisa presisjonsdybdemåler som innfotograferes i bildet. Før hvert dykk ble dybdemåleren justert for eventuelle nullpunktsavvik. Avlesningsfeilen er $\leq 5\%$ for dyp ned til 4m, noe mindre ($<3\%$) ned til 10m.

Sedimentdata er registrert ved en visuell klassifisering av bunnsubstratet i følgende kategorier :

- 1) Silt/leire, uten synlig kornstruktur på bildet, dvs. partikkelstørrelse $<0.2\text{mm}$.
- 2) Sand, med klart synlig kornstruktur på bildet, dvs. partikkelstørrelse $0.2-0.5\text{ mm}$.
- 3) Grus, småstein $0.5-25\text{mm}$ i størrelse.
- 4) Stein, fra 25mm til $<0.25\text{m}$ i diameter.
- 5) Blokk, større enn 0.25m .
- 6) Detritus, utskillbare rester av plantemateriale, fibre o.l.
- 7) Dy, med tydelig humusinnhold og brunfarge;

For hver kategori innen ett bilde er dekningen bestemt ved samme framgangsmåte som for vegetasjonen (se foregående avsnitt). Rutenettet var imidlertid langt grovere. Fra disse opplysningene er sedimentforekomst i % beregnet for hvert bilde som

$$S_i = 100 w_i/W$$

$$\text{hvor } W = \sum w_i \quad i=1,2,\dots,7$$

og w_i er dekning for en sedimentkategori

Erosjonsaktivitet på bunnen kommer særlig godt fram ved fotografisk registrering. Vi har skilt mellom to typer av erosjonsaktivitet

- i) Bølgeslagsmerker ('ripples'), og
- ii) Turbulensmerker ('blowout'); synlig som \pm regelmessige fordypninger på bunnen, hvor resent sedimentert materiale er transportert bort. Ofte kan vi se disse merkene som utgravde "kratere" omkring plantekolonier.

Forekomst av erosjonsaktivitet er registrert på en kvalitativ skala (utydelig, svak, tydelig, svært kraftig). Eksempler er gjengitt i fig. 4.1 og fig. 4.2.

Appendiks C inneholder tabeller over registrert erosjonsaktivitet på stasjonene i Tyrifjord og Steinsfjord. Samband mellom erosjonsaktivitet og vegetasjon blir diskutert mer inngående i kap.9.

4.3. Vegetasjonsregistrering i strandsonen

Innledningsvis (avsn. 1.2) er det påpekt at undervannsvegetasjonen er spesielt attraktiv å undersøke, med de problemstillingene som der er satt opp. For et helheltsbilde av innsjøenes vegetasjon må også strandsonens planteliv tas med (dvs. hovedsaklig vegetasjonselementene helofytter og våtmarksarter). Ambisjonsnivået ved denne del av vegetasjonsundersøkelsene i Tyrifjord og Steinsfjord er langt mindre enn for resten av programmet. Hovedvekten er lagt på en rent floristisk registrering, så langt tiden i felt strakk til på hver fotostasjon. Det er i tillegg foretatt supplerende registreringer omkring begge innsjøene. Data fra disse observasjonene blir presentert ved den stasjonsvise gjennomgangen for hver innsjø (kap. 6 og 7). Det blir også gitt en kortfattet "samfunns"messig beskrivelse på innsjønivå (kap. 8).

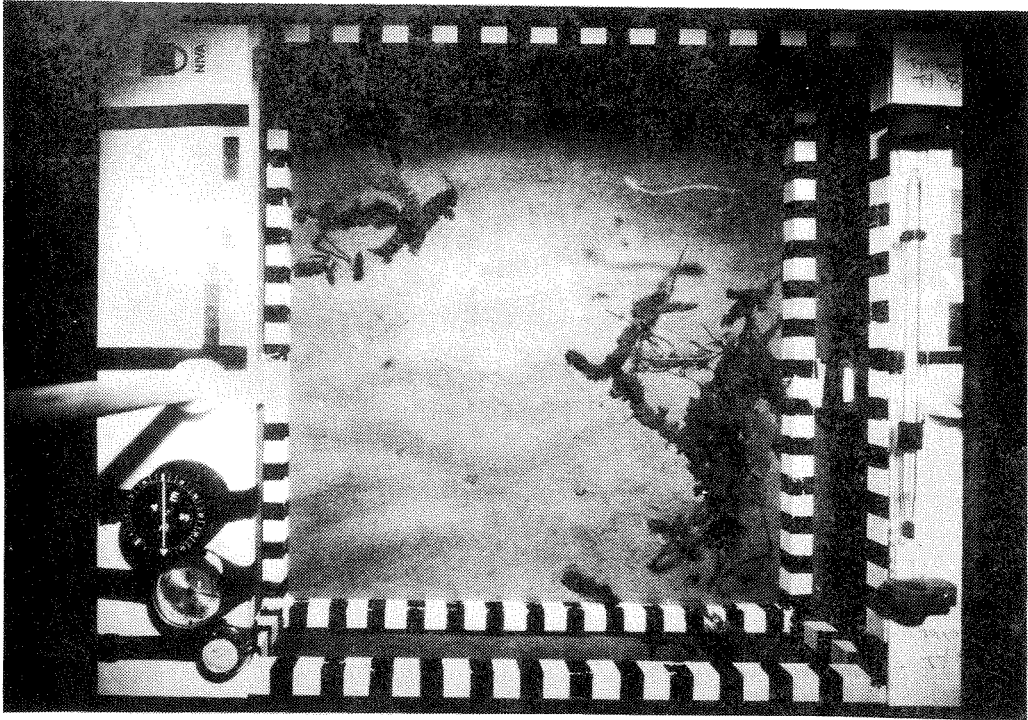


Fig. 4.1. Eksempler på bølgeslagsmerker i bildematerialet.

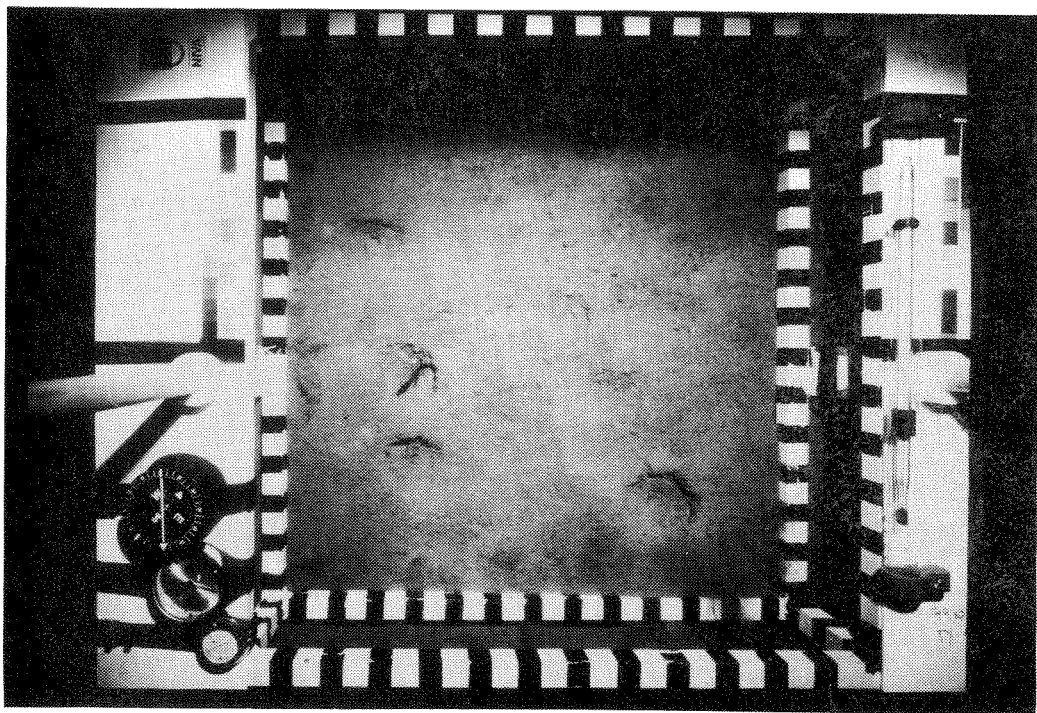


Fig. 4.2. Eksempler på turbulensmerker i bildematerialet.

4.4. Statistisk analyse av vegetasjonens fordeling

4.4.1. Fordelings- og responsfunksjoner

Utgangspunktet er at kvantitet av vegetasjon er en respons til miljøfaktorene på voksestedet. Anta at vegetasjonens kvantitative fordeling langs en gradient kan uttrykkes funksjonelt slik:

$$F(z) = F_1(z) \cdot F_2(z)$$
$$(-\infty \leq z \leq +\infty)$$
$$(F_1(z) \geq 0 ; F_2(z) \geq 0)$$

hvor F_1 er positiv og F_2 er negativ respons til miljøfaktorene langs gradienten z . Vi ser lett at $F(z)$ kan omformes til

$$\ln F(z) = \ln F_1(z) + \ln F_2(z)$$

Dersom $F(z)$ kan bestemmes vil det også være mulig å beskrive responsfunksjonene F_1 og F_2 . Vi kan gjøre dette ved å se på (indirekte) funksjoner av $F(z)$,

$$F'(z) \propto F(z)$$

En mulig $F'(z)$ funksjon er samfunnsdekning $c_{\text{obs}}(z)$. Anta nå at vi bruker denne (den videre diskusjon er gyldig for andre typer av kvantitetsfunksjoner).

4.4.2. Estimering av responsfunksjonen $C(z)$

Ved å gruppere $c_{\text{obs}}(z)$ i små intervaller h og beregne middel innen hvert intervall, kunne åpenbart et anslag (estimat) $C'(z)$ gis for $F'(z)$.

Denne framgangsmåten vil imidlertid ikke gi et godt anslag for F' . Årsaken til dette er at vegetasjonen er sterkt klumpvis utbredt på bunnen. $C'(z)$ konvergerer derfor svært sakte mot $F'(z)$ ved stigende antall observasjoner innen intervallet $(z, z+h)$ (Rørslett 1983a).

En bedre framgangsmåte er følgende : erstatt midling innen intervall med en (skånsom) glatting , som tar hensyn til korrelasjon mellom nærliggende punkter (på z -aksen). Ved å sentrere en glattingsfunksjon $w(u)$ på $z_i = z_1, z_1+h, \dots$ oppnår vi samtidig en interpolering av $C'(z)$.

Formelt kan glatting/interpolering skrives som konvolusjonsintegralet mellom $w(u)$ og c_{obs}

$$C(z) = \int_{-\infty}^{+\infty} w(u) \cdot c_{\text{obs}}(z-u) du$$

hvor glattingsfunksjonen $w(u)$ f.eks. kan være

$$w(u) = \begin{cases} (1 + \cos(\pi u/M))/2 & |u| \leq M \\ 0 & |u| > M \end{cases}$$

Parameteren M bestemmer glattingsbredden. Dersom målenøyaktighet for z -aksen er dz , bør M velges :

$$M \geq \max(2 dz, 2 h)$$

hvor h er ønsket oppløsning for $C(z)$ på z -aksen.

Variansen av $C(z)$ for $z=z_i$ er gitt ved

$$\text{Var}(C(z_i)) = \frac{1}{W} \int_{-\infty}^{+\infty} w(u) \cdot c_{\text{obs}}(z-u)^2 du - C^2(z_i)$$

hvor W er gitt som

$$W = \int_{-\infty}^{+\infty} w(u) du$$

I praksis vil integralene ovenfor erstattes av summasjon over $(-M, +M)$.

4.4.3. Presentasjon av $C(z)$

Den glattede responsfunksjonen $C(z)$ vil i denne rapporten bli framstilt i en logaritmisk (dB) skala ,

$$\text{dB} (C(z)) = 10 (\log_{10} C(z) - \log_{10} 100)$$

hvor $C(z)$ -verdiene oppgis som % dekning og referansenivået (0 dB) er satt lik 100% dekning. Fordi bunnsamfunnet kan være "sjiktet", dvs. forekomme i flere horisontale lag, kan maksimal dekning i noen tilfelle overstige 100%.

Usikkerhet ved $C(z)$ -anslagene øker når $C(z) \Rightarrow 0$. I figurframstillingene er verdier under -30 dB (0.1%) satt som manglende verdi, mens interpolerte verdier under -40 dB (0.01%) er satt til manglende i appendikstabellene (A.6-A.7).

4.4.4. Tyngdepunktsanalyse

Ved sammenliknende analyse er det behov for å karakterisere responsfunksjonen $C(z)$ ved færrest mulig parametre.

Tyngdepunktet z_w er et naturlig valg som karakteristisk parameter. Dersom $C(z)$ normaliseres ved

$$C_n(z) = \frac{C(z)}{A}$$

$$A = \int_{-\infty}^{+\infty} C(u) du;$$

finnes samfunnets z -tyngdepunkt lett ved

$$z_w = \int_{-\infty}^{+\infty} u \cdot C_n(u) du$$

Erstattes $C(z)$ av $C_i(z)$ for i .te art kan tilsvarende tyngdepunkter beregnes for ønskede arter. Selv om C_n formelt brukes her som en tetthetsfunksjon, må denne ikke forveksles med sannsynlighetstetthet (pdf) for stokastiske variabler.

Variansen av z_w finnes direkte ved

$$\text{Var}(z_w) = \int_{-\infty}^{+\infty} (u - z_w)^2 \cdot C_n(u) du$$

Tilsvarende uttrykk kan settes opp for enkeltarter.

Langs z -aksen vil $C(z)$ ofte være "skjev", dvs. ha en asymmetri omkring et maksimalpunkt. Som tilleggsinformasjon til z_w kan det være gunstig å ta med prosentilpunkter i $C(z)$. Disse forteller hvor stor andel av $C(z)$ som finnes over gitte z -punkter. Medianen i $C(z)$, z_{50} , vil for eksempel gi det z -nivå hvor 50% av total forekomst finnes:

$$\int_{-\infty}^{z_{50}} C_n(u) du = 1/2$$

I appendiks-tabellene (A6-A7) er z_{10} , z_{25} , z_{50} , z_{75} og z_{90} beregnet. Ofte vil z_{90} være nær nedre dybdegrense for vegetasjonen.

4.5. Numerisk analyse av struktur i vegetasjon

4.5.1. Strukturanalyse ved ordinasjon

Begrepet 'ordinasjon' stammer fra Goodall (1954a,b), og ble av ham definert som "the arrangement of units in a uni- or multidimensional order".

Klassifikasjon og ordinasjon, som metoder, angriper fra ulike synsvinkler det samme problemet : å gjengi struktur i vegetasjon med størst mulig tydelighet. Utgangspunktet for en ordinasjon kan skisseres slik:

- a) Struktur i vegetasjon betyr redundant informasjon, fordi
 - Informasjon om en art gir samtidig informasjon om en annen;
 - Derfor kan vi forutsi noe (om art/art eller art/miljø relasjoner) med basis i ufullstendig viten (dvs. sampling innen ett univers av objekter);
 - Beskrivelsen av disse relasjonene kan reduseres til ett sett faktorer med (almen) gyldighet;
- b) Struktur (redundant informasjon) kan beskrives som multivariate, flerdimensjonale fordelinger.
- c) Ved en transformasjon fra $n \Rightarrow m$ dimensjoner, hvor $m \ll n$, kan tap av informasjon begrenses. Minst tap oppstår dersom den underliggende struktur stammer fra k gradienter, hvor $k \sim m$.
- d) A priori antas det ikke at objektene som undersøkes, faller i disjunkte grupper.

Ordinasjonsmetodene kan brukes deterministisk for

- forenkling og oppsummering av datastrukturer;
- presentasjon av flerdimensjonale strukturer i 1-3 dimensjoner for å
 - i) vise trekk i strukturen, f.eks. som en klassifikasjon;
 - ii) vise vegetasjonsgradienter;
 - iii) visualisere samband art/miljø;
- gi grunnlag for hypoteser om art/art og art/miljø samband;
- anslå kompleksitetsgrad i underliggende miljøgradienter, f.eks. om vegetasjonen er respons på $1, 2, \dots, n$ faktorer.

Den statistiske bruk av ordinasjon er vanligvis beskjedent i vegetasjonsøkologi, bl.a. fordi kravene om normalfordelinger m.v. ikke er oppfylt. I statistisk sammenheng kan ordinasjon brukes for

- test om gitte egenverdier kan være 0, m.a.o. om største antall dimensjoner er $k < n$.
- konfidensintervall for transformasjonsparametrene.
- korrelasjon mellom arter og komponenter (akser).
- test om to datasett har samme struktur;

4.5.2. Egenverdi- og egenvektor analyse

De vanligste typene av ordinasjonsmetoder er basert på såkalt egenverdi og egenvektor analyse. Dette gjelder f.eks. prinsipal komponentanalyse (PCA), prinsipal ko-ordinatanalyse (PCO) og ulike former av "reciprocal averaging" (RA, DCA m.fl.). For detaljer omkring de enkelte metoder kan f.eks. Gower (1966), Hill (1973), Orloci (1978) og Hill og Gauch (1980) konsulteres. En kritisk vurdering er gitt av bl.a. Rørslett (1982).

Alle metodene innebærer en koordinat-transformasjon, der variens i datamaterialet søkes beholdt ved en projeksjon inn i et nytt koordinat-system med færrest mulig akser. Struktur i artsrelasjoner vises i form av høy variens tilordnet de første (1-3) aksene i det nye systemet. Det kan ofte vises at denne strukturgradienten har samband med en miljøgradient, som regel en dybdegradient når det gjelder undervannsvegetasjon (se Rørslett 1979b, Faafeng m.fl. 1981 for eksempler på dette).

Et vanlig problem med analyse av artsfattige samfunn, av den type som ofte finnes under vann, er manglende artsrelasjoner. Dette skyldes at mange arter som inntar ekstrempunktene på miljøgradienten, i stor grad ikke overlapper i utbredelse. Rørslett (1982) har vist at dette kan føre til ukontrollert "forvrengning" av ordinasjonsresultatene. Williamson (1978) ga forslag til en metodisk løsning av dette problemet, og Rørslett (1979b) fant at denne algoritmen gjennomgående gir lettere tolkbare ordinasjoner enn endel andre metoder.

Basert på erfaringer ved ordinasjon av undervannsvegetasjon fra noen andre norske innsjøer, er hovedsaklig 'Principal Coordinate Analysis' ("PCO") med Williamson's algoritme anvendt på materialet fra Tyrifjord og Steinsfjord. Det tilgjengelige programsystemet (NIVA)STAT-PAKK er brukt for alle analysene.

5. TYRIFJORD OG STEINSFJORD - ARTSOVERSIKT

5.1. Tyrifjord

En fullstendig artsliste for Tyrifjord er gitt i tab. 5.1-5.3. Denne oversikten er basert på feltobservasjoner, fotografisk registrering, litteraturopplysninger og materiale fra Botanisk Museum i Oslo. Som før nevnt kan det vanskelig trekkes noen skarp grense mellom 'land' og 'vann'vegetasjon. Dette gjelder spesielt gruppen 'helofytter'. Artsavgrænsingen i tab.5.1 er derfor gjort skjønsmessig.

Tyrifjord er etter norske forhold en meget artsrik innsjø. Det er i alt registrert 75 vann- og våtmarksarter (tab.5.1-5.3). Holdes helofytt- og våtmarksartene utenfor, inneholder innsjøen 34 arter som kan betegnes 'vannplanter'. En art tilhører makroalger (Nitella opaca), mens resten er karplanter. Vannboende moser er ikke tatt med i artsoversikten, men dette vegetasjonselementet har svært liten forekomst i Tyrifjord.

Langskuddsplantene (elodeidene) er tallmessig den største gruppen, når helofytter og øvrig våtmarksvegetasjon holdes utenfor. Elodeidene teller 16 arter (15 karplanter). De vanligste artene i Tyrifjord er:

Myriophyllum alterniflorum > Nitella opaca > Ranunculus peltatus

Slekten Potamogeton er representert ved fire arter og en hybrid, vanligst er P.perfoliatus.

Kortskuddsplantene (isoetidene) er i artsantall (12) den nest største gruppen, men kvantitativt spiller isoetidene en betydelig større rolle enn elodeidene i Tyrifjord. Den vanligste arten er Isoetes lacustris, deretter Littorella uniflora. I deler av Tyrifjord kan også Lobelia dortmanna, Ranunculus reptans og Subularia aquatica være viktige innslag på grunnere vann.

Flytebladsvegetasjon (nymphaeider og lemnider) spiller en beskjedne rolle i Tyrifjord, både med hensyn på artsantall og forekomst. Det samme kan forsåvidt sies om helofyttene når det gjelder forekomst, selv om artsantallet her er betydelig. For disse vegetasjonselementene er eksponeringsgraden langs stredene en viktig faktor for den relativt beskjedne utbredelsen i Tyrifjord.

Selv om Tyrifjord som nevnt ovenfor er en artsrik innsjø, inneholder floraen få særlig kravfulle arter. Slike arter har i tillegg også en sparsom forekomst i innsjøen. Blant mer kravfulle arter kan disse nevnes : Callitriche autumnalis, Myriophyllum verticillatum, Potamogeton obtusifolius. De to siste er bare funnet i drivmateriale, og det er ikke sikkert at de er virkelig hjemmehørende i Tyrifjordens flora.

Tabell 5.1. Høyere vegetasjon i Tyrifjord og Steinsfjord, 1976-81.
 Helofytt- og våtmarksarter.

Forekomstskala: + Sporadisk forekomst
 ++ Temmelig vanlig
 +++ Meget vanlig, bestandsdannede

Vegetasjonselement/art	Innsjø	
	Tyrifjord	Steinsfjord
<u>Helofytter :</u>		
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	+	+
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	+	++
<i>Alopecurus geniculatus</i> L.	+	+
<i>Barbarea stricta</i> Anderz.	+	+
<i>Bidens tripartita</i> L.	+	+
<i>Calamagrostis canescens</i> (Web.)Roth	+	
<i>Caltha palustris</i> L.	+	+
<i>Carex acuta</i> L.	+	+
<i>Carex aquatilis</i> Wahlenb.	+	
<i>Carex nigra</i> L. em.Reich.	+	+
<i>Carex rostrata</i> Stokes	+	
<i>Carex vesicaria</i> L.	+	+
<i>Comarum palustre</i> L.	+	+
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.)PB. (1)	+	+
<i>Eleocharis mamillata</i> (Lindb.f.)Lindb.f.	+	+
<i>Eleocharis palustris</i> (L.)R. et S.	+	+
<i>Eleocharis uniglumis</i> (Link.)Schult.		+
<i>Epilobium palustre</i> L.	+	
<i>Equisetum arvense</i> L.	+	+
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	+	++
<i>Equisetum hiemale</i> * variegatum	+	+
<i>Equisetum variegatum</i> Schleich.	+	+
<i>Eriophorum angustifolium</i> Honck.		+
<i>Galium palustre</i> L.	+	+
<i>Glyceria fluitans</i> (L.)R.Br.	+	+
<i>Glyceria maxima</i> (Hartm.)Holmb.		+
<i>Hippuris vulgaris</i> L. (2)	+	+
<i>Juncus alpinus</i> Vill.	+	+
<i>Juncus articulatus</i> L.	+	+
<i>Juncus filiformis</i> L.	+	+

(forts. neste side)

(tab. 5.1. Helofytt- og våtmarksvegetasjon. Forts. fra forrige side)

Vegetasjonselement/art	Innsjø	
	Tyrifjord	Steinsfjord
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	+	+
<i>Lysimachia thyrsoflora</i> L.	+	
<i>Lythrum salicaria</i> L.	+	+
<i>Mentha arvensis</i> L.	+	+
<i>Myosotis laxa</i> Lehm. (coll.)	+	+
<i>Pedicularis palustris</i> L.	+	+
<i>Phalaris arundinacea</i> L.	+	+
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin.	+	+
<i>Poa palustris</i> L.	+	+
<i>Polygonum hydropiper</i> L.	+	+
<i>Polygonum minus</i> L.	+	+
<i>Ranunculus sceleratus</i> L.		+
<i>Rumex aquaticus</i> L.	+	+
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	+	+
<i>Sparganium ramosum</i> Huds.		+
<i>Stellaria palustris</i> L.	+	+
<i>Typha latifolia</i> L.	+	
<i>Veronica scutellata</i> L.	+	+

- (1) : Kortvokste strandformer er vanlige, særlig i Tyrifjord.
 Systematisk posisjon er uklar; muligens var. glauca Hartm.
- (2) : Rene landformer.

Tabell 5.2. Høyere vegetasjon i Tyrifjord og Steinsfjord, basert på feltobservasjoner 1976-81.

Forekomstskala: + Sporadisk forekomst
 ++ Tømmelig vanlig
 +++ Meget vanlig, bestandsdannende

Vegetasjonselement/art	Innsjø	
	Tyrifjord	Steinsfjord
<u>Isoetider :</u>		
<i>Alopecurus aqualis</i> Sobol.	+	+
<i>Crassula aquatica</i> (L.)Schönl.		+
<i>Elatine hydropiper</i> L.	+	+
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.)R.et S.	+	++ (1)
<i>Isoetes echinospora</i> Dur.	+	++
<i>Isoetes lacustris</i> L.	+++	+
<i>Juncus bulbosus</i> L.	+(2)	
<i>Limosella aquatica</i> L.	+	++
<i>Littorella uniflora</i> (L.)Asch.	+++	+++
<i>Lobelia dortmanna</i> L.	+	++
<i>Peplis portula</i> L.	+	
<i>Ranunculus reptans</i> L.	+	++
<i>Subularia aquatica</i> L.	++	++
<u>Elodeider :</u>		
<i>Callitriche autumnalis</i> L.	+(3)	++
<i>Callitriche cf. hamulata</i> Kütz.	+(4)	
<i>Callitriche verna</i> L.	+	+
<i>Chara fragilis</i> (L.)Desv.		++
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	+	+++
<i>Hippuris vulgaris</i> L.		+
<i>Myriophyllum alterniflorum</i> DC.	+++	+++
<i>Myriophyllum verticillatum</i> L.	+(5)	
<i>Najas flexilis</i> (Willd.)Rostk. et Schm.		+++
<i>Nitella confervacea</i> (Breb.)A.Br.		+
<i>Nitella opaca</i> (Bruz.)Ag.	++	+++
<i>Potamogeton alpinus</i> Balb.	+	+
<i>Potamogeton berchtoldii</i> Fieb.		++
<i>Potamogeton crispus</i> L.		+

(forts. neste side)

(tab. 5.2 Høyere vegetasjon 1976-81. Forts. fra forrige side)

Vegetasjonselement/art	Innsjø	
	Tyrifjord	Steinsfjord
<u>Elodeider</u> (forts.)		
Potamogeton gramineus L.	+	++
Potamogeton gramineus * perfoliatus	+	+
Potamogeton obtusifolius M. et K.	+	(6)
Potamogeton panormitanus Biv.		+
Potamogeton perfoliatus L.	+	+++
Ranunculus peltatus Schrank	++	+
Ranunculus confervoides (Fr.)Fr.		+
Utricularia intermedia Hayne		+
Utricularia minor L.	+	
Utricularia ochroleuca R.Hartm.	+	
Utricularia vulgaris L.	+	+

- (1) : Kan være *Elatine orthosperma* Düb. i følge Uotila (1974).
 (2) : Undervannsform ("fluitans") angitt for Tyrifjord av Baardseth (1942); bare landformer observert 1978-81.
 (3) : Bare nær Sundvollen (Kroksund).
 (4) : Observert på undervannsbilde v. Vikersund; ikke funnet i felt.
 (5) : Funnet ved Storelvas innløp i Tyrifjord.
 (6) : Drivende eksemplarer v. Nakkerud; ikke funnet fastsittende.

Tabell 5.3. Høyere vegetasjon i Tyrifjord og Steinsfjord, basert på feltobservasjoner 1976-81.

Forekomstskala:	+	Sporadisk forekomst
	++	Temmelig vanlig
	+++	Meget vanlig, bestandsdannende

Vegetasjonselement/art	Innsjø	
	Tyrifjord	Steinsfjord
<u>Nymphaeider :</u>		
Nuphar lutea (L.) Sibth. et Sm.	+	
Polygonum amphibium L.	+	++
Potamogeton natans L.	+	+
Sagittaria sagittifolia L.	+	++
Sparganium angustifolium Michx.	+	+
Sparganium simplex Huds.		+
<u>Lemnider :</u>		
Lemna minor L.	+	+

5.2. Steinsfjord

Den registrerte vegetasjonen i Steinsfjord er ført opp i tab.5.1-5.3. Datagrunnlaget er det samme som for Tyrifjord. I tillegg er Baardseth's angivelser (Baardseth 1938, 1942) etterprøvd så langt råd er.

Steinsfjord har store floristiske likheter med Tyrifjord, som tabellene (tab.5.1-5.3) viser. Innsjøen har 36 vannboende arter mot 34 i Tyrifjord. Tallmessig er elodeidene den største gruppen også i Steinsfjord, når helofytter og våtmarksartene holdes utenfor. Blant elodeidene er disse artene mest framtrædende :

(inntil 1981): Najas flexilis > Myriophyllum alterniflorum > Chara + Nitella > Elodea canadensis > Potamogeton spp.

(1981 ->): Elodea canadensis > Najas flexilis > Myriophyllum alterniflorum > Chara + Nitella > Potamogeton spp.

I motsetning til Tyrifjord finnes det en rekke kravfulle arter i Steinsfjord, spesielt blant elodeidene. Slike arter er : Callitriche autumnalis, Najas flexilis, Potamogeton crispus, Potamogeton panormitanus.

Isoetidene kommer i artsantall etter elodeidene, men den kvantitative betydningen er mindre (se kap. 7). De fleste isoetidene i Steinsfjord er typiske gruntvannsararter : Crassula aquatica, Elatine hydropiper, Eleocharis acicularis, Limosella aquatica og Isoetes echinospora. Blant mer typiske dypvannsararter er Littorella uniflora viktigst.

Helofytter og nymphaeider spiller en større rolle i Steinsfjord enn i Tyrifjord, men uten å få den store forekomst som vi kjenner fra andre meso-eutrofe norske innsjøer. Innsjøens vindeksponering kan forklare dette forholdet. Helofyrtartene Phragmites australis og Equisetum fluviatile er mest dominerende. Større helofyttbestander finnes i enkelte bukter, f.eks. inne i Viksvik, Bjørnsrudvik og Elvik. Lengst i nord, ved Åsa, danner Phragmites australis større sammenhengende kolonier.

5.3. Sammenlikning mellom innsjøene

Tabell 5.4 viser en artsstatistikk for Tyrifjord og Steinsfjord. Det er klart at innsjøene har stor floristisk likhet. Til sammen er det 62 arter (alle grupper) som er felles for de to innsjøene.

Tab. 5.4. Tyrifjord og Steinsfjord. Artsstatistikk

Vegetasjons- gruppe (tab.ref.)	Innsjø		Felles arter
	Tyrifjord	Steinsfjord	
Helofytter (5.1)	41	40	35
Nymphaeider (5.3)	5	5	4
Lemnider (5.3)	1	1	1
Isoetider (5.2)	12	11	10
Elodeider (5.2)	16	19	12
Sum innsjø	75	76	62

De to innsjøene, Tyrifjord og Steinsfjord, viser stor artsrik sammenliknet med andre norske innsjøer. Det er en generell tendens til økning i antall arter når innsjøens areal blir større. Denne sammenhengen er illustrert i fig.5.1, basert på litteraturdata fra norske innsjøer. På fig.5.1 er artsantall antydnet for henholdsvis 'oligo-trofe' og 'meso-eutrofe' innsjøer. Mer næringsrike innsjøer ser ut til å ha større artsrikdom enn næringsfattige. Årsaken til det stigende artsantallet i større innsjøer kan være et øket mangfold (diversitet) i "tilbudet" av fundamentale nisjer for artene. Et liknende samband er også funnet for elver, der lengde gir mål for nisje-"tilbud" (Rørslett m.fl. 1982).

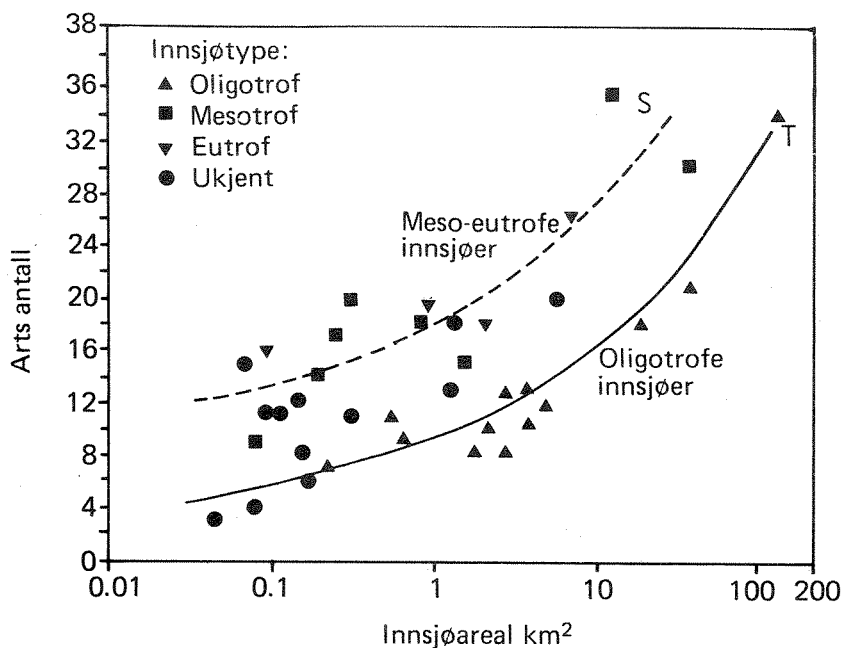


Fig. 5.1. Artsantall (gruppene: isoetider, elodeider, lemnider og nymphaeider) for noen norske innsjøer.

5.4. Tidsendringer i innsjøenes flora

Tyrifjordens flora er ikke tidligere dokumentert, og det er vanskelig å trekke sikre konklusjoner om tidsendringer i denne innsjøens artsinnhold. Imidlertid vet vi med sikkerhet at Elodea canadensis er nylig kommet inn, antakelig omkring 1975-76 (Rørslett 1977).

Når det gjelder Steinsfjord, danner Baardseth's undersøkelse fra 1936-38 et velegnet grunnlag for å se på tidsendringer. Ved NIVAs registreringer 1977-81 ble de fleste artene, angitt av Baardseth (1938, 1942) funnet igjen. Baardseth's angivelse av Sparganium-hybriden Sp. x speirocephalum (hybridsverm mellom artene Sp. friesii og Sp. angustifolium/Sp. simplex) har vi ikke kunnet verifisere.

Som tillegg til Baardseth's artsoversikt kommer :

Elodea canadensis (nyinnvandret, antakelig omkring 1977-78), Najas flexilis, Nitella confervacea, Potamogeton panormitanus, Ranunculus peltatus (nevnt av Baardseth (1942) fra Tyrifjord), Utricularia minor.

Med unntak av Elodea canadensis og muligens Ranunculus peltatus er det liten grunn til å tro at disse artene egentlig er nye i Steinsfjordens flora. Antakelig er de oversett tidligere.

5.5. Spesielle arter

I dette avsnittet vil noen spesielle arter bli kort kommentert. Artene gjennomgås alfabetisk innen gruppene : isoetider, elodeider, nymphaeider og helofytter (i vid forstand). Angivelser av artenes trofgrad er basert på arbeider av Linkola (1933), Samuelsson (1934), Luther(1951), Jensén (1978) og annen relevant nordisk litteratur.

5.5.1. Isoetider

Elatine hydropiper

Alle de tre norske representanter for slekten Elatine er småvokste, ettårige arter. Økologisk er de alle karakterarter for strender med periodisk oversvømming. E.hydropiper har sin hovedutbredelse i Sør-Norge, mest i lavlandsstrøk på Østlandet, men er også funnet i Nord-Norge (Trøndelag, Troms). Den er uvanlig eller sjelden i de fleste områder, unntatt langs Glåmas nedre deler. Arten er knyttet til leirstrenger og regnes for å være mesotrof. Tyrifjordmaterialet tilhører en avvikende form (var. orthosperma), som av og til regnes for å være en selvstendig art (Elatine orthosperma Düb., Uotila 1974).

Peplis portula

Arten er relativt sjelden i Norge og har en klart sørlig utbredelse. De fleste funn er gjort i lavlandsstrøk på Østlandet. P.portula tilhører en gruppe av småvokste, ettårige arter som ofte betegnes "pusleplanter". Arten er konkurransesvak og regnes for å være meso-eutrof (Jensén 1978).

5.5.2. Elodeider

Callitriche autumnalis

Denne arten finnes sporadisk over hele landet, men er mest vanlig i Troms og Finnmark. I motsetning til de øvrige Callitriche-artene er C.autumnalis en rent akvatisk, og ikke amfibisk, art. C.autumnalis regnes å være en meso-eutrof art.

Callitriche autumnalis er blant de vanligste artene i Steinsfjord, og forekommer så vidt i Tyrifjord. Arten stopper umiddelbart utafor Krok-sund-Sundvollen, mot st. TY 12. Dette avspeiler skiftet i vannkvalitet og sediment-type mellom de to innsjøene.

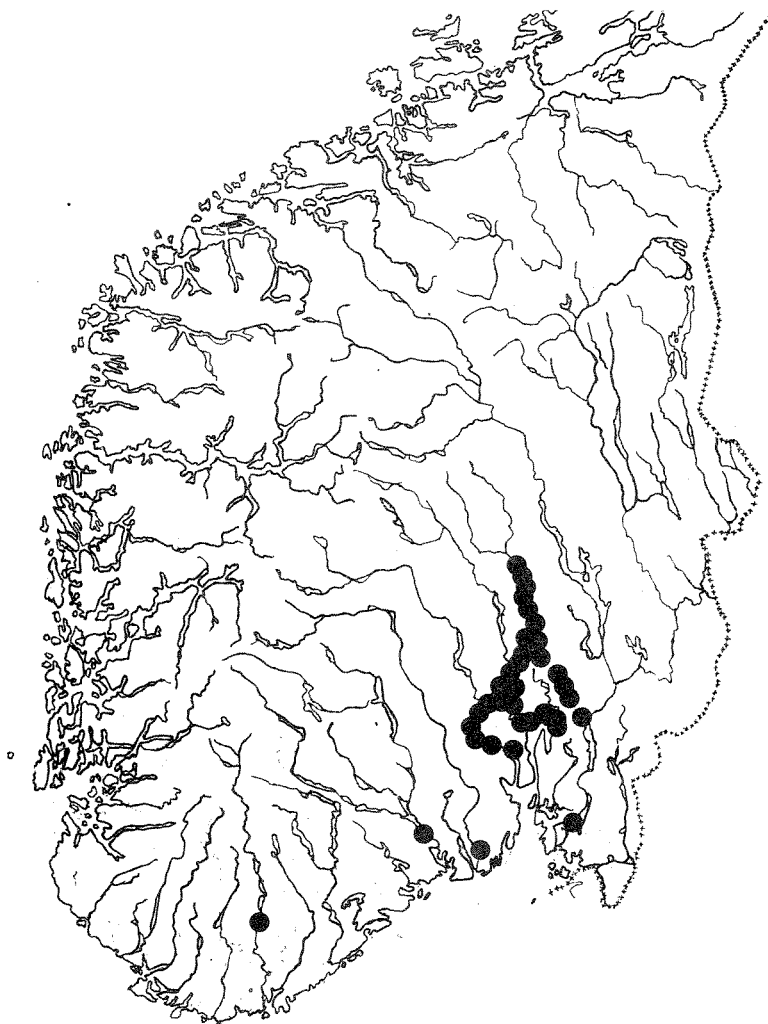


Fig. 5.2. Utbredelsen av vasspest (Elodea canadensis) i Norge. Forekomstene ajourført til og med 1982.

Elodea canadensis

Den raske spredningen av E.canadensis (vasspest) blir omtalt i et eget avsnitt (kap.10). Utbredelsen er sterkt konsentrert i Østlandsområdet, med tyngdepunkt i Dramsvassdraget (se fig.5.2). Ofte blir Elodea omtalt som en meso-eutrof art i litteraturen (jfr. Lye 1971, Økland 1975). Den store utbredelsen som denne arten har fått i sørnorske, oligotrofe til mesotrofe innsjøer antyder at Elodea canadensis er mindre kravfull enn tidligere antatt (Rørslett 1977). Erfaringer fra polske innsjøer (Bernatowicz og Zachwieja 1966) peker i samme retning.

Faafeng m.fl.(1981) har vist at Elodea's framgang i Randsfjorden kan komme av "ledige" dypvannsnisjer, hvor E.canadensis møter liten konkurranse fra andre arter. I kap.7 vil dette forholdet bli belyst mer i detalj.

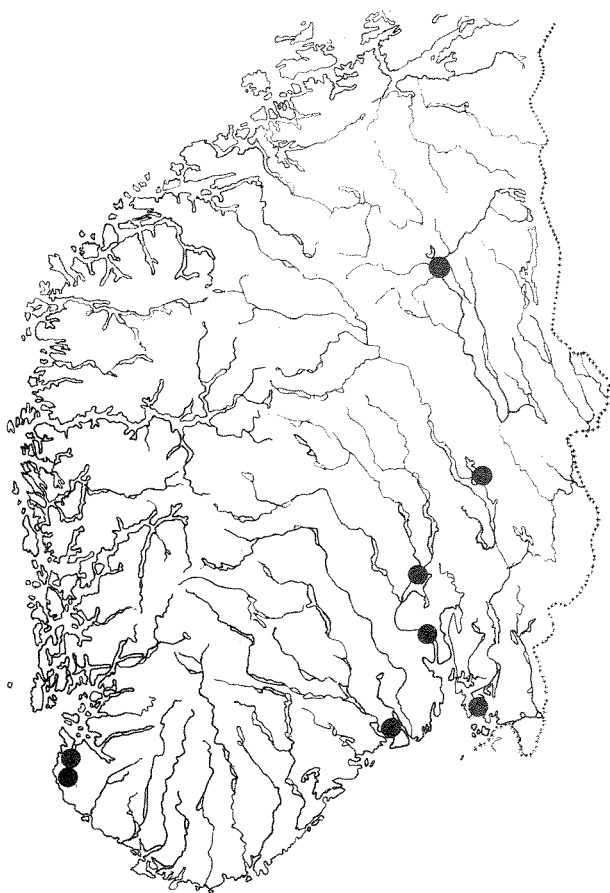


Fig. 5.3. Utbredelsen i Norge av Myriophyllum verticillatum. Funn i Nord-Norge ført til M.exalbescens Fern.

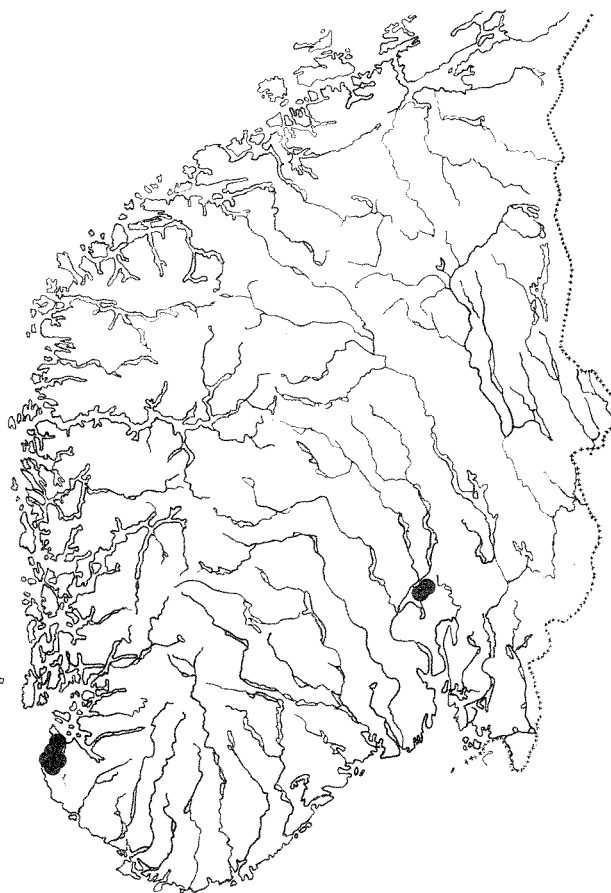


Fig.5.4. Den norske utbredelsen av Najas flexilis. Etter Rørslett (1981).

Myriophyllum verticillatum

I Norge er M.verticillatum en sjelden art, med størst utbredelse i lavlandsstrøk på Østlandet (fig.5.3). Funn av M.verticillatum nordpå er antakelig feilbestemmelser av den snarlike, nordamerikanske arten M.exalbescens, som nylig er kjent også fra Nord-Europa (Aiken og McNeill 1980, Fægri 1982).

Myriophyllum verticillatum er en klart eutrof art, knyttet til grunt vann i motsetning til de øvrige europeiske Myriophyllum-artene. I Tyrifjord er arten bare funnet ved Storelvas innløp, og det er tvilsomt om M.verticillatum vokser ute i selve innsjøen.

Najas flexilis

Denne arten er ytterst sjelden i Norge, som det framgår av fig.5.4. Funnet i Steinsfjord var det første på Østlandet (Rørslett 1981). N.flexilis er en sjelden art i hele Europa (Backman 1948), og hadde sin hovedutbredelse under den postglasiale varmetida. Arten tilhører

et klart mesotroft vegetasjonselement (Rørslett 1981). En rekke av de karakteristiske følgeartene til Najas flexilis er observert også i Steinsfjorden: Callitriche autumnalis, Potamogeton crispus, P. par-ormitanus, Ranunculus confervoides. De kravfulle Myriophyllum-artene (M. spicatum, M. verticillatum) som ofte vokser sammen med N. flexilis, mangler i Steinsfjord. Begge artene er kjent fra Ringerike (M. verticillatum ved Storelvas innløp i Tyrifjord, M. spicatum i Gullerudtjernet i Norderhov).

Najas flexilis er en ettårig plante, og det er vel kjent at populasjonene varierer betydelig fra år til annet. Utvilsomt har dette sammenheng med frøsetting og gunstige høye vanntemperaturer (jfr. Backman 1948, Luther 1945, Rørslett 1981). Frøspiring hemmes av lys og stimuleres av høy temperatur (Wetzel og McGregor 1968). Eksperimenter viste at frøene bevarer spiringsevnen i lang tid (Muenscher 1936). Populasjonen i Steinsfjord viste stor vitalitet og frøsetting både i 1979 og 1980.

De skandinaviske Najas flexilis-lokalitene varierer nokså meget med hensyn på hydrokjemiske egenskaper. De fleste voksestedene ligger i områder med marine løsavsetninger. Wetzel (1969) undersøkte fotosynteseaktivitet til nordamerikansk Najas flexilis i relasjon til konsentrasjoner av ulike kationer, og fant at natriuminnhold under 3 mg Na l⁻¹ hemmet artens fotosyntese. Steinsfjord har natriuminnhold omkring dette nivået, og det er derfor sannsynlig at innsjøen representerer ett ytterpunkt i artens økologiske nisje. Amerikanske studier (jfr. Hutchinson 1975) klassifiserer Najas flexilis som en "hard-water" art. Dette stemmer lite med europeiske forhold, hvor Najas flexilis er tydelig bundet til mesotrofe lokaliteter (jfr. Pearsall 1921, Backman 1948).

Nitella confervacea

Denne lille og uanselige kransalgen er tidligere bare kjent fra to norske lokaliteter (Langangen 1970). Nitella confervacea vokser nokså sparsomt i Steinsfjord, og er ikke funnet i selve Tyrifjorden. Arten er konkurransesvak og regnes for å være mesotrof (Langangen 1970). En av de andre norske lokalitetene (Harvalandsvatn) inneholder også Najas flexilis.

Potamogeton crispus

Denne arten ble funnet som ny for Norge allerede 1897 i Steinsfjord. Potamogeton crispus regnes for å være en klar eutrof art, og er sterkt begunstiget av forurensninger (Melzer 1976). I Norge har P. crispus fått stor forekomst i de næringsrike innsjøene på Jæren (fig. 5.6, Rørslett 1964), med sporadiske lokaliteter i kystnære strøk ellers.

Baardseth (1942) påpeker at Potamogeton crispus har en sparsom utbredelse i Steinsfjorden. Dette forholdet har ikke endret seg fram til i dag. Selv om vekstbetingelsene for P. crispus åpenbart er gode i Steinsfjord, kan manglen på beskyttede, lite vindeksponerte voksesteder i denne innsjøen bidra til at arten stadig er relativt sjelden her.

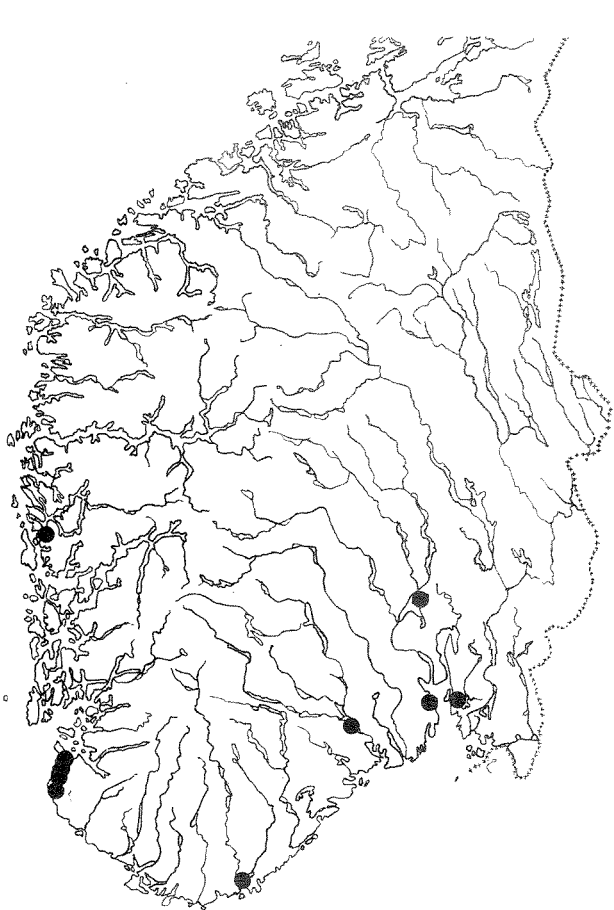


Fig. 5.4. Potamogeton crispus
i Norge.

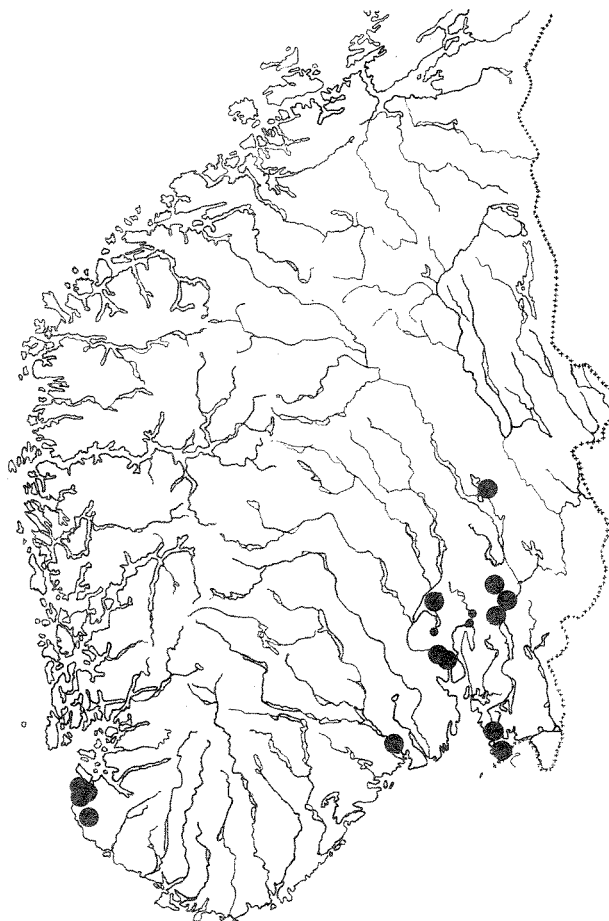


Fig. 5.5. Potamogeton panormitanus
i Norge.

Potamogeton obtusifolius

Bare funnet i drivmateriale i Tyrifjorden, ved Nakkerud. Det er usikkert om arten er hjemmehørende i innsjøen. P. obtusifolius er utbredt over store deler av Norge, men er meget sjelden i Nord-Norge og på Vestlandet. Minst uvanlig er den på Østlandet og på Jæren. Potamogeton obtusifolius er en klart mesotrof art, som også trives i sterkt forurensede innsjøer (Lye 1966).

Potamogeton panormitanus

I Norge har denne arten ofte vært forvekslet med den nærstående arten P. berchtoldii (syn. P. "pusillus"). Utbredelseskartet i fig. 5.5 er basert på revisjon av det norske herbariematerialet i 1981. Det viste seg da at P. panormitanus var adskillig mer utbredt i Norge enn tidligere antatt, selv om arten fortsatt må betegnes som sjelden. Hovedsaklig forekommer P. panormitanus i lavlandsstrøkene omkring Oslofjorden og på Jæren. Flere voksesteder er i brakkvann.

Potamogeton panormitanus er en klart eutrof art (Pedersen 1976) og er en hyppig følgeart til bl.a. Najas flexilis. Etter revisjonen av herbariematerialet er det påvist at P. panormitanus forekommer på samtlige

7 kjente Najas flexilis-lokaliteter i Norge. Funn av P. panormitanus i Steinsfjord støtter antakelsen om at Najas er et etablert medlem i denne innsjøens flora.

Ranunculus confervoides

Dette taksonet tilhører en vanskelig artsgruppe med noe uklar systematisk inndeling (Ranunculus sect. Batrachospermum). I følge Hultén (1971) og Lid (1974) er R. confervoides utbredt over det meste av landet, men med størst forekomst i høyereliggende strøk og nordpå. De formene som finnes i Steinsfjord skiller seg noe fra de nordnorske, og synes å bære trekk fra Ranunculus trichophyllus bl.a. i fruktkarakterer. Om dette virkelig er Ranunculus confervoides er derfor noe uklart. En god systematisk behandling av artskomplekset er også ønskelig.

Ranunculus peltatus

Denne arten er vidt utbredt i Tyrifjord, men er ikke tidligere angitt fra Steinsfjord (jfr. Baardseth 1938, 1942). R. peltatus er en typisk mesotrof art, og i Norge er den kanskje særlig vanlig i rennende vann. Drivmateriale av R. peltatus ble observert ved Amundøya i Steinsfjord 1979, og en koloni med blomstrende planter ble funnet i 1981 inne i Steinsvika. I selve Tyrifjorden er sterile planter mest vanlige, men større bestander med fertile individer finnes i fjordarmen inn mot Vikersund, hvor det er påtakelig strøm.

5.6. Innsjø-typer

Samuelsson (1925) oppstilte en serie innsjøtyper, definert på floristisk og vegetasjonsmessig grunnlag. De relevante typene for Tyrifjord og Steinsfjord er:

- Potamogeton-innsjøer. Dominans av undervannsplanter, mest elodeider. Tilsvarende en meso-eutrof innsjø-type.
- Lobelia-innsjøer. Klarvannssjøer med artsfattig vegetasjon, mest isoetider (Lobelia, Littorella, Isoetes). Tilsvarende en oligotrof innsjøtype.

Steinsfjord ble av Baardseth (1938, 1942) plassert under Potamogeton-typen, med noe forbehold. Vegetasjonsmessig er Steinsfjord i dag uten tvil en typisk Potamogeton-innsjø.

Tyrifjord stemmer meget vel overens med definisjon av Lobelia-typen, til tross for et innslag av meso-eutrofe arter.

6. UNDERVANNSSVEGETASJON I TYRIFJORD

Beskrivelsene av de enkelte stasjonene er satt opp etter et felles mønster. Hver stasjon beskrives generelt med hensyn på beliggenhet, eksponeringsgrad og egenskaper ved bunnsedimenter og bunntopografi.

Den høyere vegetasjonen er beskrevet ved avsnitt om artsforekomst, dybdefordeling og samfunnsstruktur. For alle stasjoner er artenes dybdefordeling gitt i tabellform. Den samlede forekomst av vegetasjon som funksjon av dyp er presentert i figurform, eventuelt splittet opp på forskjellige kategorier av arter eller samfunnselementer. For å holde framstillingen noenlunde oversiktelig, er tabellene med samfunnsdekning mot dyp samlet i appendiks A. Detaljer i figurene kan således tas ut fra disse tabellene ved behov. Dette gjelder alle tabeller for samfunnsdekning og sediment-forekomst mot dyp.

I framstillingen av sediment-fordeling mot dyp er prosentvis forekomst av hver kategori avrundet til nærmeste fem prosent, for å gjøre figurene mer oversiktelige. De nøyaktige verdiene finnes i tabellene i appendiks (B.6).

I figurene er forekomst av vegetasjon gitt i en logaritmisk (dB) skala. Dette er gjort fordi dekningsgrad av bunnvegetasjon spenner over flere størrelsesordner. I figurene er dekning under - 30 dB (0.1%) utelatt, men slike lave dekningsgrader er tatt med i tabellene (Appendiks A.6). For hver stasjon er artsoversikten satt opp i tabellform, ordnet etter synkende verdi av parameteren z_w (forekomst-tyngdepunktet). Den angitte gjennomsnittlige dekningsgrad er å forstå som 'abundans', dvs. dekning i de prøver der angjeldende art ble registrert. Ved å se på den gjennomsnittlige dekningsgraden, vil de forekomstmessig dominerende artene være de som både har høy dekning og stort antall registreringer.

Med 'undervannsvegetasjon' forstås her all forekomst av karplanter, makroalger, epifyttiske alger m.v. ; kort sagt all biologisk informasjon som er ekstrahert fra det omfattende stereobildematerialet. Vi har funnet det hensiktsmessig å ta med forekomster av epifyttiske, epilithiske og bentiske alger i denne oversikten. Se også avsn. 1.3 for detaljer.

Prøvetakingsopplegg og metodikk er omtalt tidligere, se kap.4 for en detaljert beskrivelse om dette (spes. avsn. 4.2). Det kan gjentas her at den valgte prøvetakingsmetoden (stereofotografering) har gitt en viss underrepresentasjon av arter som hovedsaklig forekommer på grunt vann, f.eks. i dybdeintervallet 0 - 1 m. Som det vil framgå av stasjonsbeskrivelsene, kan dette ikke gi større utslag i de generelle vegetasjonstrekk på de undersøkte stasjonene i Tyrifjorden. Utslaget kan derimot bli større for enkelte arter. Slike avvik, som skyldes registreringsmetode, er markert i tabellene ved at 'øvre grense' z_h er satt > observert verdi. Alle angivelser er i Z-koordinat systemet, som forklart i avsn. 3.1. Siden all fotografisk registrering har skjedd på nivå lavere enn median vannstand vil alle nivå-angivelser i dette kapitlet ha negativt fortegn. Derfor er absolutt-verdien av z brukt som 'dyp' i vanlig betydning. Dette blir imidlertid ikke korrekt når også vegetasjonen i strandsonen tas med, jfr. kap.8.

6.1. Stasjon TY 1 Kimmerud

6.1.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Denne stasjonen er valgt ut som representant for de sterkest vindeksponerte deler av Tyrifjorden. Strandsonen er sterkt utvasket, og består av stein- og blokkmateriale. Ved utløpet av Pilterudelva er det avsatt endel grus- og sandmateriale, som er under stadig omflytting p.g.a. bølgeaktivitet. Noe av dette materialet transporteres ut på dypere vann.

Stasjon TY 1 ligger nær ved det største dypområdet i Tyrifjorden. Bunnen har en kraftig skråning, og det mangler noen klart definert marbakke. I de øverste 4 - 5 m dyp er stein den dominerende bunntypen, med noe innblanding av grus og sandholdig materiale. Dypere ned overtar sand som framherskende bunntype, noe innblandet med detritus og silt .

6.1.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Stasjonen utmerker seg ved å ha ytterst fattig undervannsvegetasjon. Karplanter ble overhodet ikke registrert. Epilithiske grønnalger danner et sparsomt overtrekk på stein. I motsetning til andre stasjoner i Tyrifjorden, var kiselalge-begroing på stein dominerende framfor grønnalgene.

Tab. 6.1. Tyrifjord st. TY 1. Artsoversikt med sortering etter forekomst-tyngdepunkt.

Latinsk navn	z-intervall (z _h ; z _n)	Tyngdepkt. (z _w)	Antall obs.	(z _w) St.avvik	(z _w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotrestet pl.materiale ***						
Chlorophyc. indet.	(-1.72 ; -2.32)	-2.02	2	0.30	0.21	3.13
Baccillariophyc. indet.	(-1.02 ; -4.92)	-2.03	20	0.59	0.13	8.12
*** Dødt plantemateriale ***						
Littorella uniflora	(-5.02 ; -5.02)	-5.02	1	0.00	0.00	0.10

6.1.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Dybdefordelingen av det totale bunnsamfunn (ikke inkl. dødt materiale) er vist i fig. 6.1 og sedimentfordelingen i fig. 6.2.

6.1.4. Samfunnsstrukturer

Ingen undersøkelse av samfunnsstruktur er utført for denne stasjonen.

6.1.5. Spesielle arter

På denne artsfattige stasjonen kan ingen enkeltarter framheves.

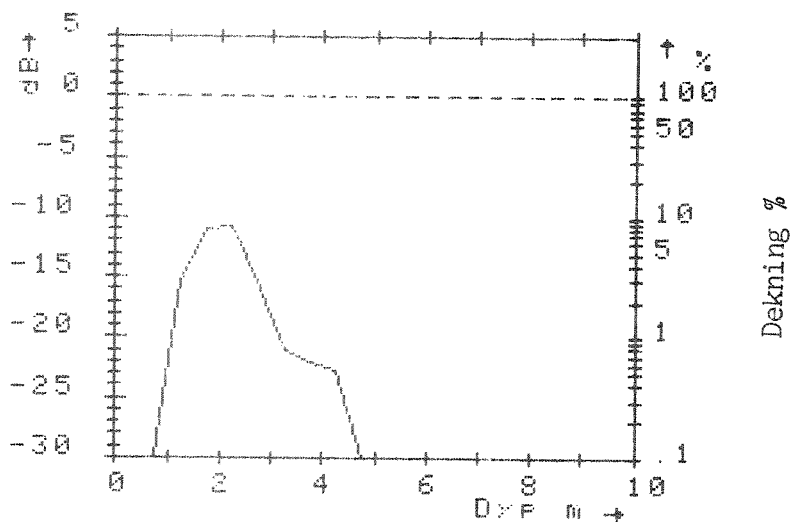


Fig. 6.1. Tyrifjord st. TY 1. Dybdefordeling av vegetasjon.

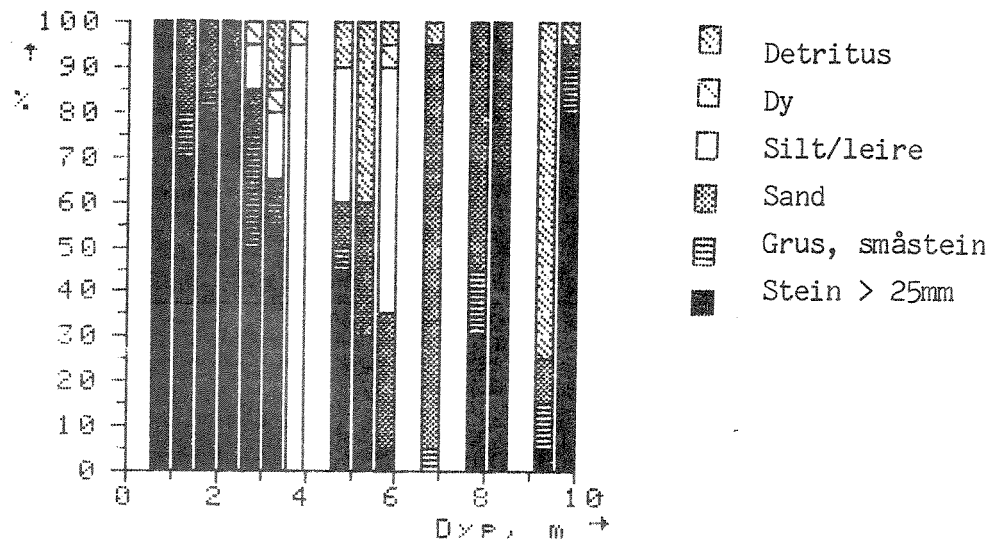


Fig. 6.2. Tyrifjord st. TY 1. Sedimentets dybdefordeling.

6.1.6. Sammenfatning

Stasjon TY 1 er representativ for de mest eksponerte strandområdene i Tyrifjorden. Karplante-vegetasjonen har små etableringsmuligheter, p.g.a det ugunstige, steinete bunnsubstratet i de øvre 4 - 5 m dyp. Små endringer gjennom tid kan ventes på denne stasjonen.

6.2. Stasjon TY 2 Hornstua

6.2.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Stasjonen ligger i en bukt, relativt godt vindbeskyttet. Bunntopografi er noe forskjellig fra de fleste andre stasjoner i Tyrifjorden. Marbakken begynner ved omkring 3 m dyp, og bunnen stuper bratt nedover til 10 - 15 m dyp. Strandplattformen er bare noen få meter bred, og dette betyr at vegetasjonsbeltet blir tilsvarende smalt.

6.2.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Observerte høyere vegetasjon er framstilt i tab. 6.2. Stasjonen er fattig på undervannsvegetasjon. Dominerende arter er Littorella uniflora og Myriophyllum alterniflorum.

Tab. 6.2. Tyrifjord st. TY 2. Artsoversikt, sortert etter forekomsttyngdepunkt.

Latinsk navn	z-intervall (z _h ; z _n)	Tyngdepkt. (z _w)	Antall obs.	(z _w) St.avvik	(z _w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotrestet pl.materiale ***						
Spongilla cf. lacustris	(-0.53 ; -0.93)	-0.58	2	0.13	0.09	1.56
Callitriche sp.	(-0.83 ; -0.83)	-0.83	1	0.00	0.00	0.10
Littorella uniflora	(> -0.83 ; -2.73)	-1.27	45	0.42	0.06	41.43
Isoetes echinospora	(> -0.93 ; -1.53)	-1.33	3	0.28	0.16	0.78
Isoetes lacustris	(-0.83 ; -3.23)	-1.62	26	0.62	0.12	6.02
Myriophyllum alterniflorum	(-0.83 ; -3.69)	-1.68	58	0.66	0.09	17.69
Nitella opaca	(-1.13 ; -3.23)	-2.03	3	0.96	0.55	10.94
Ranunculus peltatus	(-2.03 ; -2.03)	-2.03	1	0.00	0.00	0.39
Baccillariophyc. indet. (epifyt.)	(-0.53 ; -9.83)	-2.29	40	2.97	0.47	10.78
*** Løse skudd ***						
Myriophyllum alterniflorum	(-7.29 ; -8.69)	-7.33	2	0.24	0.17	3.22
*** Dødt plantemateriale ***						
Myriophyllum alterniflorum	(-7.69 ; -10.69)	-9.19	2	1.50	1.06	0.20

6.2.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Dybdefordelingen av det totale bunnsamfunn (ikke inkl. dødt materiale) er vist i fig. 6.3 sammen med sedimentfordeling (fig. 6.4). Hovedtyngden av vegetasjon er konsentrert omkring 1.5 m dyp. Fra omlag

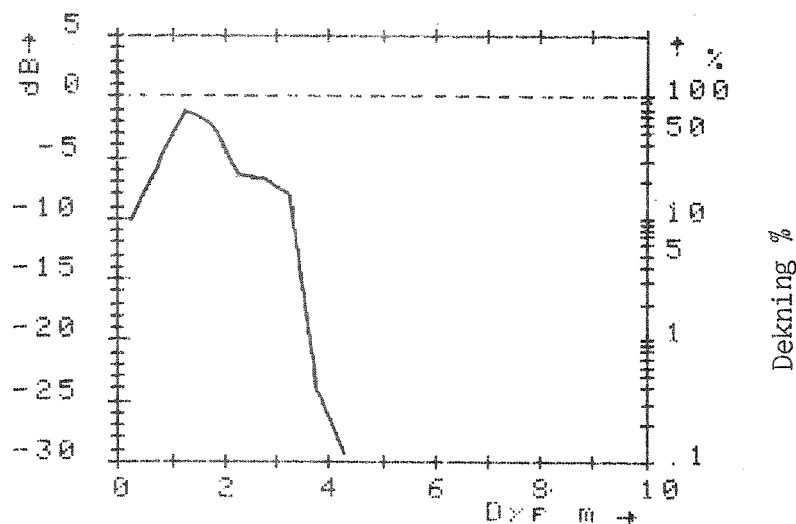


Fig. 6.3. Tyrifjord st. TY 2. Dybdefordeling av vegetasjon 1978-80.

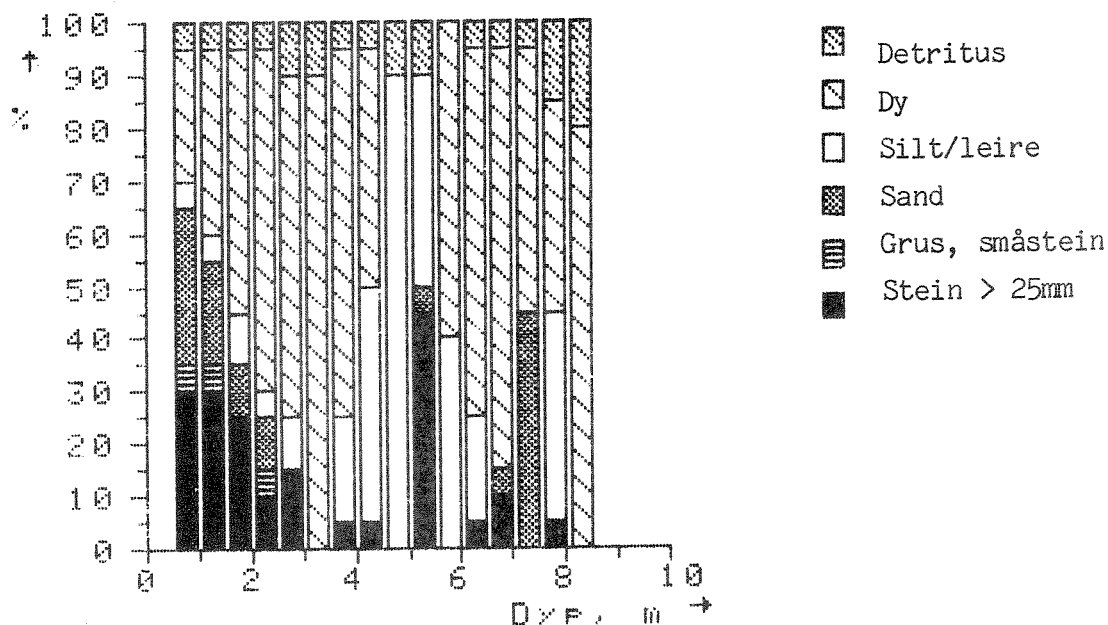


Fig. 6.4. Tyrifjord st. TY 2. Sedimentforekomst mot dyp.

3.5 m dyp avtar vegetasjonens forekomst brått. Ingen fastsittende vegetasjon ble observert dypere enn 4 m.

Som vist på fig. 6.4, er dy-aktige bunnsedimenter dominerende på denne stasjonen under 3 m dyp.

6.2.4. Samfunnsstrukturer

Tre arter, Littorella uniflora, Myriophyllum alterniflorum og delvis Isoetes lacustris dominerer helt i undervannssamfunnet. Disse artene forekommer dels sammen, dels hver for seg. Øverst er Littorella

flekkvis bestandsdannende, ofte uten andre arter innblandet. Størst utvikling hadde Littorella på sandig bunn, som er en viktig bunntype i gruntvannsområdet (jfr. fig. 6.4).

Myriophyllum går ned til 3.7 m dyp, men har sin største forekomst i 1.5 - 2 m dyp. Her forekommer også Isoetes lacustris i størst mengde. Disse to artene har nær sammenfallende Z_w verdier, men viser ingen tendens til gjensidig assosiasjon. Derimot var Myriophyllum klart vanligere enn Isoetes lacustris på løs, dy-aktig bunn.

En numerisk strukturanalyse (metode:PCO) bekrefter inntrykket av enkel samfunnsstruktur på denne lokaliteten. Forklaringsgrad på akse nr.1 er 76%, og de to første dimensjoner forklarer omkring 89% av totalvariansen i materialet. Resultatet er satt opp i fig. 6.5. Artenes tendens til å forekomme hver for seg vises i ordinasjonsdiagrammet ved punktenes isolerte plassering.

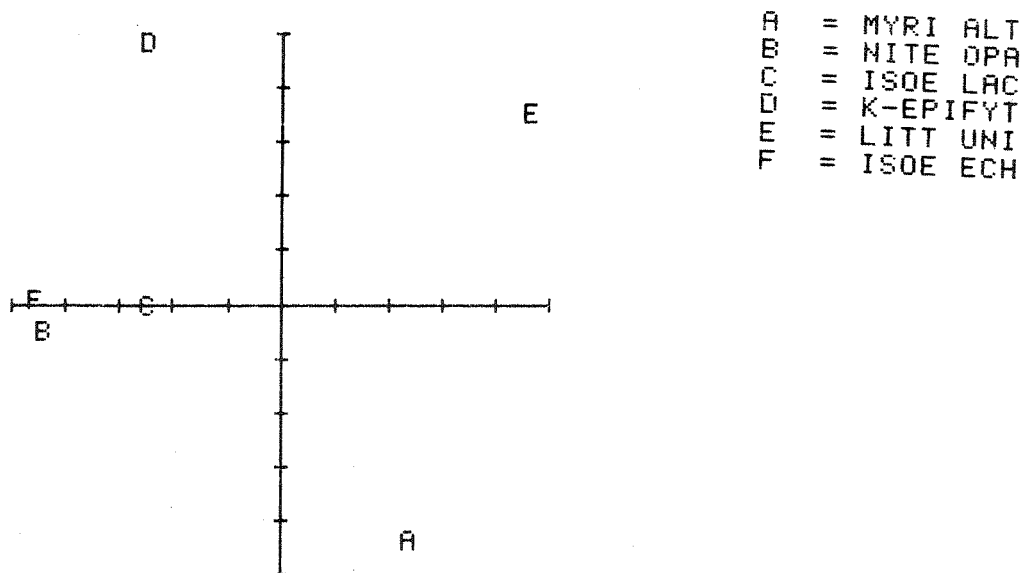


Fig. 6.5. Tyrifjord st. TY 2. Artsordinasjon (PCO).
Forklaringsgrad på to dimensjoner 89%.

Dybdegradienten er ikke særlig framtrædende i denne ordinasjonen.

6.2.5. Spesielle arter

Det ble ikke påvist noen spesielt sjeldne arter på denne stasjonen.

6.2.6. Tidsutvikling og andre opplysninger

Referansepunkter ble satt opp på bunnen 1978, og omfotografert i 1980. Desverre hadde alle referansepunkter på grunt vann (under 3 m dyp) forsvunnet i 1980, antakelig p.g.a. isgang ("pinnene" var festet til en felles line). Størst endringer hadde skjedd i 7 - 16 m dyp, hvor vekselvis pålagring og erosjon hadde funnet sted. Størrelsesorden på nivåendringer var omkring 2 - 4 cm. Samtidig ble det påvist betydelige

endringer i sediment-type på noen referansepunkter. Eksempelvis var det i ett punkt (9.0 m) et skifte fra løs dy til sandig silt med tydelige erosjonsmerker. Totalt sett var det en netto akkumulering omkring 4 mm/år dypere enn 7 m, mens erosjon og akkumulering balanserte ved omkring 5.5 m dyp.

Med bakgrunn i tidsserie-materialet, ser det ut til å være svært ustabile bunnforhold på denne stasjonen. Det mangler imidlertid data for å vurdere betydningen av dette på undervannsvegetasjonen, fordi alle referansepunkter innenfor vegetasjonsdekkede områder har gått tapt.

6.2.7. Sammenfatning

Stasjonen tilhører de mindre eksponerte lokalitetene i Tyrifjorden. Likevel kan det påvises til dels betydelige endringer i bunnlagene, som viser at omfattende omlagring av bunnmateriale finner sted. Effekten av en slik omlagring ser ut til å være størst under 7 m dyp, med noe forbehold grunnet et ufullstendig datamateriale. Undervannsvegetasjonen stopper brått ved omkring 4 m dyp. Årsak til dette kan være at bunnen dypere ned blir for ustabil. Med hensyn til forekomst og sammensetning av undervannsvegetasjon skiller stasjonen seg lite fra tilsvarende vindeksponerte lokaliteter i Holsfjord-delen av Tyrifjorden. Artsmessig er imidlertid vegetasjonen nokså fattig. I undervannssamfunnets struktur dominerer artenes tendens til å vokse isolert, mens dybdegradienten ikke var framtrædende på denne stasjonen.

6.3. Stasjon TY 3 Onsakervika - Gomnes

6.3.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Denne stasjonen ligger nær utløpet av Storelva. Bunnforhold og bunn-topografi er preget av dette. Elva fører med seg større mengder løsmateriale, som avsettes i deltaområdet. Da stasjonen er middels - sterkt vindeksponert, vil det skje en stadig omflytting av bunnmaterialet. Bunnforholdene er noe avvikende på denne stasjonen, sammenliknet med de fleste andre stasjonene i Tyrifjorden. Dy-aktig bunn er dominerende under 6 - 7 m dyp. En bratt marbakke starter i omkring 4 m dyp, og bunnen er svært løs og ustabil i denne skråningen.

6.3.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Stasjonen har en relativt artsrik vegetasjon. Flere av artene er ikke vanlige i resten av Tyrifjorden. Av artene i tab. 6.3 kan spesielt Sagittaria sagittifolia nevnes i denne sammenheng. Denne arten, som er relativt næringskrevende, hadde sporadisk forekomst i omkring 1 m dyp.

6.3.3. Vegetasjonens dybdefordeling

En framstilling av vegetasjonens dybdefordeling er gitt i fig. 6.6. Steinbunn dominerer på grunt vann (jfr. fig. 6.7). Forekomst av vegetasjon er sparsom i gruntvannsområdet, hvor epilithiske grønnalger er av størst betydning. Størst forekomst har vegetasjonen i 1.5 - 2.5 m dyp. Viktige arter her er Ranunculus peltatus og Nitella opaca. Disse to artene ser ut til å være motstandsdyktige mot hurtig tilslamming og ustabile bunnforhold. Algeforekomst på stasjonen er relativt beskjedne, som det framgår av fig. 6.8 sammenliknet med fig. 6.6.

Tab. 6.3. Tyrifjord st. TY 3. Undervannsvegetasjon 1978-81.

Latinsk navn	z-intervall (z_h ; z_n)	Tyngdepkt. (z_w)	Antall obs.	(z_w) St.avvik	(z_w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotfestet pl.materiale ***						
Ranunculus reptans	(> -0.95 ; -0.95)	-0.95	1	0.00	0.00	0.20
Sagittaria sagittifolia	(> -0.95 ; -1.05)	-0.95	4	0.02	0.01	5.27
Sparganium angustifolium	(> -0.85 ; -1.05)	-0.98	2	0.09	0.07	0.59
Eleocharis acicularis	(> -0.85 ; -1.95)	-1.03	6	0.33	0.14	0.29
Littorella uniflora	(> -0.95 ; -1.52)	-1.31	18	0.18	0.04	9.61
Lobelia dortmanna	(> -1.42 ; -1.42)	-1.42	1	0.00	0.00	0.20
Ranunculus peltatus	(-0.95 ; -2.42)	-1.55	39	0.26	0.04	15.35
Baccillariophyc. indet. (epifyt.)	(-0.52 ; -3.72)	-1.67	52	0.33	0.05	10.10
Nitella opaca	(-0.72 ; -8.95)	-1.67	106	0.69	0.07	5.77
Isoetes lacustris	(-0.85 ; -2.52)	-1.68	68	0.32	0.04	2.11
Myriophyllum alterniflorum	(-0.95 ; -5.62)	-1.69	48	0.50	0.07	3.25
Potamogeton perfoliatus	(-1.72 ; -1.72)	-1.72	1	0.00	0.00	18.75
Isoetes echinospora	(-1.42 ; -1.95)	-1.84	2	0.21	0.15	0.49
Chlorophyc. indet.	(-1.62 ; -6.65)	-2.22	50	0.38	0.05	11.52
Elodea canadensis	(-0.85 ; -6.05)	-2.33	26	1.25	0.25	1.35
Cyanophyc. indet. bentisk	(-4.55 ; -4.95)	-4.75	2	0.20	0.14	0.20
*** Løse skudd ***						
Myriophyllum alterniflorum	(-0.95 ; -4.42)	-1.83	6	0.72	0.29	0.68
Isoetes lacustris	(-2.15 ; -2.15)	-2.15	1	0.00	0.00	0.20
Elodea canadensis	(-1.12 ; -8.25)	-2.48	13	1.47	0.41	0.75
*** Dødt plantemateriale ***						
Littorella uniflora	(-1.05 ; -1.85)	-1.54	4	0.39	0.19	0.63
Myriophyllum alterniflorum	(-1.75 ; -1.75)	-1.75	2	0.00	0.00	0.78
Isoetes lacustris	(-1.35 ; -5.22)	-2.11	10	0.90	0.28	0.57
Nitella opaca	(-5.45 ; -5.45)	-5.45	1	0.00	0.00	1.56

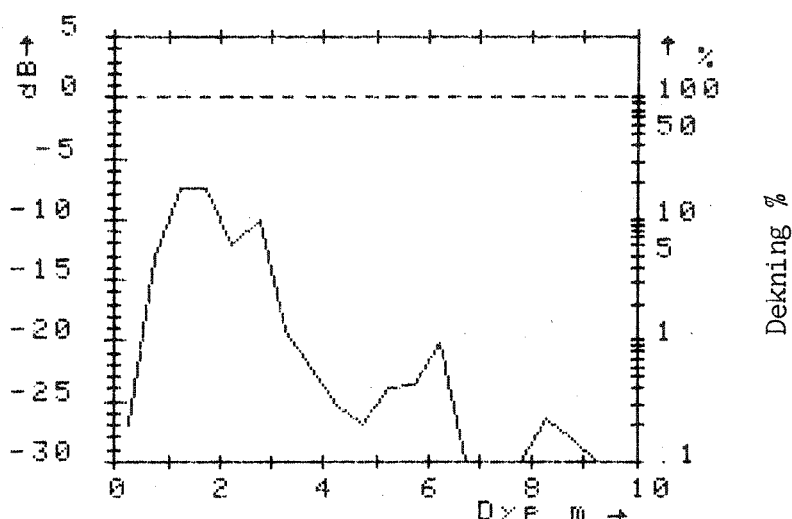


Fig. 6.6. Tyrifjord st. TY 3. Dybdefordeling av undervannsvegetasjon 1978-81.

Spesielt for stasjon TY 3 er den store forekomsten av løse revne planteskudd på dypt vann. Dette vises som markerte topper på fordelingskurvene i dybdeintervallet 5 - 9 m. Spesielt Elodea canadensis finnes ofte som løse, ikke rotfestede småplanter (jfr. tab. 6.3).

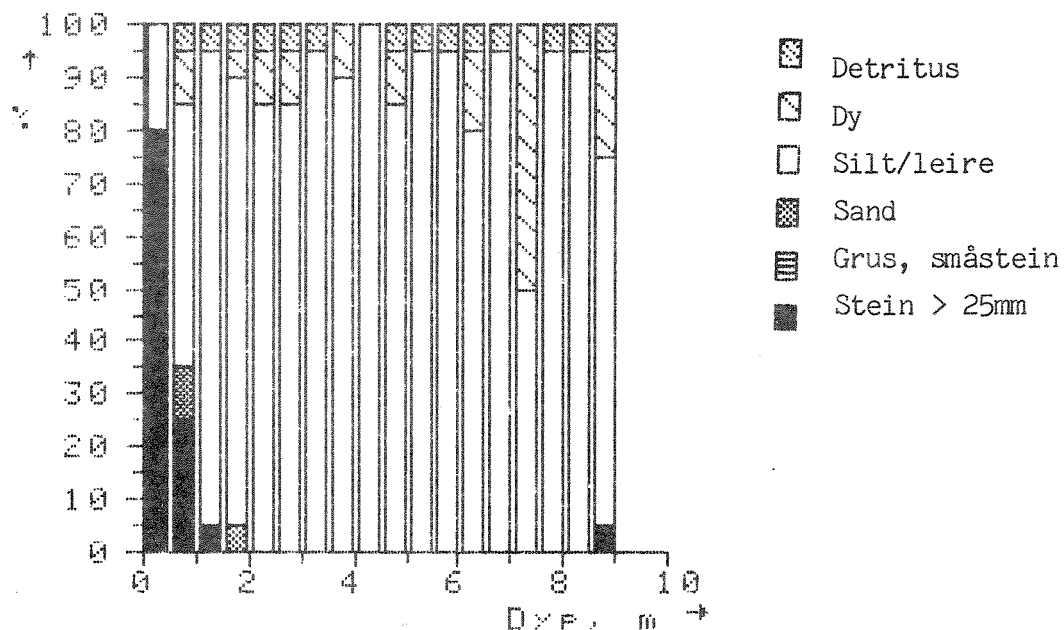


Fig. 6.7. Tyrifjord st. TY 3. Sedimentforekomst mot dyp.

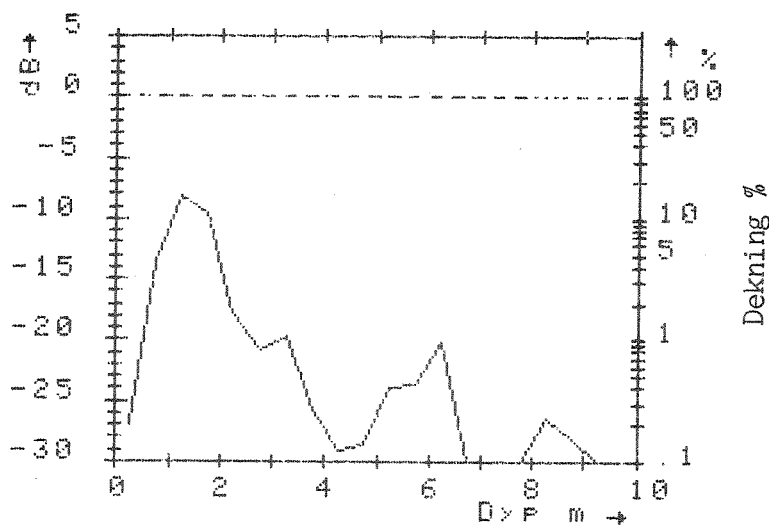


Fig. 6.8. Tyrifjord st. TY 3. Dybdefordeling av vegetasjon. Uten bentiske el. epifyttiske alger.

Marbakkens plassering kommer fram som et markert minimum i fordelingskurvene omkring 4 - 5 m dyp (jfr. fig. 6.6). De ustabile bunnforholdene, p.g.a. marbakken og stasjonens eksponeringsgrad, kan ha begrenset forekomsten av Isoetes lacustris. Dybdefordelingen av I.lacustris er gitt i fig. 6.9. Ugunstige vekstforhold for I.lacustris avspeiles også i svært lav dekning (maksimum omkring -20 dB i 2 m dyp, jfr. fig. 6.9).

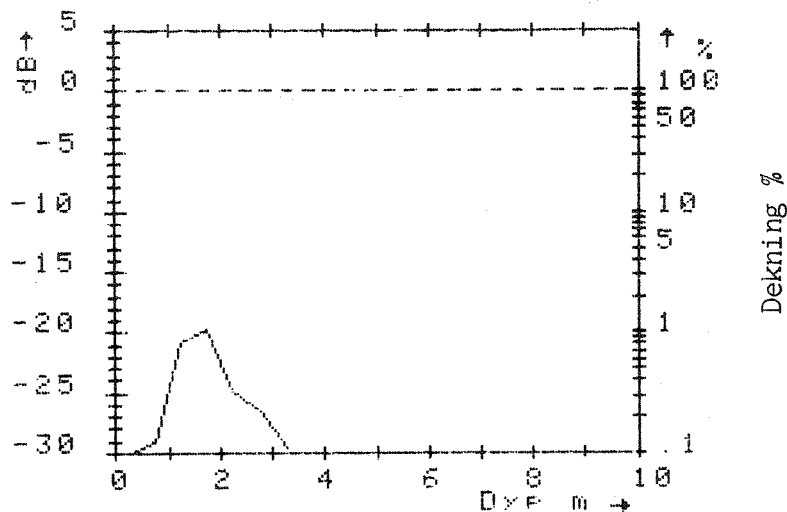


Fig. 6.9. Tyrifjord st. TY 3. Dybdefordeling av Isoetes lacustris 1978-81.

6.3.4. Samfunnsstrukturer

En numerisk strukturanalyse (metode:PCO) er utført på det foreliggende datamaterialet. Ordinasjonen viser at samfunnsstrukturen er noe mer kompleks på denne stasjonen enn det som ellers er vanlig på Tyrifjord-lokalitetene. Forklaringsgrad på akse nr.1 er nokså lav, bare 60%. Tilsammen forklarer de to første dimensjonene (aksene) omkring 79% av total-variansen i datamaterialet. Resultatet av ordinasjonen er satt opp i fig. 6.10. En hovedgradient sammenfaller med artenes dybdefordeling. Arter som Nitella opaca og epilithiske grønnalger plasseres ved ytterpunktene av denne gradienten, mens de fleste andre artene danner en sentralt beliggende 'mellom'gruppe. Akse nr.2 avspeiler enkeltartenes tendens til isolert forekomst. Dette gjelder spesielt Ranunculus peltatus. Imidlertid er denne dimensjonens forklaringsgrad bare 19%, og dette viser at dybdegradienten er den helt dominerende i samfunnets struktur.

6.3.5. Spesielle arter

Ved en befaring i 1976 ble Elodea canadensis påvist for første gang i Tyrifjorden på denne stasjonen. Etter 1976 har Elodea gradvis fått større forekomst, men uten å innta noen dominerende rolle i samfunnet. Dekningsgraden ligger gjennomsnittlig omkring -20 dB. Som det framgår av tab. 6.3 forekommer Elodea på større dyp enn de fleste andre artene. Dybdegrensen for fastsittende planter var 6.0 m.

6.3.6. Sammenfatning

Stasjonen avviker på mange måter fra det vanlige mønsteret for stasjoner i Tyrifjorden. Påvirkningen fra Storelva vises i en avvikende sedimentfordeling, hvor dyktig bunnmateriale er dominerende. En markert marbakke kan tilskrives lokale strømningsforhold, forårsaket av Storelva. Denne marbakken, med stor forekomst av løst, ustabil bunnmateriale, setter en stopp for mange arters ekspansjon mot dypere vann. Dette vises bl.a. ved at dybdegrensene for Isoetes lacustris og Littorella uniflora ligger vesentlig høyere opp enn forventet.

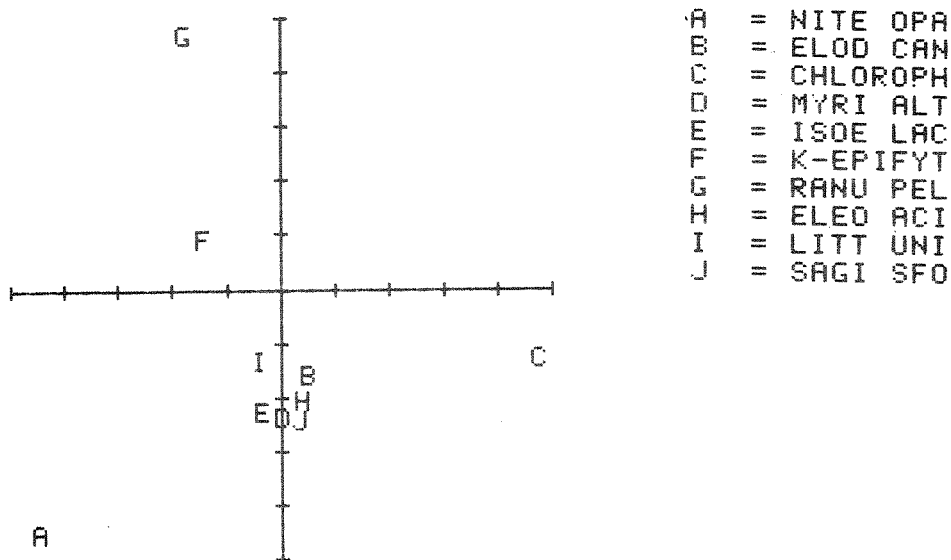


Fig. 6.10. Tyrifjord st. TY 3. Artsordinasjon (PCO).
Forklaringsgrad 89%.

Stasjonen har en relativt artsrik undervannsvegetasjon, med flere arter som ellers er uvanlige i Tyrifjorden. Årsaken kan være en lokalt gunstigere næringstilstand, via tilførsler med Storelva. Samfunnsstruktur i undervannsvegetasjonen preges fullstendig av en dybdegradient.

6.4. Stasjon TY 5 Frognøya, Breivika

6.4.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Stasjonen er i en bukt på innsida av Frognøya, og er lite eksponert for vind- og bølgeslagspåvirkning. I strandsonen, ned til omkring 0.5 m dyp, er bunnen sandig og under stadig omsortering. Selve bukta er nokså grunn langt utover, hvor 2-3 m dyp finnes mer enn 50 m fra land. En markert marbakke starter rundt 5 m dyp, og bunnen flater først ut omkring 8-10 m dyp.

6.4.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Artsregistreringene fra stereofotografering er satt opp i tab. 6.4. Stasjonen er middels artsrik. I tillegg til artene i tab. 6.4 kan følgende nevnes: Sagittaria sagittifolia (sparsomt, ned til 0.4 m), Potamogeton natans (enkeltvis) og Sparganium angustifolium (små bestander i dybdeintervallet 0.2-0.7m).

Tab. 6.4. Tyrifjord st. TY 5. Undervannsvegetasjon 1979.

Latinsk navn	z-intervall (z _h ; z _n)	Tyngdepkt. (z _w)	Antall obs.	(z _w) St.avvik	(z _w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotrestet pl.materiale ***						
Eleocharis acicularis	(> -1.20 ; -1.20)	-1.20	1	0.00	0.00	0.10
Isoetes echinospora	(> -1.00 ; -1.50)	-1.33	7	0.14	0.05	10.27
Littorella uniflora	(> -1.00 ; -2.20)	-1.36	14	0.19	0.05	41.41
Baccillariophyc. indet. (epifyt.)	(-1.00 ; -2.50)	-1.77	35	0.41	0.07	45.21
Myriophyllum alterniflorum	(> -1.00 ; -2.80)	-1.91	14	0.54	0.14	1.88
Isoetes lacustris	(-1.00 ; -2.50)	-2.00	35	0.32	0.05	41.52
Cyanophyc. indet. bentisk	(-2.70 ; -2.70)	-2.70	1	0.00	0.00	0.10
Ranunculus peltatus	(-2.70 ; -2.70)	-2.70	1	0.00	0.00	1.56
Nitella opaca	(-2.20 ; -3.50)	-2.86	12	0.29	0.08	1.46
Elodea canadensis	(-2.20 ; -3.50)	-2.90	9	0.23	0.08	10.20
Chlorophyc. indet.	(-2.90 ; -2.90)	-2.90	3	0.00	0.00	0.23
Spongilla cf. lacustris	(-2.20 ; -8.40)	-7.88	4	1.69	0.84	1.71
*** Løse skudd ***						
Myriophyllum alterniflorum	(-1.20 ; -3.20)	-2.65	5	0.69	0.31	1.17
*** Dødt plantemateriale ***						
Isoetes lacustris	(-2.90 ; -3.00)	-2.99	3	0.03	0.02	0.46
Myriophyllum alterniflorum	(-2.60 ; -3.50)	-3.02	3	0.43	0.25	0.29

6.4.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Fordelingen av undervannsvegetasjon mot dyp er satt opp i fig. 6.11 og sedimentfordelingen i fig. 6.12. Stasjonens beskyttede plassering kommer tydelig fram i begge figurer. Dominerende sedimenttype er fin silt (jfr. fig. 6.12).

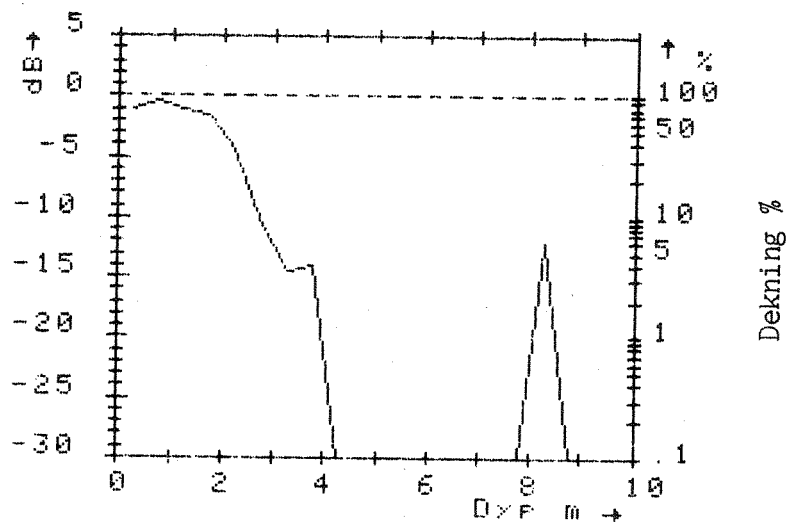


Fig. 6.11. Tyrifjord st. TY 5. Fordeling av makrofyttsamfunn mot dyp.

Dekning av vegetasjon er høy, omkring -1 dB helt inn til ca. 0.5 m dyp. Som det også framgår av tab. 6.4 er isoetidevegetasjonen det dominerende vegetasjonselementet. Fra omkring 2.5 m dyp avtar

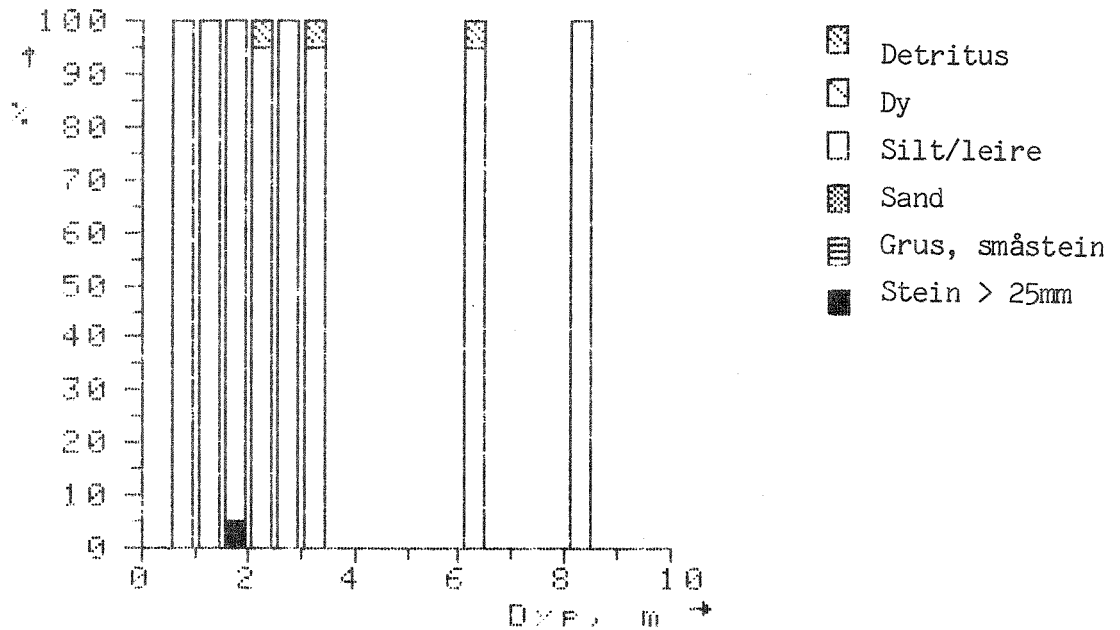


Fig. 6.12. Tyrifjord st. TY 5. Sediment-forekomst mot dyp.

dekningen gradvis, og fastsittende karplanter er ikke observert under 3.5 m dyp. Spesielt for stasjonen er dypvannsforekomsten av ferskvannssvampen Spongilla cf. lacustris. Dette kommer fram i fig. 6.11 som en markert topp ved ca. 8 m dyp.

Dybdefordelingen av Isoetes lacustris er gitt i fig. 6.13. Maksimumdekning av denne arten er i 2 m dyp. Nedre dybdegrense er relativt høytliggende, ved 2.5 m dyp (jfr. tab. 6.4).

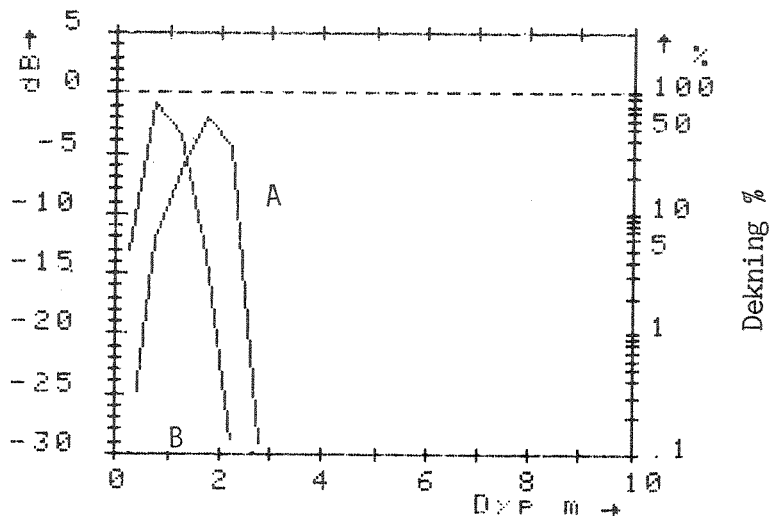


Fig. 6.13. Tyrifjord st. TY 5. Dybdefordeling av Isoetes lacustris (A) og Littorella uniflora (B).

6.4.4. Samfunnsstrukturer

Stasjonens undervannsvegetasjon preges av tre arter : isoetidene Littorella uniflora og Isoetes lacustris, sammen med langskuddsarten Elodea canadensis. Isoetidene danner et s.k. "vegg-til-vegg" teppe (Moss og Volden, 1980) fra omkring 1 m dyp og ned til rundt 2 m dyp. Øverst er det Littorella uniflora som er dominerende art, mens Isoetes lacustris overtar hovedrollen i dybdeintervallet 1.5-2.5 m. Elodea canadensis dannet 1979 flekkvis tettere kolonier i utkanten av isoetidebestandene, fra omkring 2.2 m dyp og ned til ca. 3.5 m dyp. Det kunne ikke påvises noen signifikante assosiasjoner mellom Elodea og de øvrige artene. Tvertimot bar Elodea-koloniene preg av å være relativt nyetablerte, og arten hadde uten problem inntatt en dybdenisje hvor konkurranse fra andre arter var beskjedent.

I øvre del av Elodea's forekomstområde vokse arten delvis i et "sjikt" over isoetidene. Det kunne ikke spores redusert forekomst av isoetidene der hvor Elodea var hyppig. Da Elodea antakelig er nylig etablert på denne stasjonen, kan konkurranseforholdene her endres med tida.

6.4.5. Spesielle arter

Stasjonen har flere arter som ellers er uvanlige i Tyrifjorden : Elodea canadensis, Sagittaria sagittifolia, og Sparganium angustifolium. Disse artene har tildels ulike økologiske krav, og det kan vanskelig slutes noe om økologiske forhold på stasjonen på grunnlag av de tre nevnte artene. Med sikkerhet er Elodea nyetablert på stasjonen. Forekomsten kan dateres (basert på koloniernes utviklingsgrad) til omkring 1977.

6.4.6. Sammenfatning

Denne stasjonen tilhører Tyrifjordens minst vind- og bølgeeksponerte områder. Både sediment og vegetasjon bærer preg av dette. Typisk for stasjonen er dominansen av isoetide-artene (Littorella uniflora, Isoetes lacustris). Disse artene stopper brått ved omkring 2.5 dyp. Dypvanns-"nisjen" er okkupert av bl.a. Elodea canadensis og Spongilla cf. lacustris. Etableringen av Elodea på denne stasjonen ser ikke ut til å ha endret de innbyrdes konkurranseforholdene i undervannsamfunnet nevneverdig. Imidlertid kan dette forandre seg, dersom Elodea ekspanderer vesentlig. Stasjonen kan derfor ventes å vise betydelige tidsendringer.

6.5. Stasjon TY 6 Røysetangen

6.5.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Stasjonen er sterkt vind- og bølgeslagsekspontert. Stein er dominerende bunnmateriale i strandsonen. Ved dykking viste det seg å være svært langgrunt, og prøvetaking ble derfor foretatt bare ned til omkring 4 m dyp. Ingen definert marbakke kunne påvises.

6.5.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Denne stasjonen er svært artsfattig, som det framgår av tab. 6.5 nedenfor.

Tab. 6.5. Tyrifjord st. TY 6. Undervannsvegetasjon 1979.

Latinsk navn	z-intervall (z_h ; z_n)	Tyngdepkt. (z_w)	Antall obs.	(z_w) St.avvik	(z_w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotfestet pl.materiale ***						
Chlorophyc. indet.	(-0.60 ; -1.70)	-1.21	18	0.27	0.06	6.36
Isoetes ecninospora	(-0.90 ; -1.80)	-1.48	7	0.16	0.06	5.50
Myriophyllum alterniflorum	(-1.10 ; -2.60)	-1.65	9	0.51	0.17	19.29
Littorella uniflora	(-1.00 ; -2.80)	-1.78	23	0.51	0.11	7.41
Baccillariophyc. indet. (epifyt.)	(-0.60 ; -2.80)	-2.02	43	0.53	0.08	22.54
Isoetes lacustris	(-1.30 ; -2.80)	-2.41	27	0.28	0.05	19.79

6.5.3. Vegetasjonens dybdefordeling

I fig. 6.14 er dybdefordelingen av vegetasjon på denne stasjonen framstilt. Stasjonens eksponeringsgrad kommer tydelig fram i fordelingskurven. I strandområdet dominerer steinbunn (se fig. 6.15).

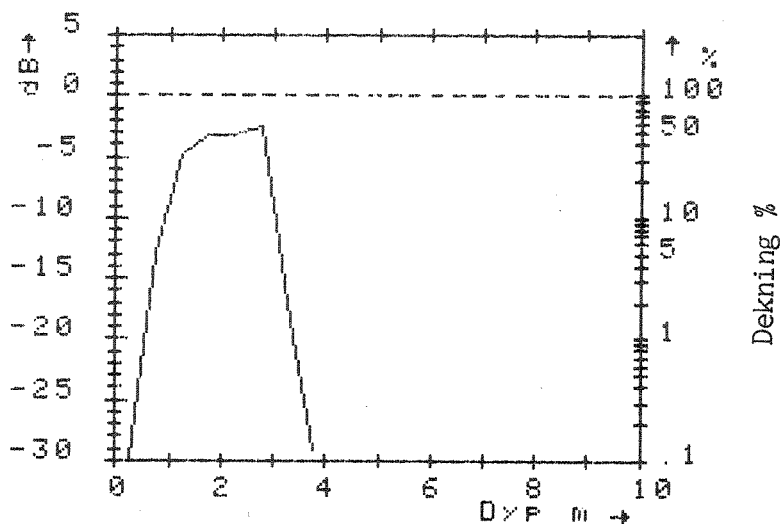


Fig. 6.14. Tyrifjord st. TY 6. Dybdefordeling av vegetasjon 1979.

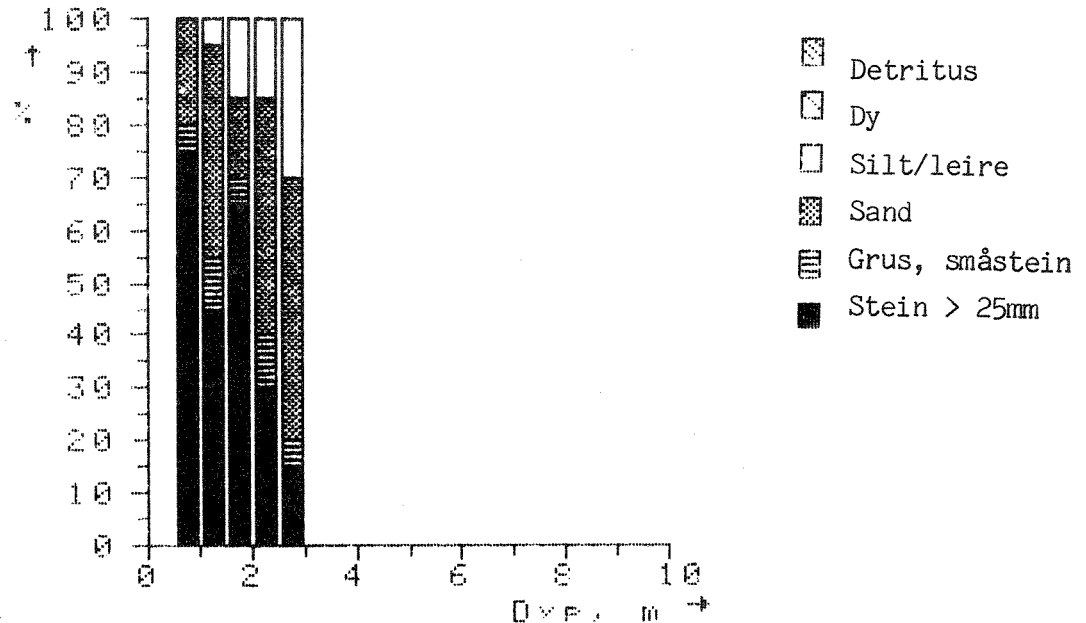


Fig. 6.15. Tyrifjord st. TY 6. Sediment-fordeling mot dyp.

På noe dypere vann er sandige sedimenter av stor betydning (jfr. fig. 6.15). Grønnalge-begroing på stein er det eneste vegetasjonselementet i dybdeintervallet 0.0-0.9 m. Makrovegetasjonen når full utvikling fra omkring 1.5 m dyp. Ut til 2.8 m dyp danner isoetidene Littorella uniflora og Isoetes lacustris flekkvis sammenhengende bestander. Ved omlag 3 m dyp stopper all vegetasjon brått. Da det ikke foreligger tilstrekkelige data fra større dyp, er det uvisst om stasjonen har forekomst av et dypvannssamfunn tilsvarende det som kan finnes andre steder i Tyrifjorden.

6.5.4. Samfunnsstrukturer

På denne stasjonen er vegetasjonen svært lite strukturert. De dominerende isoetidene (Littorella og Isoetes lacustris) vokser om hverandre, uten noen form for adskilt sonering. Sammen med isoetidene forekommer også Myriophyllum alterniflorum, men denne arten har en tendens til å danne en egen sone rundt 1.5 m dyp. Skarpe sonegrenser finnes imidlertid ikke.

Inntrykket av en lite strukturert undervannsvegetasjon bekreftes ved ordinasjon (metode:PCO). Forklaringsgrad på akse nr.1 er 77%. De to første dimensjoner (akser) står for 94% av total-variansen i data-materialet.

Som fig. 6.16 viser er igjen akse nr.1 en klar dybdegradient, mens neste dimensjon (akse nr.2) viser artenes tilbøyelighet til å forekomme isolert.

6.5.5. Spesielle arter

Stasjonen er som tidligere nevnt, svært artsfattig og har ingen spesielle arter.

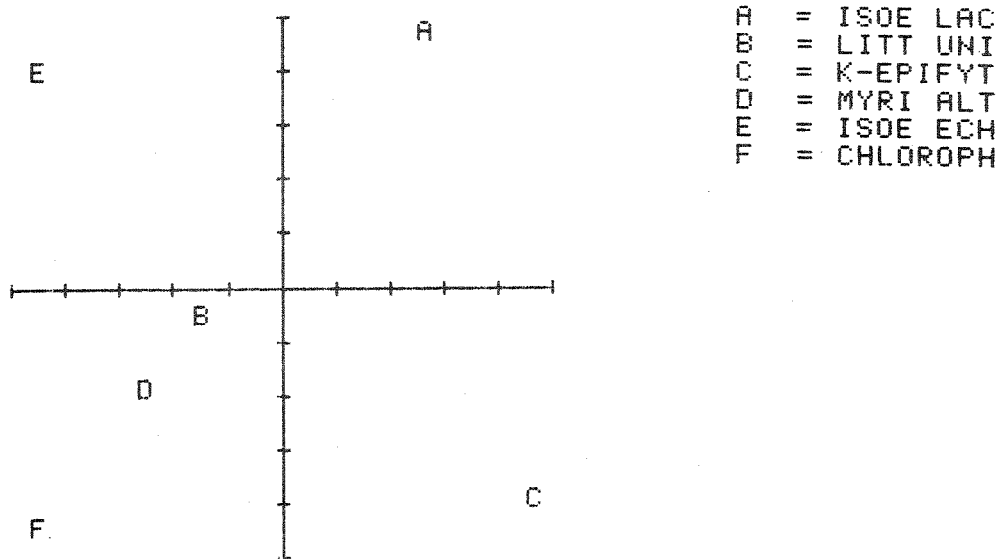


Fig. 6.16. Tyrifjord st. TY 6. Artsordinasjon (PCO).
Forklaringsgrad 94% i to dimensjoner.

6.5.6. Sammenfatning

Denne stasjonen er typisk for eksponerte strandavsnitt i Tyrifjorden. I strandsonen dominerer stein som bunnmateriale, og dette gir små muligheter for etablering av karplanter i gruntvannsområdet over ca. 1 m dyp. Størst forekomst av vegetasjon er i 1.5-2.5 m dyp. De beskjedne dybdegrensene på denne stasjonen (jfr. tab. 6.5) kan skyldes sterk erosjon på en langgrunn strandplattform. Stor forekomst av sandig bunnmateriale tyder i samme retning.

De foreliggende data antyder at denne stasjonen er i biologisk likevekt. Ytre miljøkrefter bestemmer utvikling og fordeling av vegetasjon, og reduserer betydningen av interspesifikk konkurranse. Dette kommer tydelig fram i den manglende sonering av de viktigste isoetide-artene på denne stasjonen. Numerisk strukturanalyse (ordinasjon) bekrefter at hovedgradienten i samfunnet går langs dyp.

6.6. Stasjon TY 7 Bønsnes

6.6.1. Generell stasjonsbeskrivelse

I likhet med foregående stasjon (st. TY 6) er dette en sterkt vind- og bølgeslagsekspontert stasjon. Stein er dominerende bunnmateriale helt ned til omkring 2 m dyp. En slak marbakke starter ved 5-6 m dyp. Mellom det steinete gruntvannsområdet og marbakken er bunnen temmelig flat, og dominert av finpartikulært bunnmateriale. Sandig bunn kommer inn som hovedtype ved marbakken.

6.6.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Stasjonen er artsfattig. Observerte arter er satt opp i tab. 6.6 nedenfor.

Tab. 6.6. Tyrifjord st. TY 7. Undervannsvegetasjon 1980.

Latinsk navn	z-intervall (z _n ; z _n)	Tyngdepkt. (z _w)	Antall obs.	(z _w) St.avvik	(z _w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotfestet pl.materiale ***						
Chlorophyc. indet.	(> -1.20 ; -6.10)	-1.31	13	0.38	0.10	39.05
Littorella uniflora	(-2.10 ; -2.20)	-2.17	3	0.05	0.03	7.29
Isoetes echinospora	(-2.20 ; -2.20)	-2.20	2	0.00	0.00	1.56
Myriophyllum alterniflorum	(-3.00 ; -4.00)	-3.50	2	0.50	0.35	6.25
Spongilla cf. lacustris	(-2.20 ; -4.60)	-3.66	13	0.71	0.20	0.77
Baccillariophyc. indet. (epifyt.)	(-2.10 ; -4.70)	-3.70	62	0.69	0.09	3.13
Isoetes lacustris	(-2.10 ; -4.70)	-3.87	74	0.41	0.05	21.04
Nitella opaca	(-4.10 ; -4.70)	-4.22	9	0.05	0.02	12.42
*** Dødt plantemateriale ***						
Isoetes lacustris	(-3.80 ; -4.60)	-3.99	5	0.24	0.11	0.90

6.6.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Bunnforholdene bestemmer klart dybdefordelingen av vegetasjon på denne stasjonen, som det framgår av fig. 6.17 sammenliknet med fig. 6.18. I dybdeintervallet 0-2 m er bunnen grovsteinet, og mangler all vegetasjon bortsett fra grønnalgebegroing på steinene. Under 2 m dyp blir bunnen preget av siltmateriale, og en artsfattig vegetasjon er til stede. Dominerende art på stasjonen er Isoetes lacustris, som forekommer helt ned til 4.7 m dyp (jfr. tab. 6.6 og fig. 6.19). Tyngdepunktet for bestandene av I.lacustris ligger ved 3.5-4 m dyp.

Det er et karakteristisk trekk for denne, såvel som andre sterkt eksponerte lokaliteter i Tyrifjorden, at Isoetes lacustris har sin dybdefordeling forskjøvet nedover, med tyngdepunktet liggende på større dyp. Den nedre dybdegrensen for I.lacustris er åpenbart dynamisk og kan endres gjennom tiden. Dette vises ved forekomsten av nylig døde individer av I.lacustris i dybdeområdet 3.8-4.6 m.

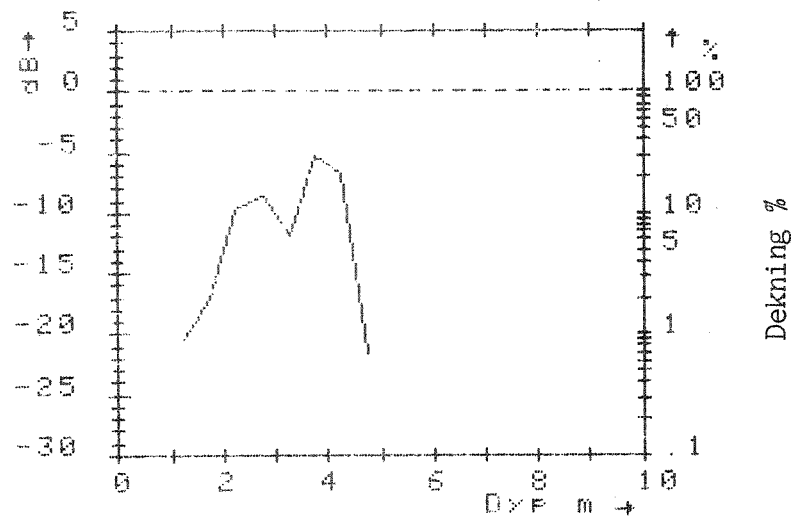


Fig. 6.17. Tyrifjord st. TY 7. Dybdefordeling av vegetasjon 1980.

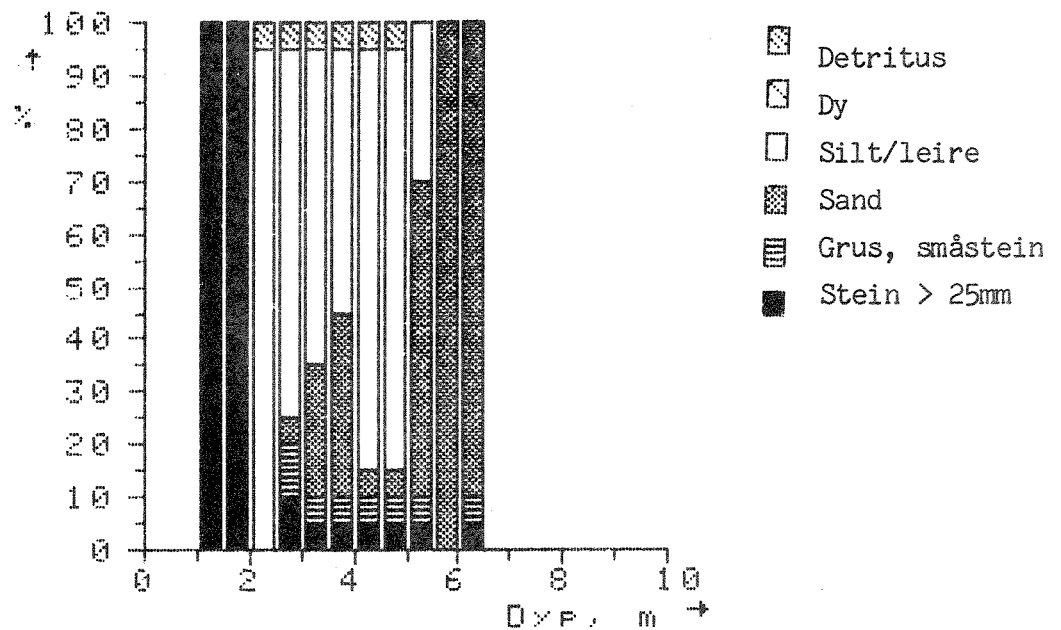


Fig. 6.18. Tyrifjord st. TY 7. Sediment-fordeling mot dyp.

6.6.4. Spesielle arter

Ingen spesielle arter ble observert på denne artsfattige stasjonen.

6.6.5. Samfunnsstrukturer

Undervannssamfunnet på denne stasjonen er fullstendig preget av Isoetes lacustris, som forekommer med sparsom innblanding av andre arter. I nedre del av Isoetes-sonen kommer det inn et fragmentarisk dypvannssamfunn, hvor kransalgen Nitella opaca stedvis er vanlig. Ingen skarpe grenser mellom Isoetes- og Nitella-sonene ble funnet.

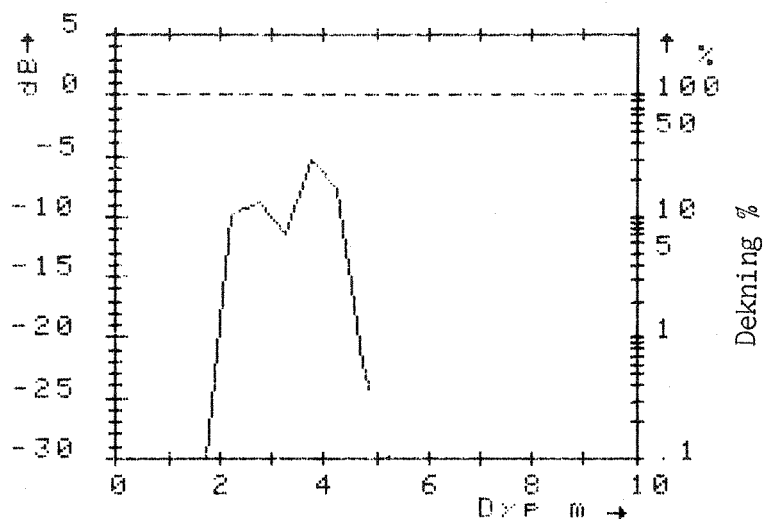


Fig. 6.19. Tyrifjord st. TY 7. Dybdefordelingen av *Isoetes lacustris*.

Undervannssamfunnet på stasjonen må karakteriseres som lite strukturert.

Numerisk ordinasjon (metode:PCO) bekrefter dette inntrykket. Forklaringsgrad på akse nr.1 er 72%, og de to første dimensjoner omfatter i alt omkring 94% av materialets total-varians.

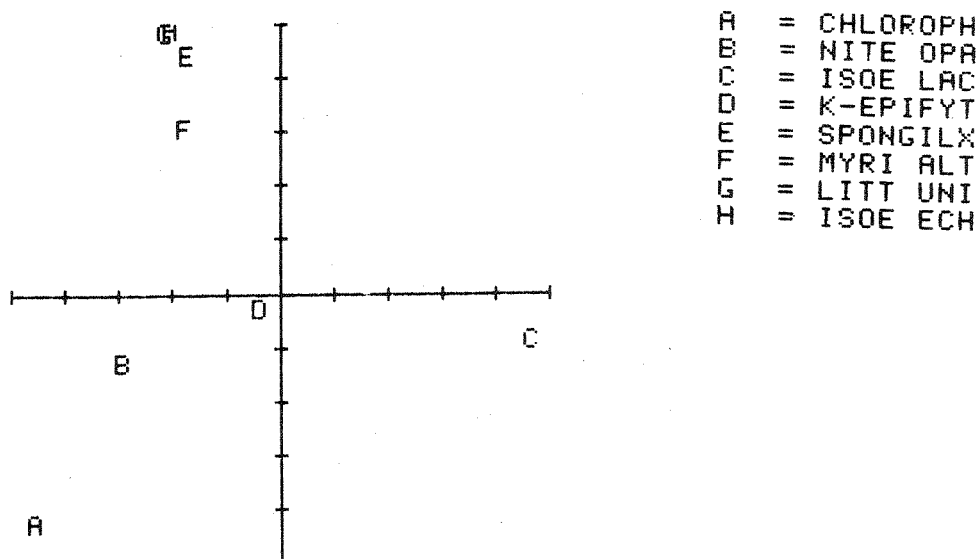


Fig. 6.20. Tyrifjord st. TY 7. Artsordinasjon (PCO). Forklaringsgrad 94% på to dimensjoner.

Som fig. 6.20 viser er akse nr.1 helt dominert av Isoetes lacustris. I neste dimensjon separeres artene enkeltvis etter sin tendens til å forekomme isolert. Noen klar dybdegradient kommer ikke fram ved denne ordinasjonen.

6.6.6. Sammenfatning

Stasjonen er representativ for sterkt vind- og bølgeslagseksponeerte strandstrekninger i Tyrifjorden. Steinete bunnmateriale dominerer fullstendig ned til omlag 2 m dyp, og forhindrer etablering av eventuelle karplanter her.

Undervannssamfunnet er lite strukturert; isoetiden Isoetes lacustris utgjør hovedtyngden av vegetasjonsdekket. Tyngdepunktet for Isoetes er forskjøvet til 3.5-4 m dyp, antakelig p.g.a. stasjonens eksponeringsgrad. Vegetasjonsbildet som denne stasjonen viser, synes å være stabilt over tiden. Få endringer kan ventes.

6.7. Stasjon TY 8 Borgenvika

6.7.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Stasjonen ligger inne i en større bukt (Sælabonn), og er middels eksponert for vind- og bølgeslag. Bunnen skråner slakt utover, uten å danne noen klart adskilt marbakke innenfor det undersøkte dybdeområdet (ned til 7 m). Langs land dominerer stein- og sandbunn. Helofyttvegetasjon finnes bare i beskjedne mengder (små bestander av Equisetum fluviatile og Carex acuta).

6.7.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Som tab. 6.7 viser, er denne stasjonen middels rik på undervannsarter.

Dominerende arter er Myriophyllum alterniflorum, Isoetes lacustris og Nitella opaca.

6.7.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Dybdefordelingen av det totale bunnsamfunnet (ikke inkl. dødt materiale) er vist i fig. 6.21 og sedimentforekomst i fig. 6.22 neste side. På denne stasjonen spiller ulike algegrupper en viktig rolle i det totale vegetasjonsbildet. På grunt vann (< 1m) forekom grønnealger hyppig på stein, mens bentiske blågrønnealger var vanlige mellom 3.8 og 7 m dyp. Blågrønnealgebevoksningen hadde imidlertid nokså lav dekningsgrad (jfr. tab. 6.7).

Det samlede bunnsamfunnet viste en klar topp i dekning mellom 2 og 4 m dyp (fig. 6.21). Maksimaldekning var på mykbunn, jfr. fig. 6.22. I fig. 6.23 er fordelingen av karplanter satt opp. Det framgår av denne figuren at karplantene viser samme hovedfordeling som totalsamfunnet, men forekomst på grunt og dypt vann er svært lav. Nedre grense for karplanter var ved 5.0 m dyp (Isoetes lacustris). På grunt vann var bunnssubstratet uegnet for etablering med karplanter. Dominerende art på sandig bunn i dybdeområdet 1-2 m var Myriophyllum alterniflorum. Bildematerialet demonstrerer at Myriophyllum forekommer på en til dels svært ustabil bunn, bl.a. er det tydelige bølgeslagsmerker omkring plantene.

Tab. 6.7. Tyrifjord st. TY 8. Undervannsvegetasjon 1979.

Latinsk navn	z-intervall (z_h ; z_n)	Tyngdepkt. (z_w)	Antall obs.	(z_w) St.avvik	(z_w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotfestet pl.materiale ***						
Chlorophyc. indet.	(-0.79 ; -1.39)	-1.05	9	0.09	0.03	40.19
Isoetes echinospora	(> -1.59 ; -1.79)	-1.72	2	0.09	0.07	0.59
Myriophyllum alterniflorum	(> -1.09 ; -2.79)	-1.92	27	0.35	0.07	13.81
Littorella uniflora	(> -1.09 ; -2.79)	-1.97	7	0.33	0.12	5.39
Eleocharis acicularis	(> -2.19 ; -2.19)	-2.19	1	0.00	0.00	0.20
Subularia aquatica	(> -1.99 ; -2.49)	-2.24	2	0.25	0.18	0.20
Spongilla cf. lacustris	(-2.59 ; -3.19)	-2.71	2	0.24	0.17	0.24
Isoetes lacustris	(-1.29 ; -4.99)	-2.83	41	0.53	0.08	62.66
Baccillariophyc. indet. (epifyt.)	(-1.09 ; -3.99)	-2.97	42	0.55	0.09	19.86
Utricularia minor	(-3.09 ; -3.09)	-3.09	1	0.00	0.00	0.20
Nitella opaca	(-2.19 ; -6.99)	-4.61	33	1.05	0.18	11.10
Cyanophyc. indet. bentisk	(-3.79 ; -6.99)	-5.78	32	0.55	0.10	4.72
*** Løse skudd ***						
Nitella opaca	(-6.79 ; -6.79)	-6.79	1	0.00	0.00	0.20
Myriophyllum alterniflorum	(-6.99 ; -6.99)	-6.99	1	0.00	0.00	0.20
*** Dødt plantemateriale ***						
Isoetes lacustris	(-3.79 ; -4.19)	-3.99	2	0.20	0.14	0.78
Myriophyllum alterniflorum	(-6.79 ; -6.79)	-6.79	1	0.00	0.00	0.20

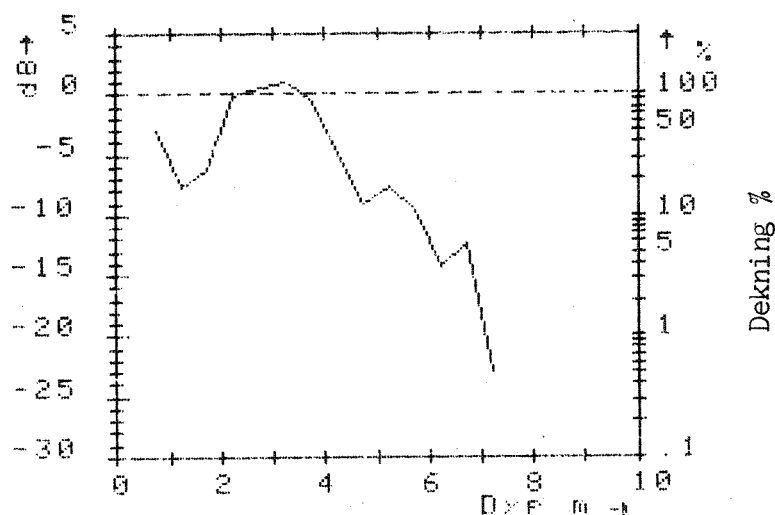


Fig. 6.21. Tyrifjord st. TY 8. Dybdefordeling av vegetasjon 1979.

Dypere ned, fra omkring 2 m dyp, overtar Isoetes lacustris som den dominerende arten (se fig. 6.24). Tyngdepunktet for Isoetes lacustris ligger relativt dypt, ved 2.8 m dyp. Nedre del av Isoetes lacustris-sonen overlapper en sone med dominans av Nitella opaca. Dybdegrensen for Nitella var ved 7.0 m dyp.

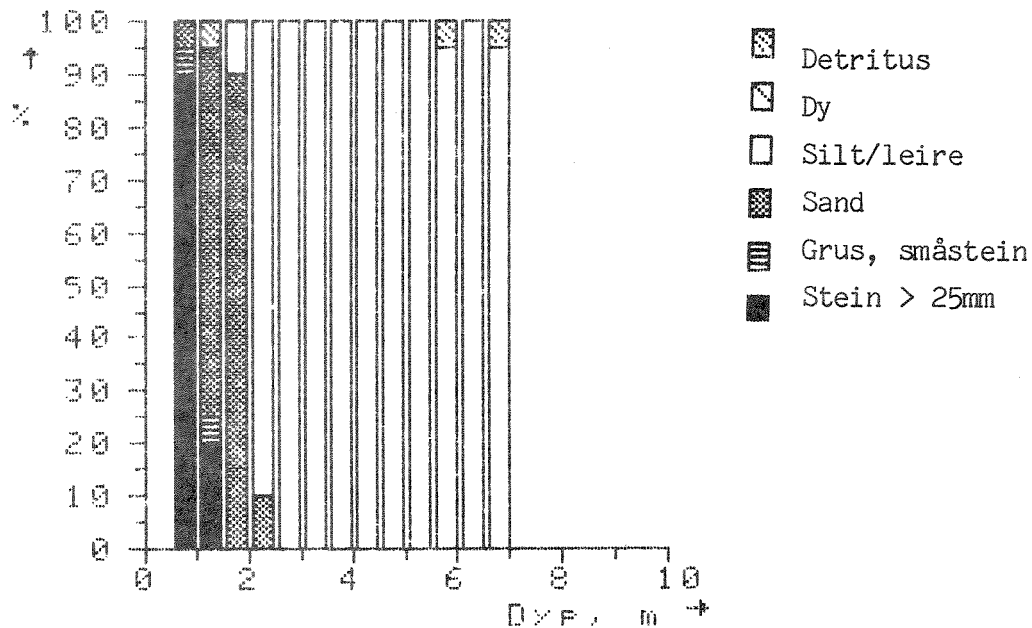


Fig. 6.22. Tyrifjord st. TY 8. Sedimentforekomst mot dyp.

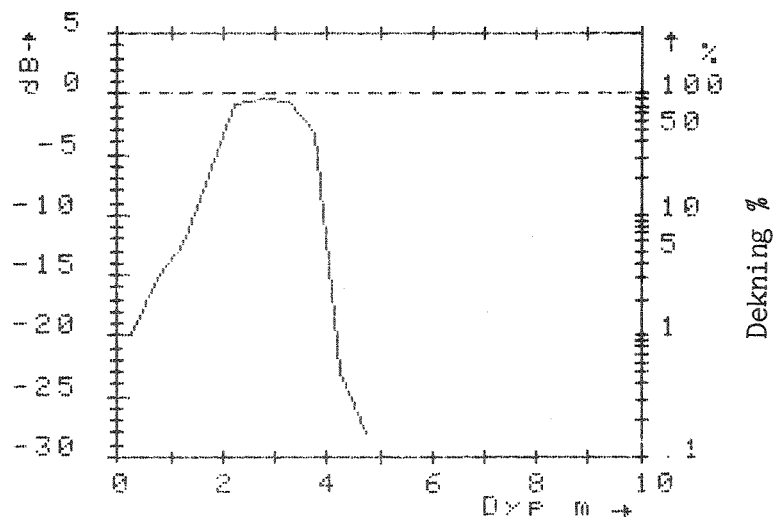


Fig. 6.23. Tyrifjord st. TY 8. Dybdefordeling av karplanter.

6.7.4. Samfunnsstrukturer

På denne stasjonen er sonasjon godt utviklet i undervannsvegetasjonen. Numerisk strukturanalyse (metode:PCO) viser at samfunnet på stasjonen har en markert indre struktur. Forklaringsgrad på første dimensjon (akse) er relativt lav i denne ordinasjonen, bare 54%. De to første dimensjonene dekker ialt 89% av datamaterialets totalvarians. Resultatet av ordinasjonen er gitt i fig. 6.25 neste side. Som fig. 6.25 viser er akse nr.1 uttrykk for enkeltartenes innbyrdes forhold til samfunnets dominerende art, *Isoetes lacustris*. På neste akse avspeiles derimot en svært tydelig dybdegradient, noe som var ventet på bakgrunn av samfunnets åpenbare sonasjon.

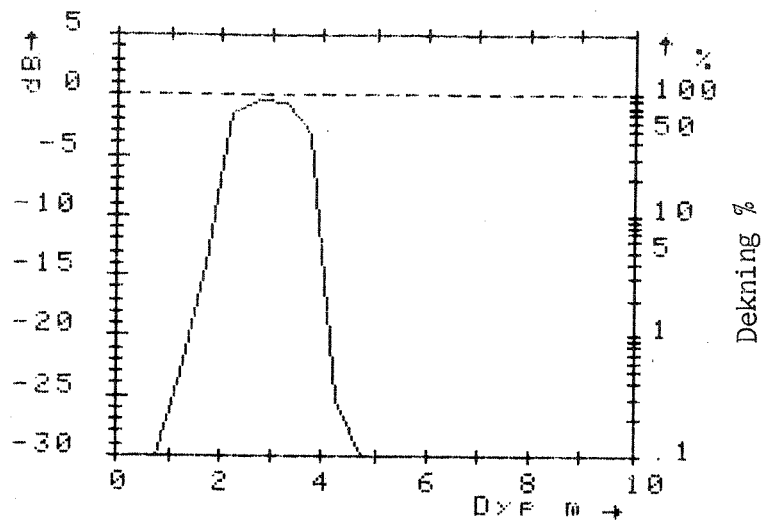


Fig. 6.24. Tyrifjord st. TY 8. Dybdefordeling av Isoetes lacustris.

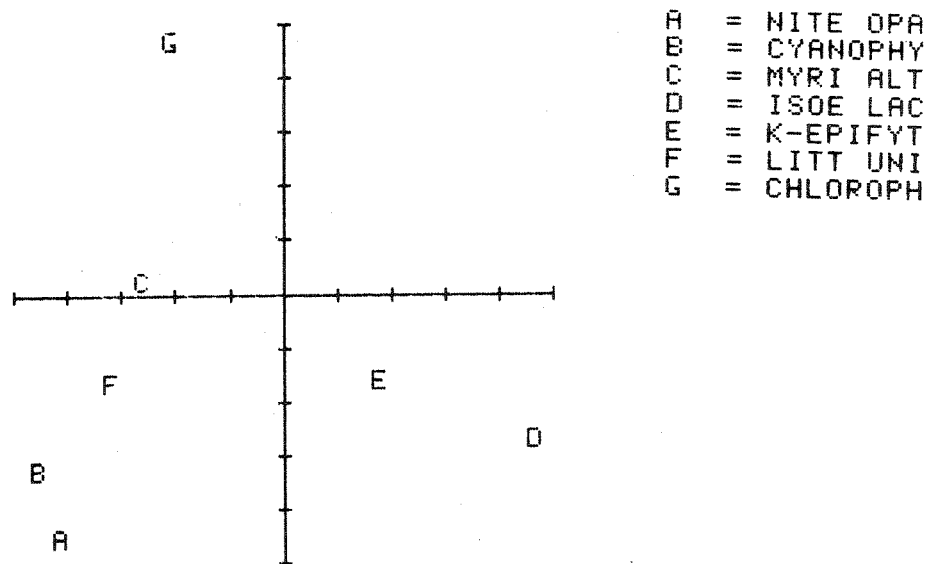


Fig. 6.25. Tyrifjord st. TY 8. Artsordinasjon (PCO).
Forklaringsgrad 89% i to dimensjoner.

6.7.5. Spesielle arter

På denne stasjonen ble Utricularia minor, som ellers er sjelden i Tyrifjorden, registrert med sporadisk forekomst på bildematerialet. Denne arten, som til en viss grad lever frittflytende nær bunnen, er registrert inne i helofyttbestand v. Vikersund.

6.7.6. Sammenfatning

Stasjonen representerer en interessant lokalitetstype i Tyrifjorden, dvs. langgrunne bukter uten dannelse av marbakke. Den høyere vegetasjonen er middels artsrik. Undervannssamfunnet viser en svært tydelig sonasjon. Dette kommer fram såvel i artenes individuelle dybdefordelinger som i samfunnsstrukturene. En nærliggende årsak til dette kan være at artenes nisjeprosjeksjon i horisontalplanet er "dratt ut" fra hverandre, og dermed viser liten grad av overlappning. Fravær av en marbakke gjør at artene kan ekspandere helt til nedre grense i sine respektive dybdenisjer.

6.8. Stasjon TY 9 Rytteråker

6.8.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Denne stasjonen ligner i naturforhold på den nærliggende stasjon TY 8 (Borgenvika), men er noe mindre eksponert for vind. Dessuten har stasjonen en markert marbakke, som starter allerede ved omkring 4 m dyp.

I strandsonen er bunnen sandig, og helofyttvegetasjon mangler fullstendig. Mykbunn, dominert av fin silt, er framtreddende fra omkring 0.75 m dyp.

6.8.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Stasjonen tilhører de middels artsrike lokalitetene i Tyrifjorden, som det framgår av tab. 6.8 neste side.

Tab. 6.8. Tyrifjord st. TY 9. Undervannsvegetasjon 1980-81.

Latinsk navn	z-intervall (z_h ; z_n)	Tyngdepkt. (z_w)	Antall obs.	(z_w) St.avvik	(z_w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotfestet pl.materiale ***						
Peplis portula	(-0.64 ; -0.64)	-0.64	1	0.00	0.00	0.39
Subularia aquatica	(> -0.64 ; -1.22)	-0.64	29	0.02	0.00	12.27
Isoetes echinospora	(> -0.64 ; -0.84)	-0.64	29	0.03	0.01	8.74
Ranunculus reptans	(> -0.64 ; -0.92)	-0.65	17	0.04	0.01	1.78
Chlorophyc. indet.	(-0.64 ; -3.74)	-0.73	4	0.48	0.24	1.00
Ranunculus peltatus	(-0.64 ; -1.72)	-0.75	6	0.33	0.14	2.62
Eleocharis acicularis	(> -0.64 ; -1.74)	-0.95	29	0.42	0.08	0.39
Lobelia dortmanna	(> -0.64 ; -2.72)	-1.03	63	0.42	0.05	3.68
Myriophyllum alterniflorum	(> -0.64 ; -3.72)	-1.29	95	0.59	0.06	12.30
Littorella uniflora	(> -0.64 ; -2.72)	-1.47	40	0.28	0.04	4.40
Baccillariophyc. indet. (epifyt.)	(-0.54 ; -3.74)	-1.53	91	0.99	0.10	13.46
Nitella opaca	(-0.74 ; -3.74)	-2.43	7	1.30	0.49	1.79
Isoetes lacustris	(-0.54 ; -3.74)	-2.64	70	0.65	0.08	30.71
*** Løse skudd ***						
Myriophyllum alterniflorum	(-1.62 ; -4.82)	-3.22	2	1.60	1.13	0.78
*** Dødt plantemateriale ***						
Myriophyllum alterniflorum	(-0.64 ; -2.14)	-1.39	3	0.75	0.43	1.04

Dominerende arter er Isoetes lacustris, Myriophyllum alterniflorum og gruntvanns-isoetidene Subularia aquatica, Lobelia dortmanna og Isoetes echinospora. Mange observasjoner er også gjort av Eleocharis acicul-

aris på grunt vann (ned til 1.7m), men denne arten betydde lite kvantitativt sett.

6.8.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Dybdefordelingen av det totale bunnsamfunnet (ikke inkl. dødt materiale) er gitt i fig. 6.26 og sedimentforekomst mot dyp i fig. 6.27.

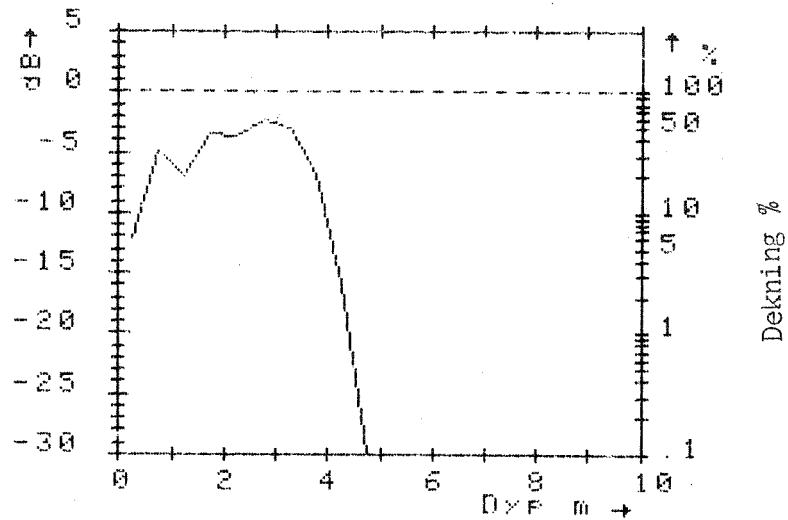


Fig. 6.26. Tyrifjord st. TY 9. Dybdefordeling av vegetasjon 1980-81.

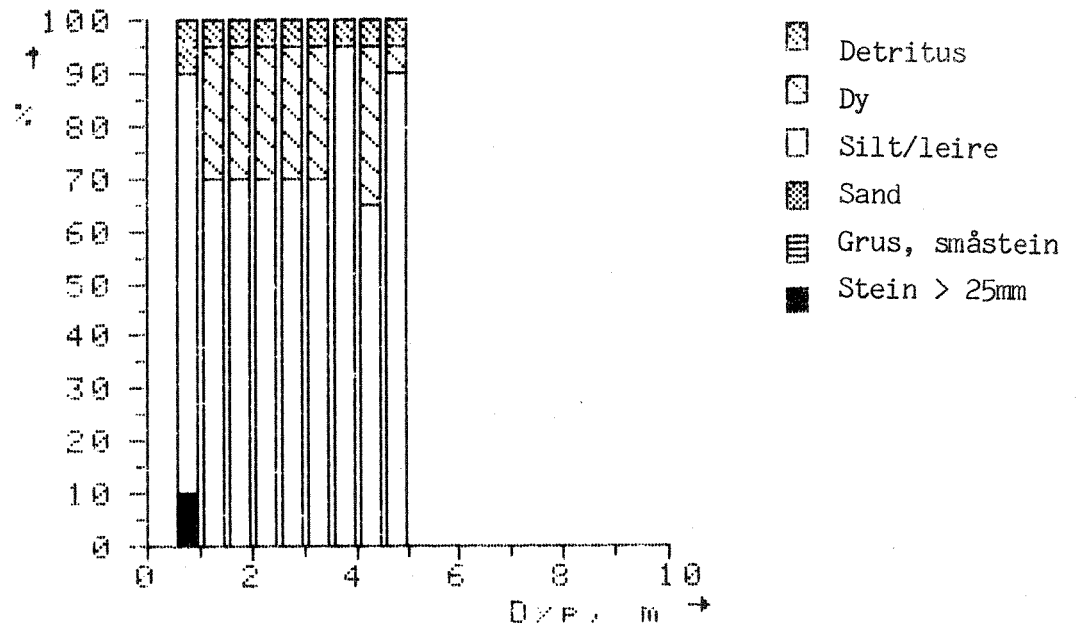


Fig. 6.27. Tyrifjord st. TY 9. Sedimentforekomst mot dyp.

Mykbunnens preg på stasjonen vises klart (jfr. fig. 6.27). Fordelingskurven for den samlede vegetasjonen (fig. 6.26) har en markert topp i dybdeintervallet 2-3.5m og dekingen faller svært hurtig ned mot mar-

bakken. I motsetning til den nærliggende stasjon TY 8 (Borgenvika) spiller algegruppene lite i det samlede vegetasjonsbildet, noe som framgår når fig. 6.26 sammenliknes med fig. 6.28 nedenfor.

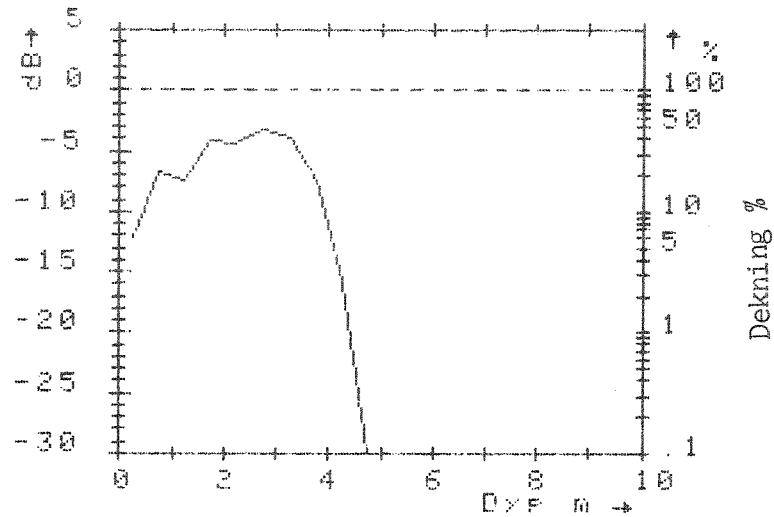


Fig. 6.28. Tyrifjord st. TY 9. Dybdefordeling av karplanter 1980-81.

Stasjonen er noe mindre vindeksponert enn foregående stasjon (TY 9), og har større forekomst av alle vegetasjonselementer på grunt vann (0-2m dyp, jfr. fig. 6.26 og fig. 6.28 mot fig. 6.23) enn denne stasjonen. Derimot viser den dominerende arten på begge stasjoner, Isoetes lacustris, noenlunde likeartet dybdefordeling. Dette er tydelig ved en sammenlikning av fig. 6.24 med fig. 6.29.

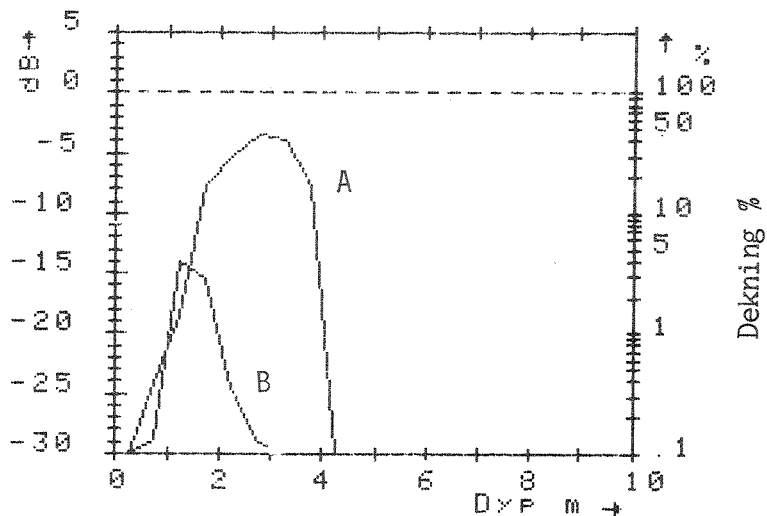


Fig. 6.29. Tyrifjord st. TY 9. Dybdefordeling av Isoetes lacustris (A) og Littorella uniflora (B).

Dybdeyngdepunktene for I.lacustris er nær identiske på disse to stasjonene (h.h.v. 2.83m på TY 8 og 2.64m på TY 9), men forekomst av en marbakke på stasjon TY 9 bidrar til at nedre grense for Isoetes lacustris ligger 1.2 m høyere her enn på TY 8. Dessuten er denne stasjonen mindre eksponert for vind enn TY 8, noe som også flytter nedre grense for I.lacustris oppover.

6.8.4. Samfunnsstrukturer

Stasjonen har mindre markert sonasjon i undervannsvegetasjonen enn foregående stasjon (TY 9). Forekomst av typiske gruntvannsisoetider er særlig stor på stasjonen. Disse artene vokser imidlertid ikke klart adskilt fra de øvrige artene, som er mer typiske for dypere vann (f.eks. Isoetes lacustris).

Numerisk strukturanalyse (metode:PCO) demonstrerer at samfunnet på denne stasjonen er lite "velordnet". De ulike artene forekommer i stor utstrekning blandet, uten noen klar artsmessig struktur. Ordinasjon resulterte i 67% variansreduksjon på første akse, og samlet 86% reduksjon på de to første aksene. Den første aksene er "polarisert" mellom Isoetes lacustris og Nitella opaca, mens øvrige arter er indifferente her (fig. 6.30).

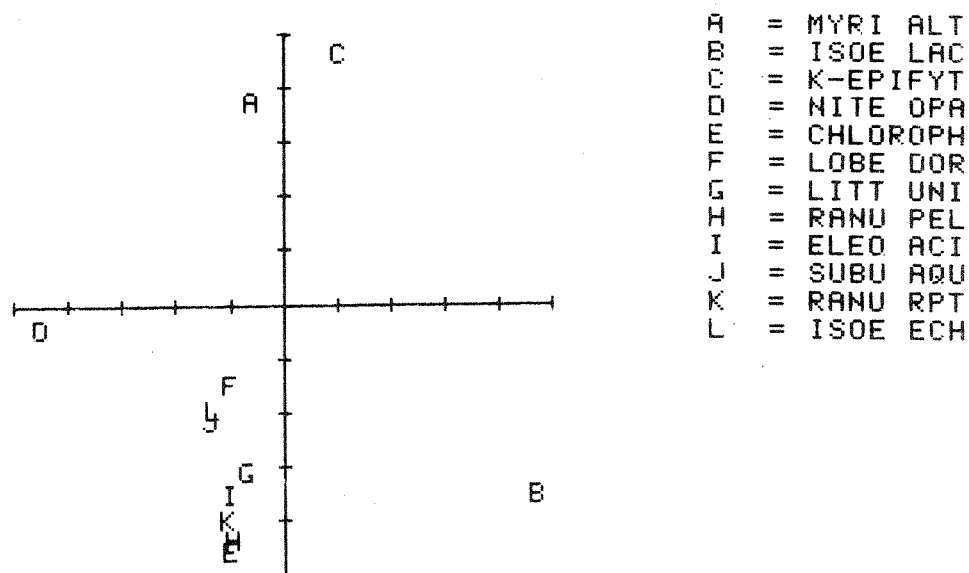


Fig. 6.30. Tyrifjord st. TY 9. Artsordinasjon (PCO).
Variansreduksjon 86% på to dimensjoner.

Den neste aksene viser at to dimensjoner ikke klarer å ekstrahere noen klare dybdegradienter på denne stasjonen. Årsaken til dette er nok at den anvendte linjære modellen svikter i så lite strukturert vegetasjon som denne stasjonen har.

6.8.5. Spesielle arter

Den lille "pusleplanten" Peplis portula forekom på ett eneste bilde, i 0.6 m dyp. Dette er første gang at Peplis er funnet ved Tyrifjorden. Arten er ikke registrert forøvrig ved feltarbeidet i innsjøen. Normalt regnes Peplis portula å være en konkurransesvak art, knyttet til mesotrofe lokaliteter. Arten har en sørlig utbredelse i Skandinavia (Jensén, 1978).

6.8.6. Tidsutvikling

Referansepunkter ble satt opp på bunnen i 1980, og omfotografert våren 1981. Å dømme etter bildematerialet har det skjedd svært lite i tiden mellom prøvetakingene. Ingen forskjeller ble påvist i bunnlagene eller i artsforekomst innenfor de permanente prøveflatene.

6.8.7. Sammenfatning

Stasjonen danner en interessant parallell til den nærliggende stasjonen TY 8. I store trekk er vegetasjonen likeartet på disse to stasjonene. Hovedforskjellen er at denne stasjonen (TY 9) har en marbakke, som begrenser vegetasjonens mulighet til å ekspandere mot dypere vann.

Vegetasjonen på stasjonen viser noe sonasjon, men har forøvrig ingen klar indre artsstruktur. Dominerende art er Isoetes lacustris, som forekommer ned til 3.7 m dyp.

Tidsutvikling i undervannssamfunnet skjer i sakte tempo, etter foreliggende data å dømme. Stasjonen virker å være i biologisk likevekt.

6.9. Stasjon TY 10 Lemontangen

6.9.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Stasjonen er en bukt i sundet mellom Storøya og fastlandet, og er relativt godt skjermet for bølgegang. Bunnen skråner slakt utover til omlag 4m dyp, hvor helningen blir noe større. Største dyp i sundet er omkring 6 m. Noen klart definert marbakke mangler imidlertid.

Bunnen er sterkt sandig ut til omkring 2m dyp, dypere ned overtar mer siltaktige bunnslag. I strandsonen, ned til omkring 1 m dyp, forekommer stein og sand i blanding. Helofyttvegetasjon mangler på stasjonen.

6.9.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Stasjonen er relativt artsfattig, som det framgår av tab. 6.9. Dominerende arter er Lobelia dortmanna og Littorella uniflora i gruntvannsområdet (til omlag 2m), dypere ned overtar Isoetes lacustris.

Gruntvanns-isoetidene Eleocharis acicularis og Ranunculus reptans ble funnet i felt, men er ikke kommet med blant de fotografisk registrerte artene i tab. 6.9.

Tab. 6.9. Tyrifjord st. TY 10. Undervannsvegetasjon 1979.

Latinsk navn	z-intervall (z _h ; z _n)	Tyngdepkt. (z _w)	Antall obs.	(z _w) St.avvik	(z _w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotfestet pl.materiale ***						
Subularia aquatica	(> -1.10 ; -1.50)	-1.34	6	0.20	0.08	0.16
Isoetes echinospora	(> -1.10 ; -1.50)	-1.38	8	0.18	0.06	0.71
Lobelia dortmanna	(> -1.10 ; -2.50)	-1.50	21	0.22	0.05	9.38
Myriophyllum alterniflorum	(> -1.10 ; -3.30)	-1.77	26	0.44	0.09	5.95
Littorella uniflora	(> -1.10 ; -3.00)	-1.89	29	0.47	0.09	19.56
Baccillariophyc. indet. (epifyt.)	(-1.10 ; -3.40)	-2.52	46	0.65	0.10	0.95
Spongilla cf. lacustris	(-1.50 ; -3.30)	-2.65	31	0.53	0.09	0.62
Isoetes lacustris	(-1.70 ; -3.40)	-3.03	35	0.25	0.04	30.09
Nitella opaca	(-3.20 ; -3.40)	-3.27	2	0.09	0.07	0.29
*** Løse skudd ***						
Myriophyllum alterniflorum	(-3.20 ; -3.20)	-3.20	1	0.00	0.00	0.78
*** Dødt plantemateriale ***						
Myriophyllum alterniflorum	(-1.50 ; -1.50)	-1.50	1	0.00	0.00	1.56

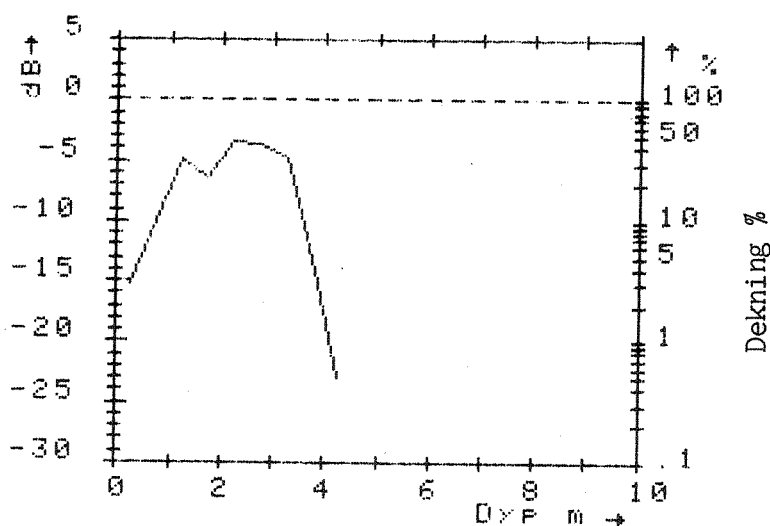


Fig. 6.31. Tyrifjord st. TY 10. Dybdefordeling av vegetasjon 1979.

6.9.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Bunnsamfunnets samlede forekomst mot dyp (ikke inkl. dødt materiale) er gitt i fig. 6.31 og sedimentfordelingen i fig. 6.32.

Fordelingskurven (fig. 6.31) avspeiler den lave vegetasjonsdekningen i gruntvannsområdet (0-1m dyp), hvor ustabil (sandig) eller ugunstig (steinet) bunn dominerer. Kurven har et sekundært maksimum ved 1.5m dyp, tilsvarende tyngdepunktet for *Littorella uniflora*, og et absolutt maksimum ved 3.0m dyp fra tyngdepunktet for *Isoetes lacustris*. Nedre grense for *Isoetes lacustris* var ved 3.4m dyp. Dette er noe lenger ned enn forventet, sett i forhold til stasjonens beskyttede plasing.

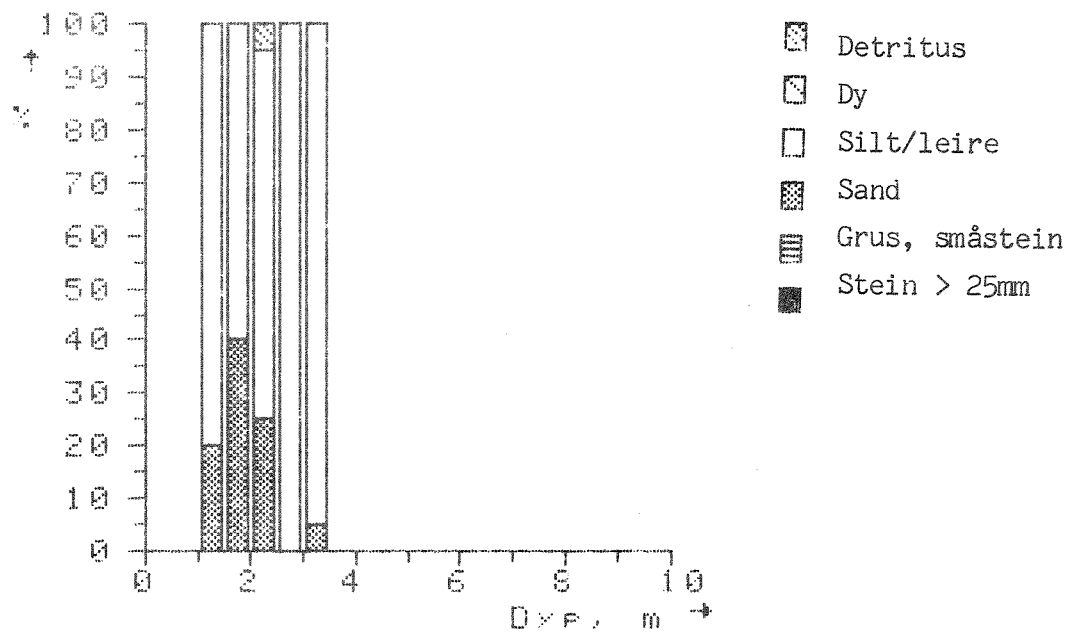


Fig. 6.32. Tyrifjord st. TY 10. Sedimentforekomst mot dyp.

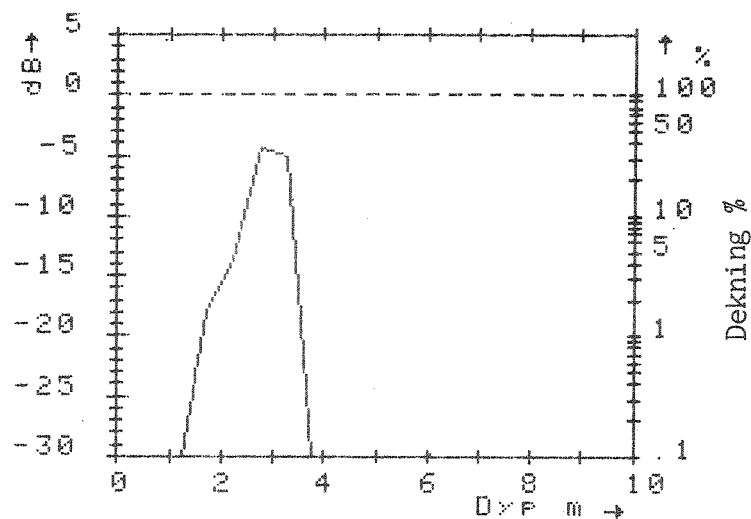


Fig. 6.33. Tyrifjord st. TY 10. Dybdefordeling av Isoetes lacustris.

Lokale strømningsmønstre i sundet kan antakelig påvirke sedimenteringshastigheten på dypere vann, så Isoetes-plantene unngår raskt nedslamming.

6.9.4. Samfunnsstrukturer

Bunnsamfunnet viser en relativt tydelig sonasjon på denne stasjonen, vurdert visuelt i felt. Numerisk strukturanalyse (metode:PCO) bekrefter dette inntrykket. Ordinasjonen ga 85% variansreduksjon på første akse, og samlet 98% forklaringsgrad på de to første aksene. Hovedaksen separerer i store trekk et element av gruntvannsarter (Lobelia dort-

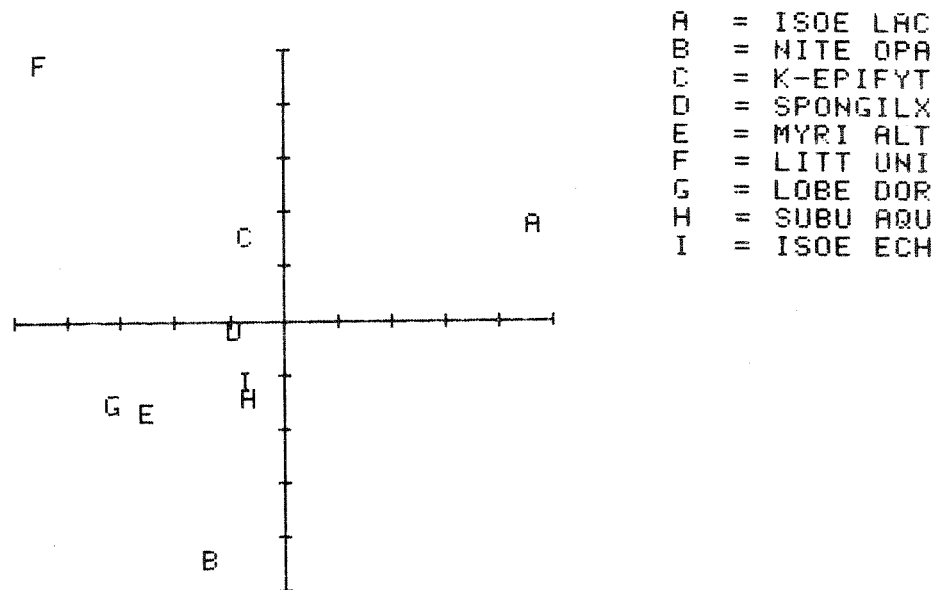


Fig. 6.34. Tyrifjord st. TY 10. Artsordinasjon (PCO).
Variansreduksjon 98% i to dimensjoner.

manna, Littorella uniflora og Myriophyllum alterniflorum) mot dypvannsarten Isoetes lacustris. Dette antyder at vegetasjonen har en markert dydbetinget indre struktur, med liten grad av nisje-"overlapping".

6.9.5. Sammenfatning

Stasjonen er representativ for mindre eksponerte lokaliteter i Tyrifjorden. Lokale strømningsmønstre fører imidlertid til en større nedre dybdegrenselse for den dominerende arten, Isoetes lacustris, enn det som er normalt på beskyttede lokaliteter.

Undervannsvegetasjonen viser en tydelig sonasjon, betinget av artenes respektive dybdenisjer. Stasjonen ser ut til å være i biologisk likevekt, og få endringer med tiden kan ventes.

6.10. Stasjon TY 11 Geitøya

6.10.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Stasjonen ligger i en bukt på nordsida av Geitøya, og er middels eksponert for vind- og bølgepåvirkning. Strendene er overveiende steinete, og egentlig helofyttsamfunn mangler.

Bunnen skråner slakt utover i bukta, inntil en tydelig marbakke begynner ved omkring 5 m dyp.

6.10.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Stasjonen må regnes for å være middels rik på arter, som tab. 6.10 viser.

Tab. 6.10. Tyrifjord st. TY 11. Undervannsvegetasjon 1980.

Latinsk navn	z-intervall (z_h ; z_n)	Tyngdepkt. (z_w)	Antall obs.	(z_w) St.avvik	(z_w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotrestet pl.materiale ***						
Subularia aquatica	(> -0.94 ; -0.94)	-0.94	1	0.00	0.00	0.10
Ranunculus reptans	(> -0.94 ; -1.04)	-0.98	6	0.05	0.02	0.13
Isoetes echinospora	(-0.24 ; -1.34)	-1.00	37	0.16	0.03	2.57
Chlorophyc. indet.	(-0.54 ; -4.64)	-1.02	8	0.34	0.12	3.74
Eleocharis acicularis	(> -1.04 ; -1.04)	-1.04	1	0.00	0.00	0.10
Spongilla cf. lacustris	(-0.24 ; -1.94)	-1.25	15	0.44	0.11	0.89
Littorella uniflora	(-0.54 ; -2.74)	-1.27	63	0.36	0.05	8.78
Myriophyllum alterniflorum	(> -0.94 ; -1.84)	-1.38	10	0.28	0.09	5.47
Lobelia dortmanna	(> -1.44 ; -2.14)	-1.69	3	0.21	0.12	0.78
Baccillariophyc. indet. (epifyt.)	(-0.24 ; -3.94)	-2.13	102	0.91	0.09	6.35
Isoetes lacustris	(-0.74 ; -4.04)	-2.49	109	0.84	0.08	16.28
Cyanophyc. indet. bentisk	(-4.54 ; -4.94)	-4.67	2	0.19	0.13	0.15
*** Dødt plantemateriale ***						
Nitella opaca	(-2.54 ; -2.54)	-2.54	1	0.00	0.00	0.39
Littorella uniflora	(-2.54 ; -2.54)	-2.54	1	0.00	0.00	0.20
Isoetes lacustris	(-2.74 ; -4.04)	-3.80	4	0.43	0.22	0.68

Dominerende art på denne stasjonen er Isoetes lacustris. Forøvrig ble det registrert mange funn av I.echinospora.

6.10.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Bunnsamfunnets samlede forekomst (ikke inkl. dødt materiale) er vist i fig. 6.35. Sedimentene på denne stasjonen er preget av sand og stein helt ned til omlag 2 m dyp, som fig. 6.36 viser. Nedre grense for karplanter på denne stasjonen er ved 4.0 m dyp (Isoetes lacustris), men bentiske blågrønnalger ble observert noe dypere enn dette (4.9 m). Feltobservasjonene viste at Isoetes lacustris-plantene nær sin nedre dybdegrense ofte forekom på bunn med klare erosjonsmerker. Dette var nær ved begynnelsen på marbakken.

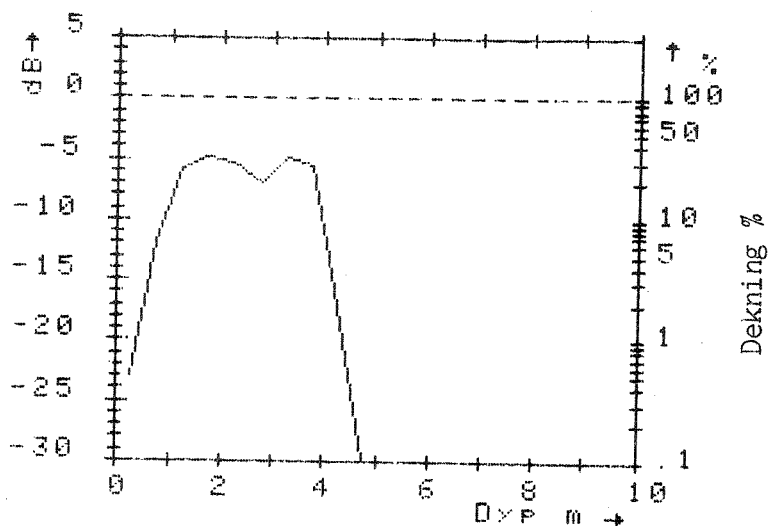


Fig. 6.35. Tyrifjord st. TY 11. Dybdefordeling av vegetasjon 1980.

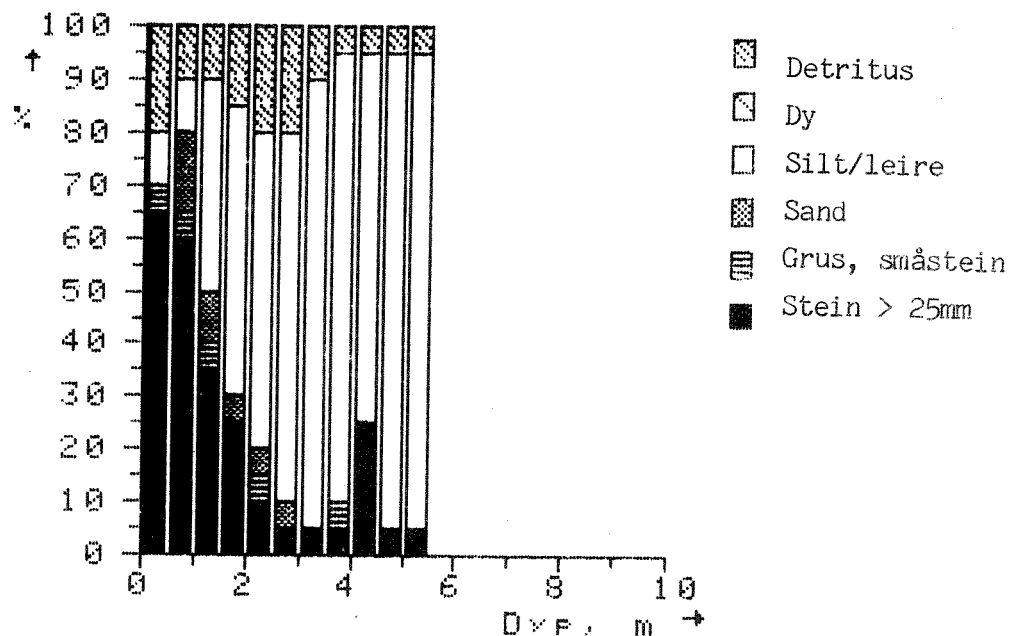


Fig. 6.36. Tyrifjord st. TY 11. Sedimentforekomst mot dyp.

6.10.4. Samfunnsstrukturer

På stasjonen forekom de dominerende artene, Isoetes lacustris og Littorella uniflora innenfor klart ulike, men noe overlappende dybdenisjer (se fig. 6.37). Disse artenes innbyrdes sonasjon er særlig framtreddende på stasjonen. Numerisk strukturanalyse bekrefter dette forholdet; således viste en PCO-ordinasjon hele 93% variansreduksjon på den første aksen.

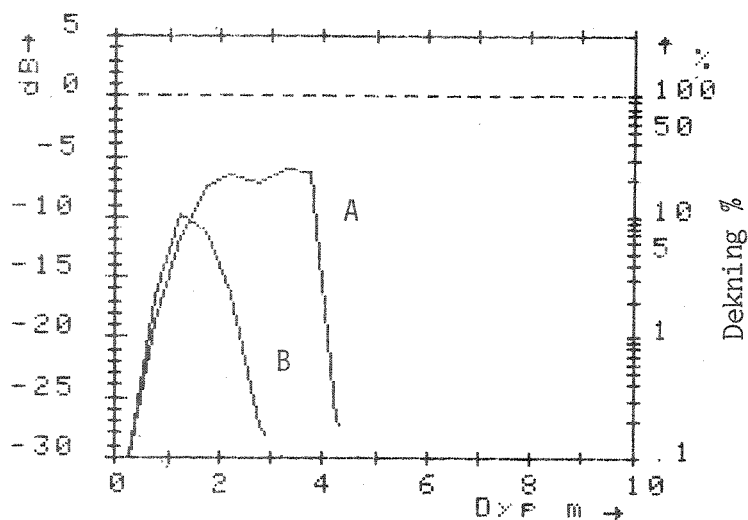


Fig. 6.37. Tyrifjord st. TY 11. Dybdefordeling av Isoetes lacustris (A) og Littorella uniflora (B).

6.10.5. Spesielle arter

Under feltarbeidet ble det gjort et merkverdig funn av en undervannsform av landplanten Sedum cf. spurium (1.9 m dyp). Hvordan denne planten, som i Norge er en naturalisert "flyktning" fra hager o.l., har kommet hit er en gåte. Eksemplaret som ble funnet, lot til å trives utmerket, og vokste sammen med Isoetes lacustris. Denne arten er ikke tatt med i våre oversikter over Tyrifjordens undervannsvegetasjon.

6.10.6. Sammenfatning

Stasjonen er middels artsrik, og representativ for middels sterkt eksponerte lokaliteter i Tyrifjorden. Undervannsvegetasjonen domineres av Isoetes lacustris og Littorella uniflora, som sammen danner en enkelt oppbygd sonasjon i bunnsamfunnet.

Bildeobservasjonene antyder at erosjonsaktivitet på bunnen, nær ved marbakken, kan ha bremset karplantenes ekspansjon mot dypt vann.

6.11. Stasjon TY 12 Rørvika

6.11.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Stasjonen ligger i gruntvannsområdet inn mot Steinsfjorden, og er lite eksponert for vind og bølgeslag. Bunnen skråner slakt utover, og en tydelig marbakke mangler på lokaliteten.

Langs land var helofyttvegetasjon, dominert av Equisetum fluviatile og Carex acuta, tilstede i smale belter. Denne vegetasjonen forekom på steinblandet slambunn. Utover i bukta var bunnlagene til dels sterkt siltaktige.

6.11.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Stasjonen er middels artsrik, som det framgår av tab. 6.11 nedenfor.

Tab. 6.11. Tyrifjord stasjon TY 12. Undervannsvegetasjon 1979.

Latinsk navn	z-intervall (z_h ; z_n)	Tyngdepkt. (z_w)	Antall obs.	(z_w) St.avvik	(z_w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotfestet pl.materiale ***						
Subularia aquatica	(> -0.78 ; -1.08)	-0.89	10	0.08	0.02	1.38
Lobelia dortmanna	(> -0.78 ; -1.48)	-0.90	13	0.15	0.04	5.68
Eleocharis acicularis	(> -0.78 ; -1.68)	-1.00	16	0.15	0.04	0.68
Isoetes echinospora	(> -0.78 ; -1.98)	-1.02	16	0.23	0.06	9.77
Littorella uniflora	(> -0.78 ; -3.08)	-1.07	31	0.26	0.05	43.11
Myriophyllum alterniflorum	(> -0.78 ; -2.98)	-1.58	52	0.55	0.08	21.35
Baccillariophyc. indet. (epifyt.)	(-0.78 ; -3.08)	-2.18	50	0.72	0.10	28.69
Utricularia minor	(-2.38 ; -3.08)	-2.64	3	0.26	0.15	0.33
Isoetes lacustris	(-2.08 ; -3.08)	-2.66	32	0.26	0.05	61.72
Chlorophyc. indet.	(-0.98 ; -5.38)	-2.90	12	1.17	0.34	1.17
Cyanophyc. indet. bentisk	(-2.98 ; -5.38)	-4.72	6	0.79	0.32	0.12
*** Løse skudd ***						
Myriophyllum alterniflorum	(-2.68 ; -4.08)	-3.17	4	0.44	0.22	0.17
*** Dødt plantemateriale ***						
Myriophyllum alterniflorum	(-2.48 ; -3.88)	-2.98	3	0.57	0.33	0.13
Isoetes lacustris	(-2.98 ; -2.98)	-2.98	2	0.00	0.00	3.13
Elodea canadensis	(-3.88 ; -3.88)	-3.88	1	0.00	0.00	0.10

I tillegg kan nevnes Ranunculus reptans, Glyceria fluitans og Polygonum amphibium, som alle forekom sporadisk på grunt vann (<0.5m dyp, ref. medianvannstand) innerst i bukta.

6.11.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Dybdefordelingen av det totale bunnsamfunnet (ikke inkl. dødt plantemateriale) er vist i fig. 6.38 og sedimentforekomst mot dyp i fig. 6.39 nedenfor. Bunnen på stasjonen preges av siltaktig materiale i alle dyp. Bildematerialet viste også en betydelig grad av nedslamming i plantebestandene.

Dominerende arter i undervannsvegetasjonen er Isoetes lacustris, Littorella uniflora og Myriophyllum alterniflorum. På dypt vann forekom såvel bentiske blågrønnalger som grønnalger, i form av et tynt "overtrekk" på slambunnen. Isoetidene Littorella og Isoetes lacustris

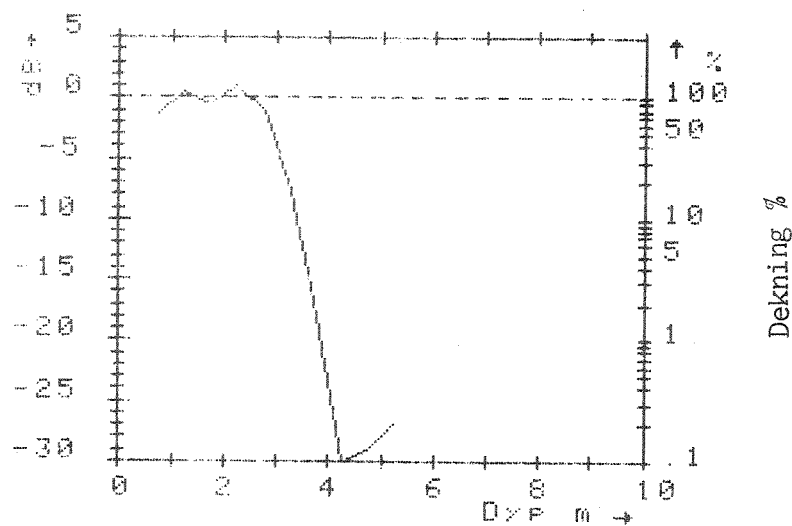


Fig. 6.38. Tyrifjord st. TY 12. Dybdefordeling av vegetasjon 1979.

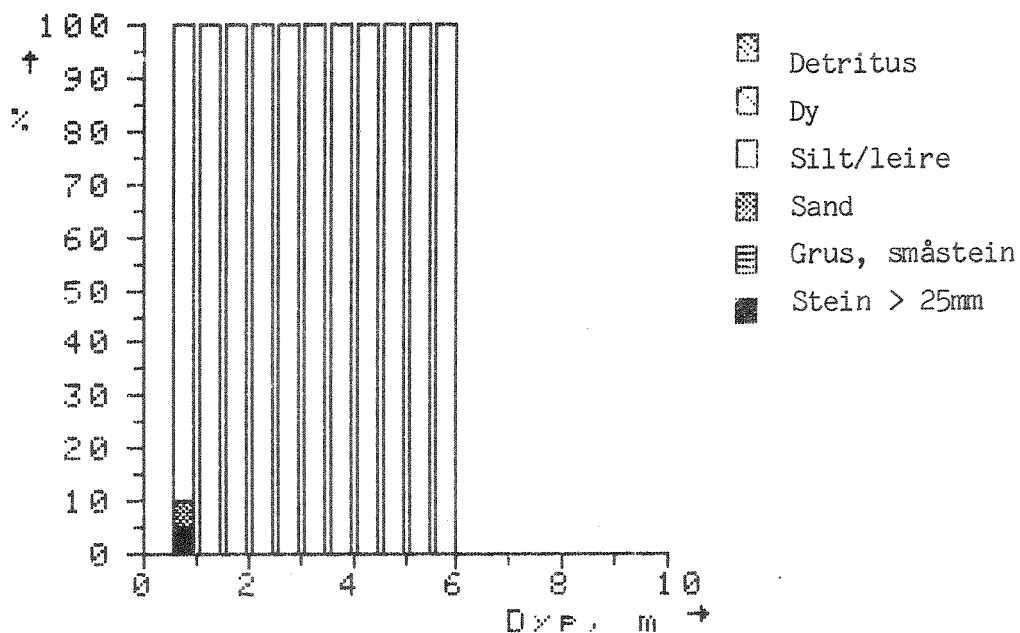


Fig. 6.39. Tyrifjord st. TY 12. Sedimentforekomst mot dyp.

nådde samme dyp (3.1m) på denne stasjonen, men tyngdepunktene i artenes dybdefordeling var klart adskilt, som det framgår av fig. 6.40.

6.11.4. Samfunnsstrukturer

Visuelt bedømt i felt var undervannsvegetasjonen klart sonert på denne stasjonen. Numerisk strukturanalyse (metode:PCO-ordinasjon) bekrefter dette inntrykket. Variansreduksjon på akse nr.1 var 79%, og de to første aksene samlet ga 92% reduksjon. Hovedaksen (nr.1) preges av Isoetes lacustris i kontrast til øvrige arter (se fig. 6.41). Strukturgradienten (akse nr.1) er i dette tilfellet "ombrettet" (in-

volutert) som følge av den lineære modellen. Akse nr.2 avspeiler dybdegradienten i denne ordinasjonen. Dette er et generelt mønster for de stasjonene der Isoetes lacustris dominerer den første ordinasjonsaksen.

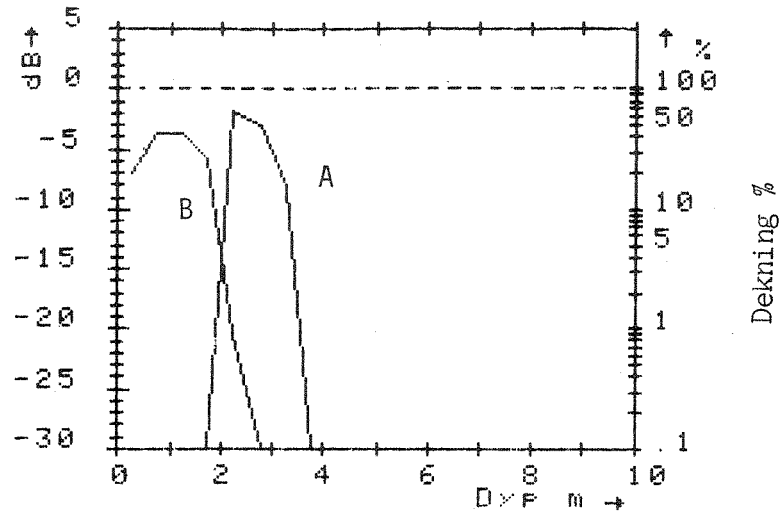


Fig. 6.40. Tyrifjord st. TY 12. Dybdefordeling av Isoetes lacustris (A) og Littorella uniflora (B).

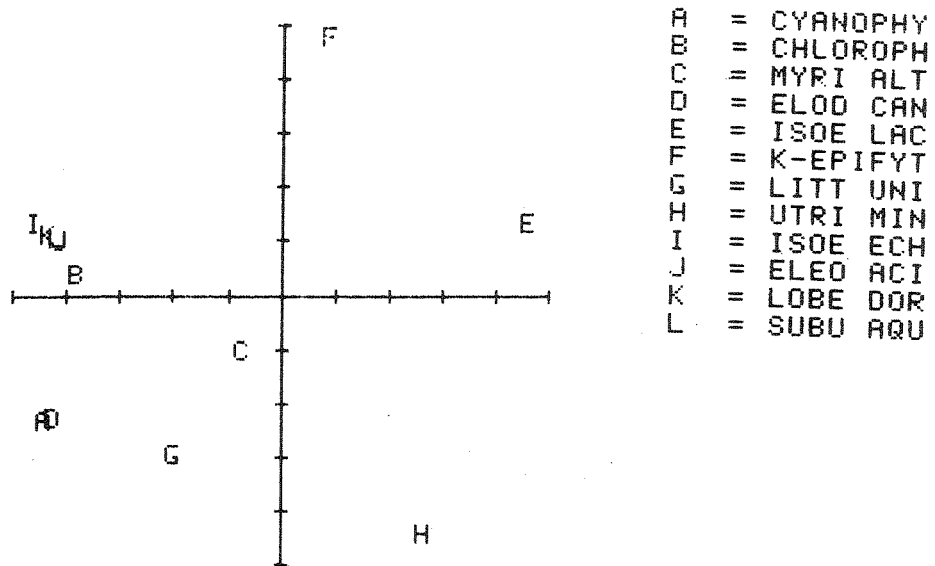


Fig. 6.41. Tyrifjord st. TY 12. Artsordinasjon (PCO). Variansreduksjon 92% i to dimensjoner.

6.11.5. Spesielle arter

Vasspest (Elodea canadensis) ble observert i 3.9m dyp, men funnet besto av ett dødt, ikke rotfestet skudd. Stasjonen ligger nokså nær til de store bestandene inne i Steinsfjorden, og det er interessant at planten ikke etablerer seg på denne stasjonen i større omfang (feltobservasjoner i 1980 viste imidlertid sporadisk nyetablering av Elodea på grunt vann her). Stasjonen ligger i innvandringsruta for Elodea i Steinsfjorden.

6.11.6. Sammenfatning

Stasjonen representerer en klart beskyttet lokalitet i Tyrifjorden. Artsrikdommen er likevel ikke særlig stor på denne stasjonen. Nedslamming og en siltet mykbunn kan i kombinasjon bidra til redusert forekomst av f.eks. Isoetes lacustris på grunt vann (<2 m dyp).

Undervannsvegetasjonen på denne stasjonen viser en tydelig sonasjon. Hovedartene (Littorella uniflora, Myriophyllum alterniflorum og Isoetes lacustris) overlapper imidlertid nesten fullstendig i sine respektive dybdefordelinger, men tyngdepunktene er klart adskilte. Samfunnsstruktur viste ved numerisk analyse å være preget av I.lacustris, men en klar dybdegradient kunne også påvises.

6.12. Stasjon TY 13 Utøya

6.12.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Stasjonen ligger på nordsiden av Utøya, og tilhører de mer vindeksponerte lokalitetene i Tyrifjorden. Rundt øya stuper bart fjell rett ned i vannet. Ved dykking viste det seg at fjell"veggen" fortsatte ned til over 10m dyp. Noe etableringsgrunnlag for vegetasjon mangler derfor på denne stasjonen. Bortsett fra enskilte flekker av epilithiske kiselalger ble ingen undervannsvegetasjon funnet.

6.12.2. Sammenfatning

Denne stasjonen er helt spesiell på grunn av bunntopografi og forekomst av bart fjell under vann. Bildematerialet fra denne stasjonen ble derfor ikke tatt med i totalmaterialet for Tyrifjorden.

Tilsvarende eksponerte lokaliteter med stupbratt fjellbunn finnes også på utsiden av Frognøya og langs deler av Holsfjordens nordside. Slike lokaliteter vil sannsynligvis også være praktisk talt vegetasjonsfrie.

6.13. Stasjon TY 14 Haga

6.13.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Stasjonen ligger på nordsiden av Nordfjorden og er sterkt eksponert for vind og bølgegang. Dette området av Tyrifjorden er preget av vindgenerert resuspensjon av sedimentene. Vannet ved stasjonen ble grumset og uklart så snart bølgene sto inn Nordfjorden, og dette hindret feltarbeidet gjentatte ganger her (og på st. TY 15-17). I strandsonen var bunnen steinblandet, og på dypere vann overtok sand- og siltbunn. En bratt marbakke startet omkring 3.5m dyp, og flatet ut ved 7-8m dyp.

6.13.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Undervannsvegetasjonen på denne stasjonen er temmelig artsfattig, som det framgår av tab. 6.12 nedenfor.

Tab. 6.12. Tyrifjord st. TY 14. Undervannsvegetasjon 1980.

Latinsk navn	z-intervall (z_h ; z_n)	Tyngdepkt. (z_w)	Antall obs.	(z_w) St.avvik	(z_w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotfestet pl.materiale ***						
Chlorophyc. indet.	(-0.95 ; -0.95)	-0.95	2	0.00	0.00	25.00
Baccillariophyc. indet. bentisk	(-0.95 ; -0.95)	-0.95	1	0.00	0.00	62.50
Isoetes echinospora	(> -1.05 ; -1.15)	-1.13	2	0.04	0.03	7.81
Nitella opaca	(-1.05 ; -2.95)	-1.35	22	0.32	0.07	9.87
Littorella uniflora	(-1.05 ; -2.05)	-1.41	9	0.19	0.06	1.76
Myriophyllum alterniflorum	(-0.95 ; -3.15)	-1.42	56	0.29	0.04	41.17
Baccillariophyc. indet. (epifyt.)	(-0.95 ; -3.15)	-1.59	68	0.61	0.07	37.13
Isoetes lacustris	(-1.05 ; -3.15)	-1.88	63	0.76	0.10	26.59
Spongilla cf. lacustris	(-1.05 ; -3.15)	-2.69	9	0.61	0.20	0.30
Cyanophyc. indet. bentisk	(-2.15 ; -6.35)	-3.42	38	0.92	0.15	6.34
*** Løse skudd ***						
Myriophyllum alterniflorum	(-2.65 ; -2.65)	-2.65	1	0.00	0.00	1.17
*** Dødt plantemateriale ***						
Myriophyllum alterniflorum	(-3.15 ; -3.15)	-3.15	1	0.00	0.00	1.17

Viktige arter er Isoetes lacustris og Myriophyllum alterniflorum. Det forekom også usedvanlig store mengder av epifyttiske alger og bentiske blågrønnalger på denne stasjonen.

Som tillegg til artene i tab. 6.12 ovenfor kan nevnes : Ranunculus reptans, Subularia aquatica, Sparganium angustifolium og Sagittaria sagittifolia. Disse artene ble funnet i felt på svært grunt vann (til 0.4m dyp, ref. medianvannstand), men er ikke registrert fotografisk.

6.13.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Dybdefordelingen av det totale bunnsamfunnet (ikke inkl. dødt plantemateriale) er vist i fig. 6.42 og sedimentforekomst mot dyp i fig. 6.43 nedenfor. Innslaget av stein på grunt vann er tydelig fra fig. 6.43. Sandig bunn finnes hovedsaklig på selve strandplattformen, mens siltbunn dominerer dypere ned.

Bunnsamfunnets totaldekning er størst omkring 2m dyp, og avtar kraftig ved marbakken (3-4m dyp). Dybdegrense for karplanter lå ved 3.15m dyp, og bentiske blågrønnalger er det eneste vegetasjonselementet dypere ned (sammenlikn fig. 6.44 med fig. 6.42). På denne stasjonen forekom kransalgen Nitella opaca stort sett på grunnere vann enn ellers på de undersøkte lokalitetene i Tyrifjorden. Arten hadde dybdegrense ved 2.95m.

Årsaken til dette kan muligens være at Nitella, som er dårlig "forankret" sammenliknet med karplantene, transporteres inn på grunnere vann av bølgegangen.

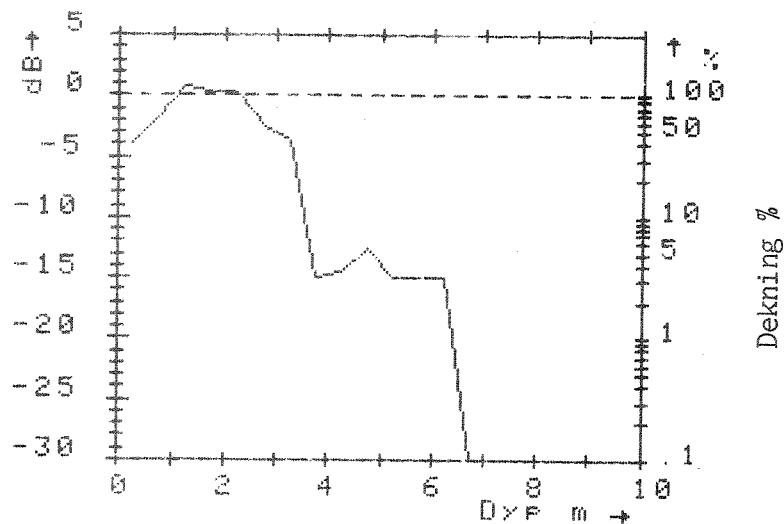


Fig. 6.42. Tyrifjord st. TY 14. Dybdefordeling av vegetasjon 1980.

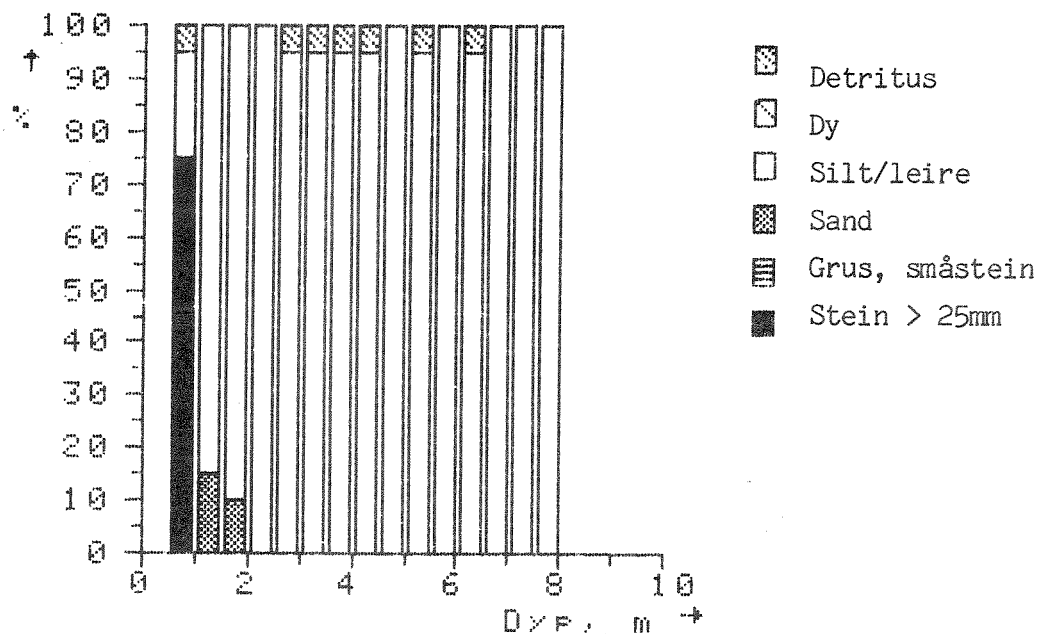


Fig. 6.43. Tyrifjord st. TY 14. Sedimentforekomst mot dyp.

6.13.4. Samfunnsstrukturer

Sonering av undervannsvegetasjonen var tydelig i felt, og støttes av numerisk strukturanalyse (ordinasjon, metode:PCO). Variansreduksjon på akse nr.1 var 71%, og samlet ga de to første aksene ialt 95% reduksjon av totalvariansen.

Hovedaksen (nr.1) er en klar dybdegradient, som plasserer Nitella og epilithiske grønnalger i hver sin ende. Akse nr.2 er trolig uttrykk for heterogenitet langs dybdegradienten, som ikke fanges opp av den første aksen.

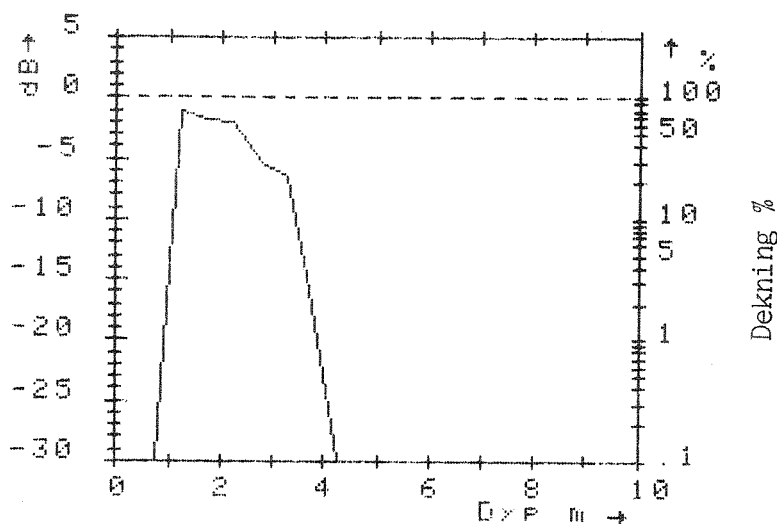


Fig. 6.44. Tyrifjord st. TY 14. Dybdefordeling av karplanter 1980.

6.13.5. Sammenfatning

Stasjonen tilhører en tydelig vind- og bølgeutsatt lokalitetstype i Tyrifjorden. En markert marbakke er dannet, og dette begrenser vegetasjonens ekspansjonsmuligheter mot dypere vann. Vegetasjonen er nokså artsfattig, og dybdegrensene for karplanter (f.eks. *Isoetes lacustris*) ligger betydelig høyere opp enn på andre eksponerte lokaliteter i fjorden. En årsak til dette kan være at lysklimaet på stasjonen påvirkes sterkt av omfattende resuspensjon av sedimentene ved bølgegang.

6.14. Stasjon TY 15 Støa

6.14.1. Generell stasjonsbeskrivelse

I likhet med foregående stasjon (TY 14) ligger denne stasjonen ved den sterkt vindeksponerte nordsiden av Nordfjorden. Også her er oppgrumming av bunnen ved bølgegang betydelig. En tydelig marbakke begynner allerede ved 3m dyp, og flater ut ved 5-6m dyp.

I strandsonen dominerer stein, og helofyttvegetasjon mangler helt. På strandplattformen er bunnen sandig, mens mer siltaktige bunnslag overtar dypere ned. Stasjonen ligger ikke langt fra Skjærdalen bruk, og fibermasse derfra ble funnet sporadisk langs marbakken og dypere ned.

6.14.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Stasjonen er blant de mest artsfattige i Tyrifjorden, som det framgår av tab. 6.13 nedenfor. Mer enn 75% av bildene fra denne stasjonen var vegetasjonsfrie; dette er langt mer enn på øvrige stasjoner. Mest vanlig var *Myriophyllum alterniflorum*. Kraftig nedslamming av vegetasjonssonene gjorde bildetolkningen særlig besværlig på stasjonen.

Tab. 6.13. Tyrifjord st. TY 15. Undervannsvegetasjon 1980.

Latinsk navn	z-intervall (z_h ; z_n)	Tyngdepkt. (z_w)	Antall obs.	(z_w) St.avvik	(z_w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotfestet pl.materiale ***						
Chlorophyc. indet.	(-0.95 ; -0.95)	-0.95	1	0.00	0.00	3.13
Cyanophyc. indet. bentisk	(-1.05 ; -1.05)	-1.05	1	0.00	0.00	3.13
Baccillariophyc. indet. (epifyt.)	(-0.95 ; -2.05)	-1.36	5	0.50	0.22	30.63
Myriophyllum alterniflorum	(-1.95 ; -2.65)	-2.14	12	0.22	0.06	28.81
Isoetes lacustris	(-1.95 ; -2.55)	-2.23	8	0.23	0.08	4.88
Nitella opaca	(-2.65 ; -5.95)	-5.29	2	1.32	0.93	3.91

6.14.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Bunnsamfunnets samlede dybdefordeling (ikke inkl. dødt plantemateriale) er framstilt i fig. 6.45 og sedimentforekomst mot dyp i fig. 6.46 neste side.

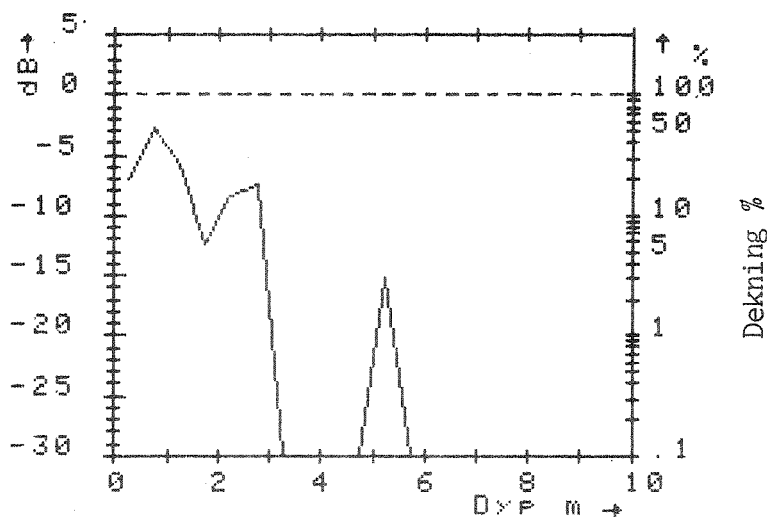


Fig. 6.45. Tyrifjord st. TY 15. Dybdefordeling av vegetasjon 1980.

Bunnens sandpreg ned til omkring 1.5m dyp er tydelig (fig. 6.46). Dypere ned overtar mer siltaktig bunn. Detritusinnslaget er som før nevnt, mest fibermasse fra Skjærdalen.

Størst forekomst av vegetasjon er på grunt vann, omkring 1m dyp (se fig. 6.45). Denne toppen stammer fra ulike algegrupper (på stein/sand). Uten dette vegetasjonselementet får vi fordelingen vist i fig. 6.47. På fig. 6.47 framstår dypvannsforekomsten av *Nitella opaca* som en adskilt topp omkring 5.5m dyp. Hovedforekomst av karplanter (*Isoetes lacustris* og *Myriophyllum alterniflorum*) er ved 2m dyp. Ved marbakken forsvinner karplantene fullstendig.

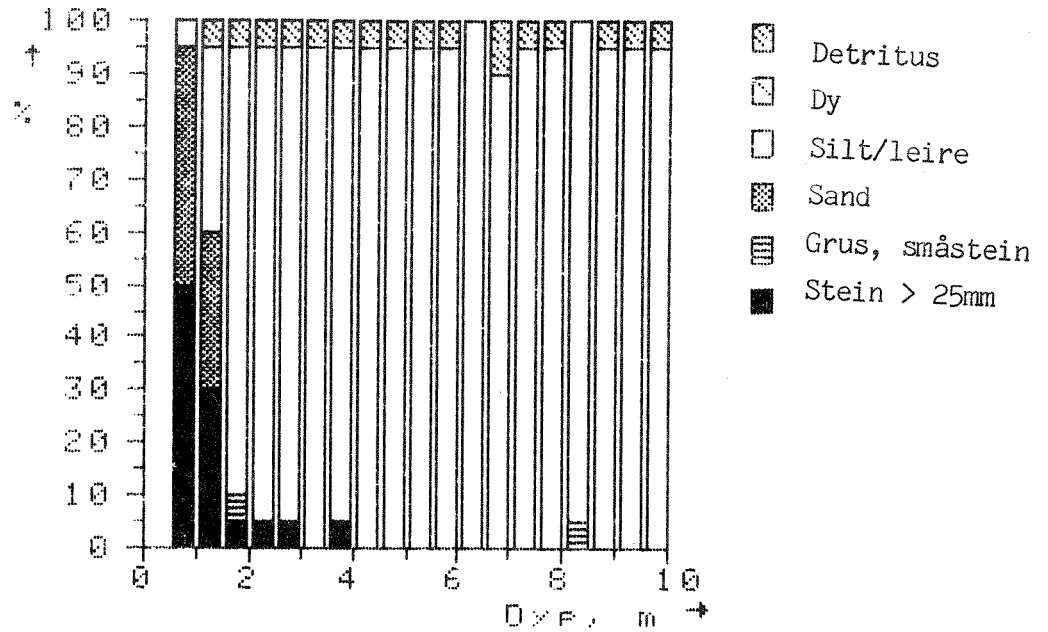


Fig. 6.46. Tyrifjord st. TY 15. Sedimentforekomst mot dyp.

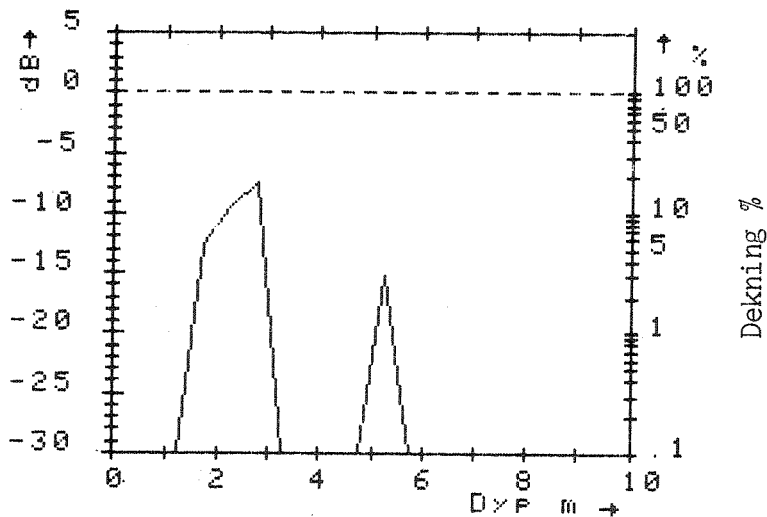


Fig. 6.47. Tyrifjord st. TY 15. Dybdefordeling av karplanter (+*Nitella opaca*).

6.14.4. Samfunnsstrukturer

På denne stasjonen forekommer vegetasjon svært flekkvis, og det er vanskelig å bedømme eventuell indre struktur i bunnsamfunnet. En ordinasjon (PCO) ga inntrykk av en hovedgradient langs dyp, med 93% variansreduksjon på akse nr.1. Materialet er imidlertid for sparsomt til sikre konklusjoner.

6.14.5. Spesielle arter

Stasjonen er svært artsfattig og har ingen spesielle arter. Nær stasjonen, inn mot Skjærdalen hvor stranda er bedre beskyttet mot bølgegang, fantes imidlertid spredte kolonier av flytebladsplanter : Nuphar lutea (som er sjelden i Tyrifjorden), Potamogeton natans, Sparganium angustifolium og Sagittaria sagittifolia.

6.14.6. Sammenfatning

Stasjonen er sterkt eksponert og har en artsfattig undervannsvegetasjon. I likhet med stasjon TY 14 er vanngrusning fra bunnlagene (resuspensjon) en viktig faktor for dybdeutbredelsen av vegetasjonen, sammen med en markert marbakke som også kan hindre ekspansjon mot dypere vann.

6.15. Stasjon TY 17 Nakkerud

6.15.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Som de foregående stasjonene (TY 14 Haga, TY 15 Støa) er denne stasjonen sterkt vind- og bølgeutsatt. Oppvirvling fra bunnen forekommer ofte, og det var ikke mulig å gjennomføre ordinær undervannsfotografering på stasjonen. Feltobservasjoner fra stasjonen er imidlertid verdifulle, fordi betydningen av eksposisjon kommer så klart fram her. Utenfor stasjonen ligger en holme, som delvis skjerner av strandområdet. På det sterkt bølgepåvirkede strandavsnittet strekker bar sand uten vegetasjon seg langt utover, med kraftige bølgeslagsmerker i sanden. I le av holmen, derimot, var høyere vegetasjon tilstede i betydelig omfang. Bunnen i det skjermede området var siltaktig, og vann-dypet stort sett < 0.6m (ref. medianvannstand). Fotografering lot seg derfor ikke gjennomføre her.

6.15.2. Vegetasjonsbeskrivelse

a) Lite skjermet strand.

Strandsonen var her gjennomgående steinet, og all plantevekst var innskrenket til sprekker mellom steinene eller på flekker av ansamlet finmateriale. I 0-nivå (z-akse) forekom Carex acuta, sammen med bl.a. Juncus alpinus, Caltha palustris og Mentha arvensis. Eneste isoetide var Ranunculus reptans, som forekom svært sparsomt ved basis av Carex-tuene.

b) Mer skjermet strand.

Inn mot det skjermede strandavsnittet ble strandsonen mindre steinpreget og mengden finmateriale mellom steinene økte. Samtidig ble forekomst av høyere vegetasjon større, både med hensyn på mengde og antall arter. Sammen med Carex acuta opptrer C.nigra, C.aquatilis og Equisetum fluviatile. Plantene var gjennomgående lavvokste. I de indre deler av Carex-sonen opptrer f.eks. Poa palustris, Juncus filiformis, Lythrum salicaria og Comarum palustre.

På grunt vann, mellom enkeltskudd av Equisetum fluviatile, kan flekkvis isoetidene Ranunculus reptans, Subularia aquatica, Isoetes echinospora og Eleocharis acicularis opptre i tettere bestander. Flytebladsplanter som Sparganium angustifolium (små, sterile ettårsplanter), Sagittaria sagittifolia og primærbladstadiet av Alisma plantago-aquatica forekommer også her.

c) Skjermet strandavsnitt.

Innerst i bukta innenfor holmen var strand- og helofyttvegetasjonen frodig utviklet. De viktigste artene forekommer i breie belter. Vi har en klar sonasjon, fra land og utover : Calamagrostis canescens > Carex acuta > C. aquatilis > Equisetum fluviatile. I tillegg forekom Carex rostrata og C. vesicaria bestandsdannende innsprengt i den generelle sonasjonsrekkefølgen. En koloni av den relativt næringskrevende arten Typha latifolia etablerte seg i 1980 inne i bukta. En annen næringskrevende ("eutrof") art i strandvegetasjonen er Rumex aquaticus.

Alle gruntvannsarter fra strandtypene (a) og (b) forekom også innerst i den mest beskyttede del av bukta. Isoetide- og flytebladsartene opptrådte her i større mengder enn på de mer eksponerte strandavsnittene. I tillegg vokste bl.a. Lobelia dortmanna (fertil) og Alopecurus aequalis her. Disse artsgruppene forekom dels som et undersjikt i Equisetum fluviatile-beltet, dels utenfor dette.

6.15.3. Sammenfatning

Stasjonen er sterkt vind- og bølge-eksponert. Forekomst av høyere vegetasjon styres klart av eksponisjon på denne stasjonen. Sterkt eksponerte strandavsnitt er nesten fri for strandvegetasjon, og mangler helt undervannsvegetasjon. Med tiltakende skjerming (innenfor Nakkerudøya) og mer finmateriale etablerer vegetasjonen seg i stigende omfang. Artsrikdom, mengde vegetasjon, og soneringsgrad økte påfallende fra eksponert til beskyttet strand.

6.16. Stasjon TY 18 Grønlund

6.16.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Denne stasjonen ligger ytterst i fjordarmen inn mot Vikersund, hvor utløpet fra Tyrifjorden er. Til forskjell fra andre undersøkte stasjoner i innsjøen, er det her tydelig strøm i vannmassene. Dette påvirker både bunnforhold og vegetasjon.

Stasjonen er middels-lite eksponert for vind og bølgegang. Bunnen skråner slakt ut mot en dyprenne, med en tydelig marbakke fra omkring 4 m dyp. Over store områder var bunnen sandig og viste klare erosjonsmerker ("ripples").

6.16.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Stasjonen er ikke blant de mest artsrike, som det framgår av tab. 6.14 nedenfor. I tillegg kan nevnes : Potamogeton gramineus (observert fra båt 1980, på 2-3m dyp) og Ranunculus reptans. Stasjonen utmerker seg ved en betydelig forekomst av bentiske og epifyttiske alger. Ferskvannssvampen Spongilla cf. lacustris var også langt vanligere på denne stasjonen enn ellers i Tyrifjorden.

Tab. 6.14. Tyrifjord st. TY 18. Undervannsvegetasjon 1979.

Latinsk navn	z-intervall (z_h ; z_n)	Tyngdepkt. (z_w)	Antall obs.	(z_w) St.avvik	(z_w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotrestet pl.materiale ***						
Subularia aquatica	(> -0.99 ; -1.69)	-1.35	6	0.26	0.11	0.10
Chlorophyc. indet.	(-1.39 ; -4.49)	-1.45	9	0.07	0.02	43.76
Lobelia dortmanna	(> -1.49 ; -1.49)	-1.49	1	0.00	0.00	0.39
Eleocharis acicularis	(> -0.99 ; -1.99)	-1.61	9	0.28	0.09	0.10
Littorella uniflora	(> -0.79 ; -2.39)	-1.62	20	0.30	0.07	14.38
Spongilla cf. lacustris	(-1.39 ; -4.49)	-1.96	30	0.80	0.15	3.35
Isoetes echinospora	(> -1.49 ; -2.39)	-2.09	2	0.42	0.30	2.34
Myriophyllum alterniflorum	(-0.79 ; -3.99)	-2.14	24	0.71	0.15	5.73
Baccillariophyc. indet. (epifyt.)	(-0.79 ; -3.99)	-2.34	28	1.03	0.19	13.32
Isoetes lacustris	(-0.79 ; -3.99)	-3.19	17	1.04	0.25	7.03
Nitella opaca	(-3.19 ; -3.49)	-3.39	2	0.14	0.10	0.07
*** Løse skudd ***						
Myriophyllum alterniflorum	(-3.59 ; -3.59)	-3.59	1	0.00	0.00	3.13
*** Dødt plantemateriale ***						
Isoetes echinospora	(-1.49 ; -1.49)	-1.49	1	0.00	0.00	0.20
Subularia aquatica	(-1.49 ; -1.59)	-1.54	2	0.05	0.04	0.20
Littorella uniflora	(-1.79 ; -1.79)	-1.79	1	0.00	0.00	3.13
Elodea canadensis	(-1.89 ; -1.89)	-1.89	1	0.00	0.00	0.78
Myriophyllum alterniflorum	(-1.79 ; -3.99)	-3.10	5	0.60	0.27	0.95
Isoetes lacustris	(-3.49 ; -4.09)	-3.79	2	0.30	0.21	0.78

6.16.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Bunnsamfunnets samlede dybdeforekomst (ikke inkl. dødt plantemateriale) er gitt i fig. 6.48 og sedimentforekomst mot dyp i fig. 6.49 nedenfor.

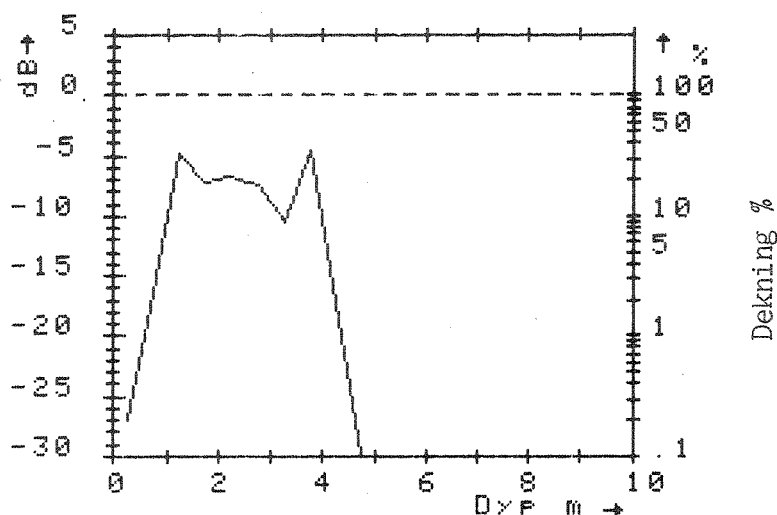


Fig. 6.48. Tyrifjord st. TY 18. Dybdefordeling av vegetasjon (alle grupper) 1979.

Betydelige mengder grovdetritus finnes på grunt vann (ned til 2.5m). Materialet besto bl.a. av bark- og fiberrester. Opprinnelsen er uklar. Sand og silt er forøvrig dominerende bunntyper på stasjonen. I selve

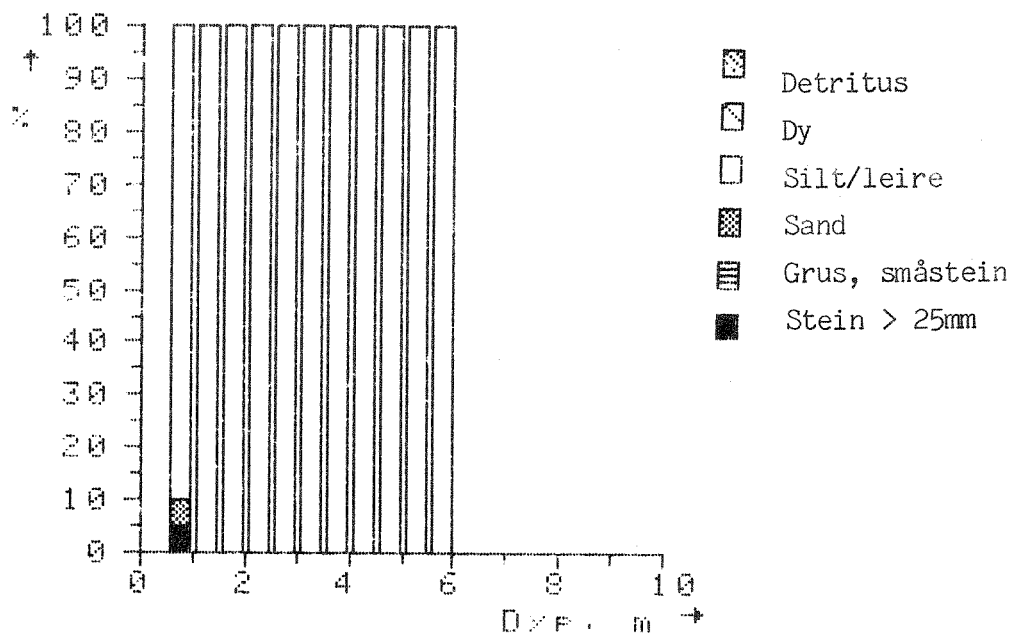


Fig. 6.49. Tyrifjord st. TY 18. Sedimentforekomst mot dyp.

marbakken ble det observert endel stein.

Vegetasjon forekommer sparsomt på grunt vann, og når større dekning først fra omkring 1m dyp. Ned til rundt 4m, ved øvre del av marbakken, er vegetasjonsdekningen gjennomgående omkring -8 dB (ca. 14%). Innslaget av bentiske alger og *Spongilla* cf. *lacustris* er betydelig. Uten disse elementene får vi fordelingen vist i fig. 6.50, hvor dekningen i det samme dybdeområdet er 3-4 dB lavere (dvs. <10%).

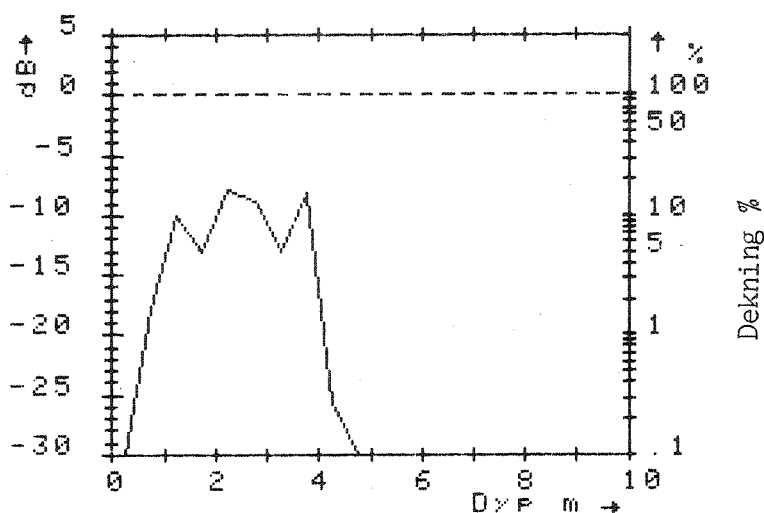


Fig. 6.50. Tyrifjord st. TY 18. Dybdefordeling av karplanter 1979.

6.16.4. Samfunnsstrukturer

Den flekkvise og "uordnede" forekomst av vegetasjon på stasjonen ga et feltinntrykk av lite strukturerte samfunn. Dette bekreftes for såvidt ved numerisk strukturanalyse (ordinasjon, metode:PCO). Variansreduksjon på akse nr. 1 var så lav som 48%, og samlet bidro de to første aksene bare til 77% reduksjon av totalvarians (mer enn 90% er vanlig ellers på de analyserte lokalitetene i Tyrifjorden).

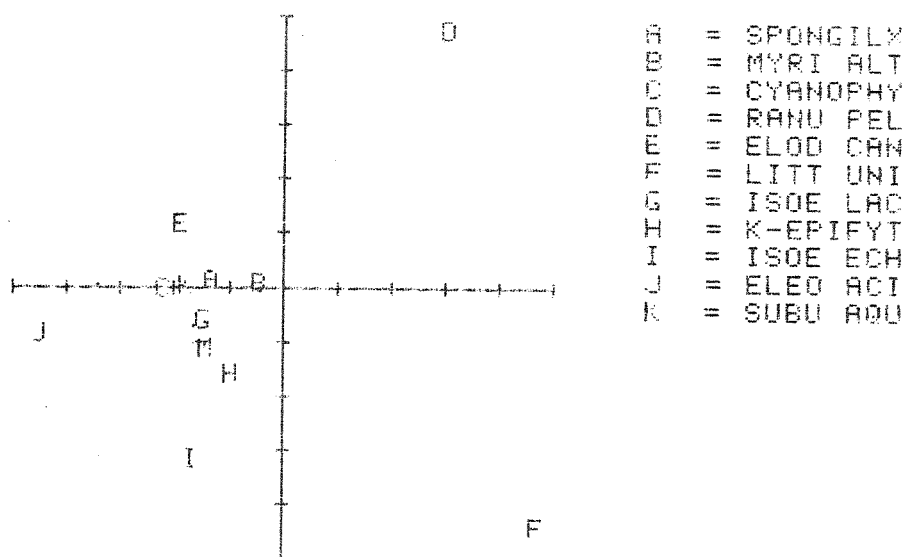


Fig. 6.51. Tyrifjord st. TY 18. Artsordinasjon (PCO).
Variansreduksjon 77% på to dimensjoner.

Trass i dette kunne hovedaksen (nr.1) tolkes som en nokså klar dybdegradient, mens akse nr.2 åpenbart gjenspeiler heterogenitet i samfunnets oppbygging.

6.16.5. Spesielle arter

Vasspest (*Elodea canadensis*) forekom bare som døde, løsrevne skudd på bildematerialet. I felt ble det imidlertid funnet flere friske, livskraftige skudd oppskylt på stranda. Det er derfor trolig at arten har spredte (dypvanns?)kolonier i nærheten.

6.16.6. Sammenfatning

Stasjonen har litt avvikende undervannsvegetasjon fra tilsvarende noe beskyttede lokaliteter i Tyrifjorden. Vegetasjonen er i større grad enn vanlig preget av bentiske og epifyttiske alger. Forekomsten av svamp (*Spongilla*) er også uvanlig stor. I noen grad kan dette føres tilbake på lokale strømningsmønstre (utløpseffekt) og ustabile bunnforhold. Dybdegrensen for eksempelvis *Isoetes lacustris* (4.0m) ligger lenger ned enn vanlig for noe beskyttede stasjoner i Tyrifjorden. Dette kan også være en strømeffekt (endret erosjon på dypere vann).

6.17. Stasjon TY 19 Stallvika

6.17.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Denne stasjonen ligger i en åpen bukt, og er sterkt utsatt for vind og bølgegang. Strandsonen er steinet ut til 1-1.5m dyp, og det mangler helofyttvegetasjon langs land.

En brei strandplattform strekker seg omlag 100 m ut fra land, med dyp fra 2 til 4 m. Utenfor starter en marbakke, som går ned til 7-8m dyp. På plattformen er bunnen sandig øverst, men fra 3m dyp blir siltaktig mykbunn dominerende.

6.17.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Stasjonen er ikke spesielt artsrik, som det vil framgå av tab. 6.15 nedenfor.

Tab. 6.15. Tyrifjord st. TY 19. Undervannsvegetasjon 1980-81.

Latinsk navn	z-intervall (z_h ; z_n)	Tyngdepkt. (z_w)	Antall obs.	(z_w) St.avvik	(z_w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotrestet pl.materiale ***						
Chlorophyc. indet.	(-1.29 ; -1.29)	-1.29	1	0.00	0.00	3.13
Ranunculus reptans	(> -1.29 ; -1.29)	-1.29	1	0.00	0.00	0.20
Ranunculus peltatus	(-0.99 ; -2.79)	-1.40	15	0.29	0.07	6.73
Baccillariophyc. indet. (epifyt.)	(-0.69 ; -3.99)	-1.41	118	0.65	0.06	11.48
Lobelia dortmanna	(> -1.29 ; -1.89)	-1.46	12	0.20	0.06	2.02
Isoetes echinospora	(> -1.09 ; -2.09)	-1.51	15	0.34	0.09	2.08
Myriophyllum alterniflorum	(-0.99 ; -3.89)	-1.56	100	0.38	0.04	9.34
Littorella uniflora	(-0.99 ; -2.72)	-1.65	72	0.36	0.04	11.74
Isoetes lacustris	(-0.69 ; -4.99)	-2.50	224	1.01	0.07	12.21
Elodea canadensis	(-3.19 ; -3.19)	-3.19	1	0.00	0.00	6.25
Cyanophyc. indet. bentisk	(-5.59 ; -5.59)	-5.59	1	0.00	0.00	0.39
*** Løse skudd ***						
Myriophyllum alterniflorum	(-2.99 ; -5.59)	-4.21	9	0.95	0.32	1.17
Isoetes lacustris	(-4.29 ; -4.29)	-4.29	1	0.00	0.00	10.94
*** Dødt plantemateriale ***						
Myriophyllum alterniflorum	(-1.19 ; -5.12)	-2.50	2	1.85	1.31	0.59
Isoetes lacustris	(-3.79 ; -3.89)	-3.84	2	0.05	0.04	0.39

På stasjonen var Ranunculus reptans og Isoetes echinospora adskillig vanligere enn undervannsbildene gir inntrykk av. Disse artene forekom nettopp i dybdeintervallet 0-0.5m, hvor fotodekningen er lav. I samme område forekom også Subularia aquatica sporadisk.

Dominerende undervannsart på stasjonen var Isoetes lacustris. Opp mot artens øvre grense var individene av I.lacustris småvokste og tildels svært vanskelige å adskille fra I.echinospora på bildematerialet.

6.17.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Det samlede bunnsamfunnets dekning mot dyp (ikke inkl. dødt plantemateriale) er satt opp i fig. 6.52 og sedimentforekomst mot dyp i fig. 6.53. Bunnen er steinet ned til omkring 1.5m dyp (fig. 6.53).

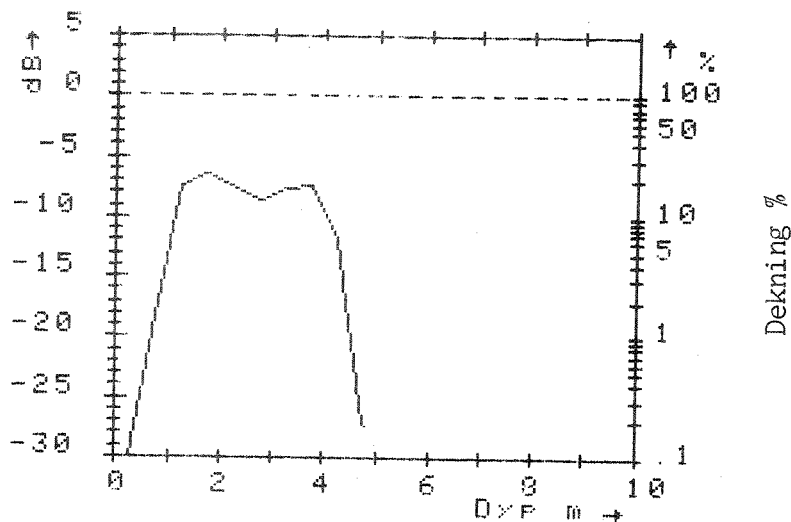


Fig. 6.52. Tyrifjord st. TY 19. Undervannsvegetasjon 1980-81.

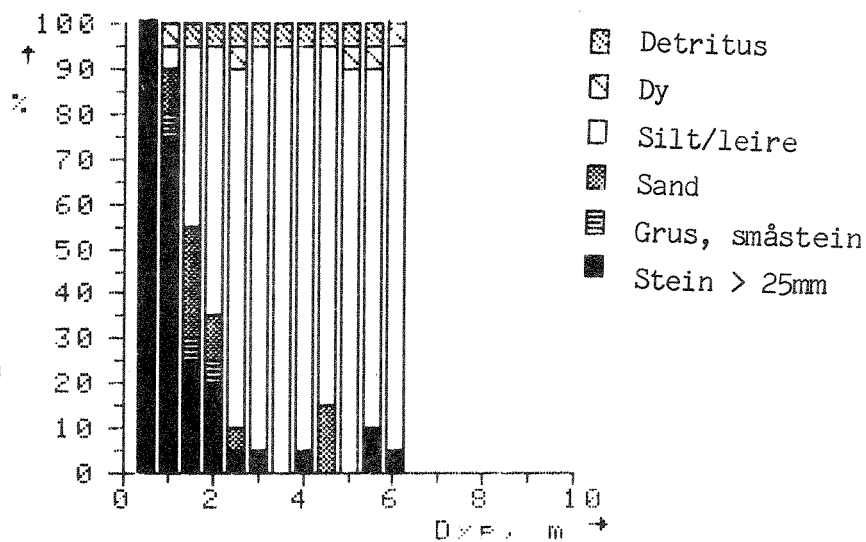


Fig. 6.53. Tyrifjord st. TY 19. Sedimentforekomst mot dyp.

Vegetasjonen har lav dekning i gruntnområdet hvor steinbunn er fram-tredende, og når sin største dekning mellom 2 og 4m dyp. Under 4m dyp faller dekningen hurtig av. Nedre grense for karplanter er 5.0m (*Isoetes lacustris*). På denne stasjonen utgjør *I.lacustris* hoveddelen av undervannsvegetasjonen, og når sin maksimale utvikling i dybdeinter-vallet 3-4m (se fig. 6.54).

På grunnere vann (1.5-2.5m) overtar andre arter (*Littorella uniflora*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Ranunculus peltatus*) som hovedkomponenter i bunnsamfunnet (jfr. fig. 6.54). Størst betydning blant disse artene hadde *L.uniflora* (fig. 6.55).

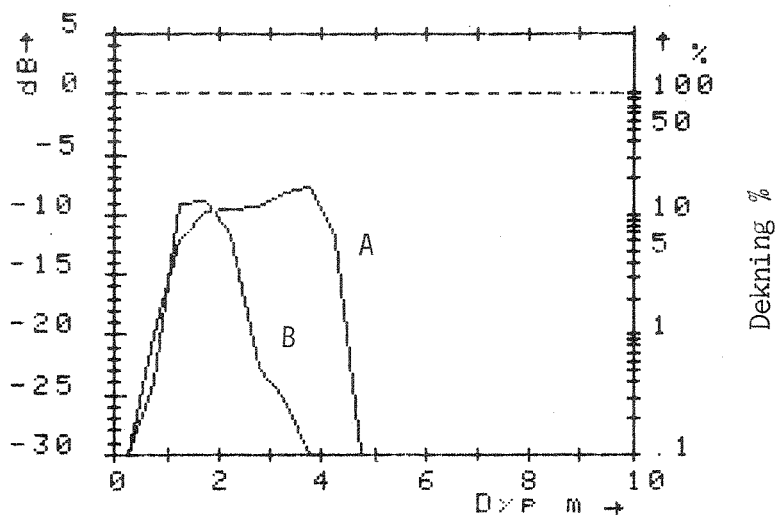


Fig. 6.54. Tyrifjord st. TY 19. Dybdefordeling 1980-81 av Isoetes lacustris (A) og andre arter (B).

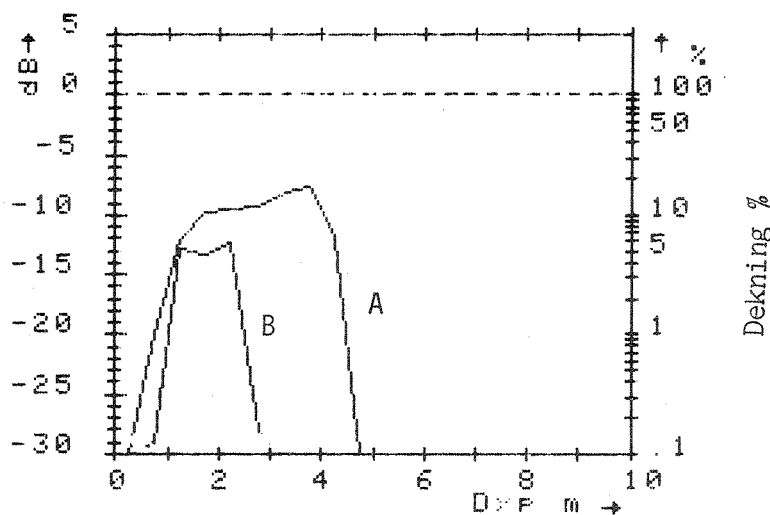


Fig. 6.55. Tyrifjord st. TY 19. Dybdefordeling av Isoetes lacustris (A) og Littorella uniflora (B).

Overgangssonen mellom Isoetes og Littorella vises som et lokalt minimum på totalsamfunnets dybdefordelingskurve (fig. 6.52).

6.17.4. Tidsutvikling

Stasjonen er undersøkt to ganger, 23/7-1980 og 21/5-1981. Analyse av samfunnets dybdefordeling viste liten forskjell mellom disse to årene. Detaljanalyse på bilder fra referansepunktene viste at 1980-prøvene var fra et "sommer"-stadium med lite påvekstalger, mens 1981-prøvene var fra et "vår"-stadium med mye påvekstalger og sterkt reduserte individer av Myriophyllum. Kvantitative endringer i bestanden av Isoetes lacustris var ubetydelige.

Erosjonsaktivitet på bunnen fra 1980 til 1981 kunne spores på enkelte referansepunkter, men hadde beskjedent omfang sammenliknet med f.eks. stasjon TY 2 (1978-1981). Netto sedimenttilvekst var gjennomsnittlig ca. 1mm (1.6-6m dyp), med store avvik punktene imellom.

6.17.5. Samfunnsstrukturer

Ordinasjon på datamaterialet 1980-81 ga 94.5% variansreduksjon på de to første aksene, med forklaringsgrad 83.3% på hovedaksen (nr.1). Som på de fleste andre stasjonene, kunne hovedaksen tolkes som en klar dybdegradient, med Isoetes lacustris og Lobelia dortmanna/Ranunculus reptans som ytterpunkter.

6.17.6. Spesielle arter

Ved prøvetakingen i 1981 ble noen få individer av Elodea canadensis funnet på bildematerialet, i et dyp av 3.2m. Arten forekommer relativt sjelden langs de mer eksponerte strandområdene i Tyrifjorden.

6.17.7. Sammenfatning

Stasjonen tilhører gruppen av sterkt eksponerte lokaliteter i Tyrifjord, noe som klart avspeiles i vegetasjonens sammensetning og dybdefordeling. Dominerende art er Isoetes lacustris med størst utvikling i 3-4m dyp og nedre grense ved 5.0m dyp.

6.18. Stasjon TY 21 Lille Svartøy

6.18.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Stasjonen ligger på innsiden av Lille Svartøy, og er relativt beskyttet mot vind og bølgegang. Feltobservasjoner antyder likevel at det kan gå endel strøm i sundet mellom Svartøyene og Bønsnestangen, noe som gir større erosjonsaktivitet på dypt vann enn beliggenheten av stasjonen alene skulle tilsi.

Strandsonen er steinet, og praktisk talt vegetasjonsfri ned til 2m dyp. Bunnen heller sterkt ut mot et dypt parti (mer enn 25m dyp). Noen egentlig marbakke ble ikke observert på stasjonen. Bløtbunn dominerer under 3-4m dyp.

6.18.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Observerte undervannsvegetasjon på denne stasjonen er middels artsrik, som tab. 6.16 nedenfor viser.

Tab. 6.16. Tyrifjord st. TY 21. Artsoversikt sortert etter dybde tyngdepunkt

Latinsk navn	z-intervall (z _h ; z _n)	Tyngdepkt. (z _w)	Antall obs.	(z _w) St.avvik	(z _w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotfestet pl.materiale ***						
Chlorophyc. indet.	(-0.99 ; -1.29)	-1.07	3	0.06	0.04	13.02
Lobelia dortmanna	(> -1.79 ; -2.19)	-1.85	4	0.13	0.06	2.05
Isoetes echinospora	(> -1.99 ; -1.99)	-1.99	1	0.00	0.00	0.39
Subularia aquatica	(> -1.99 ; -1.99)	-1.99	1	0.00	0.00	1.56
Littorella uniflora	(-1.79 ; -3.39)	-2.01	10	0.27	0.09	29.75
Eleocharis acicularis	(> -2.09 ; -2.09)	-2.09	1	0.00	0.00	0.10
Myriophyllum alterniflorum	(-1.49 ; -4.49)	-2.52	16	0.88	0.22	3.22
Baccillariophyc. indet. (epifyt.)	(-1.49 ; -4.19)	-2.89	21	0.62	0.14	26.42
Spongilla cf. lacustris	(-2.79 ; -4.19)	-3.03	3	0.42	0.24	0.29
Isoetes lacustris	(-2.69 ; -4.49)	-3.27	17	0.37	0.09	36.97
Utricularia minor	(-3.59 ; -3.59)	-3.59	1	0.00	0.00	1.56
Nitella opaca	(-1.49 ; -15.79)	-4.33	32	1.09	0.19	8.52
Elodea canadensis	(-4.79 ; -4.79)	-4.79	1	0.00	0.00	1.56
*** Løse skudd ***						
Myriophyllum alterniflorum	(-1.99 ; -1.99)	-1.99	1	0.00	0.00	0.20
*** Dødt plantemateriale ***						
Isoetes echinospora	(-1.49 ; -1.49)	-1.49	1	0.00	0.00	0.20
Isoetes lacustris	(-4.19 ; -4.19)	-4.19	1	0.00	0.00	1.56

Artsmessig skiller stasjonen seg lite fra tilsvarende stasjoner i Tyrifjord.

6.18.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Bunnsamfunnets samlede dybdefordeling er vist i fig. 6.56 og sedimentforekomst mot dyp i fig. 6.57. Steinbunn preger forholdene ned til omlag 1.5m dyp, deretter overtar sand som viktigste sedimenttype. Silt og leire dominerer fra omlag 3m dyp. Fordelingskurven (fig. 6.56) er mer uregelmessig enn vanlig ellers på Tyrifjordlokalitetene. Dette skyldes stor forekomst av bentiske og epifyttiske alger, særlig i gruntvannsområdene. Kransalgen Nitella opaca forekom i betyde-lige mengder under 3m dyp, og ble observert til 15.8m dyp. Karplantene (fig. 6.58) dominerte i 2-3m dyp, med størst innslag av Isoetes lacustris (fig. 6.59, ned til 4.5m).

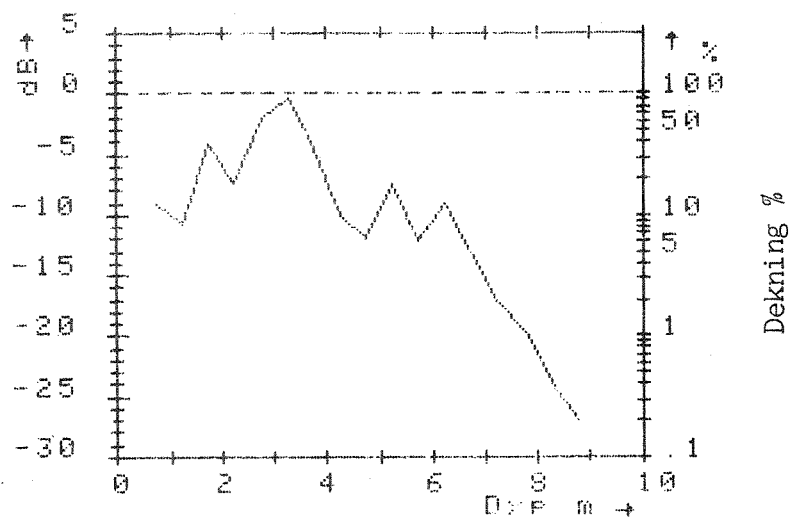


Fig. 6.56. Tyrifjord st. TY 21. Dybdefordeling av bunn-
samfunnet 1979.

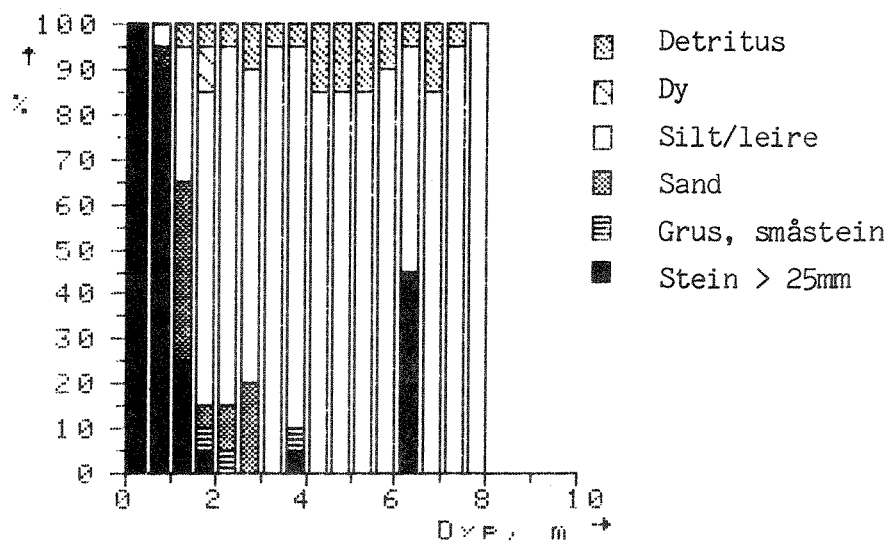


Fig. 6.57. Tyrifjord st. TY 21. Sedimentforekomst mot dyp.

6.18.4. Spesielle arter

På denne stasjonen ble ingen spesielle arter registrert.

6.18.5. Sammenfatning

Stasjonen likner mer på de sterkt vindeksponerte lokalitetene i Tyrifjord enn beliggenheten skulle tilsi hva vegetasjonen angår. Dette kan skyldes en kombinasjon av sterk helning på bunnen og signifikant strøm i sundet mellom Svartøyene og Bønsnestangen. Dybdegrensen for hoved-

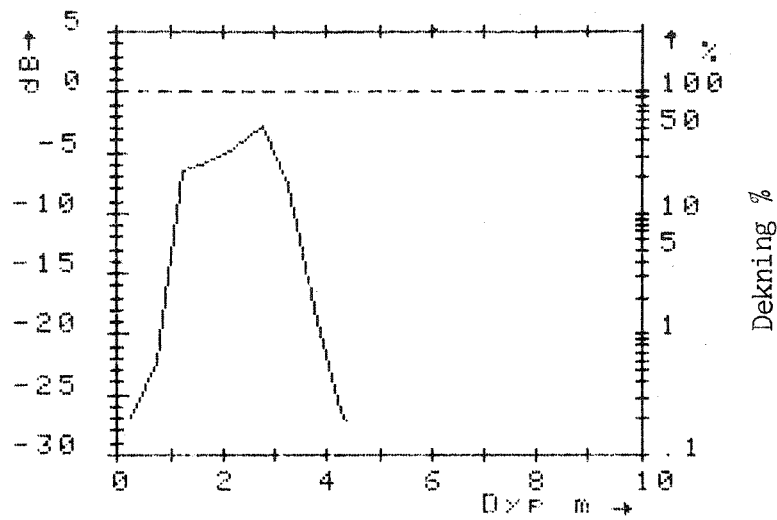


Fig. 6.58. Tyrifjord st. TY 21. Dybdefordeling av karplanter 1979.

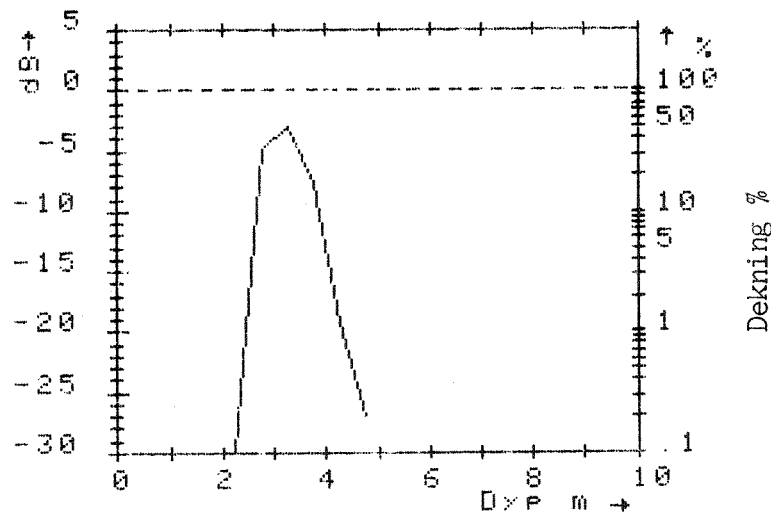


Fig. 6.59. Tyrifjord st. TY 21. Dybdefordeling av Isoetes lacustris.

arten Isoetes lacustris på 4.5m er blant de største verdiene registrert i Tyrifjorden. Nedre grense for kransalgen Nitella opaca (15.8m) på denne stasjonen er den største observert på noen stasjon i Tyrifjord.

6.19. Stasjon TY 22 Vikersund

6.19.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Stasjonen ligger ned mot utløpet av Tyrifjord ved Vikersund, og tilhører de mest vindbeskyttede lokalitetene i innsjøen. På denne stasjonen forekommer helofyttvegetasjon, dominert av Equisetum fluviatile og Carex acuta, i brede belter langs land. Helofyttbeltet går ut til omlag 0.5m dyp (Equisetum).

Bunnen var sterkt leirpreget på alle undersøkte dyp, og skrånet slakt utover mot en markert marbakke ved 4-6m dyp. Overflatestrøm var tydelig ved feltarbeidet. Ved dykking ble en rekke indikasjoner på strømtransport langs bunnen observert, særlig langs marbakken og dypere ned.

6.19.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

De registrerte artene fra bildeanalysen er satt opp i tab. 6.17 nedenfor.

Tab. 6.17. Tyrifjord st. TY 22. Artsforekomst, ordnet etter dybdetyngdepunkt.

Latinsk navn	z-intervall (z _h ; z _n)	Tyngdepkt. (z _w)	Antall obs.	(z _w) St.avvik	(z _w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotfestet pl.materiale ***						
<u>Equisetum fluviatile</u>	(> -0.39 ; -0.59)	-0.44	5	0.06	0.03	8.28
<u>Elatine hydropiper</u>	(> -0.39 ; -0.89)	-0.60	24	0.17	0.03	0.10
<u>Subularia aquatica</u>	(> -0.39 ; -0.89)	-0.68	32	0.10	0.02	1.45
<u>Eleocharis acicularis</u>	(> -0.39 ; -0.89)	-0.71	48	0.15	0.02	8.69
<u>Lobelia dortmanna</u>	(> -0.79 ; -0.79)	-0.79	1	0.00	0.00	0.10
<u>Nitella opaca</u>	(-0.89 ; -0.89)	-0.89	1	0.00	0.00	0.20
<u>Ranunculus peltatus</u>	(-0.79 ; -2.49)	-1.17	30	0.34	0.06	35.71
<u>Isoetes echinospora</u>	(> -0.69 ; -1.29)	-1.22	3	0.19	0.11	2.34
<u>Littorella uniflora</u>	(-0.39 ; -2.49)	-1.27	33	0.39	0.07	53.14
<u>Baccillariophyc. indet. (epifyt.)</u>	(-0.79 ; -2.19)	-1.52	12	0.28	0.08	7.10
<u>Myriophyllum alterniflorum</u>	(-0.79 ; -2.39)	-1.56	19	0.36	0.08	8.96
<u>Elodea canadensis</u>	(-0.79 ; -2.49)	-1.68	14	0.51	0.14	28.57
<u>Callitriche cf. hamulata</u>	(-1.79 ; -1.79)	-1.79	1	0.00	0.00	1.56
<u>Isoetes lacustris</u>	(-0.99 ; -2.49)	-1.86	16	0.25	0.06	27.83
<u>Cyanophyc. indet. bentisk</u>	(-0.79 ; -5.89)	-4.12	11	1.32	0.40	0.20
<u>Spongilla cf. lacustris</u>	(-0.49 ; -8.89)	-5.32	37	3.30	0.54	0.99
*** Dødt plantemateriale ***						
<u>Myriophyllum alterniflorum</u>	(-8.89 ; -8.89)	-8.89	1	0.00	0.00	1.56

Artsmessig utmerker stasjonen seg først og fremst ved forekomsten av de mindre isoetideartene (Elatine hydropiper, Subularia aquatica og Eleocharis acicularis). Flere andre "pusle"-planter ble observert i felt, men mangler i bildematerialet: Ranunculus reptans, Crassula aquatica og Alopecurus aequalis. Fraværet av disse artene på bildene skyldes at de forekom på svært grunt vann, 0-0.4m.

Et spesielt trekk ved stasjonens vegetasjonsbilde var den stedvis rike forekomsten av blomstrende Ranunculus peltatus, i langt større mengder enn det vi ellers pleier å finne i Tyrifjorden.

6.19.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Bunnsamfunnets samlede fordeling mot dyp (ikke inkludert dødt materiale) er vist i fig. 6.60 og sedimentforekomst mot dyp i fig. 6.61. Grovdetritus forekom særlig fra marbakken og dypere ned, her var det

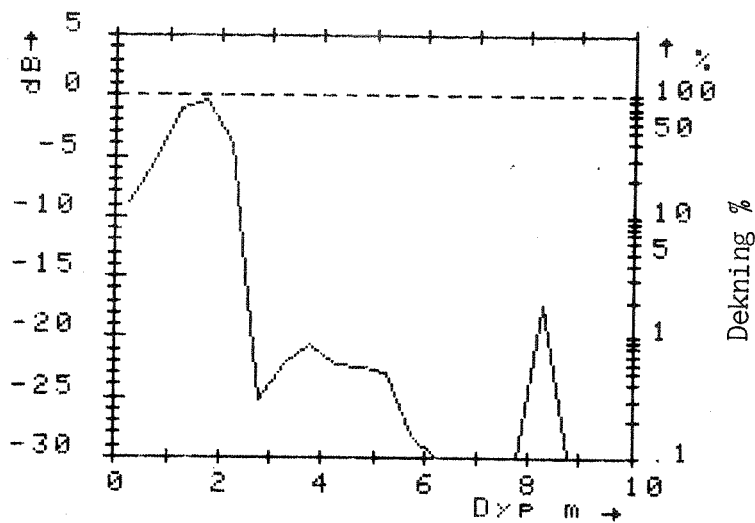


Fig. 6.60. Tyrifjord st. TY 22. Dybdefordeling av bunnsamfunnet 1980.

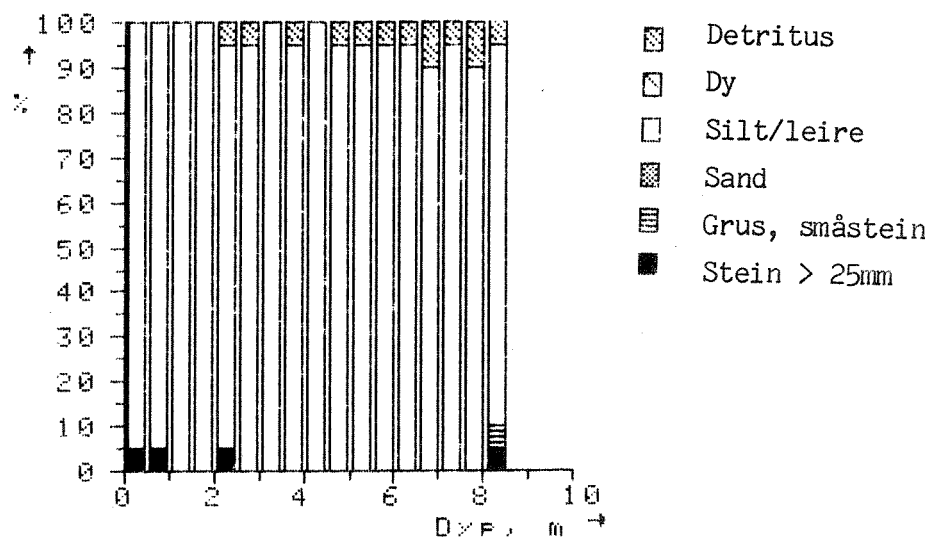


Fig. 6.61. Tyrifjord st. TY 22. Sedimentforekomst mot dyp.

også noe sand og stein. Ellers dominerte silt/leirebunn.

Dybdefordelingskurven i fig. 6.60 avspeiler mer spesielle vegetasjonstrekk på lokaliteten. Betydelig forekomst av ferskvannssvamp (*Spongilla*) nede i dypålen gir en markert topp ved 8-8.5m dyp, og en mindre markert topp omkring 4m dyp skyldes bentiske blågrønnalger. Karplantene forekom ikke dypere enn 2.5m (fig. 6.62). Fordelingskurven for *Isoetes lacustris* (fig. 6.63) antyder at arten møter hard konkurranse fra *Ranunculus peltatus* og *Elodea canadensis* på grunnere vann enn ca. 1.5m.

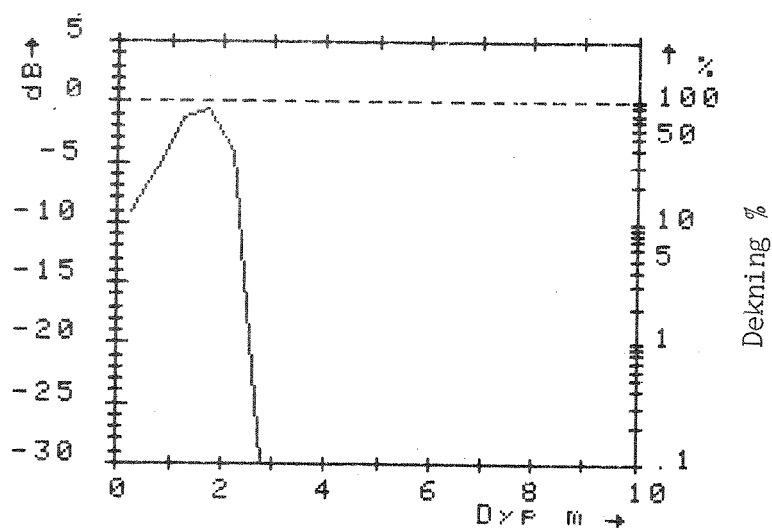


Fig. 6.62. Tyrifjord st. TY 22. Dybdefordeling av karplanter 1980.

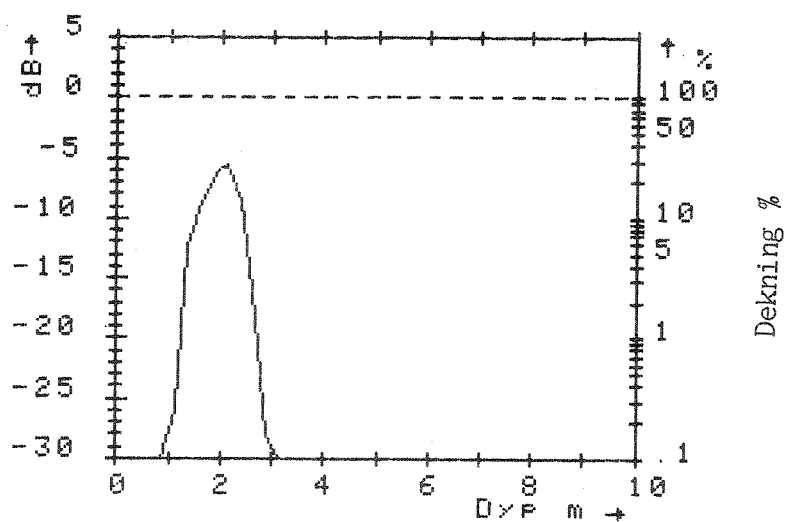


Fig. 6.63. Tyrifjord st. TY 22. Dybdefordelingen av Isoetes lacustris.

6.19.4. Samfunnsstrukturer

I felt ga stasjonen inntrykk av en heterogen og flekkvis utbredt undervannsvegetasjon. Dette inntrykket bekreftes av ordinasjon (metode:PCO), som bare ga 53.7% variansreduksjon på hovedaksen (nr.1), og ialt 71.9% variansreduksjon på de to første aksene. Ingen klare dybdegradienter framkom ved ordinasjonen.

6.19.5. Spesielle arter

På denne stasjonen har Elodea canadensis etablert seg med relativt store kolonier siden 1977-78. Plantene var uvanlig frodige, noe som antyder at vekstvilkårene for arten er gode på lokaliteten. Elodea-forekomstene nær utløpet fra Tyrifjord kan tilbakeføres på strømningsmønstrene i innsjøen (jfr. avsn. 2.6 og fig. 2.7).

6.19.6. Sammenfatning

Denne stasjonen avviker vesentlig fra andre beskyttede lokaliteter i Tyrifjord ved

- Kraftig utvikling av helofyttvegetasjon.
- Meget heterogent sammensatt vegetasjon, uten noen klar dybdegradient.

Lokale strømnings- og sedimentasjonsforhold kan være årsak til dette, jfr. diskusjonen for st. TY 18 (side 117). Dybdegrensene for karplantene er relativt normale etter stasjonens eksponeringsgrad, men fraværet av Elodea canadensis på dypere vann enn 2.5m antyder at marbakken hindrer vegetasjonens ekspansjon mot dypet mer enn sedimentasjon o.l. faktorer.

6.20. Stasjon TY 23 Sylling

6.20.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Stasjonen ligger på innside av småholmene ved Sande-Røkås, og er lite eksponert for vind og bølgegang. Det er likevel trolig at det går noe strøm i sundet mellom holmene og fastlandet. Strandlinja er steinet-sandig, ned til omlag 1m dyp. Finkornet bunn (sandblandet silt) overtar dypere ned. En markert marbakke begynner ved ca. 4.5m dyp, og flater noe ut fra 7-8m dyp. I nedre del av marbakken og dypere ned var bunnen meget løs i konsistens.

I bukta innafor stasjonen ligger et anlegg for fiskeoppdrett. Næringstilgang herfra kan spores i vegetasjonen.

6.20.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Observasjoner fra den stereofotografiske registreringen er stilt sammen i tab. 6.18. Stasjonen er nokså artsfattig, spesielt til å være såpass lite eksponert. Den helt dominerende art er Littorella uniflora.

6.20.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Bunnsamfunnets samlede dybdefordeling, ikke inkludert dødt plantemateriale, er vist i fig. 6.64 og sedimentforekomst mot dyp i fig. 6.65. Dybdefordelingskurven (fig. 6.64) avviker fra det vanlige mønsteret i Tyrifjord, og er svært uregelmessig. Årsak til dette er de tildels betydelige forekomstene av bentiske grønn- og blågrønnalger omkring marbakken og dypere ned. Det er trolig lokal næringstilførsel som gir disse utslagene. Fordelingskurven for karplantene alene er mer normal (fig. 6.66). Den helt dominerende art i undervannsvegetasjonen, Littorella uniflora, har et markert tyngdepunkt omkring 1.3-1.4m dyp,

Tab. 6.18. Tyrifjord st. TY 23. Artsforekomst, ordnet etter dybdetyngdepunkt.

Latinsk navn	z-intervall (z_h ; z_n)	Tyngdepkt. (z_w)	Antall obs.	(z_w) St.avvik	(z_w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotfestet pl.materiale ***						
Eleocharis acicularis	(> -0.73 ; -1.03)	-0.84	10	0.09	0.03	0.18
Nitella opaca	(-0.93 ; -0.93)	-0.93	1	0.00	0.00	4.69
Subularia aquatica	(> -0.83 ; -1.53)	-0.97	2	0.28	0.20	0.24
Lobelia dortmanna	(> -0.83 ; -1.43)	-1.01	7	0.21	0.08	1.20
Spongilla cf. lacustris	(-0.53 ; -1.63)	-1.11	22	0.33	0.07	1.27
Isoetes echinospora	(> -0.83 ; -1.83)	-1.11	8	0.39	0.14	1.61
Littorella uniflora	(-0.73 ; -2.23)	-1.28	65	0.36	0.04	44.98
Myriophyllum alterniflorum	(-0.73 ; -2.13)	-1.32	40	0.35	0.06	7.29
Baccillariophyc. indet. (epifyt.)	(-0.53 ; -9.23)	-1.49	58	1.24	0.16	38.17
Chlorophyc. indet.	(-0.83 ; -5.43)	-1.95	13	1.16	0.32	3.13
Isoetes lacustris	(-0.83 ; -3.83)	-2.01	23	0.77	0.16	7.46
Cyanophyc. indet. bentisk	(-2.53 ; -9.23)	-6.61	7	2.65	1.00	2.69
*** Løse skudd ***						
Myriophyllum alterniflorum	(-0.83 ; -2.13)	-1.58	4	0.57	0.28	1.51
Isoetes lacustris	(-8.43 ; -8.43)	-8.43	1	0.00	0.00	0.39
*** Dødt plantemateriale ***						
Isoetes lacustris	(-0.53 ; -0.53)	-0.53	1	0.00	0.00	0.10

som det framgår av fig. 6.67. På denne stasjonen spiller Isoetes lacustris en mer beskjeden rolle enn ellers i Tyrifjord, og når sitt maksimum omkring 3m dyp.

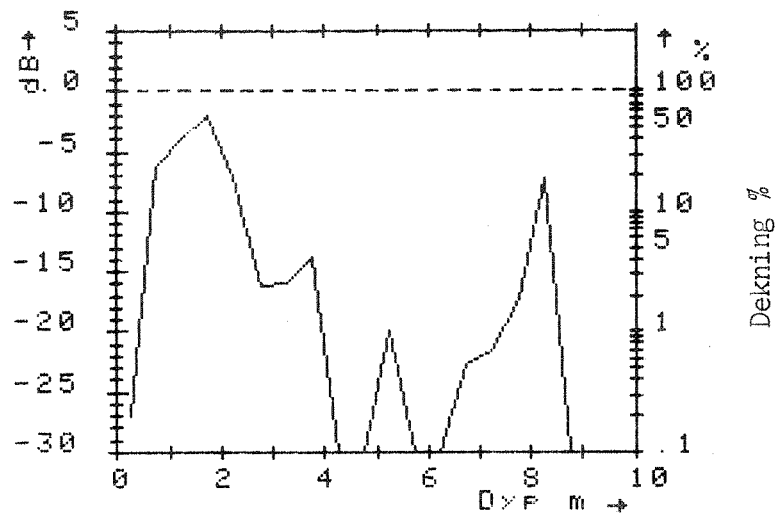


Fig. 6.64. Tyrifjord st. TY 23. Dybdefordeling av vegetasjon.

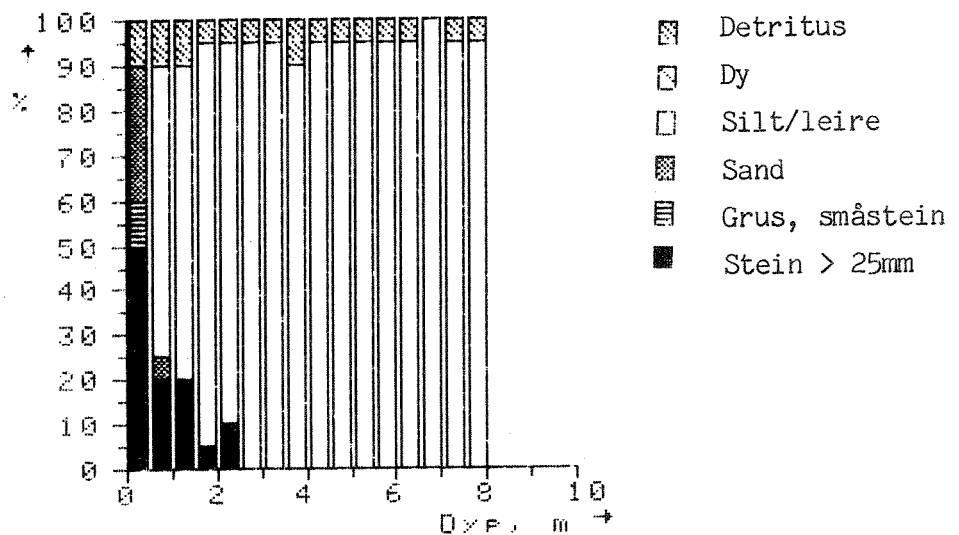


Fig. 6.65. Tyrifjord st. TY 23. Sedimentforekomst mot dyp.

6.20.4. Spesielle arter

Ingen spesielle arter ble observert på denne stasjonen.

6.20.5. Sammenfatning

Stasjonen er lite eksponert for vind og bølgegang, men trolig noe påvirket av lokale strøminger i sundet inn mot fastlandet. Dominerende art er *Littorella uniflora*. En markert marbakke ved 4-5 m dyp og løs, ustabil bunn dypere ned begrenser vegetasjonens ekspansjonsmuligheter

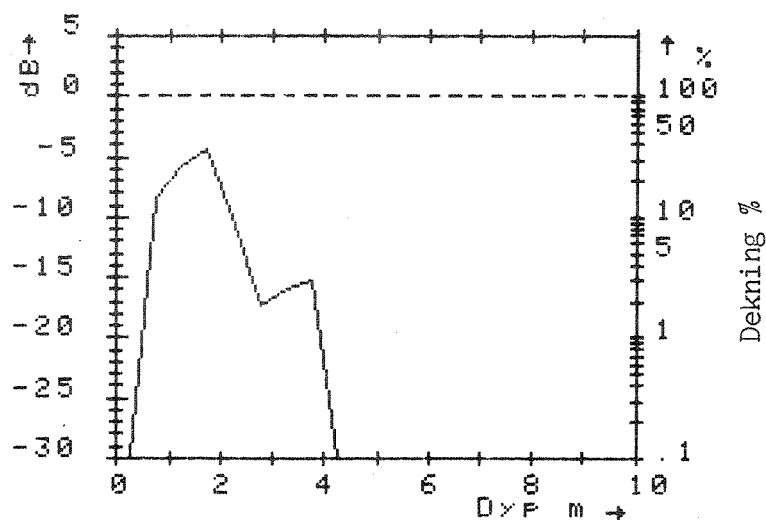


Fig. 6.66. Tyrifjord st. TY 23. Dybdefordeling av karplanter.

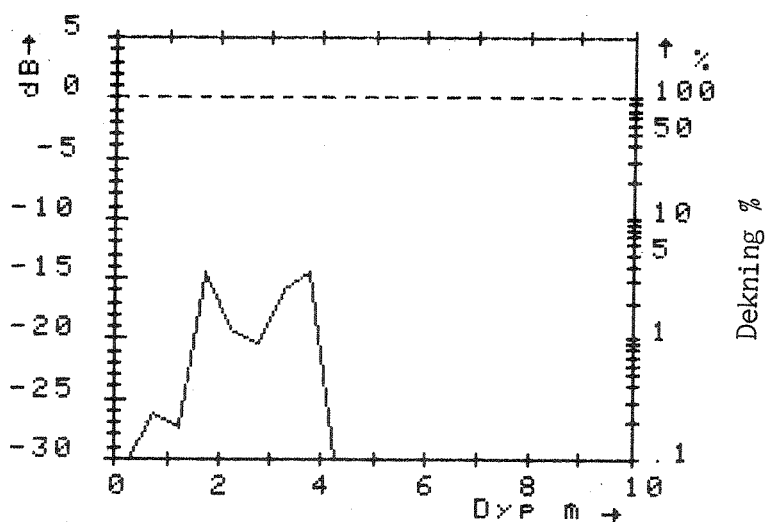


Fig. 6.67. Tyrifjord st. TY 23. Dybdefordeling av Isoetes lacustris.

mot dypt vann. Avvikende forhold med til dels større dypvannsforekomst av bentiske alger kan trolig tilskrives lokal næringstilførsel (fiskeoppdrett).

6.21. Stasjon TY 24 Sønsterud

6.21.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Stasjonen ligger i en åpen bukt og er middels-sterkt eksponert for vind og bølgegang. Strandlinja er steinet og det mangler helofyttvegetasjon her. Bunnen skråner til dels sterkt nedover, og det

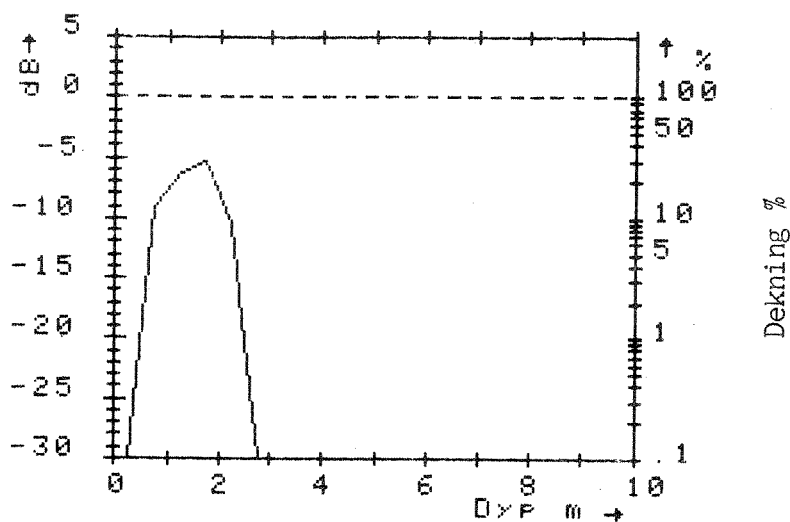


Fig. 6.68. Tyrifjord st. TY 23. Dybdefordeling av Littorella uniflora.

er ikke utformet noen klar strandplattform. Marbakken begynner ved omlag 6m dyp.

6.21.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Resultat fra stereofotografering er stilt sammen i tab. 6.19 nedenfor. Stasjonen er klart artsfattig. Dominerende arter er Littorella uniflora, Isoetes lacustris og Myriophyllum alterniflorum.

Tab. 6.19. Tyrifjord st. TY 24. Artsforekomst, ordnet etter dybdetyngdepunkt.

Latinsk navn	z-intervall (z_h ; z_n)	Tyngdepkt. (z_w)	Antall obs.	(z_w) St.avvik	(z_w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotfestet pl.materiale ***						
Chlorophyc. indet.	(-0.43 ; -2.93)	-1.08	25	0.35	0.07	11.63
Baccillariophyc. indet. (epifyt.)	(-0.43 ; -3.73)	-1.62	87	0.79	0.09	29.45
Littorella uniflora	(-0.83 ; -2.63)	-1.76	30	0.39	0.07	38.35
Myriophyllum alterniflorum	(-1.03 ; -3.63)	-2.05	50	0.75	0.11	16.21
Isoetes lacustris	(-1.03 ; -3.73)	-2.71	39	0.60	0.10	32.03
Potamogeton perfoliatus	(-3.23 ; -3.53)	-3.28	3	0.12	0.07	2.54
Nitella opaca	(-3.43 ; -3.73)	-3.56	9	0.10	0.03	8.59
Ranunculus peltatus	(-3.63 ; -3.73)	-3.68	2	0.05	0.04	4.30

6.21.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Dybdefordeling av observert vegetasjon er vist i fig. 6.69 og sedimentforekomst mot dyp i fig. 6.70. Steinbunn dominerer ned til omlag 2m dyp, deretter blir bunnen finere. Under 5m dyp var bunnen preget av silt og finsand.

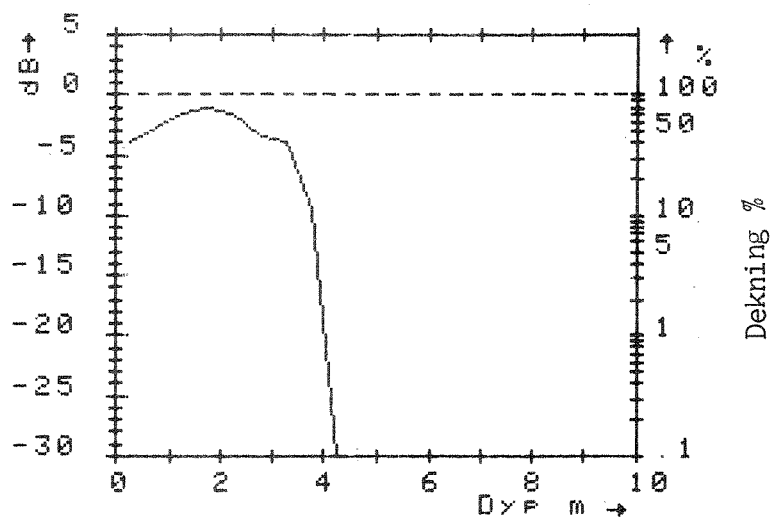


Fig. 6.69. Tyrifjord st. TY 24. Dybdefordeling av vegetasjon.

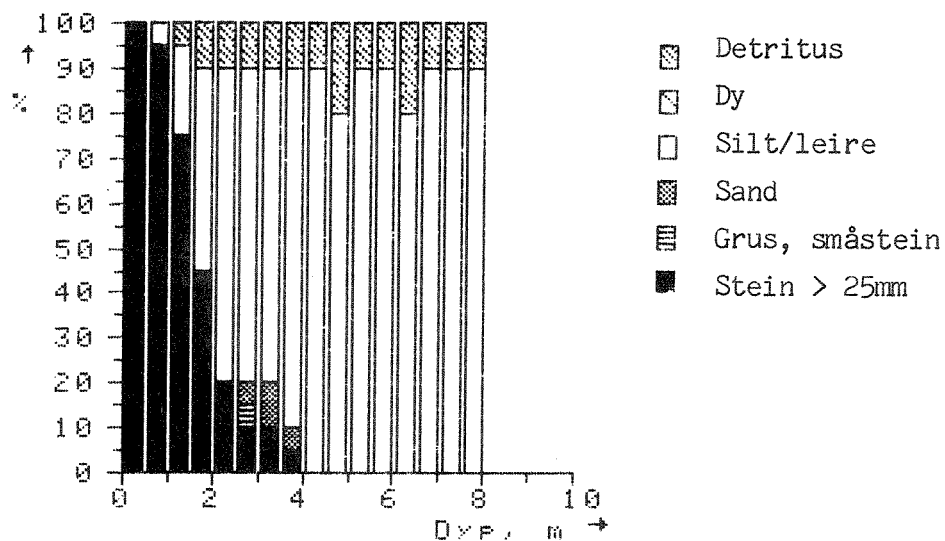


Fig. 6.70. Tyrifjord st. TY 24. Sedimentfordeling mot dyp.

Epilithiske trådformede grønnalger var det viktigste vegetasjonsinnslaget på steinbunnen. Fra 1-1.5m dyp overtok gradvis *Littorella* og *Myriophyllum*. Under 2m dyp kom *Isoetes lacustris* inn i større omfang, og ble dominerende omkring 3m dyp (jfr. fig. 6.71).

6.21.4. Spesielle arter

Ved feltarbeidet ble flere eksemplarer av hybridene *Potamogeton nitens* (= *P. gramineus* x *perfoliatus*) observert, i et dyp av 2-2.5m. Dette taksonet er ikke representert på bildematerialet ifra stasjonen. Hybridene er blant de vanligste innen *Potamogeton*-slekten i Norge, og

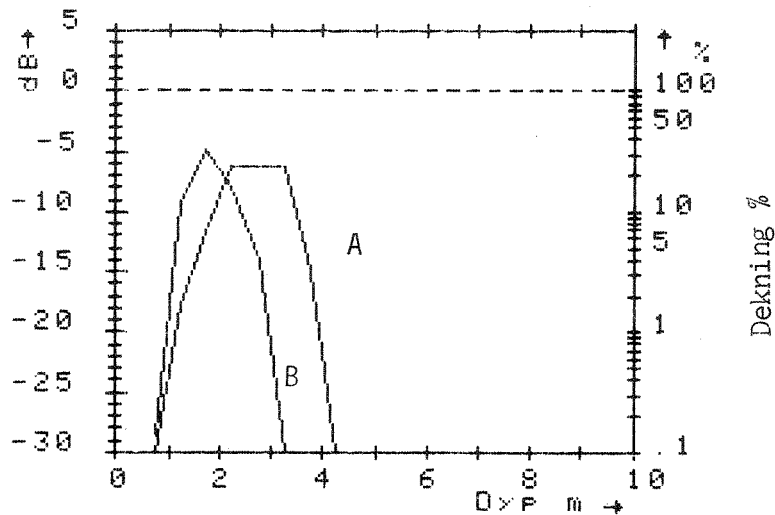


Fig. 6.71. Tyrifjord st. TY 24. Dybdefordeling av *Isoetes lacustris* (A) og *Littorella uniflora* (B).

finnes hist og her over hele landet, ofte sammen med foreldreartene. Baardseth (1942) angir *P. nitens* fra Steinsfjord.

6.21.5. Sammenfatning

Stasjonen er en nokså typisk representant for middels-sterkt eksponert strandavsnitt i Tyrifjord. Dybdegrense for vegetasjon, særlig *Isoetes lacustris*, lå noe høyere opp enn forventet. Dette kan skyldes den markerte helning på bunnen.

6.22. Stasjon TY 25 Gulsrudvika

6.22.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Stasjonen ligger ytterst på et nes, sterkt eksponert for vind og bølgegang. Strandlinja er til dels grovsteinet og fri for all helofyttvegetasjon. En strandplattform er utviklet, og kan bli opptil 50-60m brei. Marbakken begynner ved omkring 5m dyp, og bunnen skrånar meget kraftig ned mot dyppartiet av Tyrifjorden utafor.

6.22.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Vegetasjonsmessig er stasjonen blant de fattigste i hele Tyrifjord, som det framgår av tab. 6.20 nedenfor.

6.22.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Bunnsamfunnets samlede dybdefordeling er vist i fig. 6.72 og sedimentforekomst mot dyp i fig. 6.73. Steinbunn dominerer ned til omlag 2.5m dyp, og grovere sediment-typer finnes ned til omkring 3m dyp, men med innslag av finkornet substrat. På den ytre del av strandplattformen, omkring 3-4m dyp, er siltblandet finsand dominerende. I selve marbakken ble det funnet partier med grov sand.

Tab. 6.20. Tyrifjord st. TY 25. Artsforekomst, ordnet etter dybdetyngdepunkt.

Latinsk navn	z-intervall (z_h ; z_n)	Tyngdepkt. (z_w)	Antall obs.	(z_w) St.avvik	(z_w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotfestet pl.materiale ***						
Chlorophyc. indet.	(-1.20 ; -8.20)	-1.56	3	1.45	0.84	1.11
Baccillariophyc. indet. (epifyt.)	(-1.10 ; -3.90)	-2.15	120	0.61	0.06	40.16
Ranunculus peltatus	(-1.70 ; -3.60)	-2.21	26	0.30	0.06	5.33
Myriophyllum alterniflorum	(-1.20 ; -3.90)	-2.31	84	0.60	0.07	9.85
Nitella opaca	(-1.50 ; -3.10)	-2.34	7	0.30	0.12	15.63
Isoetes lacustris	(-1.10 ; -3.90)	-2.40	114	0.43	0.04	43.23
Potamogeton perfoliatus	(-2.40 ; -2.50)	-2.45	3	0.05	0.03	29.69
Spongilla cf. lacustris	(-1.10 ; -3.10)	-2.48	10	0.47	0.15	0.42

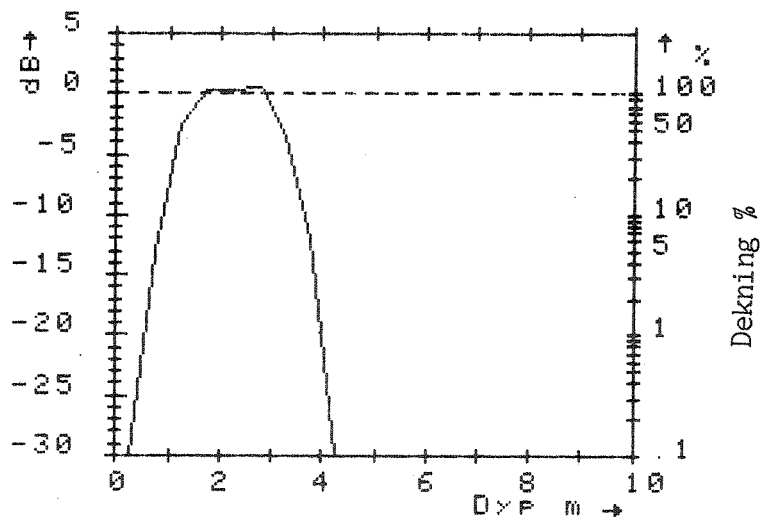


Fig. 6.72. Tyrifjord st. TY 25. Dybdefordeling av vegetasjon.

Den klart dominerende art på stasjonen er Isoetes lacustris, som danner tette enger omkring 2-3m dyp. Dybdefordelingen er vist i fig. 6.74. Ellers er det de vanlige vegetasjonstypene i Tyrifjord som finnes, med Myriophyllum-kolonier i en "brem" langs stranda i 1.8-2.5m dyp. Ranunculus peltatus var nokså vanlig på stasjonen, men nådde en beskjeden kvantitativ utvikling. Det ble bare observert kortvokste planter med undervannsblad i "primer"-stadium (dvs. i rosett direkte fra jordstengel).

6.22.4. Spesielle arter

Ingen spesielle arter ble observert på denne stasjonen.

6.22.5. Sammenfatning

Stasjonen er sterkt eksponert for bølgegang, og har en utvasket, steinet strandlinje uten helofyttvegetasjon. Undervannsvegetasjonen er meget artsfattig. Steinbunnen går ned til omkring 2-2.5m dyp, og

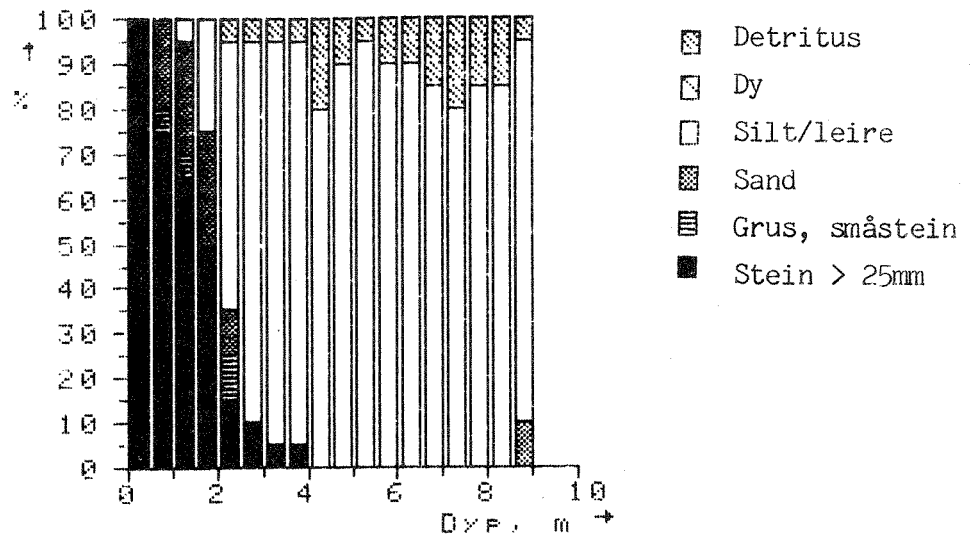


Fig. 6.73. Tyrifjord st. TY 25. Sedimentforekomst mot dyp.

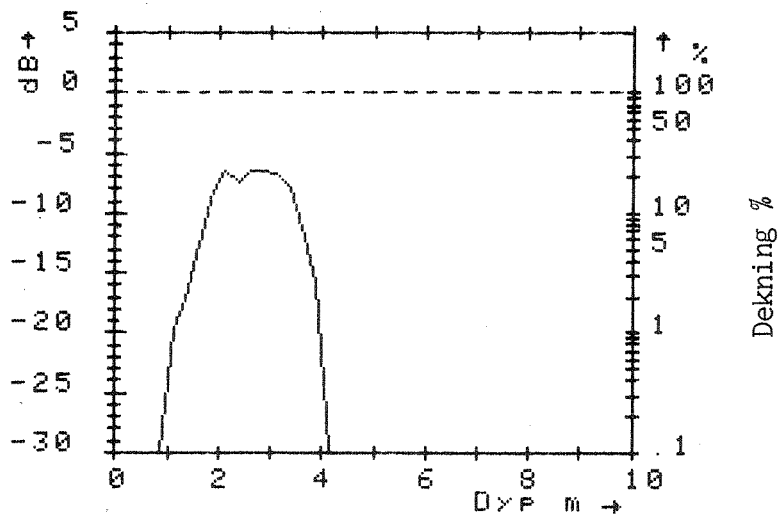


Fig. 6.74. Tyrifjord st. TY 25. Dybdefordeling av *Isoetes lacustris*.

setter en klar fysisk grense for hvor høyt opp undervannsplantene kan forekomme. *Isoetes lacustris* dominerer totalt i undervannsvegetasjonen, og danner tette enger på strandplattformens ytre del, ut mot marbakken.

7. UNDERVANNSVEGETASJON I STEINSFJORD

Mønsteret for de stasjonsvise beskrivelsene i Steinsfjord er identisk med foregående kapittel om Tyrifjord (kap.6). Tabeller over artsforekomst er innarbeidet i teksten, sammen med figurer over sedimentforekomst og artsfordeling mot dyp. Underlagstabellene for alle figurer er samlet i appendiks (A,B).

Underrepresentasjon av artene på grunt vann ($< 1\text{m}$) er et større problem i Steinsfjord enn hva tilfellet var i Tyrifjord. Dette skyldes bl.a. at gruntnvannsarter er mer framtrædende i Steinsfjordens vegetasjonsbilde, dessuten var fotografering på grunt vann i Steinsfjord nokså vanskelig p.g.a. oppgrumsing fra bunnen. Det er forsøkt å ta hensyn til slike forhold ved den stasjonsvise gjennomgangen.

7.1. Stasjon ST 1 Øgårdsvik - Garntangen

7.1.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Stasjonen ligger noe beskyttet mot vind- og bølgeslagspåvirkning. Strandsonen er grovsteinet, ned til 2-3 m dyp. En veifylling langs stranda gjør at bunnen skråner raskt nedover, og flater ut omkring 4-5 m dyp. Noen egentlig marbakke finnes ikke.

7.1.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Strandsonens steinete natur gjør stasjonen svært artsfattig, som tab. 7.1 nedenfor viser.

Tab. 7.1. Steinsfjord st. ST 1. Undervannsvegetasjon 1977.

Latinsk navn	z-intervall (z_h ; z_n)	Tyngdepkt. (z_w)	Antall obs.	(z_w) St.avvik	(z_w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotfestet pl.materiale ***						
Chlorophyc. indet.	(-2.10 ; -4.10)	-2.73	10	0.54	0.17	5.62
Myriophyllum alterniflorum	(-2.80 ; -3.00)	-2.96	2	0.08	0.06	0.49
Nitella confervacea	(-2.50 ; -4.20)	-3.38	15	0.39	0.10	8.02
Nitella opaca	(-2.30 ; -4.20)	-3.46	7	0.62	0.23	0.13
Potamogeton panormitanus	(-4.20 ; -4.20)	-4.20	1	0.00	0.00	0.10
Utricularia vulgaris	(-4.20 ; -4.20)	-4.20	1	0.00	0.00	0.20
*** Løse skudd ***						
Myriophyllum alterniflorum	(-3.20 ; -3.30)	-3.22	2	0.04	0.03	0.24
*** Dødt plantemateriale ***						
Myriophyllum alterniflorum	(-3.30 ; -3.30)	-3.30	1	0.00	0.00	0.20
Isoetes lacustris	(-3.80 ; -3.80)	-3.80	1	0.00	0.00	0.05

Ingen helofyttvegetasjon ble registrert på denne stasjonen.

7.1.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Dybdefordelingen av det totale bunnsamfunnet (ikke inkl. dødt materiale) er vist i fig. 7.1, sammen med sedimentfordelingen (fig. 7.2).

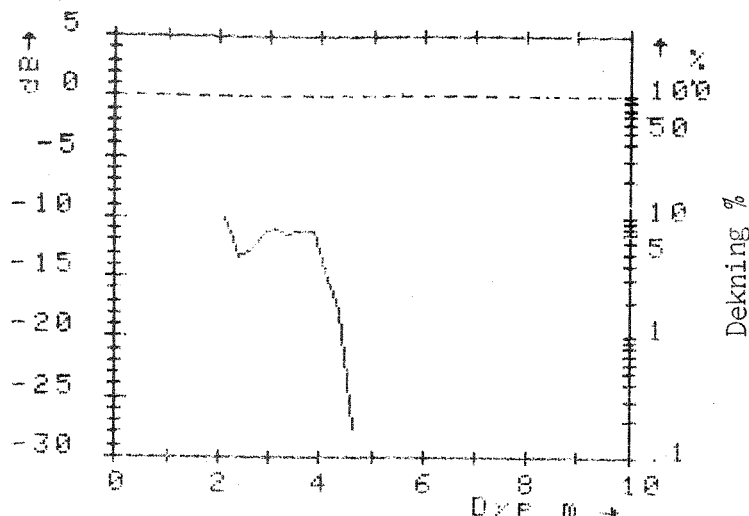


Fig. 7.1. Steinsfjord st. ST 1. Dybdefordeling av vegetasjon 1977.

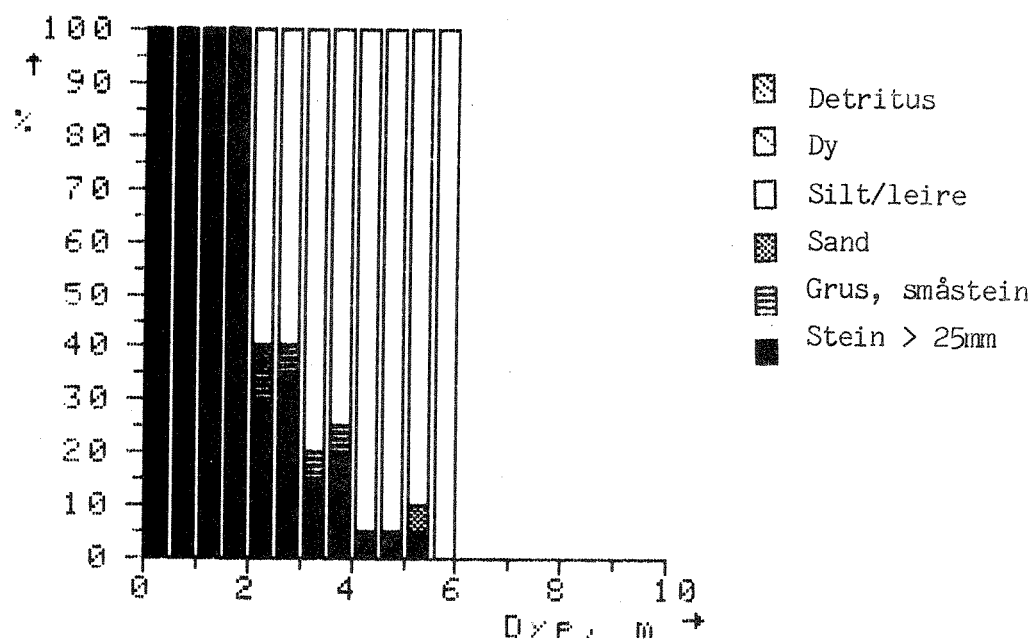


Fig. 7.2. Steinsfjord st. ST 1. Sedimentforekomst mot dyp.

Stasjonens spesielle preg kommer klart fram i fig. 7.1. Epilithiske grønnalger er det eneste vegetasjonselementet på grunnere vann enn ca. 2 m. I dette dybdeområdet er stein dominerende bunntype, som fig. 7.2 viser.

Noe sluttet vegetasjonsdekke finnes ikke på mykbunnen nedenfor 3 m dyp. Mest vanlig art var *Nitella confervacea*, en svært liten og kortvokst kransalge. Alle andre arter forekom svært sporadisk.

7.1.4. Samfunnsstrukturer

Undervannsvegetasjonen på denne stasjonen må ansees å være svært lite strukturert, noe som følger av den meget lave dekningsgraden som vegetasjonen har.

7.1.5. Spesielle arter

Stasjonen utmerker seg ved forekomst av kransalgen Nitella confervacea. Denne arten er svært sjelden i Norge, og er tidligere bare rapportert fra to lokaliteter (Langangen 1970). Det foreligger bare sporadiske opplysninger om artens økologiske krav. Muligens er den en mesotrof art (Langangen 1970). Nitella confervacea kan være knyttet til samme type lokalitet som Najas flexilis (jfr. side 66).

7.1.6. Sammenfatning

Stasjonen er spesiell, med en strandsone som er ødelagt av menneskelig aktivitet (veifylling). Inntrykket fra omliggende stasjoner er likevel at undervannsvegetasjonen er lite berørt av dette. Stasjonen er klart den artsfattigste overhodet i Steinsfjorden. Det er ikke lett å gi noen fyldestgjørende forklaring på dette forholdet. Muligens er årsaken mangel på egnet bunnssubstrat for karplanter i dybdeintervallet 2-3 m.

7.2. Stasjon ST 2 Bjørnsrudvik

7.2.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Denne stasjonen ligger i en bukt, som er delvis skjermet fra bølgegang ved en gruppe øyer utenfor. Bunnen er for det meste sterkt siltaktig, med unntak for breddene ytterst i bukta. Helt inne mot land finnes også noe mer stein- og sandholdig bunnslag.

På mykbunn innerst i bukta finnes vel utviklede helofyttssamfunn. Disse preges av Carex acuta og Equisetum fluviatile, dessuten finnes en større bestand av Phragmites australis innerst. Flytebladssamfunn med Polygonum amphibium og Sagittaria sagittifolia forekommer flekkvis, men uten å dekke større, sammenhengende områder.

Bunnen skråner slakt utover i bukta, og ut mot et større gruntvannsområde mellom Amundsøya, Trehjulingen og Ulvøya blir det ikke dypere enn 3-4m. I retning mot Pålsøya, derimot, går det en dyprenne med dyp opp mot 7m. Noen klart definert marbakke forekommer imidlertid ikke.

Stasjonen er besøkt ved en rekke anledninger fra 1976 av. Systematisk registrering av undervannsvegetasjonen ved hjelp av fotometoden er imidlertid bare utført i 1979 og 1980. Fra 1981 av inngår stasjonen som fast prøvelokalitet for Elodea canadensis.

7.2.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Stasjonen er relativt artsrik, som tab. 7.2 viser. Dominerende arter er i sær Littorella uniflora og Myriophyllum alterniflorum på grunt vann, og på dypere vann Elodea canadensis og Nitella opaca.

Tab. 7.2. Steinsfjord st. ST 2. Undervannsvegetasjon 1979-80.

Latinsk navn	z-intervall (z_h ; z_n)	Tyngdepkt. (z_w)	Antall obs.	(z_w) St.avvik	(z_w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotfestet pl.materiale ***						
<i>Eleocharis acicularis</i>	(> -0.71 ; -0.81)	-0.75	4	0.05	0.02	0.09
<i>Chara fragilis</i>	(-0.71 ; -0.81)	-0.76	7	0.05	0.02	16.99
<i>Littorella uniflora</i>	(> -0.71 ; -0.91)	-0.77	15	0.05	0.01	59.61
<i>Isoetes echinospora</i>	(> -0.71 ; -0.81)	-0.79	2	0.04	0.03	0.24
<i>Ranunculus reptans</i>	(> -0.71 ; -0.81)	-0.79	4	0.04	0.02	0.08
<i>Lobelia dortmanna</i>	(> -0.81 ; -0.81)	-0.81	1	0.00	0.00	0.10
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	(> -0.71 ; -3.31)	-0.84	26	0.26	0.05	18.82
<i>Subularia aquatica</i>	(> -0.71 ; -1.01)	-0.85	7	0.08	0.03	0.22
<i>Ranunculus confervoides</i>	(> -0.71 ; -2.21)	-0.95	4	0.26	0.13	0.35
<i>Nitella opaca</i>	(-0.71 ; -4.57)	-2.01	43	0.85	0.13	5.80
<i>Elodea canadensis</i>	(-0.71 ; -4.77)	-2.52	77	0.83	0.09	26.99
<i>Nitella confervacea</i>	(-2.81 ; -2.81)	-2.81	1	0.00	0.00	0.10
<i>Potamogeton panormitanus</i>	(-2.01 ; -3.31)	-3.04	14	0.24	0.07	5.54
<i>Callitriche autumnalis</i>	(-1.51 ; -4.37)	-3.07	22	0.50	0.11	0.71
<i>Potamogeton berchtoldii</i>	(-2.41 ; -3.47)	-3.31	5	0.14	0.06	3.13
<i>Najas flexilis</i>	(-3.37 ; -3.37)	-3.37	1	0.00	0.00	0.20
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	(-3.27 ; -3.47)	-3.38	3	0.09	0.05	7.81
*** Løse skudd ***						
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	(-0.71 ; -3.01)	-0.78	8	0.37	0.13	3.67
<i>Elodea canadensis</i>	(-2.21 ; -2.81)	-2.41	3	0.28	0.16	0.39
*** Dødt plantemateriale ***						
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	(-0.81 ; -1.51)	-0.84	2	0.14	0.10	9.77

I tillegg til artene registrert ved fotometoden, kan følgende gruntvannsisoetider nevnes : Crassula aquatica, Alopecurus aequalis og Limosella aquatica. Disse artene forekom dels på land, dels i vann ned til 0.3m (ref. medianvannstand).

Som nevnt innledningsvis, forekommer også flytebladsarter (Polygonum amphibium, Sagittaria sagittifolia) på stasjonen. Ingen registrering av dybdegrensener er gjort for disse artenes vedkommende. Det samme gjelder yttergrensene for de viktigste helofyttartene, som stanser før 1 m dyp på denne stasjonen.

7.2.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Bunnsamfunnets samlede forekomst (ikke inkl. dødt materiale) er gitt i fig. 7.3 og sedimentfordelingen i fig. 7.4. Det må understrekes at vegetasjonstrekk omtalt her, gjelder tiden fram til og med 1980 (senere har Elodea ekspandert betydelig).

Stasjonens noe beskyttede preg vises ved stor forekomst av vegetasjon selv inn mot strandsonen (0-1m dyp). Det er isoetidene som "drar" opp dekingen av den samlede vegetasjonen i dette dybdeintervallet, noe som framgår ved å sammenlikne fig. 7.3 med forekomsten av elodeidene (fig. 7.5).

Blant elodeidene utgjør kransalgene (Nitella, Chara) et nokså konstant innslag dekningsmessig ut til omkring 3 m dyp, hvor forekomsten gradvis avtar.

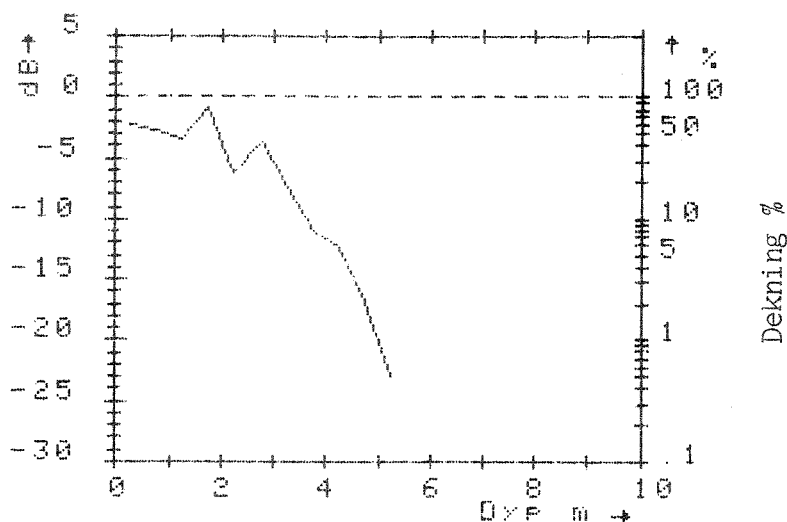


Fig. 7.3. Steinsfjord st. ST 2. Dybdefordeling av vegetasjon 1979-80.

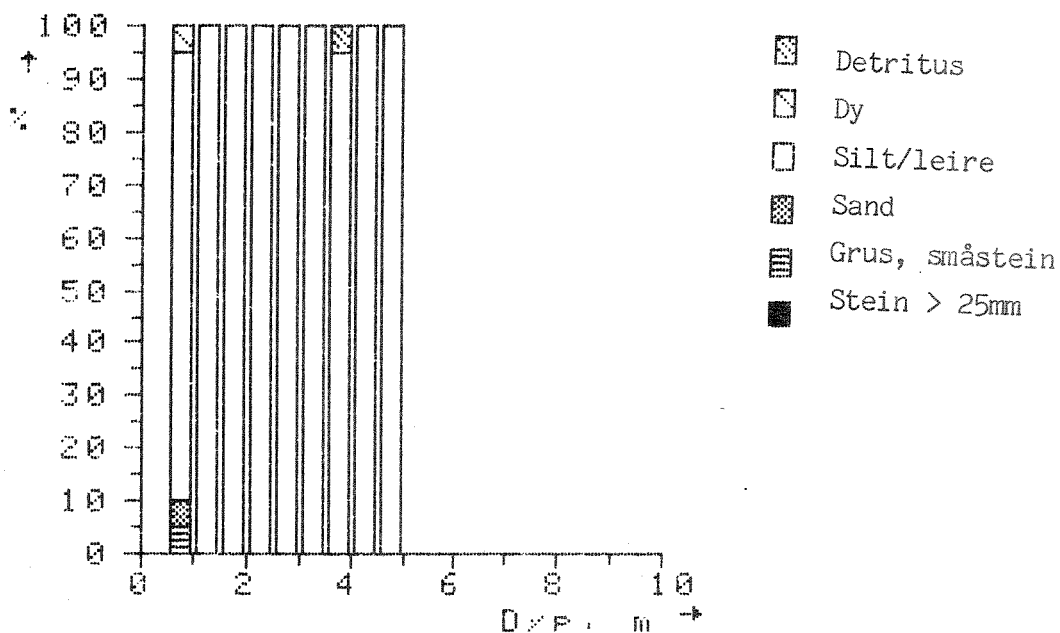


Fig. 7.4. Steinsfjord st. ST 2. Sedimentforekomst mot dyp.

De kvantitativt dominerende elodeidene er Elodea canadensis (fig. 7.7) og Myriophyllum alterniflorum (fig. 7.8). Som figurene viser, overlapper disse artene betydelig i sine fordelingskurver. Maksimal forekomst av Myriophyllum ligger noe høyere opp i dybdegradienten enn tilsvarende for Elodea. Den siste arten er bare sporadisk tilstede grunnere enn 1 m, og har to maksima på fordelingskurven. Det første, ved omlag 1.5m dyp, stammer fra nær sammenhengende massebestander som utviklet seg tidlig i 1979. Det sekundære maksimum, ved ca. 3m dyp, kommer fra ytterdelene av de indre bestandene, som her lenger ut i bukta blir mer flekkvis fordelt. Dekningen av Elodea avtar gradvis ut til 4.8 m, hvor arten danner vegetasjonens nedre grense.

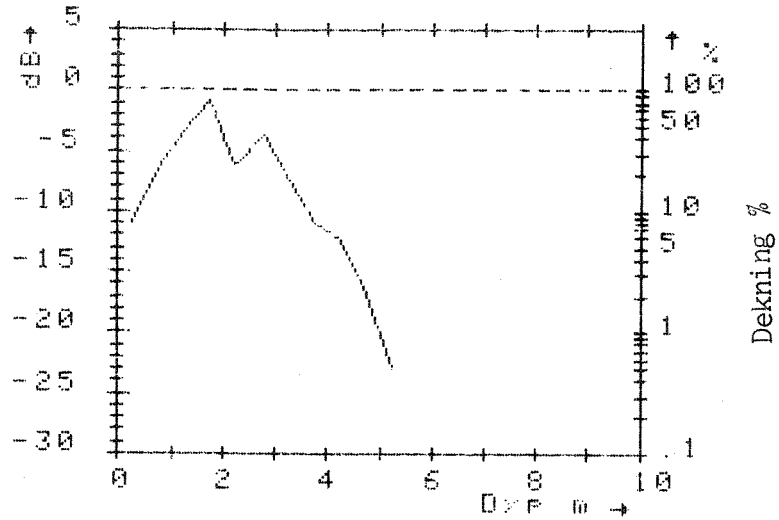


Fig. 7.5. Steinsfjord st. ST 2. Dybdefordeling av elodeidegruppen.

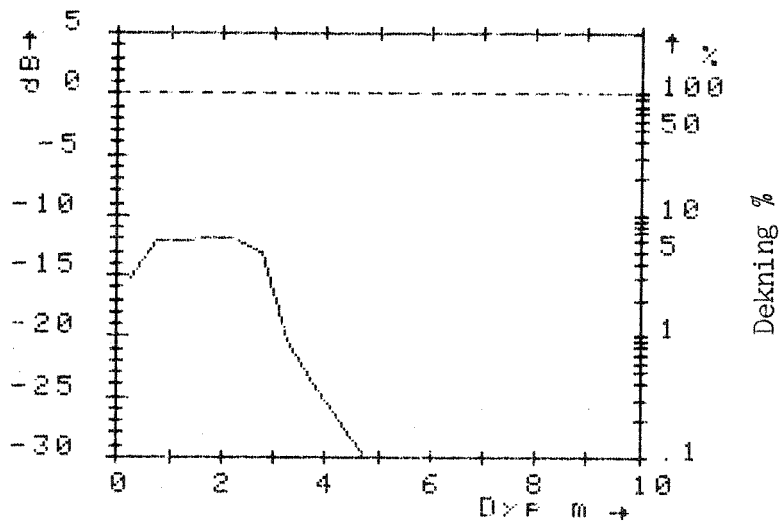


Fig. 7.6. Steinsfjord st. ST 2. Dybdefordeling av kransalger (Nitella, Chara).

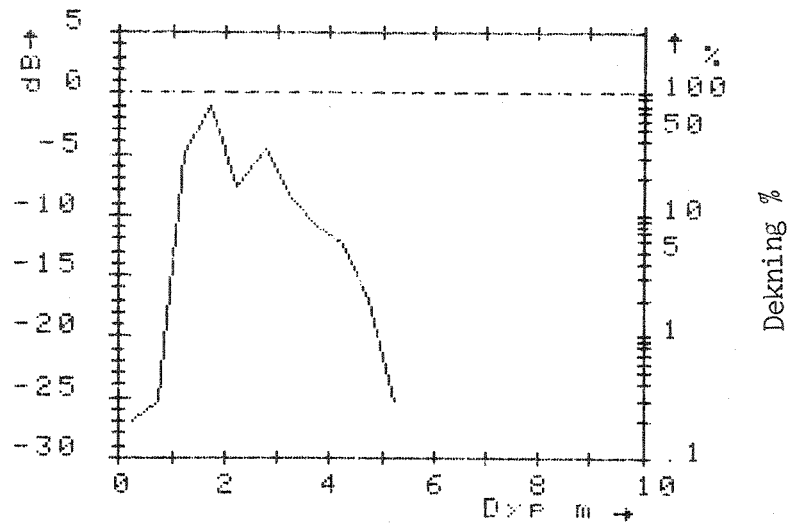


Fig. 7.7. Steinsfjord st. ST 2. Dybdefordeling av Elodea canadensis 1979-80.

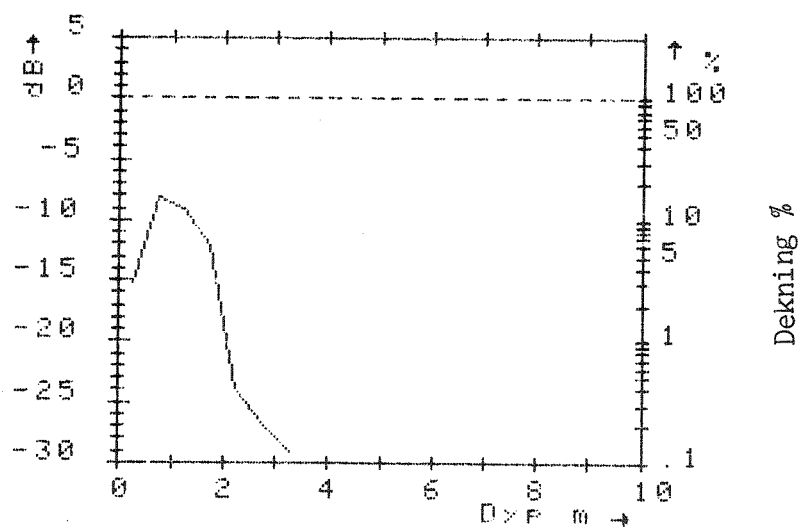


Fig. 7.8. Steinsfjord st. ST 2. Dybdefordeling av Myriophyllum alterniflorum 1979-80.

7.2.4. Spesielle arter

Den spinkle undervannsplanten Najas flexilis ble første gang funnet i Steinsfjorden på denne stasjonen, registrert på ett stereobilde (Rørslett 1981). Siden har den imidlertid vist seg å være vanlig i denne innsjøen.

Forekomstene av Elodea canadensis på denne stasjonen kan dateres tilbake til ca. 1978. Før dette ble ikke Elodea registrert, selv ved grundig ettersøking.

7.2.5. Tidsutvikling

Fra og med ca. 1978 har Elodea canadensis spredt seg på stasjonen i nesten utrolig omfang. Massebestandene 1981 dekket et areal på flere dekar. Spredningen av Elodea blir særskilt drøftet i et senere avsnitt (kap. 10).

7.2.6. Sammenfatning

Stasjonen representerer en noe beskyttet, middels artsrik lokalitetstype i Steinsfjorden. Helofyttvegetasjon er framtreddende inne i bukta.

Undervannsvegetasjonen er særlig preget av Elodea canadensis i mektige bestander, ut til omkring 3 m dyp. Elodea danner vegetasjonens yttergrense ved 4.8 m dyp. I og med den kraftige ekspansjonen av Elodea, er det trolig at vegetasjonen på denne stasjonen vil vise seg å være lite stabil. Større endringer kan ventes i årene framover.

7.3. Stasjon ST 4 Viksvik

7.3.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Stasjonen er plasert i en større bukt, som er nokså åpen for bølgegang. Bunnen er steinet i strandsonen, unntatt innerst i bukta hvor mykbunn (leire) er framtrедende. Lenger ut dominerer mykbunn helt.

Bukta er temmelig langgrunn, og dyp over 4m opptrer først flere hundre meter fra land. Noen klart definert marbakke mangler.

Innerst i bukta finnes større helofyttbestand, dominert av tettvokst Equisetum fluviatile. Som "undervegetasjon" inne i helofyttbeltene finnes særlig Sagittaria sagittifolia, Eleocharis acicularis og Ranunculus reptans. Lengst inn mot land avsluttes helofyttbestandene med et belte av Carex acuta og Eleocharis palustris. Her er også Carex vesicaria og Calamagrostis canescens flekkvis dominerende.

Utenfor helofyttbeltet, langs strandsonen hvor mykbunn er hovedtype av bunnslag, vokser flekkvis større kolonier med flytebladsplanter. Størst utbredelse har Polygonum amphibium, men også Sparganium simplex forekommer stedvis rikelig.

7.3.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Stasjonen har en artsrik undervannsvegetasjon, som tab. 7.3 viser. Dominerende arter er kransalger (særlig Chara fragilis), og på dypt vann Najas flexilis og den bentiske algen Cladophora aegagrophila. Etter 1979 har imidlertid Elodea canadensis overtatt rollen som hovedart i undervannsvegetasjonen.

I tillegg til artene nevnt i tab. 7.3 kommer følgende gruntvannsplanter: Alopecurus aequalis, Elatine hydropiper, Crassula aquatica, Limosella aquatica, Isoetes echinospora og Ranunculus reptans. Disse artene vokser sporadisk på svært grunt vann (ned til 0.2m dyp, ref. medianvannstand), hovedsaklig på leirbunn innerst i Viksvik. Dypvannsartene Potamogeton perfoliatus og P. gramineus ble observert i felt, men er ikke funnet på stereobildematerialet.

7.3.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Dybdefordelingen av det samlede bunnsamfunnet (ikke inkludert dødt materiale) er vist i fig. 7.9 og sedimentforekomst i fig. 7.10. Bunnen var på det undersøkte området steinet ned til omlag 2m dyp. Dypere overtok fin, leirholdig silt som dominerende bunntype. På den steinrike bunnen var det stor forekomst av epilithiske grønnalger. De andre vegetasjonselementene kom inn først omkring 2m dyp (jfr. fig. 7.11). På denne stasjonen var vegetasjonsbildet (1979) preget av en kvantitativ rik kransalgebestand (fig. 7.13). Chara fragilis var vanligst, og gikk til 3.8m dyp. De to Nitella-artene N. opaca og N. confervacea ble funnet til 3.5m, men hadde kvantitativt langt mindre betydning enn Chara.

Tab. 7.3. Steinsfjord st. ST 4. Undervannsvegetasjon 1979.

Latinsk navn	z-intervall (z_h ; z_n)	Tyngdepkt. (z_w)	Antall obs.	(z_w) St.avvik	(z_w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotfestet pl.materiale ***						
Utricularia minor	(-1.41 ; -1.41)	-1.41	1	0.00	0.00	0.20
Eleocharis acicularis	(> -1.41 ; -1.41)	-1.41	2	0.00	0.00	0.29
Chlorophyc. indet.	(> -0.91 ; -2.41)	-1.42	31	0.40	0.07	15.61
Ranunculus confervoides	(> -1.51 ; -1.51)	-1.51	1	0.00	0.00	0.39
Nitella confervacea	(-1.51 ; -3.51)	-1.68	7	0.28	0.11	1.14
Myriophyllum alterniflorum	(> -1.31 ; -3.71)	-2.05	6	0.74	0.30	3.55
Potamogeton perfoliatus	(> -1.41 ; -3.51)	-2.22	16	0.71	0.18	7.52
Cyanophyc. indet. bentisk	(-2.01 ; -5.31)	-2.28	10	0.55	0.17	11.25
Chara fragilis	(-0.91 ; -3.81)	-2.30	61	0.54	0.07	43.62
Potamogeton berchtoldii	(> -1.81 ; -3.41)	-2.36	5	0.73	0.33	2.97
Nitella opaca	(-1.51 ; -3.51)	-2.67	26	0.49	0.10	3.22
Callitriche autumnalis	(> -1.71 ; -3.51)	-2.69	19	0.71	0.16	1.87
Potamogeton panormitanus	(-1.91 ; -3.51)	-3.14	6	0.52	0.21	2.31
Najas flexilis	(-2.41 ; -3.81)	-3.65	18	0.15	0.04	28.14
Potamogeton crispus	(-3.71 ; -3.71)	-3.71	1	0.00	0.00	0.20
Elodea canadensis	(> -1.51 ; -5.61)	-3.93	20	1.04	0.23	2.66
Cladophora aegagrophila	(-5.11 ; -5.71)	-5.27	30	0.17	0.03	38.33
*** Løse skudd ***						
Elodea canadensis	(-0.91 ; -5.41)	-1.71	4	1.19	0.60	1.07
*** Dødt plantemateriale ***						
Chara fragilis	(-2.01 ; -2.01)	-2.01	1	0.00	0.00	0.20
Potamogeton perfoliatus	(-2.11 ; -2.11)	-2.11	1	0.00	0.00	0.39
Myriophyllum laterniflorum	(-2.31 ; -2.31)	-2.31	1	0.00	0.00	1.56
Isoetes lacustris	(-3.31 ; -3.31)	-3.31	1	0.00	0.00	0.10
Nitella opaca	(-5.31 ; -5.31)	-5.31	1	0.00	0.00	0.05
Potamogeton panormitanus	(-5.31 ; -5.31)	-5.31	1	0.00	0.00	0.05

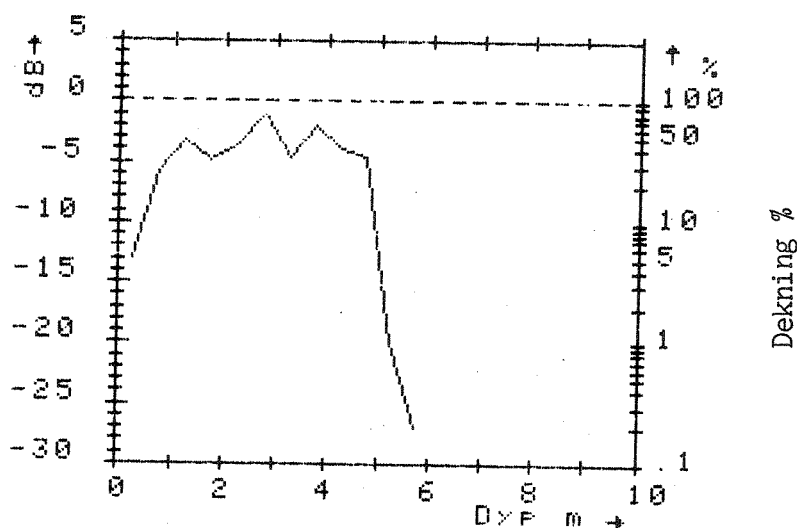


Fig. 7.9. Steinsfjord st. ST 4. Dybdefordeling av bunn-samfunnet 1979.

Av karplantene var Elodea canadensis og Najas flexilis vanligst i 1979. Najas vokste til 3.8m dyp og Elodea til 5.6m dyp. I 1980 og 1981 ble forekomsten av Elodea enorm på denne lokaliteten (se også kap.10).

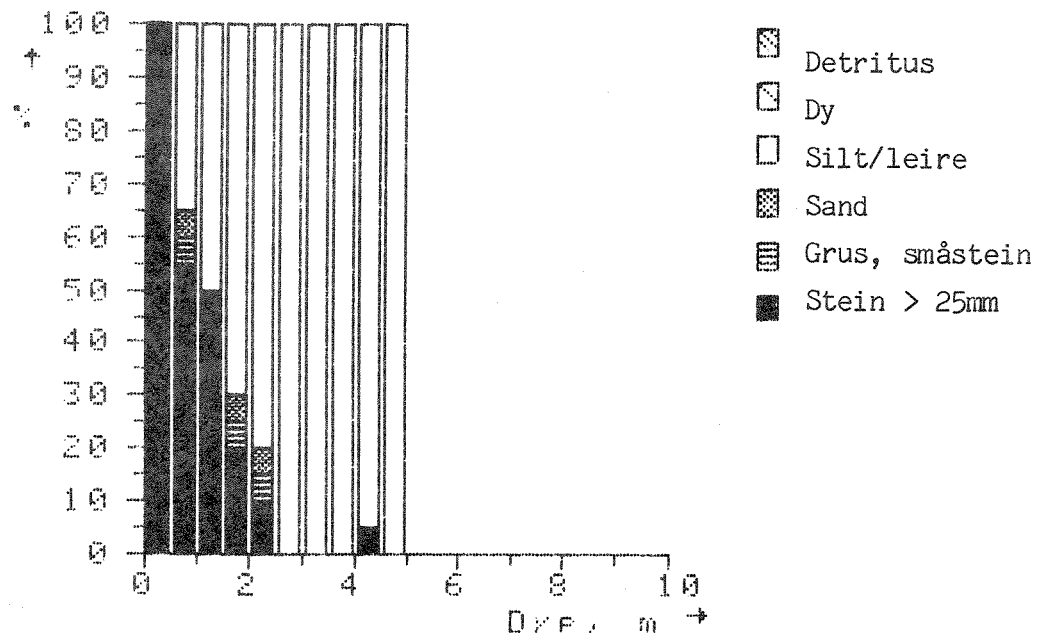


Fig. 7.10. Steinsfjord st. ST 4. Sedimentforekomst mot dyp.

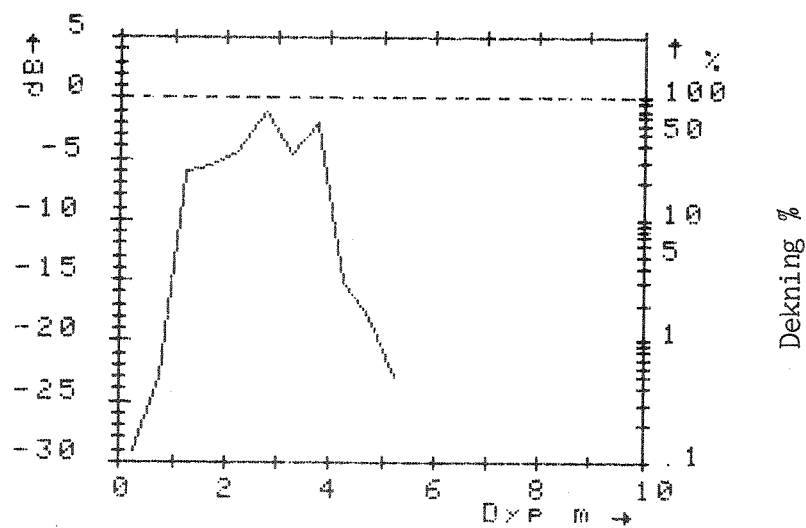


Fig. 7.11. Steinsfjord st. ST 4. Dybdefordeling av bunn-
samfunnet ekskl. benthiske alger.

Karplantene hadde en markert topp i dybdefordelingen i 3-4m dyp (fig. 7.12), pga. dominans fra *Najas* og *Elodea*.

Vegetasjonen ble avsluttet (1979) mot dypt vann av et smalt, men meget tett belte av den benthiske grønnalgen *Cladophora aegagrophila*. Denne algen var usedvanlig sterkt tilslammet på stasjonen.

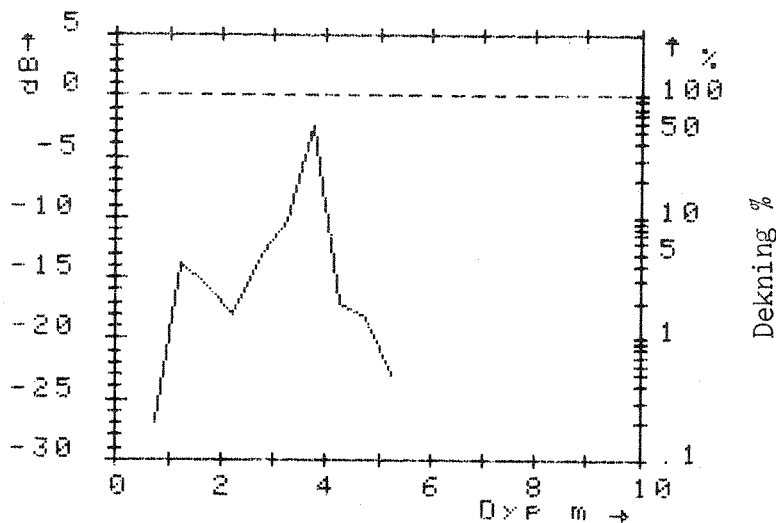


Fig. 7.12. Steinsfjord st. ST 4. Dybdefordeling av karplanter 1979.

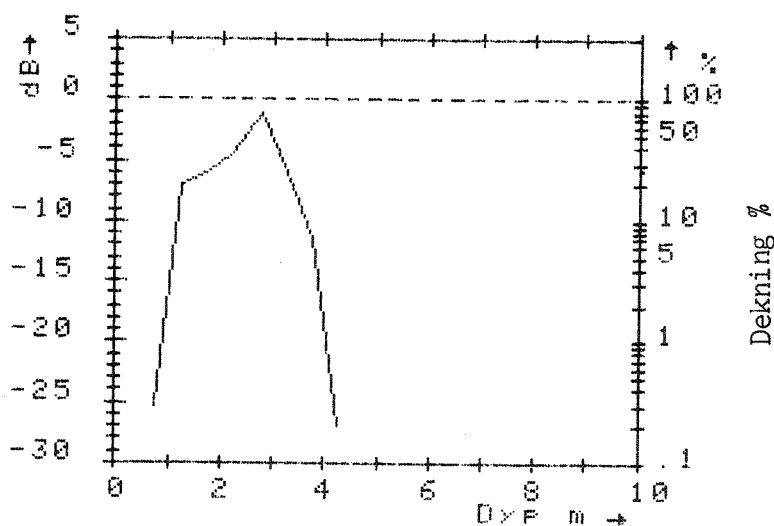


Fig. 7.13. Steinsfjord st. ST 4. Dybdefordeling av kransalger (Chara og Nitella) 1979.

7.3.4. Spesielle arter

På denne stasjonen opptrådte Elodea canadensis for første gang i Steinsfjorden i slike mengder at almenhetens oppmerksomhet ble rettet mot planten. Litt innafor det undersøkte området ligger en større marina, og Elodea's utvikling har skapt problemer for båttrafikken.

Forekomsten av Elodea var allerede omfattende i 1979, og ekspanderte enormt i 1980-81. En viss tilbakegang gjorde seg gjeldende i 1982.

Basert på koloniernes utvikling er det rimelig å datere Elodea-forekomsten her tilbake til ca. 1977. Muligens har det skjedd en separat introduksjon av Elodea til Steinsfjord i Viksvik, og da eventuelt ved båttrafikk fra marinaen.

7.3.5. Sammenfatning

Stasjonen er relativt artsrik, og vegetasjonen er kvantitativt sett av betydelig omfang. Allerede før Elodea-perioden må undervannsvegetasjonen ha dekket store deler av gruntvannsarealene inne i Viksvik. Den betydelige ekspansjonen av helofyttbestandene innerst i bukta, særlig av Equisetum fluviatile kan ha sammenheng med næringsstilførsel og sedimentering av finmateriale, også fra bygging av marinaen hvor bunnmateriale ble flyttet. Til dels betydelig forekomst av bentiske blågrønnalger viser at forurensning og næringstilførsel gjør seg gjeldende på stasjonen.

7.4. Stasjon ST 5 Elvik

7.4.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Stasjonen ligger innerst i Elvika, relativt godt beskyttet mot vind og bølgegang. Bukta er nokså grunn innerst, 1-2m dyp, men en markert marbakke starter allerede ved omkring 3m dyp og bunnen skråner sterkt nedover til 10m dyp.

Det grunne partiet innerst i bukta er overgrodd med en nokså glissen Phragmites australis-koloni. Denne bestanden ser ut til å ha omtrent samme omfang som i 1930-åra (kart i Baardseth (1938)). I ytterkant av Phragmites-beltet forekommer flere elodeider spredt: Potamogeton gramineus, P. alpinus, Callitriche autumnalis og Ranunculus confervoides. I det samme området danner Polygonum amphibium enkelte større kolonier.

Inn mot land innerst i bukta går Phragmites-bestanden over i blandingsvegetasjon med bl.a. Carex acuta, Phalaris arundinacea, Equisetum fluviatile og Eleocharis palustris. På denne stasjonen er det ikke en "renne" med åpent vann mellom Phragmites og land, slik som tilfelle er på noen andre steder i Steinsfjord (bl.a. ved st. ST 7).

Bunnen innerst i bukta er sandig silt og leire, innblandet med noe stein. Lenger ut blir bunnen svært løs, særlig fra marbakken og dypere ned.

7.4.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Undervannsvegetasjonen på stasjonen er ikke spesielt artsrik, som det framgår av tab. 7.4. Dominerende arter er Nitella opaca, Myriophyllum alterniflorum, Callitriche autumnalis og på dypt vann den bentiske grønnalgen Cladophora aegagrophila.

7.4.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Bunnsamfunnets samlede dybdefordelingen (ikke inkl. dødt materiale) er vist i fig. 7.14 og sedimentforekomst mot dyp i fig. 7.15. Fin, siltaktig bunn dominerer helt på stasjonen, som det framgår av fig. 7.15. Bunnsamfunnets dekning er svært høy ut til nesten 6m dyp, deretter faller dekningen svært hurtig (fig. 7.14). Den høye dekning på dypt vann skyldes forekomsten av Cladophora aegagrophila. Uten

Tab. 7.4. Steinsfjord st. ST 5. Artsoversikt, ordnet etter dybdetyngdepunkt.

Latinsk navn	z-intervall (z_h ; z_n)	Tyngdepkt. (z_w)	Antall obs.	(z_w) St.avvik	(z_w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotfestet pl.materiale ***						
Nitella opaca	(-0.77 ; -3.17)	-1.28	27	0.45	0.09	15.19
Potamogeton berchtoldii	(-1.77 ; -1.77)	-1.77	1	0.00	0.00	3.13
Potamogeton perfoliatus	(-1.87 ; -1.87)	-1.87	1	0.00	0.00	6.25
Myriophyllum alterniflorum	(-0.77 ; -3.17)	-1.99	23	0.61	0.13	4.69
Potamogeton panormitanus	(-0.77 ; -3.17)	-2.01	21	0.74	0.16	4.74
Baccillariophyc. indet. (epifyt.)	(-2.27 ; -2.27)	-2.27	1	0.00	0.00	18.75
Callitriche autumnalis	(-0.77 ; -3.17)	-2.53	21	0.26	0.06	9.48
Elodea canadensis	(-2.67 ; -2.67)	-2.67	1	0.00	0.00	3.13
Chara fragilis	(-2.97 ; -2.97)	-2.97	1	0.00	0.00	0.20
Utricularia vulgaris	(-1.77 ; -5.07)	-3.55	6	1.00	0.41	2.34
Cladophora aegagrophila	(-2.17 ; -5.77)	-3.86	50	1.02	0.14	84.14
*** Løse skudd ***						
Potamogeton panormitanus	(-3.17 ; -3.17)	-3.17	1	0.00	0.00	0.20
Potamogeton perfoliatus	(-3.57 ; -3.57)	-3.57	1	0.00	0.00	0.10
Elodea canadensis	(-3.57 ; -3.57)	-3.57	1	0.00	0.00	0.20

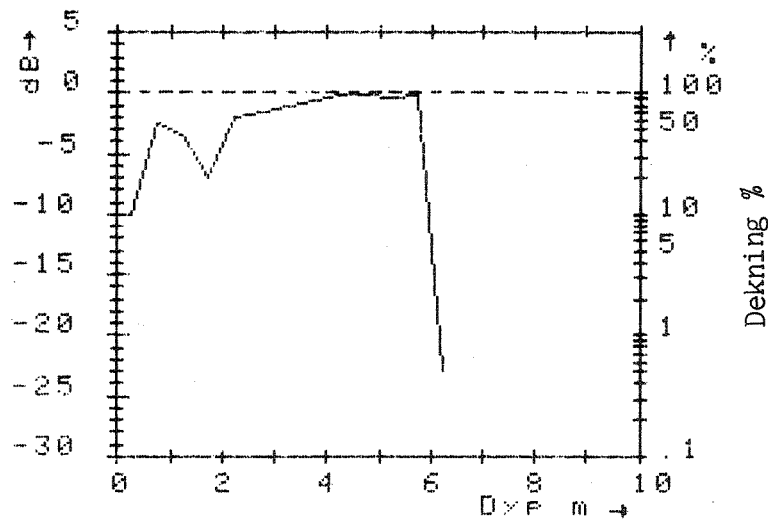


Fig. 7.14. Steinsfjord st. ST 5. Dybdefordeling av bunnsamfunnet.

denne arten får vi fordelingskurven i fig. 7.16, med et jevnt avtak i dekning allerede fra 2m dyp. Trolig har dette samband med marbakken og løs, ustabil bunn.

7.4.4. Spesielle arter

Baardseth (1942) nevner spesielt Potamogeton crispus fra denne lokaliteten. Arten ble ikke funnet i 1980, trass i grundig ettersøking i felt.

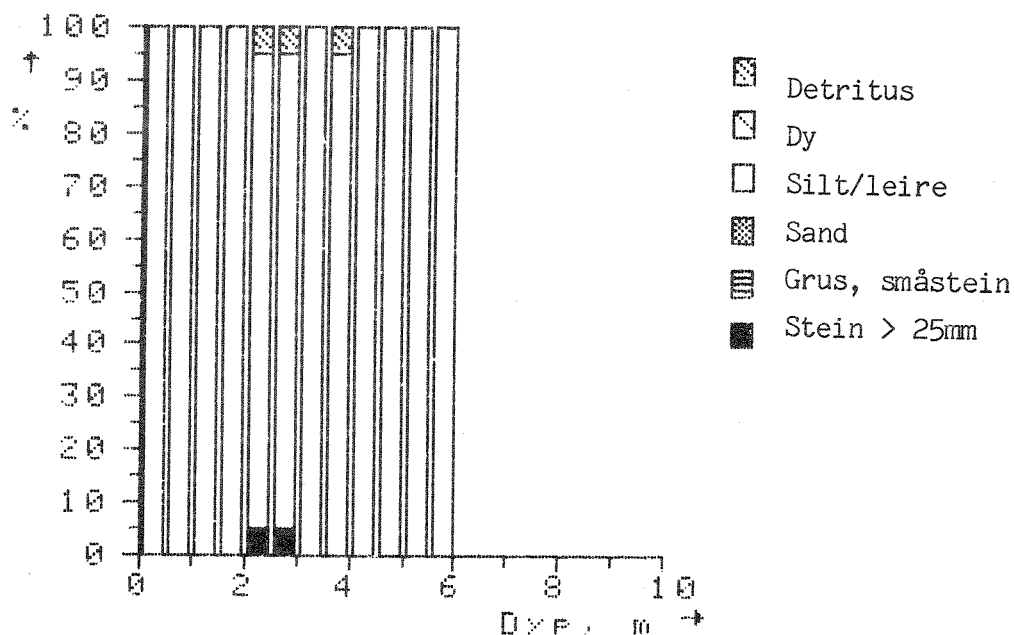


Fig. 7.15. Steinsfjord st. ST 5. Sedimentforekomst mot dyp.

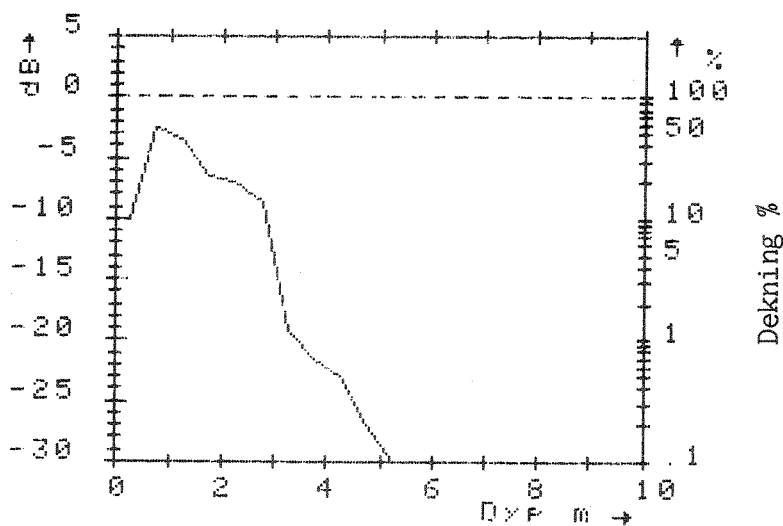


Fig. 7.16. Steinsfjord st. ST 5. Dybdefordeling av karplanter og kransalger.

7.4.5. Sammenfatning

Stasjonen er relativt artsfattig til å være i Steinsfjord, og vegetasjonen preges av en marbakke som begynner høyt opp, allerede ved omkring 3m dyp. Vegetasjonsbildet likner på beskrivelsen i Baardseth (1938, 1942), men *Phragmites australis* kan ha ekspandert noe siden den gang. Ved undersøkelsestidspunktet hadde *Elodea* såvidt innfunnet seg på stasjonen.

7.5. Stasjon ST 6 Loretangen - Herøya

7.5.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Stasjonen representerer det 4-5m dype sundet mellom Herøya og Loretangen, og er nokså godt beskyttet mot vind og bølgegang. Langs land er bunnen steinet, ned til omkring 2m dyp. Det ble funnet lite helofyttvegetasjon her, bare mindre bestand av Carex acuta, Eleocharis palustris og Phalaris arundinacea i strandlinja.

På noe dypere vann er bunnet dominert av fin, siltblandet leire med enkelte forekomster av stein.

7.5.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Stasjonen er middels rik på undervannsvegetasjon, som det framgår av tab. 7.5. Dominerende art på stasjonen er Najas flexilis (1980).

Tab. 7.5. Steinsfjord st. ST 6. Artsforekomst, ordnet etter forekomst-tyngdepunkt.

Latinsk navn	z-intervall (z _h ; z _n)	Tyngdepkt. (z _w)	Antall obs.	(z _w) St.avvik	(z _w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotfrestet pl.materiale ***						
Callitriche autumnalis	(> -0.90 ; -3.20)	-1.21	12	0.45	0.13	8.58
Myriophyllum alterniflorum	(> -0.90 ; -2.10)	-1.25	10	0.36	0.11	15.16
Baccillariophyc. indet. (epifyt.)	(-0.90 ; -4.30)	-2.56	47	1.04	0.15	38.43
Potamogeton berchtoldii	(-2.40 ; -3.10)	-3.05	6	0.16	0.06	6.51
Najas flexilis	(-1.00 ; -4.30)	-3.11	42	0.54	0.08	30.62
Utricularia vulgaris	(-3.00 ; -3.20)	-3.18	2	0.06	0.04	1.07
Potamogeton crispus	(-2.90 ; -4.10)	-3.20	8	0.25	0.09	30.27
Potamogeton panormitanus	(-2.90 ; -3.60)	-3.21	10	0.24	0.08	4.26
Nitella opaca	(-2.90 ; -4.10)	-3.21	16	0.11	0.03	19.85
Elodea canadensis	(-2.70 ; -4.30)	-3.47	20	0.49	0.11	19.49
Potamogeton gramineus	(-3.50 ; -3.50)	-3.50	1	0.00	0.00	0.39
Cladophora aegagrophila	(-1.90 ; -4.30)	-4.06	27	0.37	0.07	59.49
Potamogeton perfoliatus	(-3.90 ; -4.30)	-4.27	5	0.10	0.04	11.72

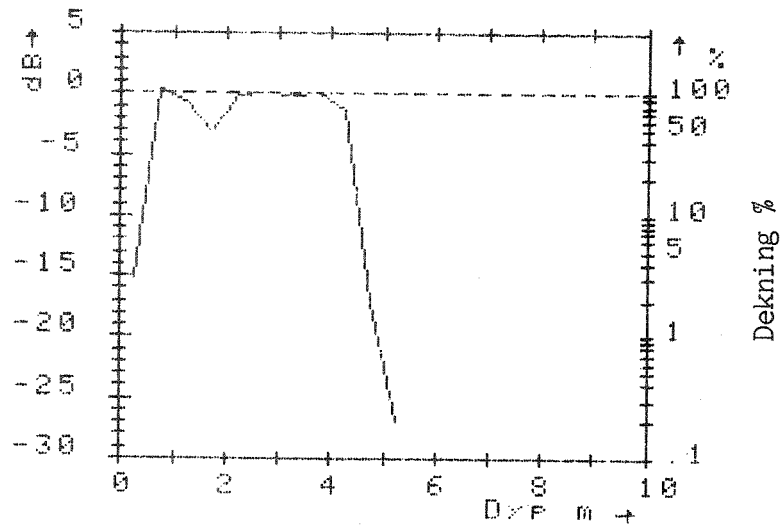


Fig. 7.17. Steinsfjord st. ST 6. Dybdefordeling av bunn-samfunnet 1980.

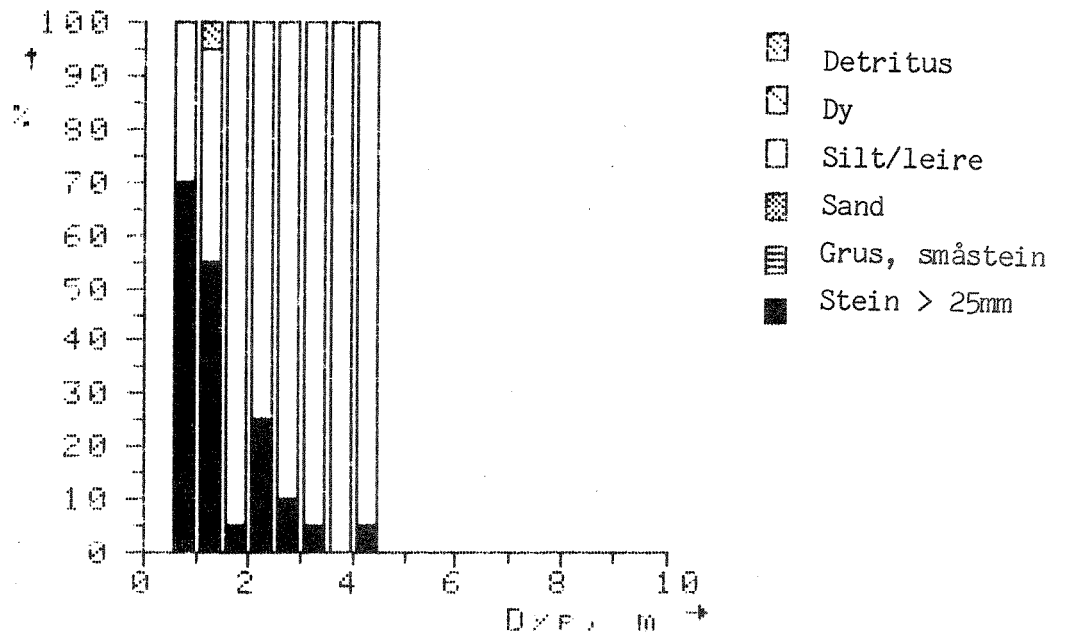


Fig. 7.18. Steinsfjord st. ST 6. Sedimentforekomst mot dyp.

7.5.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Dybdefordeling av det samlede bunnsamfunnet (ikke inkludert dødt materiale) er vist i fig. 7.17 og sedimentfordeling mot dyp i fig. 7.18. Steinbunn gir lav dekning på grunt vann (<1m dyp). Fra omlag 2m dyp opptrer Najas flexilis, Potamogeton-arter og Elodea canadensis med høy dekning. Størst forekomst hadde Najas, med tyngdepunkt omkring 3m dyp. Individene viste høy fertilitet og hadde modne frø.

7.5.4. Spesielle arter

På denne stasjonen hadde Potamogeton crispus betydelig forekomst i 1980. Plantene vokste i 2.7-4.1m dyp og var frodige, men kortvokste. Alle individer var sterile. Forekomsten av P. crispus stammer trolig fra turioner spredt vegetativt, som allerede antydte av Baardseth (1942). Denne typen forekomster (på dypt vann) ser ut til å være det normale i Steinsfjord.

7.5.5. Sammenfatning

Stasjonen representerer en beskyttet lokalitetstype. På fin, siltaktig bunn i 2-4m dyp finner vi et samfunn dominert av Najas flexilis, sammen med flere Potamogeton-arter, Callitriche autumnalis, Elodea og kransalger. Dette samfunnet tilsvarer "linear-leaved deep-water" samfunnet som er beskrevet av Pearsall (1918, 1920, 1921) fra mesotrofe innsjøer i England (Esthwaite Water). Faktisk er Pearsall's beskrivelse fra Esthwaite identisk med det samfunn som finnes på stasjonen. Det er tydelig at lite eksponering og dermed fin, siltaktig bunn er et særdeles gunstig substrat for Najas flexilis og dens følgearter.

Ved feltarbeidet i 1980 forekom Elodea canadensis nokså vanlig på stasjonen, men uten å danne større, sammenhengende bestand. Etter 1980 har Elodea ekspandert kraftig på stasjonen, jfr. kap.10 og fig. 10.2. I likhet med Najas synes Elodea å ha nær optimale vekstvilkår på denne type lokaliteter.

7.6. Stasjon ST 7 Åsa

7.6.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Denne stasjonen ligger relativt eksponert for vind og bølgegang. Det er bygd opp en strandplattform opp til 150m brei langs land, som stort sett er dekket av mer eller mindre glisne bestand av Phragmites australis. Yttergrense for Phragmites er ved 1.1-1.4m dyp.

Bestanden av Phragmites ved Åsa er den største i Steinsfjord, og utgjør også det største område med helofyttvegetasjon i hele innsjøen. Etter Baardseth's kart fra 1930-åra å dømme (Baardseth 1938) har det skjedd en viss ekspansjon av bestanden.

Inn mot land er det en "renne" med åpent vann på innsida av Phragmites-beltet. Dette ble også observert av Baardseth (1938,1942), som forklarte dette med isens påvirkning. Siden slike åpninger bare er observert på de mest eksponerte lokalitetene i Steinsfjord, virker denne forklaringen mindre sannsynlig. På innsida av Phragmites-beltet samles grovdetritus (strå- og rhizom-rester) i tykke lag. Det er mulig at kolonisering og vekst hindres av dette.

I de åpne partiene innafor Phragmites-beltet finnes et stedvis rik vegetasjon, sammensatt av ulike vegetasjonselementer. Arter som Eleocharis acicularis, Sagittaria sagittifolia, Nitella opaca, Potamogeton berchtoldii, P.gramineus, P.alpinus, P.perfoliatus, Ranunculus con-fervoides og (fra 1980 av) Elodea canadensis kan forekomme i betydelig omfang.

Bunnen inne i Phragmites-beltet er sandig silt og leire, nesten helt fri for detritusmateriale. På utsida av Phragmites-beltet blir bunnen løs fra omkring 2-2.5m dyp, og det forekommer endel grovdetritus. En markert marbakke begynner ved omkring 5m dyp, og bunnen skråner nokså sterkt nedover herfra.

7.6.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Denne stasjonen har en rik og variert undervannsvegetasjon, som det framgår av tab. 7.6. De dominerende artene (1980) var Potamogeton berchtoldii og Najas flexilis.

7.6.3. Vegetasjonens dybdefordeling

Dybdefordelingen av det samlede bunnsamfunnet (ikke inkludert dødt materiale) er vist i fig. 7.19 og sedimentfordeling mot dyp i fig. 7.20. Vegetasjonen har lav dekning ut til omlag 2m dyp, hvor dekningen stiger til et markert maksimum ved omlag 4m dyp. Hovedtyngden av vegetasjonen utgjøres av et "linear-leaved" samfunn med Najas flexilis (til 6.0m) og Potamogeton berchtoldii (til 5.8m dyp). Dette samfunnet likner på tilsvarende vegetasjonstype ved st. ST 6 (jfr. side 154). Dybdefordelingen av Najas flexilis er vist i fig. 7.21, og har en markert topp ved omkring 4m dyp med hurtig av-takende dekning til hver side. Najas ble funnet opp til 1.8m dyp. Trass i den store mengden av denne planten på stasjonen var det knapt driveksemler å finne langs land, selv etter kraftig vind og bølgegang.

Tab. 7.6. Steinsfjord st. ST 7. Artsoversikt, ordnet etter dybdetyngdepunkt.

Latinsk navn	z-intervall (z_h ; z_n)	Tyngdepkt. (z_w)	Antall obs.	(z_w) St.avvik	(z_w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotrestet pl.materiale ***						
Eleocharis acicularis	(> -0.81 ; -1.21)	-0.85	2	0.13	0.09	0.22
Subularia aquatica	(> -0.81 ; -1.11)	-0.96	2	0.15	0.11	0.10
Phragmites australis	(> -0.61 ; -1.11)	-0.96	19	0.15	0.03	6.21
Littorella uniflora	(> -1.11 ; -1.11)	-1.11	1	0.00	0.00	0.78
Isoetes echinospora	(> -1.21 ; -1.21)	-1.21	1	0.00	0.00	0.05
Potamogeton panormitanus	(-1.21 ; -3.01)	-2.46	7	0.39	0.15	2.79
Myriophyllum alterniflorum	(-1.11 ; -3.11)	-2.53	20	0.64	0.14	3.12
Elodea canadensis	(-2.41 ; -5.91)	-2.69	6	0.82	0.34	10.22
Callitriche autumnalis	(-1.11 ; -5.21)	-2.76	31	0.30	0.05	4.21
Utricularia vulgaris	(-2.91 ; -2.91)	-2.91	1	0.00	0.00	1.56
Ranunculus confervoides	(-2.91 ; -2.91)	-2.91	1	0.00	0.00	0.20
Isoetes lacustris	(-1.21 ; -3.01)	-2.91	14	0.14	0.04	11.22
Nitella opaca	(-3.01 ; -3.01)	-3.01	2	0.00	0.00	0.20
Potamogeton berchtoldii	(-1.11 ; -5.81)	-3.21	83	0.97	0.11	5.88
Baccillariophyc. indet. (epifyt.)	(-1.11 ; -6.01)	-3.41	25	1.21	0.24	6.13
Potamogeton perfoliatus	(-2.81 ; -4.31)	-3.69	5	0.56	0.25	5.47
Najas flexilis	(-1.81 ; -6.01)	-3.70	80	0.62	0.07	33.41
Potamogeton crispus	(-4.21 ; -4.21)	-4.21	1	0.00	0.00	9.37
*** Løse skudd ***						
Potamogeton berchtoldii	(-1.21 ; -6.21)	-3.21	2	2.45	1.73	0.49
Najas flexilis	(-6.11 ; -6.11)	-6.11	1	0.00	0.00	0.10
*** Dødt plantemateriale ***						
Potamogeton perfoliatus	(-1.01 ; -1.01)	-1.01	1	0.00	0.00	1.56
Phragmites australis	(-0.81 ; -1.11)	-1.09	7	0.04	0.02	2.80
Najas flexilis	(-6.11 ; -6.11)	-6.11	1	0.00	0.00	0.05
Potamogeton cf. berchtoldii	(-5.91 ; -7.01)	-6.39	4	0.41	0.20	0.06

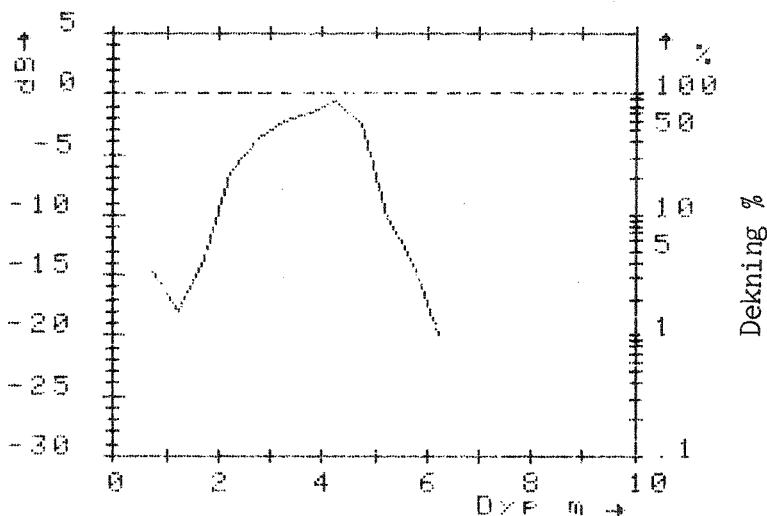


Fig. 7.19. Steinsfjord st. ST 7. Dybdefordeling av bunn-samfunnet 1980.

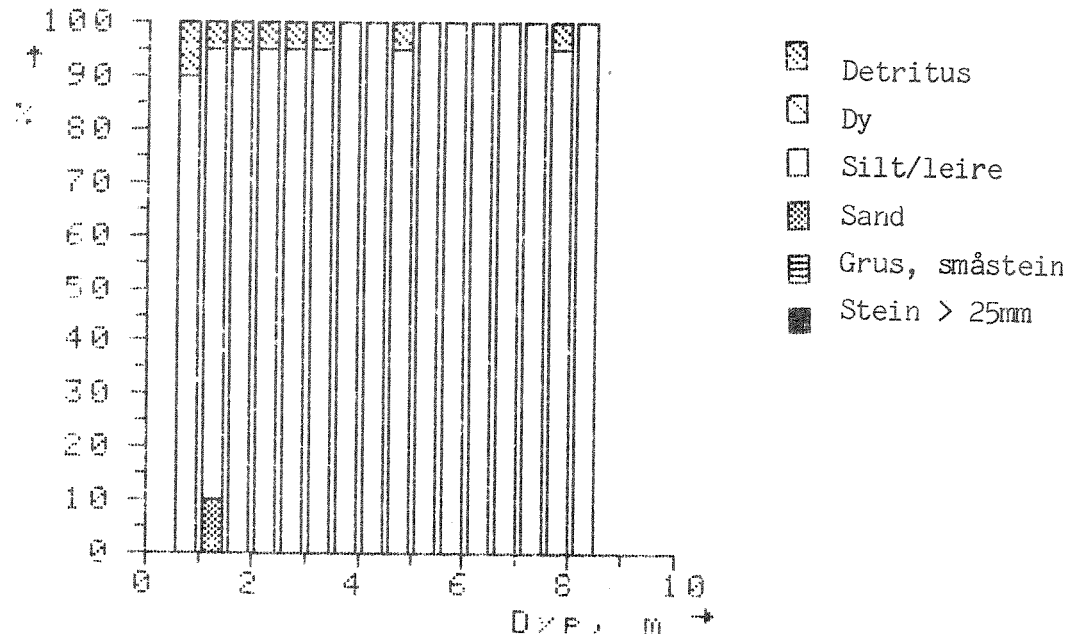


Fig. 7.20. Steinsfjord st. ST 7. Sedimentfordeling mot dyp.

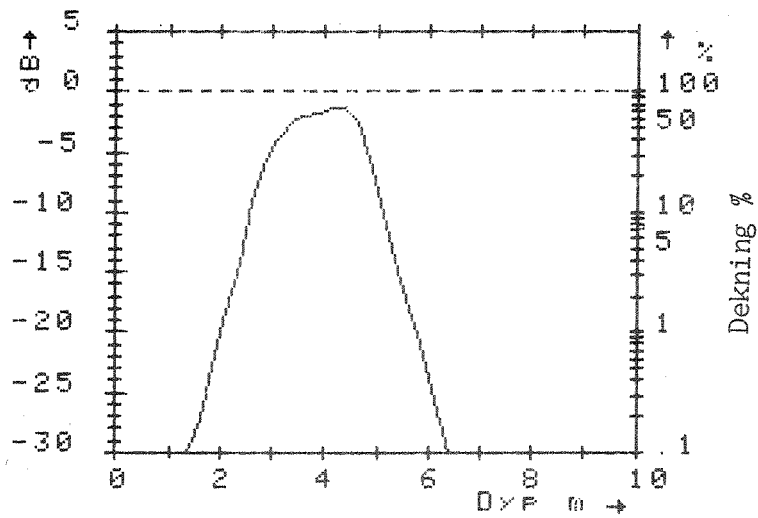


Fig. 7.21. Steinsfjord st. ST 7. Dybdefordeling av *Najas flexilis* 1980.

7.6.4. Spesielle arter

På denne stasjonen ble Isoetes lacustris observert i noe større omfang. Denne arten er ellers blitt langt mer sjelden i Steinsfjord enn hva tilfellet var i 1930-åra (Baardseth 1938, 1942). Isoetes-plantene var kraftige og storvokste, men sterkt nedslammet. Dybdegrense på stasjonen var 3.0m, som kan sammenliknes med en dybdegrense i Steinsfjord på omtrent 3.3m i 1930-åra (Baardseth 1942). Sammen med Isoetes forekom Najas, Potamogeton-arter, Myriophyllum alterniflorum og Elodea.

7.6.5. Sammenfatning

Stasjonen representerer de mer vind- og bølge-eksponerte lokalitetene i Steinsfjorden. Den lave dekningen av undervannsvegetasjon i 1.1-2m dyp, utafør et sammenhengende belte av Phragmites australis, kan trolig tilskrives eksponeringsfaktoren. På noe dypere vann, 2-5m dyp, finnes en fin, siltaktig bunn hvor "linear-leaved" samfunnet med Najas flexilis, Potamogeton-arter og Elodea canadensis har nær optimale forhold.

7.7. Stasjon ST 8 Torsrud

7.7.1. Generell stasjonsbeskrivelse

Stasjonen ligger på østsida av Steinsfjorden, hvor de geologiske forhold betinger en steinet og sterkt skrånende bunn. I tillegg er stasjonen nokså utsatt for vind og bølgegang.

Bunnen er steinet ut til omkring 2m dyp, hvor mykbunn etterhvert overtar. I strandlinja forekom endel sand, og her vokste bl.a. Lobelia dortmanna rikelig (ikke med på bildematerialet). En annen isoetide, Limosella aquatica, ble også funnet her. Helofyttvegetasjon var lite utviklet på stasjonen.

Grunnet vanskelige værforhold under prøvetakingen, er bildematerialet fra denne stasjonen ufullstendig.

7.7.2. Høyere vegetasjon - artsoversikt

Stasjonen er ikke artsrik, som det vil framgå av tab. 7.7. Det ufullstendige datagrunnlaget gjør det vanskelig å detaljere vegetasjonstrekkene på denne stasjonen.

7.7.3. Sammenfatning

Med forbehold for et ufullstendig datamateriale, ser stasjonen ut til å dele vegetasjonstrekk med andre mer eksponerte lokaliteter i Steinsfjord (f.eks. ST 7). Samfunnet av smalbladete dypvannsarter er tilstede, med bl.a. Najas flexilis, Potamogeton berchtoldii og Nitella opaca. På dypt vann forekom også her et belte av grønnalgen Cladophora aegagrophila (til minst 5.2m dyp).

Tab. 7.7. Steinsfjord st. ST 8. Artsforekomst, ordnet etter forekomst-tyngdepunkt. *nb* ufullstendig fotodekning av denne stasjonen.

Latinsk navn	z-intervall (z_h ; z_n)	Tyngdepkt. (z_w)	Antall obs.	(z_w) St.avvik	(z_w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotfestet pl.materiale ***						
Eleocharis acicularis	(> -1.21 ; -1.21)	-1.21	1	0.00	0.00	0.01
Chlorophyc. indet.	(-1.31 ; -1.31)	-1.31	1	0.00	0.00	62.50
Potamogeton perfoliatus	(-4.01 ; -4.01)	-4.01	1	0.00	0.00	6.25
Nitella opaca	(-1.21 ; -4.21)	-4.04	12	0.22	0.06	1.66
Elodea canadensis	(-4.01 ; -4.11)	-4.11	2	0.01	0.01	6.35
Najas flexilis	(-3.91 ; -4.41)	-4.12	6	0.07	0.03	1.32
Potamogeton berchtoldii	(-3.91 ; -4.21)	-4.13	7	0.06	0.02	8.12
Potamogeton panormitanus	(-4.11 ; -4.21)	-4.16	2	0.05	0.04	1.56
Cladophora aegagrophila	(-4.01 ; -5.21)	-4.84	14	0.40	0.11	57.70
*** Løse skudd ***						
Elodea canadensis	(-3.91 ; -3.91)	-3.91	1	0.00	0.00	0.20
Potamogeton berchtoldii	(-4.61 ; -4.61)	-4.61	1	0.00	0.00	0.20
*** Dødt plantemateriale ***						
Potamogeton cf. berchtoldii	(-4.61 ; -5.11)	-4.78	2	0.24	0.17	0.07

8. STRANDVEGETASJON I TYRIFJORD OG STEINSFJORD

Vegetasjonselementene i strandsonen er registrert kvalitativt, og vil derfor bli omtalt mindre inngående enn undervannsvegetasjonen (kap. 6 og 7).

Som nevnt tidligere (kap.3,4) finnes det ikke noe klart skille mellom land- og vannvegetasjonen. Ved feltregistreringene er avgrensning mot landvegetasjonstyper gjort skjønnsmessig. Oftest er bare vegetasjon opp til et nivå 0.2-0.7m over vannoverflaten notert. Dette tilsvarer omtrentlig $z=+0.5m$, se kap.3 og avsn. 3.1.

Vegetasjonen i strandsonen er generelt mer artsrik enn den egentlige vannvegetasjonen. Dette framgår klart av tab. 5.1-5.4. Mange av artene tilhører ikke fysiognomisk de utpregede helofyttene, som alle forekommer til z -nivå $z < 0$.

De typiske helofyttartene i Tyrifjord og Steinsfjord er nokså få:

<u>Alisma plantago-aquatica</u>	<u>Carex acuta</u>
<u>Carex aquatilis</u>	<u>Carex rostrata</u> (bare Tyrifj.)
<u>Carex vesicaria</u>	<u>Eleocharis mamillata</u>
<u>Eleocharis palustris</u>	<u>Equisetum fluviatile</u>
<u>Glyceria maxima</u> (bare St.fj.)	<u>Phalaris arundinacea</u>
<u>Phragmites australis</u> (bare St.fj.)	<u>Sparganium ramosum</u> (St.fj.)
<u>Typha latifolia</u>	

Dessuten kan Sagittaria sagittifolia inngå i helofyttvegetasjon som overvannsform, særlig i Steinsfjorden. Oftest forekommer imidlertid Sagittaria som flytebladsform.

Av de typiske helofyttartene har bare Carex acuta og Equisetum fluviatile noen større betydning, begge innsjøer sett under ett. Phragmites australis utgjør et viktig innslag i Steinsfjord, men mangler i Tyrifjord.

Eksponeringsfaktoren styrer voksestedets sedimentsammensetning og gir ulike vegetasjonstyper. Dette forholdet er velkjent (Hutchinson 1975), og ble påvist tidlig bl.a. av Pearsall (1918, 1920, 1921). En moderne inndeling av strandtyper, med hensyn til eksponeringsgrad, sedimentforhold og vegetasjon, er foreslått av polakkene Bernatowicz og Zachwieja (1966). Siden denne inndelingen passer godt i de to undersøkte innsjøene er det naturlig å følge dette systemet.

Eksponert strand:

Sandig strand: Denne strandtypen ("psammolittoral", Bernatowicz og Zachwieja 1966) finnes særlig i bukter, og rundt utløpet av Storelva og Røssholmsstranda.

Typisk finnes et åpent vegetasjonsdekke med flekkvis kolonisering av lavvokste, ofte tueddannende arter. Karakterarter er Agrostis stolonifera, Carex acuta, C.nigra, Deschampsia caespitosa "var. glauca", Eleocharis palustris, Glyceria fluitans, Gnaphalium uliginosum, Juncus alpinus, J.articulatus, J.filiformis, Lysimachia thyrsoiflora og Mentha arvensis.



Fig. 8.1. Tyrifjord, midpartiet. Utsyn fra Nakkerud. Sterk eroderte strender, uten vegetasjon i strandsonen.



Fig. 8.2. Tyrifjord st. TY 25 Gulsrudvika. Eksempel på "litholittoral" strandtype. Strandsone steinet, uten vegetasjon. Innafor brem av Salix spp.



Fig. 8.3. Tyrifjord st. TY 9 Rytteråker. Eksempel på "psammolittoral" strandtype. Naken, vegetasjonsfri sand i strandsonen. Først ved $z=+1\text{m}$ noe Pinus silvestris.



Fig. 8.4. Tyrifjord st. TY 22 Vikersund. Overgang mot "phytolittoral" strandtype. Smale belter av Equisetum fluviatile med Carex acuta og noe C. aquatilis innerst.



Fig. 8.5. Tyrifjord st. TY 17 Nakkerud. Sparsom forekomst av Carex acuta på middels eksponert strandavsnitt.



Fig. 8.6. Tyrifjord st. TY 17 Nakkerud. Relativt godt beskyttet strandavsnitt, med glisne bestand av Equisetum fluviatile. Sammen med Equisetum også Lobelia dortmanna, Isoetes echinospora, Subularia aquatica, Ranunculus reptans og Eleocharis acicularis.



Fig. 8.7. Tyrifjord st. TY 17 Nakkerud, minst eksponert strandavsnitt. Frodig vekst av nymphaeider (Sparganium angustifolium), med tett Carex-belte innafor. I helofyttvegetasjonen inngår Carex acuta, C. aquatilis, C. rostrata, C. vesicaria ytterst mot vann, mens arter som Rumex aquaticus, Calamagrostis canescens, Lysimachia spp., Lythrum salicaria, Poa palustris og Juncus filiformis kommer til innover mot land. Innerst krattvegetasjon av Salix spp.



Fig. 8.8. Steinsfjord st. ST 7 Åsa. Innsida av Phragmites-bestand, viser forekomst av åpent vann i "renne" langs land. Her frodig undervannsvegetasjon. Sparganium simplex bestandsdannende på innsida av Phragmites. Grovdetritus fra Phragmites langs land. Denne strandtypen tilsvarer en overgang fra "psammolittoral" til "large-lake phytolittoral".



Fig. 8.9. Steinsfjord st. ST 7. Utsnitt av Phragmites-koloni, som viser plantenes frodighet.



Fig. 8.10. Steinsfjord st. ST 2 Bjørnsrudvik. Nyetablert Phragmites australis på landsida av Equisetum fluviatile-beltet. "Phytolittoral" strandtype.



Fig. 8.11. Steinsfjord. "Phytolittoral" i Viksvik (innafor st. ST 2) med breie, tette bestand av Equisetum fluviatile ytterst og Carex acuta, C. aquatilis og C. vesicaria innerst. Som undervegetasjon bl.a. Sagittaria sagittifolia og Eleocharis palustris.



Fig. 8.12. Steinsfjord, Øgårdsvik (innafor st. ST 1). Tilgroingssamfunn med kraftig utviklet Equisetum fluviatile og Carex acuta. Denne bukta var åpent vann i 1930-åra.

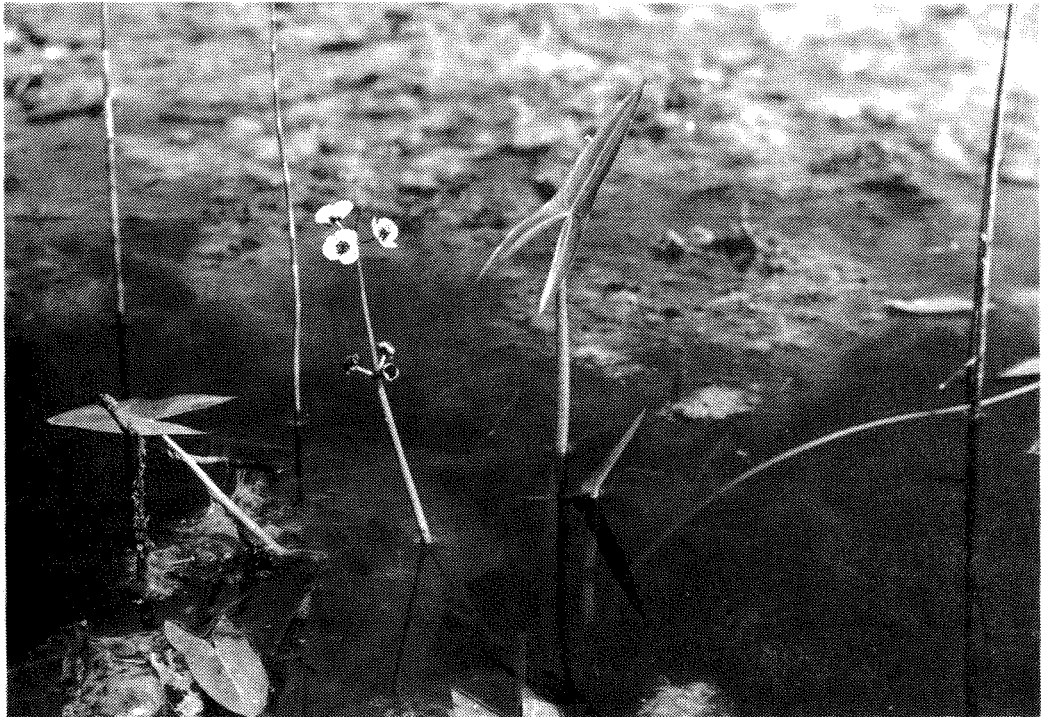


Fig. 8.13. Steinsfjord. Overvannsformen av Sagittaria sagittifolia inngår som viktig art i helofyttbeltenes ytre del.

9. DISKUSJON

9.1. Vegetasjonen i Tyrifjord - generelle trekk

Tyrifjord er en artsrik innsjø etter norske forhold, med ialt 34 registrerte vannboende arter (tab.5.1). Langt de fleste av disse artene er imidlertid sjeldne i denne innsjøen. På det stereofotografiske bildematerialet forekommer bare 21 av de 34 artene (samt ferskvannssvamp og ulike grupper av bentiske og epifyttiske alger). Denne artsmessige underrepresentasjon på bildematerialet har to ulike, men til dels sammenfallende årsaker:

- Mindre god dekning av gruntvannsområdet (0-0.5m).
- De manglende artene er stort sett gruntvannsbundne og/eller svært sjeldne.

Denne skjevhet i prøvematerialet betyr lite for helhetsvurdering av Tyrifjordens vegetasjon, selv om den slår uforholdsmessig sterkt ut med hensyn på artsantallet, fordi det er stort sett eroderte, vegetasjonsfrie strandområder som er noe underrepresentert. Det skal også nevnes at noen arter bare ble observert på bildematerialet, og ikke funnet ved feltarbeidet forøvrig.

Tab. 9.1. Tyrifjord. Kumulativ artsforekomst. Bare rotfestede plantefunn tatt med.

Art	Gruppe	Antall obs.	% av total	Kumul. %
Isoetes lacustris	(I)	1038	31.4	31.4
Myriophyllum alterniflorum	(E)	742	21.5	51.8
Littorella uniflora	(I)	512	14.9	66.7
Nitella opaca	(E)	248	7.2	73.9
Spongilla cf. lacustris	(-)	178	5.2	79.1
Isoetes echinospora	(I)	144	4.2	83.3
Lobelia dortmanna	(I)	126	3.7	86.9
Eleocharis acicularis	(I)	122	3.5	90.5
Ranunculus peltatus	(E)	120	3.5	94.0
Subularia aquatica	(I)	89	2.6	96.6
Elodea canadensis	(E)	51	1.5	98.1
Ranunculus reptans	(I)	25	0.7	98.8
Elatine hydropiper	(I)	24	0.7	99.5
Equisetum fluviatile	(H)	5	0.1	99.6
Utricularia minor	(E)	4	0.1	99.7
Sparganium angustifolium	(N)	4	0.1	99.8
Potamogeton perfoliatus	(E)	2	0.1	99.9
Sagittaria sagittifolia	(N)	1	0.0	99.9
Callitriche cf. hamulata	(E)	1	0.0	100.0
Callitriche sp.	(E)	1	0.0	100.0
Peplis portula	(I)	1	0.0	100.0

Gruppekoder: I=isoetider, E=elodeider, H=helofytter, N=nymphaeider.

Tyrifjordens undervannsvegetasjon preges av et lite utvalg nøysomme arter, hvor isoetiden Isoetes lacustris inntar hovedrollen (se tab. 9.1). Tre arter : I.lacustris, Myriophyllum alterniflorum og Littorella uniflora utgjør alene ca. 2/3 av alle observasjoner. Disse tre artene har dessuten gjennomgående den høyeste relative dekningsgrad av samtlige arter.

De samlede resultater fra bildeanalysen av undervannsvegetasjonen er satt opp i tab. 9.2 nedenfor, med estimater for endel av de viktigere helofyttartene i tillegg.

Tab. 9.2. Tyrifjord : dybdeforekomst, enkeltartene

Latinsk navn	z-intervall (z _n ; z _n)	Tyngdepkt. (z _w)	Antall obs.	(z _w) St.avvik	(z _w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotfestet pl.materiale ***						
Equisetum fluviatile	(> -0.39 ; -0.59)	-0.44	5	0.06	0.03	8.28
Elatine hydropiper	(> -0.39 ; -0.89)	-0.60	24	0.17	0.03	0.10
Peplis portula	(-0.64 ; -0.64)	-0.64	1	0.00	0.00	0.39
Ranunculus reptans	(> -0.64 ; -1.29)	-0.66	25	0.08	0.02	1.26
Subularia aquatica	(> -0.39 ; -2.49)	-0.66	89	0.12	0.01	4.72
Eleocharis acicularis	(> -0.39 ; -2.19)	-0.73	122	0.18	0.02	3.64
Callitriche sp.	(-0.83 ; -0.83)	-0.83	1	0.00	0.00	0.10
Sagittaria sagittifolia	(> -0.95 ; -1.05)	-0.95	4	0.02	0.01	5.27
Sparganium angustifolium	(> -0.85 ; -1.05)	-0.98	2	0.09	0.07	0.59
Isoetes echinospora	(> -0.24 ; -2.39)	-0.99	144	0.36	0.03	4.86
Lobelia dortmanna	(> -0.64 ; -2.72)	-1.22	126	0.41	0.04	4.34
Ranunculus peltatus	(-0.64 ; -3.73)	-1.38	120	0.46	0.04	16.13
Littorella uniflora	(> -0.39 ; -3.39)	-1.39	512	0.44	0.02	24.91
Myriophyllum alterniflorum	(-0.64 ; -5.62)	-1.66	742	0.60	0.02	13.65
Callitriche cf. hamulata	(-1.79 ; -1.79)	-1.79	1	0.00	0.00	1.56
Elodea canadensis	(-0.79 ; -6.05)	-1.96	51	0.75	0.11	10.49
Potamogeton perfoliatus	(-1.72 ; -3.53)	-2.39	7	0.36	0.14	16.49
Isoetes lacustris	(-0.54 ; -4.99)	-2.58	1038	0.76	0.02	24.43
Spongilla cf. lacustris	(-0.24 ; -8.89)	-2.68	178	2.22	0.17	1.27
Nitella opaca	(-0.72 ; -15.79)	-2.92	248	1.57	0.10	7.43
Utricularia minor	(-2.38 ; -3.59)	-3.21	5	0.47	0.21	0.55
*** Løse skudd ***						
Elodea canadensis	(-1.12 ; -8.25)	-2.48	13	1.47	0.41	0.75
Myriophyllum alterniflorum	(-0.83 ; -8.69)	-3.68	37	1.99	0.33	1.10
Isoetes lacustris	(-2.15 ; -8.43)	-4.39	3	0.80	0.46	3.84
Nitella opaca	(-6.79 ; -6.79)	-6.79	1	0.00	0.00	0.20
*** Dødt plantemateriale ***						
Isoetes echinospora	(-1.49 ; -1.49)	-1.49	2	0.00	0.00	0.20
Subularia aquatica	(-1.49 ; -1.59)	-1.54	2	0.05	0.04	0.20
Littorella uniflora	(-1.05 ; -5.02)	-1.76	7	0.53	0.20	0.85
Elodea canadensis	(-1.89 ; -3.88)	-2.11	2	0.63	0.44	0.44
Myriophyllum alterniflorum	(-0.64 ; -10.69)	-3.19	24	2.37	0.48	0.70
Isoetes lacustris	(-0.53 ; -5.22)	-3.25	32	0.88	0.16	0.81
Nitella opaca	(-2.54 ; -5.45)	-4.87	2	1.16	0.82	0.98

9.1.1. Dybdefordeling av vegetasjonen

Høyere vegetasjon i Tyrifjord er med få unntak bundet til dybdeområdet 1-4m. Dypest vokser kransalgen Nitella opaca, som ble funnet på 15.8m dyp. Større mengder av denne arten finnes imidlertid på langt grunnere vann, ned til omlag 7m dyp. Blant karplantene er Elodea canadensis her, som ellers i liknende innsjøer, den art som trenger lengst ned (til 6.0m). Kvantitativt sett spiller imidlertid E.canadensis liten rolle i Tyrifjord. Andre dyptvoksende arter er Myriophyllum alterniflorum (til 5.6m) og Isoetes lacustris (til 5.0m). Bare I.lacustris har større betydning under 3-3.5m dyp, hvor denne arten kan bli ene-rådende og danne tette enger med opp mot 100% dekning.

Sett alle arter under ett, finnes mer enn 90% av vegetasjonsmengden på dyp mindre enn 4.2m, og mindre enn 10% finnes grunnere enn 0.9m. Samlet tyngdepunkt for vegetasjonsforekomst i Tyrifjord ligger ved 2.3m dyp.

Dybdefordelingen av de viktigste undervannsartene er vist i fig. 9.1 til fig. 9.11. Fordelingskurvene viser en rekke felles trekk :

- a) Markert topp-punkt;
- b) Hurtig avtak til begge sider for maksimumspunktet;
- c) Jevnt avtak i dekningsgrad mot hhv. nedre og øvre dybdegrense;
- d) ± asymmetrisk kurveform. Flest arter viser brattest kurve for dyp mindre enn topp-punktet (unntak: Isoetes lacustris).
- e) Elodeide-arter med effektiv vegetativ formering (Myriophyllum alterniflorum, Ranunculus peltatus, Elodea canadensis) og/eller stor mobilitet (Nitella opaca, mangler egentlige røtter) har mer uregelmessige fordelingskurver enn de typiske isoetidene. Flere av elodeidene har et tydelig sekundært maksimum på dypt vann, 0.5-1m dypere enn hovedforekomstene. Se fig. 9.4, fig. 9.7 og fig. 9.11.

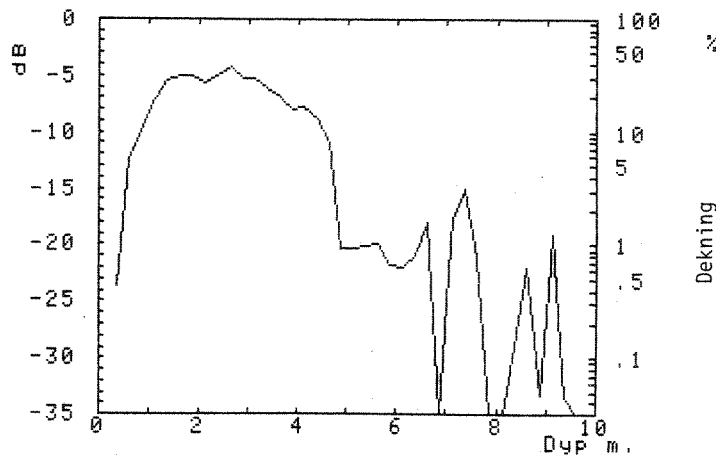


Fig. 9.1. Tyrifjord, dybdefordeling alle arter, eksklusiv bentiske og epifyttiske alger

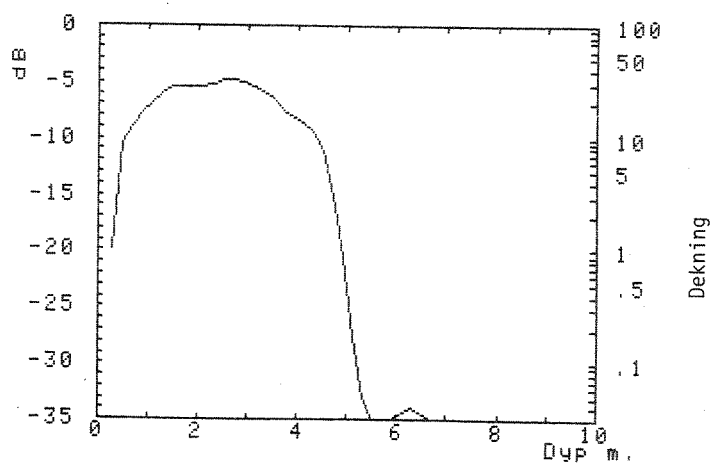


Fig. 9.2. Tyrifjord, dybdefordeling karplanter.

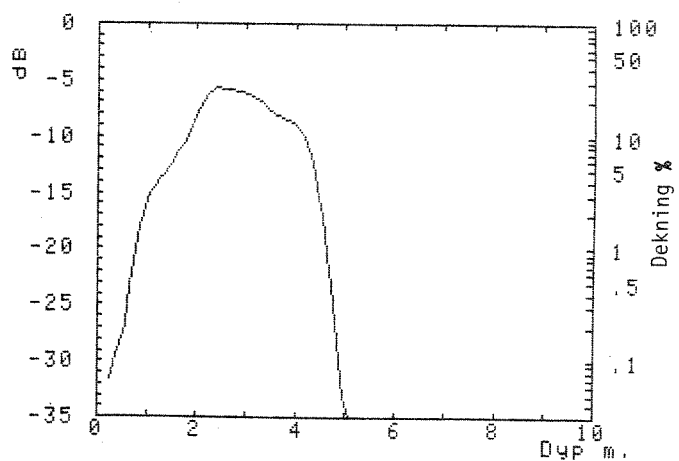


Fig. 9.3. Tyrifjord. Dybdefordeling av Isoetes lacustris.

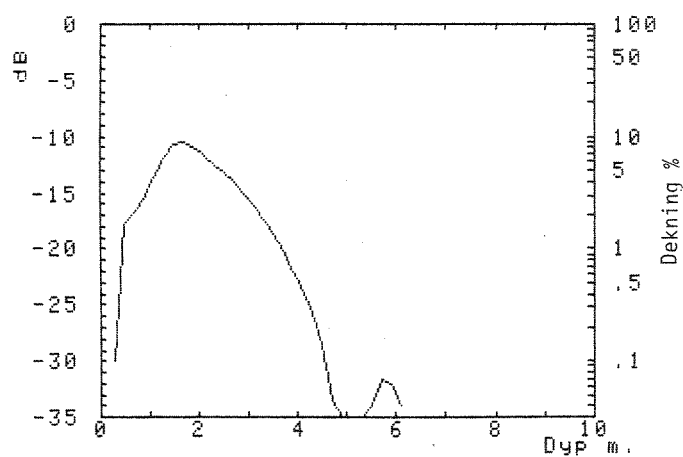


Fig. 9.4. Tyrifjord. Dybdefordeling av Myriophyllum alterniflorum.

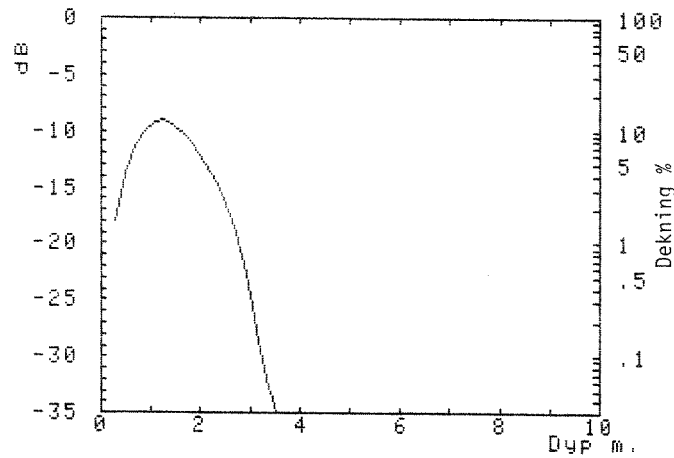


Fig. 9.5. Tyrifjord. Dybdefordeling av Littorella uniflora.

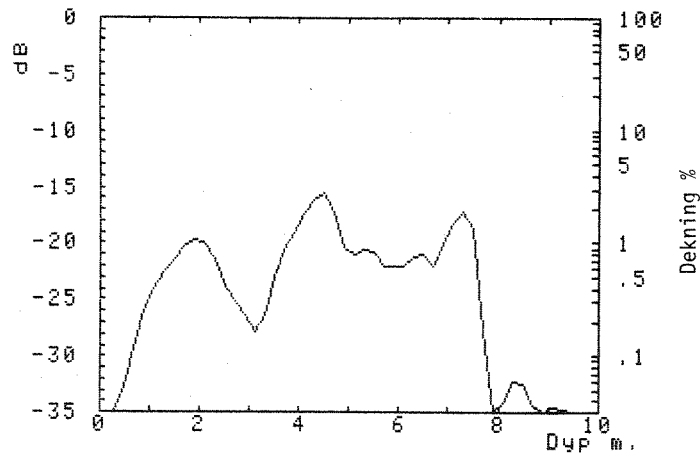


Fig. 9.6. Tyrifjord. Dybdefordeling av Nitella opaca.

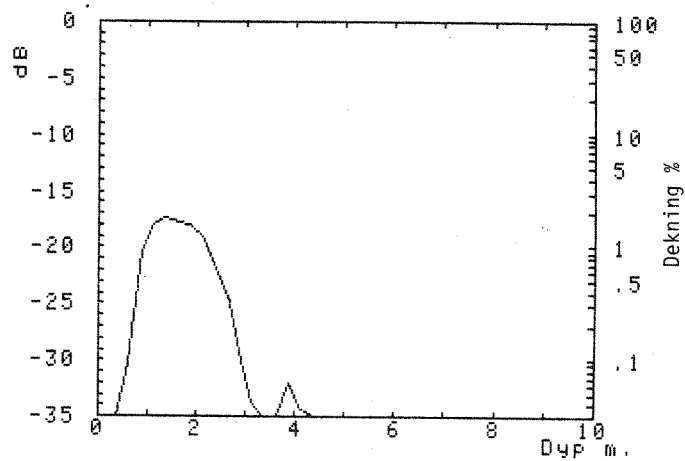


Fig. 9.7. Tyrifjord. Dybdefordeling av Ranunculus peltatus.

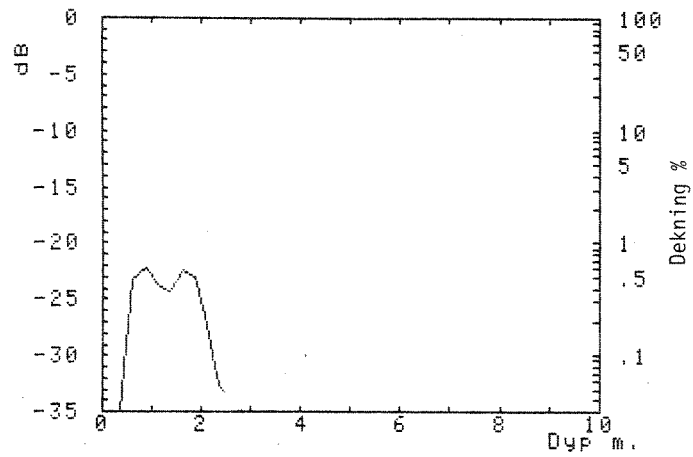


Fig. 9.8. Tyrifjord. Dybdefordeling av Lobelia dortmanna.

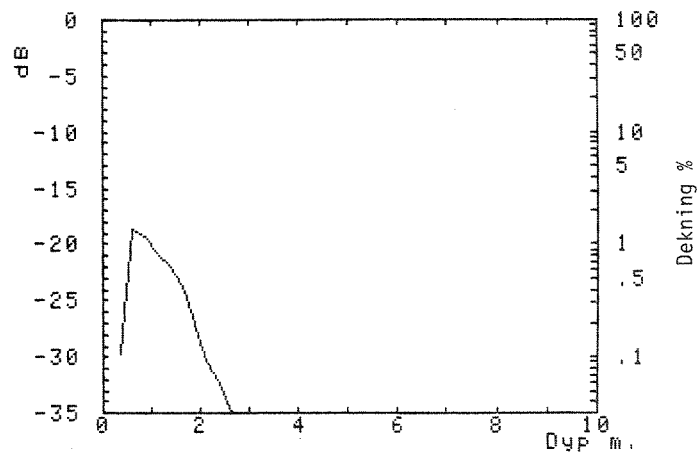


Fig. 9.9. Tyrifjord. Dybdefordeling av Isoetes echinospora.

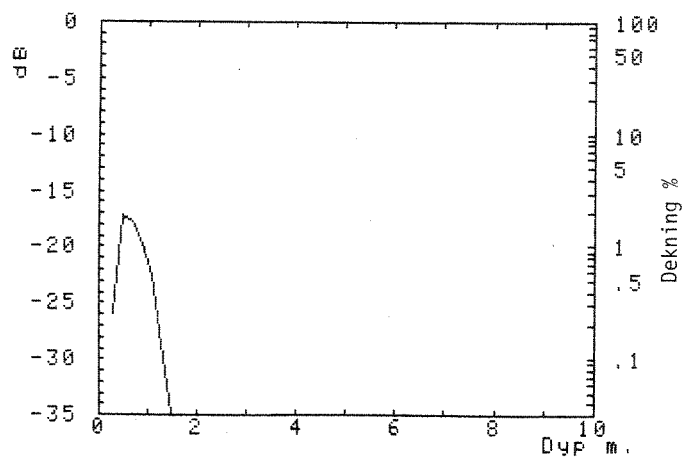


Fig. 9.10. Tyrifjord. Dybdefordeling av Subularia aquatica.

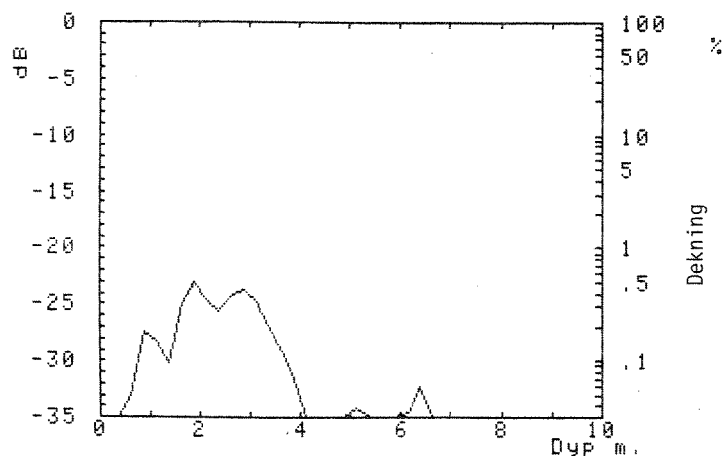


Fig. 9.11. Tyrifjord. Dybdefordeling av *Elodea canadensis*.

9.1.2. Arealdekning av vannsvegetasjonen

Dybdeområdet 0-6m utgjør omlag 22.1 km² i Tyrifjord. Gjennomsnittlig dekning av undervannsartene i dette dybdeintervallet er 16.1%, eller -7.9 dB. Dybdeområdet 1-4m har en gjennomsnittsdekning på 27.0%, eller -5.7 dB.

Arealfordelingen av hovedgruppene i vegetasjonen er vist for Tyrifjord og Steinsfjord på fig. 9.13 til fig. 9.16, i noe skjematiskert form. Sammenliknes disse figurene med inndelingen av innsjøene i eksponeringsklasser (fig. 9.12) framgår det klart at vegetasjonen er minst utviklet langs de mest eksponerte strandavsnittene. Dette forholdet vil bli drøftet mer i detalj seinere (side 208-214).

9.1.3. Produksjon av høyere vegetasjon

Det foreligger bare noen få stikkprøver av undervannsvegetasjonens stoffproduksjon, dvs. plantemasse pr. arealenhet. Med utgangspunkt i disse og data for *Isoetes lacustris* i Brettum (1971) kan den totale plantemasse i Tyrifjord anslås til størrelsesorden 1000-2000 tonn tørrvekt eller omtrentlig 500-1000 tonn C. Årlig produksjon ligger sannsynligvis lavere, siden turnoverid for de saktevoksende isoetidene er minst ett år (Sand-Jensen 1978, Sand-Jensen og Søndergaard 1979).

Stoffproduksjon av helofyttartene er langt høyere på de mest gunstige lokalitetene, f.eks. innerst i Sælabonn og ved Vikersund. Her er verdier i størrelsesorden 600-800 g tørrvekt pr. m² målt for samfunn med *Carex acuta* og *Equisetum fluviatile*. Dette er vanlige verdier for helofytter på noe produktive lokaliteter (Rørslett 1972). Siden arealene med stor forekomst av helofytter er så ubetydelige i Tyrifjord (jfr. fig. 9.13), betyr antakelig denne gruppen lite for innsjøens totale produksjon av høyere vegetasjon.

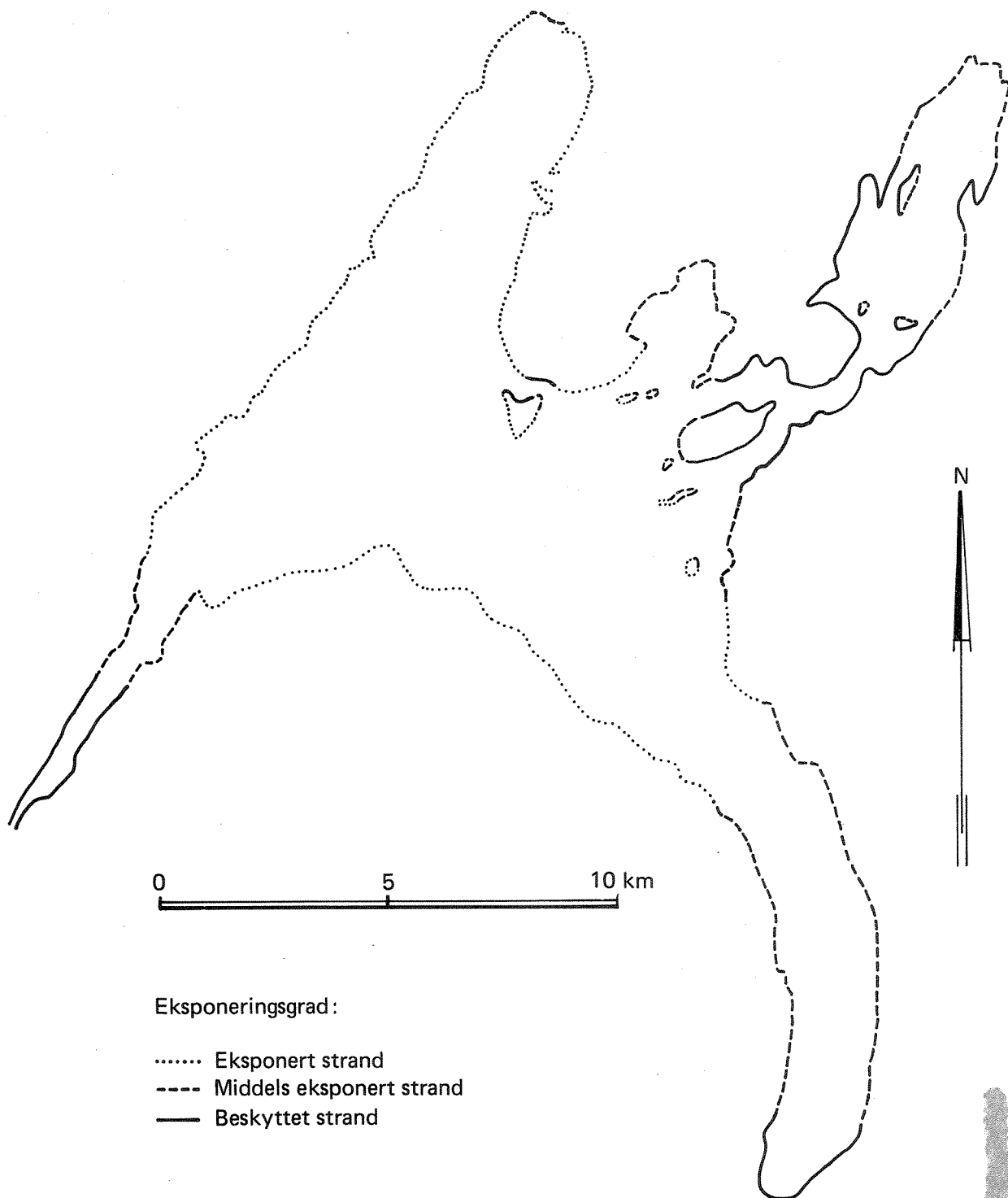


Fig. 9.12. Tyrifjord og Steinsfjord. Inndeling av innsjøene i tre eksponeringsklasser, basert på effektiv fetch.

Beskyttet strand	F= 0-2 km
Middels eksponert	F= 2-3 km
Eksponert strand	F= 3+ km

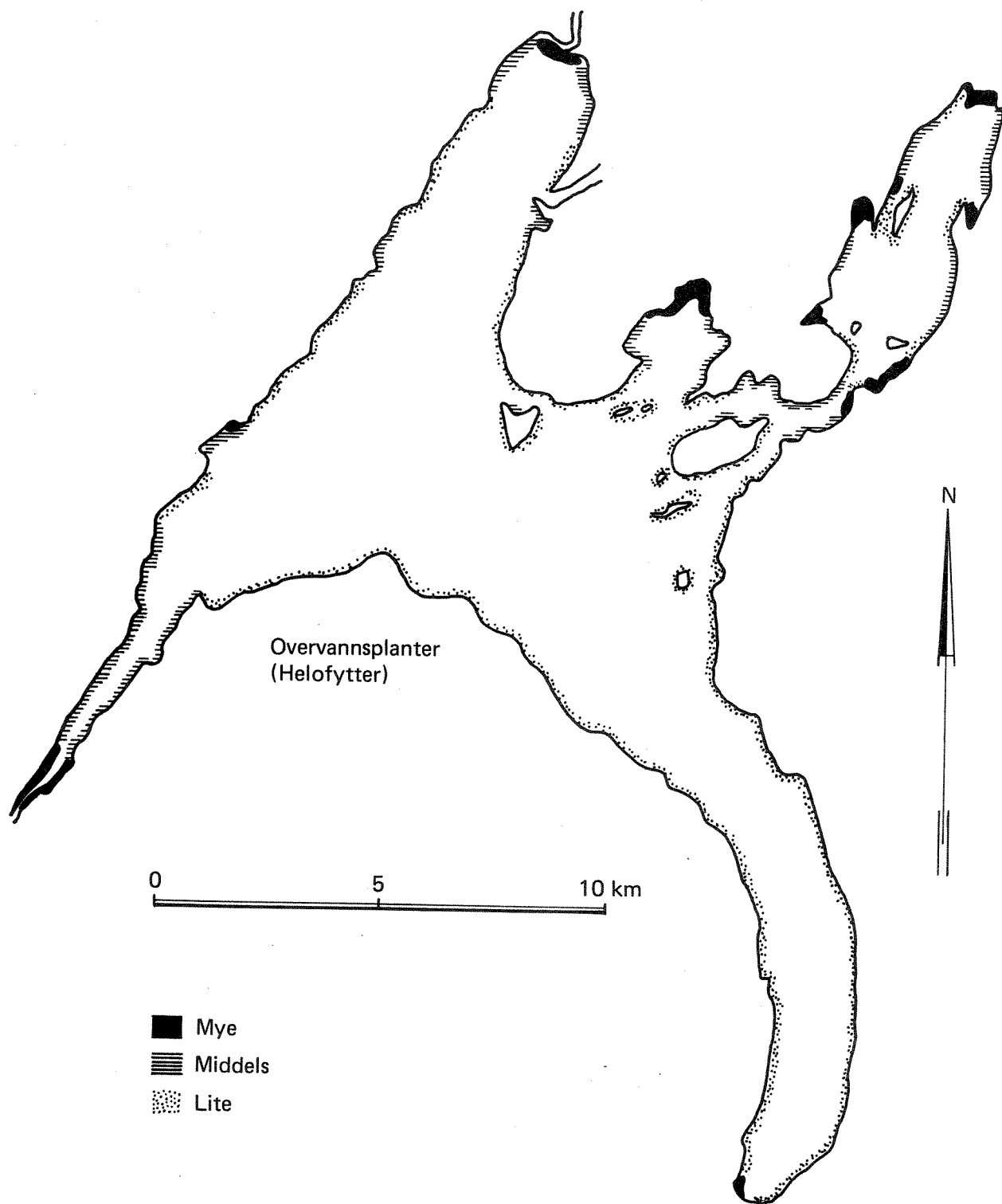


Fig. 9.13. Forekomst av overvannsvegetasjon i Tyrifjord og Steinsfjord (noe skjematisk).

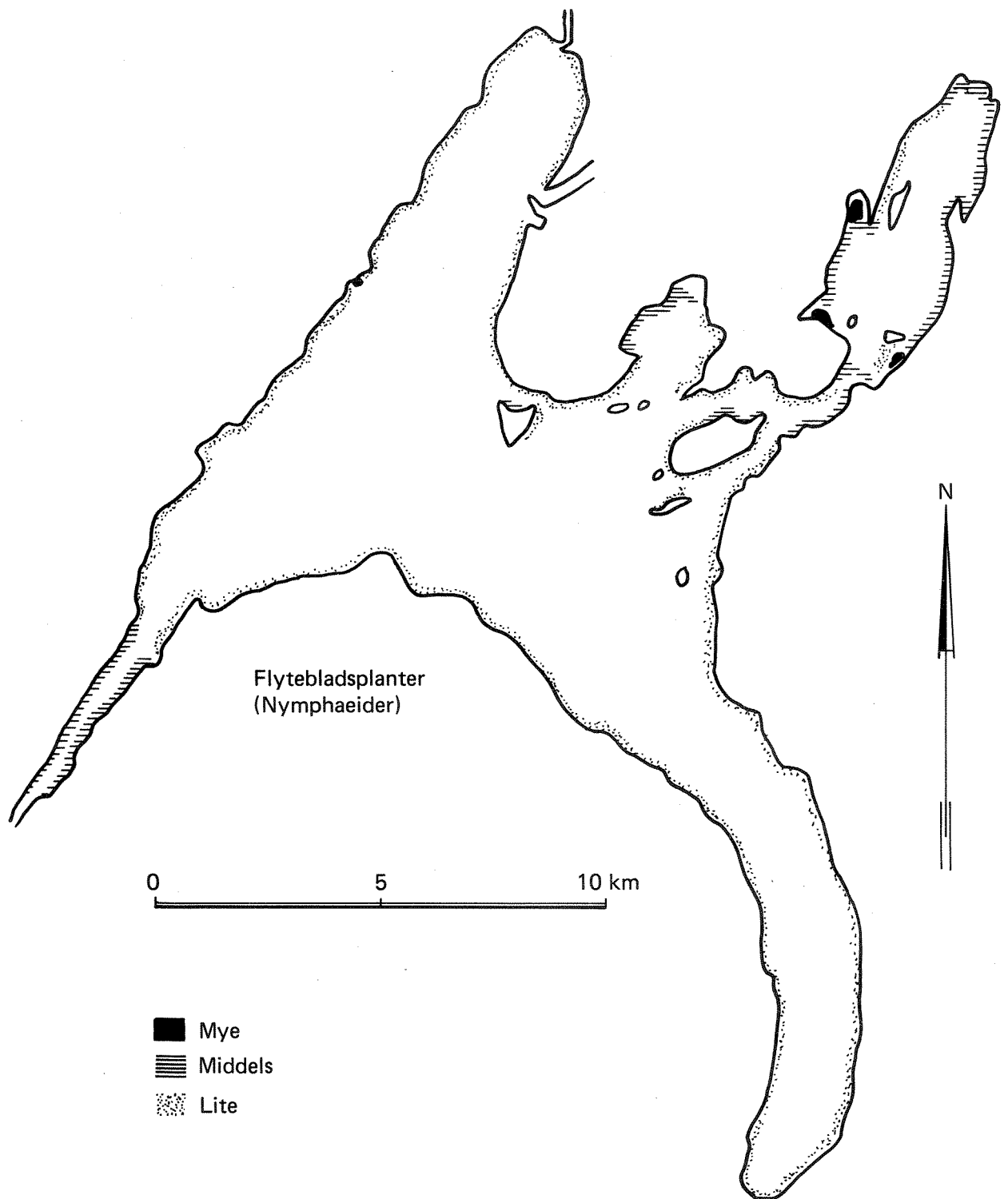


Fig. 9.14. Forekomst av nymphaeide-vegetasjon i Tyrifjord og Steinsfjord (noe skjematisk).

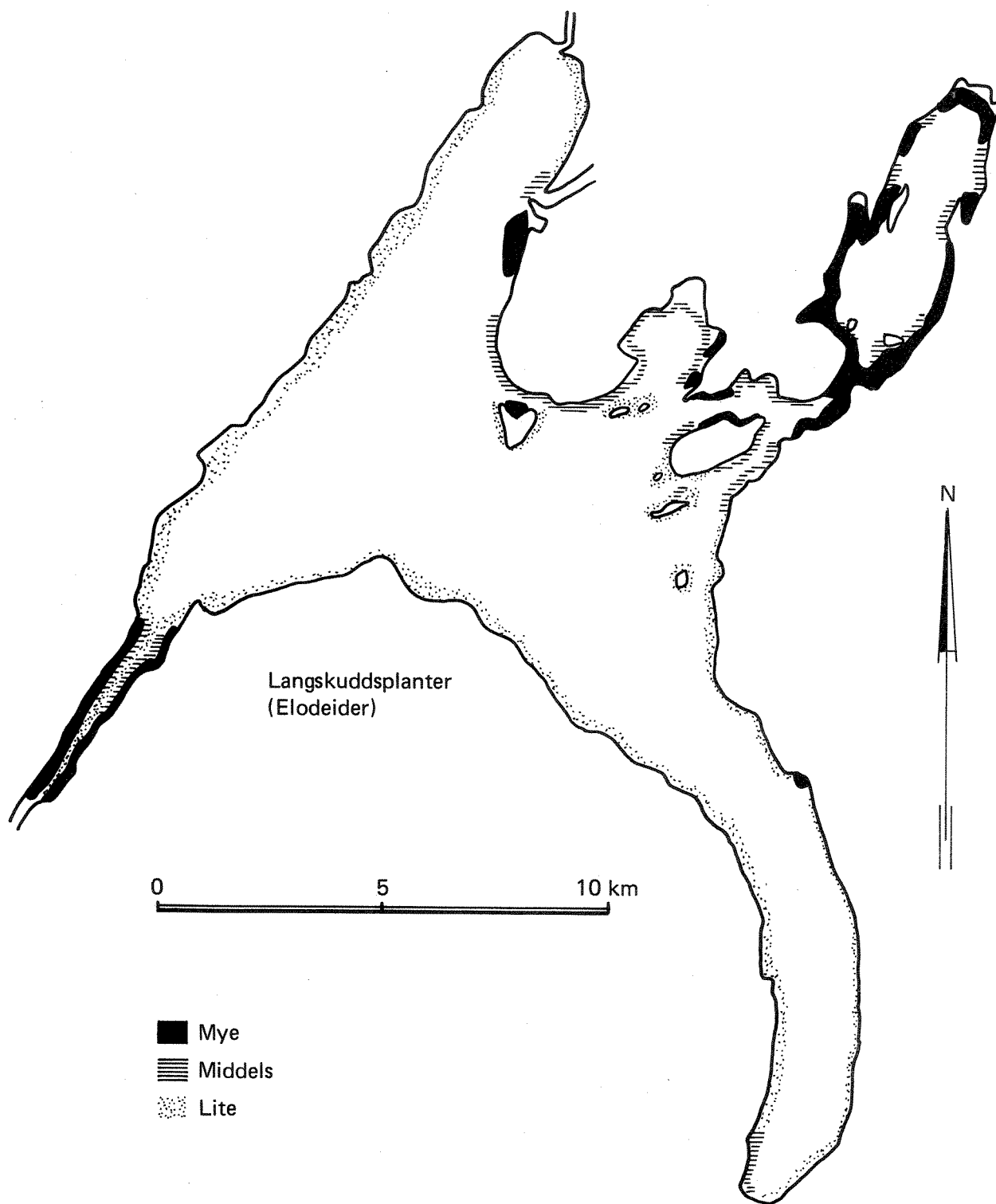


Fig. 9.15. Forekomst av elodeide-vegetasjon i Tyrifjord og Steinsfjord (noe skjematisk).

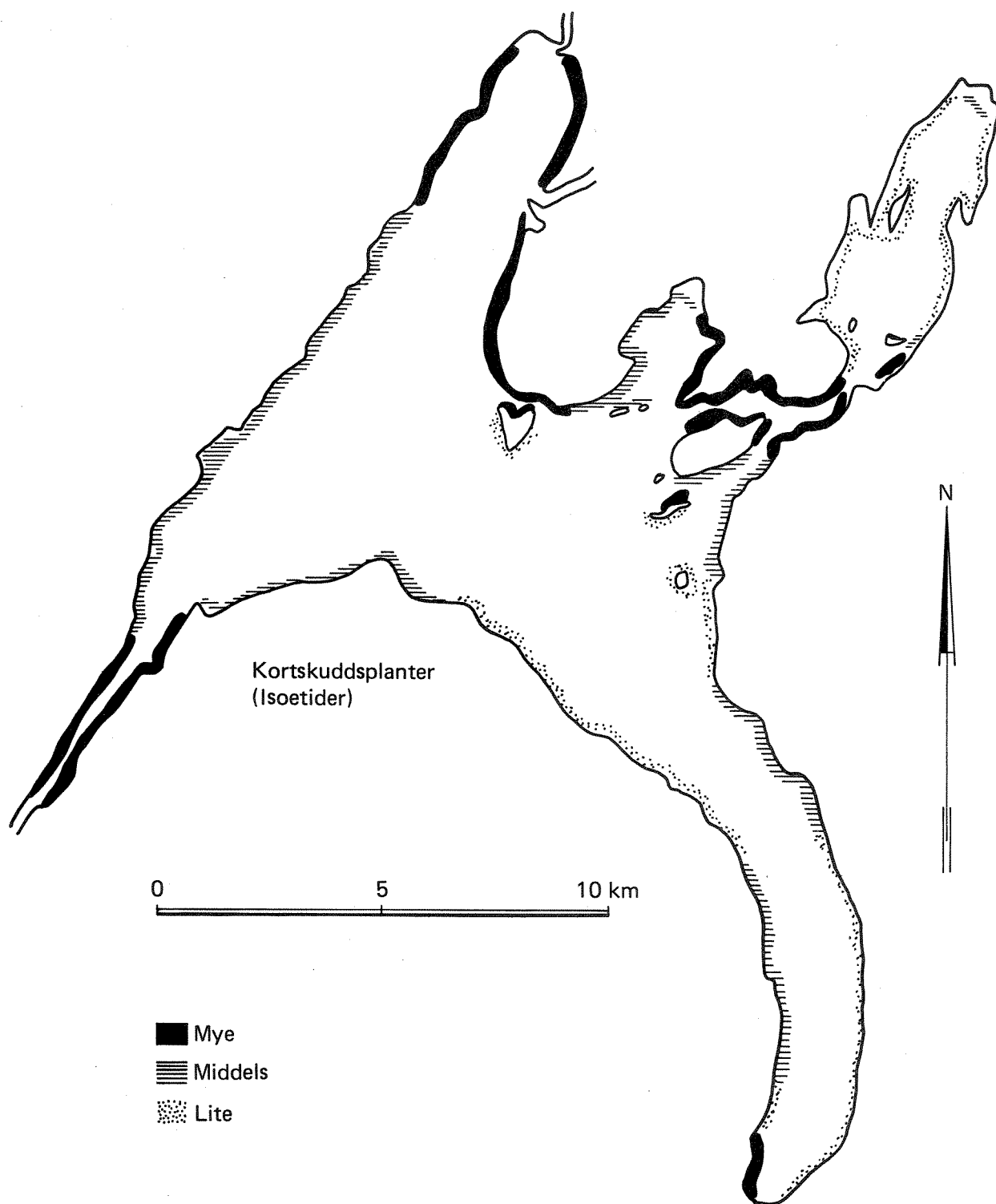


Fig. 9.16. Forekomst av isoetide-vegetasjon i Tyrifjord og Steinsfjord (noe skjematisk).

9.2. Vegetasjonen i Steinsfjord

Steinsfjord er den mest artsrike innsjø i Norge når det gjelder den rene vannvegetasjonen (dvs. unntatt helofytter o.l.), etter de oversikter som er utarbeidet ved NIVA. Samlet artsantall er 76, med 36 rent vannboende arter (se tab. 5.1-5.3).

Innsjøen huser flere sjeldne eller bemerkelsesverdige arter. Nevnes kan: Elodea canadensis, Najas flexilis, Nitella confervacea, Potamogeton crispus og P.panormitanus.

Det er tidligere påvist at Steinsfjord floristisk sett har store likheter med Tyrifjord (jfr. tab. 5.4). Vegetasjonsmessig er imidlertid Steinsfjord klart ulik Tyrifjord. Elodeide-gruppen dominerer fullstendig kvantitativt vegetasjonsbildet, og de framtrepende artene er gjennomgående meso-eutrofe (f.eks. Najas flexilis). Undervannsvegetasjonen har stor diversitet, som tab. 9.3 viser.

9.2.1. Vegetasjonens dybdefordeling

Gjennomgående viser undervannsvegetasjonen i Steinsfjorden det samme fordelingsmønster som i Tyrifjorden. På grunt vann er det lite vegetasjon, noe som har samband med mangel på finpartikulært substrat langs store deler av strandlinja. Dette forholdet ble påpekt allerede av Baardseth (1938, 1942).

Resultater fra stereofotografiske registreringer 1979-80 er sammenstilt i tab. 9.4. Dybdefordeling for utvalgte grupper og arter er vist i fig. 9.17 til fig. 9.22.

Kvantitativt sett spiller bentiske alger, særlig grønnalgen Cladophora aegagrophila, en stor rolle i Steinsfjord. Inklusive denne arten finnes 90% av plantemengden grunnere enn 5.3m, og mindre enn 10% grunnere enn 1.3m. Tyngdepunktet ligger ved 3.4m dyp. Holdes de bentiske algene utafør, finnes 90% av vegetasjonen grunnere enn 4.2m, og mindre enn 10% grunnere enn 0.9m, med et tyngdepunkt ved 2.65m dyp. Dette er nær identisk med Tyrifjord, jfr. side 171.

Steinsfjord har, i motsetning til Tyrifjord, mange arter (10) med dybdegrense mellom 4 og 6m dyp. Dypest går Najas flexilis (til 6.0m), Elodea canadensis (til 5.9m inntil 1980, seinere funnet ned til omlag 7m dyp), Potamogeton berchtoldii (til 5.8m) og Callitriche autumnalis (til 5.2m).

Tab. 9.3. Steinsfjord. Kumulativ artsforekomst, undervanns-vegetasjon. Basert på undervannsfotografering 1979-80.

Art	Gruppe	Antall obs.	% av total	Kumul. %
<i>Najas flexilis</i>	(E)	149	13.0	13.0
<i>Elodea canadensis</i>	(E)	137	11.9	24.9
<i>Nitella opaca</i>	(E)	134	11.7	36.6
<i>Cladophora aegagrophila</i>	(-)	121	10.5	47.2
<i>Potamogeton berchtoldii</i>	(E)	117	10.2	57.4
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	(E)	107	9.3	66.7
<i>Callitriche autumnalis</i>	(E)	105	9.1	75.8
<i>Chara fragilis</i>	(E)	70	6.1	82.0
<i>Potamogeton panormitanus</i>	(E)	63	5.5	87.4
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	(E)	33	2.9	90.3
<i>Nitella confervacea</i>	(E?)	23	2.0	92.3
<i>Isoetes lacustris</i>	(I)	16	1.4	93.7
<i>Littorella uniflora</i>	(I)	16	1.4	95.1
<i>Potamogeton crispus</i>	(E)	12	1.0	96.2
<i>Utricularia vulgaris</i>	(E)	10	0.9	97.0
<i>Subularia aquatica</i>	(I)	9	0.8	97.8
<i>Eleocharis acicularis</i>	(I)	9	0.8	98.6
<i>Ranunculus confervoides</i>	(E)	6	0.5	99.1
<i>Ranunculus reptans</i>	(I)	4	0.3	99.5
<i>Isoetes echinospora</i>	(I)	3	0.3	99.7

Tab. 9.4. Steinsfjord. Dybdeforekomst, enkeltartene observert på det stereofotografiske bildematerialet.

Latinsk navn	z-intervall (z_h ; z_n)	Tyngdepkt. (z_w)	Antall obs.	(z_w) St.avvik	(z_w) St.feil	Dekning% gj.snitt
*** Rotrestet pl.materiale ***						
Littorella uniflora	(> -0.71 ; -1.11)	-0.77	16	0.06	0.01	55.93
Ranunculus reptans	(> -0.71 ; -0.81)	-0.79	4	0.04	0.02	0.08
Lobelia dortmanna	(> -0.81 ; -0.81)	-0.81	1	0.00	0.00	0.10
Isoetes echinospora	(> -0.71 ; -1.21)	-0.83	3	0.13	0.07	0.18
Subularia aquatica	(> -0.71 ; -1.11)	-0.86	9	0.10	0.03	0.19
Phragmites australis	(> -0.61 ; -1.11)	-0.96	19	0.15	0.03	6.21
Eleocharis acicularis	(> -0.71 ; -1.41)	-1.07	9	0.31	0.10	0.15
Myriophyllum alterniflorum	(-0.71 ; -3.71)	-1.24	87	0.68	0.07	9.58
Ranunculus confervoides	(> -0.71 ; -2.91)	-1.25	6	0.63	0.26	0.33
Utricularia minor	(-1.41 ; -1.41)	-1.41	1	0.00	0.00	0.20
Chlorophyc. indet.	(-0.91 ; -4.10)	-1.53	42	0.56	0.09	14.35
Nitella opaca	(-0.71 ; -4.57)	-2.20	133	1.02	0.09	8.14
Chara fragilis	(-0.71 ; -3.81)	-2.23	69	0.61	0.07	40.29
Cyanophyc. indet. bentisk	(-2.01 ; -5.31)	-2.28	10	0.55	0.17	11.25
Callitriche autumnalis	(> -0.77 ; -5.21)	-2.36	105	0.67	0.07	4.61
Potamogeton panormitanus	(-0.77 ; -4.21)	-2.66	61	0.77	0.10	4.20
Bacillariophyc. indet. (epifyt.)	(-1.01 ; -6.01)	-2.71	73	1.07	0.13	27.10
Elodea canadensis	(> -0.71 ; -5.91)	-2.72	126	0.90	0.08	20.62
Isoetes lacustris	(-1.21 ; -3.01)	-2.91	14	0.14	0.04	11.22
Potamogeton perfoliatus	(> -1.41 ; -4.41)	-3.06	31	1.09	0.20	7.81
Potamogeton berchtoldii	(> -1.11 ; -5.81)	-3.27	107	0.93	0.09	5.77
Nitella confervacea	(-1.51 ; -4.20)	-3.27	23	0.56	0.12	5.58
Potamogeton crispus	(-3.01 ; -4.21)	-3.35	10	0.30	0.09	25.18
Utricularia vulgaris	(-1.77 ; -5.07)	-3.47	10	0.91	0.29	1.80
Najas flexilis	(-1.11 ; -6.01)	-3.56	147	0.60	0.05	30.43
Potamogeton gramineus	(> -3.61 ; -3.61)	-3.61	1	0.00	0.00	0.39
Cladophora aegagrophila	(-2.01 ; -5.77)	-4.23	121	0.94	0.09	64.23
*** Løse skudd ***						
Myriophyllum alterniflorum	(-0.71 ; -3.30)	-0.82	10	0.48	0.15	2.98
Elodea canadensis	(-0.91 ; -5.41)	-1.99	9	1.17	0.39	0.65
Potamogeton panormitanus	(-3.17 ; -3.17)	-3.17	1	0.00	0.00	0.20
Potamogeton berchtoldii	(-1.21 ; -6.21)	-3.45	4	2.21	1.10	0.32
Najas flexilis	(-6.11 ; -6.11)	-6.11	1	0.00	0.00	0.10
*** Dødt plantemateriale ***						
Myriophyllum alterniflorum	(-0.81 ; -3.30)	-0.97	4	0.46	0.23	5.32
Phragmites australis	(-0.81 ; -1.11)	-1.09	7	0.04	0.02	2.80
Potamogeton perfoliatus	(-1.01 ; -2.11)	-1.23	2	0.44	0.31	0.98
Chara fragilis	(-2.01 ; -2.01)	-2.01	1	0.00	0.00	0.20
Potamogeton crispus	(-3.07 ; -3.07)	-3.07	1	0.00	0.00	1.56
Isoetes lacustris	(-3.31 ; -3.80)	-3.47	2	0.23	0.16	0.07
Nitella opaca	(-5.31 ; -5.31)	-5.31	1	0.00	0.00	0.05
Potamogeton panormitanus	(-5.31 ; -5.31)	-5.31	1	0.00	0.00	0.05
Potamogeton berchtoldii	(-4.61 ; -7.01)	-5.78	6	0.86	0.35	0.07
Najas flexilis	(-6.11 ; -6.11)	-6.11	1	0.00	0.00	0.05

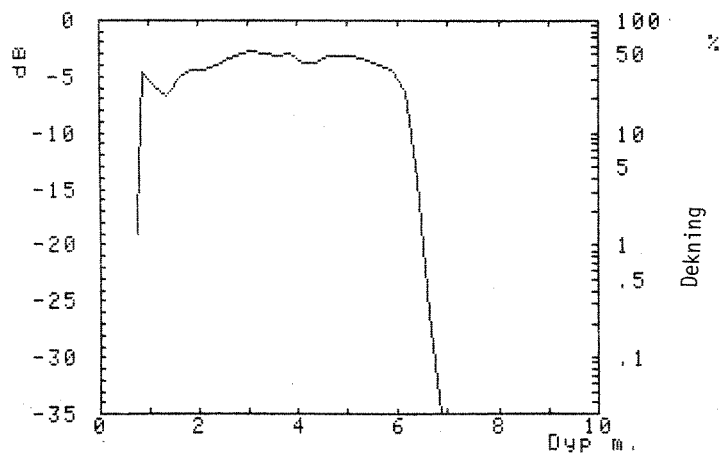


Fig. 9.17. Steinsfjord. Dybdefordeling av alle grupper 1979-80, basert på stereofotografisk registrering.

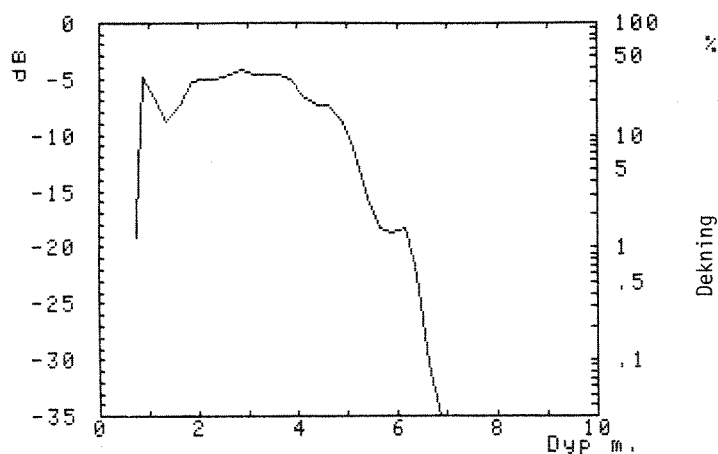


Fig. 9.18. Steinsfjord. Dybdefordeling av elodeidene 1979-80.

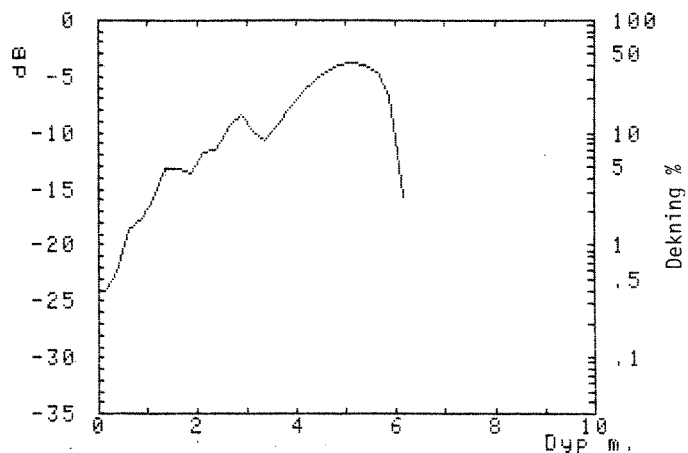


Fig. 9.19. Steinsfjord. Dybdefordeling av bentiske alger, vesentlig Cladophora aegagrophila.

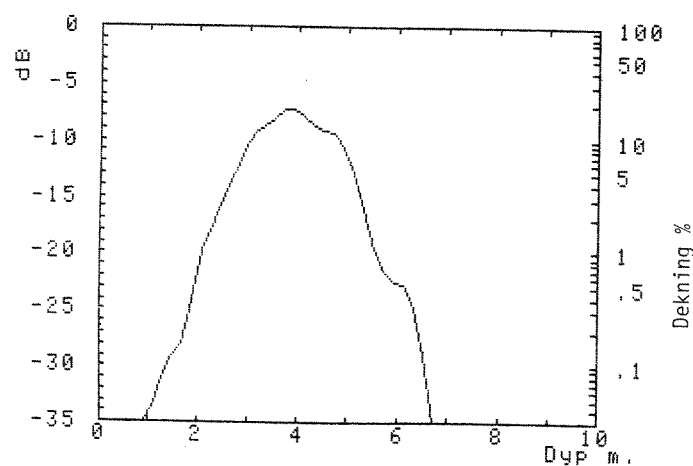


Fig. 9.20. Steinsfjord. Dybdefordeling av Najas flexilis 1979-80.

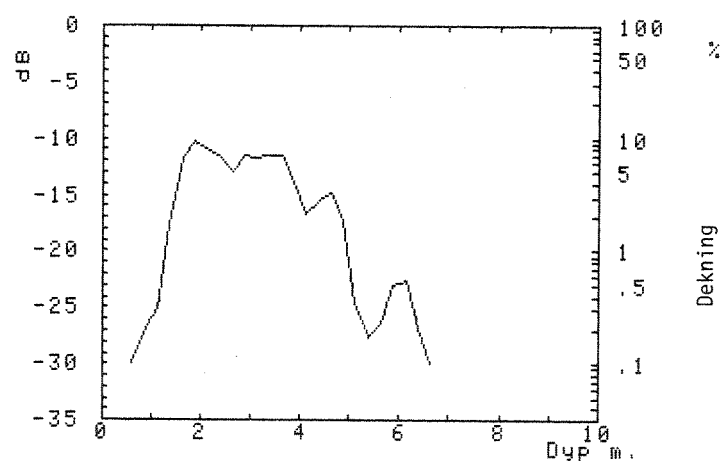


Fig. 9.21. Steinsfjord. Dybdefordeling av Elodea canadensis 1979-80.

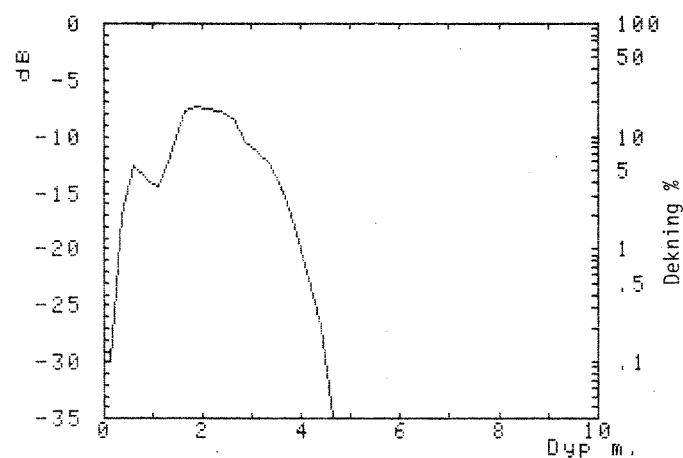


Fig. 9.22. Steinsfjord. Dybdefordeling av kransalgene (Chara, Nitella spp.) 1979-80.

9.2.2. Dybdefordeling : felles arter

Et utvalg av arter felles for Tyrifjord og Steinsfjord er testet for å fastslå eventuelle forskjeller i dybdefordeling mellom innsjøene. Siden ekstremdelene av dybdenisjene påvirkes ulikt (jfr. avsn. 9.7 til 9.9) er artenes dybdetyngdepunkt valgt ved sammenlikningen. Resultater ved en parvis t-test er gitt i tab. 9.5, og det vises her at de fleste artene har signifikant forskjellig tyngdepunkt i de to innsjøene. Det er en tendens til at artene har tyngdepunktet mindre dypt i Steinsfjord enn i Tyrifjord (eks. Myriophyllum, Nitella).

Tab. 9.5. Tyrifjord og Steinsfjord. t-test på forskjell i dybdetyngdepunkt for felles arter.

Art	Tyrifjord	Steinsfj.	Diff. zw	/t/	df	P(t)
	zw	zw				
Isoetes lacustris	-2.58	-2.91	+0.33	1.62	1050	>0.1
Myriophyllum alt.	-1.66	-1.24	-0.42	6.07	827	<0.001
Nitella opaca	-2.92	-2.20	-0.72	4.77	379	<0.001
Littorella unifl.	-1.39	-0.77	-0.62	5.63	526	<0.001
Potamogeton perf.	-2.39	-3.06	+0.67	1.68	36	>0.1
Elodea canadensis	-1.92	-2.72	-0.80	5.33	177	<0.001

9.2.3. Tidsutvikling og vegetasjonsendringer 1927-1982

I motsetning til Tyrifjord, foreligger det adskillige opplysninger om den tidlige vegetasjonen i Steinsfjord.

Braarud m.fl. (1928) publiserte en skissemessig beskrivelse av vannvegetasjonen i Steinsfjord. Stedet er ikke nøyaktig angitt, men kan ha vært enten Viksvik eller Bjørnsrudvik (sannsynligvis det siste). I følge Braarud m.fl. (1928) var følgende vegetasjonssonering til stede:

- (3.5m dyp): dybdegrense ved Myriophyllum alterniflorum og Nitella sp.;
- (2.25-2.75m dyp): Isoetes lacustris, Littorella uniflora (sub 'lacustris');
- (1.5-2.25m dyp): Isoetes lacustris, Littorella uniflora, Lobelia dortmanna, Myriophyllum alterniflorum og Nitella sp.;
- (1.0-1.5m dyp): Callitriche autumnalis, Subularia aquatica og Potamogeton perfoliatus;
- (0.5-1.0m dyp): Åpen bestand av Ranunculus reptans og Eleocharis acicularis (sub 'Scirpus') som går over i Equisetum fluviatile-vegetasjon innerst.

Disse vegetasjonstrekk stemmer meget godt overens med den generelle og grundige beskrivelsen som noe seinere ble publisert av Baardseth (1938, 1942). Baardseth's undersøkelse ble utført 1936-1938. Han publiserte dybdefordelingskurver for en rekke arter, basert på forekomstfrekvens i ca. 500 grabbprøver. Det kvantitative grunnlaget for disse kurvene er noe uklart, bl.a. er prøvetetthet mot dyp ikke angitt, og de eksakte prøvestedene er heller ikke beskrevet. Kurvene er

tegnet med 0.5m oppløsning langs dybdeaksen. Baardseth (1938, 1942) angir indirekte at alle dybdeangivelser er relatert til 'middelvannstand', ca. 4.2m på lokal skala ved VM 434 (jfr. fig.2 i Baardseth (1942)). For en direkte sammenlikning med våre data og dybdegrensene bør antakelig Baardseth's dybdeangivelser reduseres med ca. 0.2m.

De generelle trekk i Steinsfjordens vannvegetasjon fra slutten av 1920-åra og fram til i dag er forsøkt framstilt i tab. 9.6 nedenfor.

Tab. 9.6. Steinsfjord. Vegetasjonsutvikling og dominerende arter i tidsrommet 1927 til 1982 (undervannsvegetasjon).

År/dominerende arter i antatt forekomst-rangering				
1927	1936-38	1965-70*)	1979-80	1981-82
Littorella?	Littorella	Myriophyllum	Najas fl.	Elodea
Isoetes lac?	Isoetes lac.	Kransalger	Elodea	Najas fl.
Myriophyllum?	Myriophyllum	Pot. perf.	Pot.b.+pa.	Pot.b.+pa.
Kransalger?	Chara/Nitella	Littorella	Kransalger	Kransalger
Pot. perf.?	Pot. perf.	Isoetes lac.	Myriophyllum	Myriophyllum
?	Callitriche?	Callitriche	Callitriche	Callitriche
?	Pot. bercht.?	Pot. bercht.	Pot. perf.	Pot. perf.

Kilder: 1927, Braarud m.fl. (1928), 1936-38, Baardseth (1938, 1942)
1965-70, div. feltobservasjoner v. B.Rørslett
1979-80, stereofotografering, 1981-82, obs. fra båt (NIVA)

Tidligere i denne rapporten (kap.5, side 62) er den floristiske utviklingen i Steinsfjord 1936-38 og fram til 1979-80 kommentert. Stort sett dreier det seg om små forskjeller siden 1930-åra, og flere av de "nye" artene er antakelig tidligere oversett. Innvandringen av Elodea canadensis mot slutten av 1970-åra (omkring 1977-78) er kjent i detalj, og blir drøftet i et eget kapittel (kap.10). Forekomsten av Najas flexilis er noe mer problematisk å behandle, idet denne arten kan være nyinnvandret. Siden Najas følges av svært mange av sine vanlig assosierte arter i Steinsfjord, virker det mest sannsynlig at denne arten også er av eldre opprinnelse i Steinsfjorden. Det kan nevnes at Najas-individer ytterst sjelden kommer i drift, i likhet med Potamogeton criuspus som også hører hjemme i innsjøens dypvannsvegetasjon.

Som det vil framgå av tab. 9.6 er de kvantitative vegetasjonstrekk med hensyn på dominerende arter, totalt endret i Steinsfjorden de siste 55 år. Det neste avsnittet vil mer detaljert behandle dette, for om mulig å finne felles årsaker til de betydelige skiftningene som er påvist.

9.2.4. Kvantitative vegetasjonsendringer siden 1930-åra

Basert på data framlagt av Baardseth (1938, 1942) er det mulig å se nokså detaljert på endel av de kvantitative endringene i Steinsfjordens vegetasjonsbilde etter midten av 1930-åra.

Elodeidene

Dybdefordelingen av Myriophyllum alterniflorum 1936-38 og 1979-80 er vist i fig. 9.23. Data for 1936-38 er gitt som forekomstfrekvens, og justert på figuren til samme maksimumsnivå som i 1979-80, hvor grunnlagsdata er prosentvis dekningsgrad. Denne arten viser en tilnærmet uendret dybdefordeling fra 1936-38 og fram til 1979-80, når rimelig hensyn tas til usikkerhet i prøvetaking og datagrunnlag. Dybdegrense i 1936-38 er angitt til 3.0m (Baardseth 1942), og 3.7m i vår undersøkelse. Denne forskjellen er neppe signifikant, da den stereofotografiske registreringen sannsynligvis er langt mer nøyaktig ved lav forekomstfrekvens (og dekning) enn grabbprøver (jfr. Rørslett m.fl. 1978).

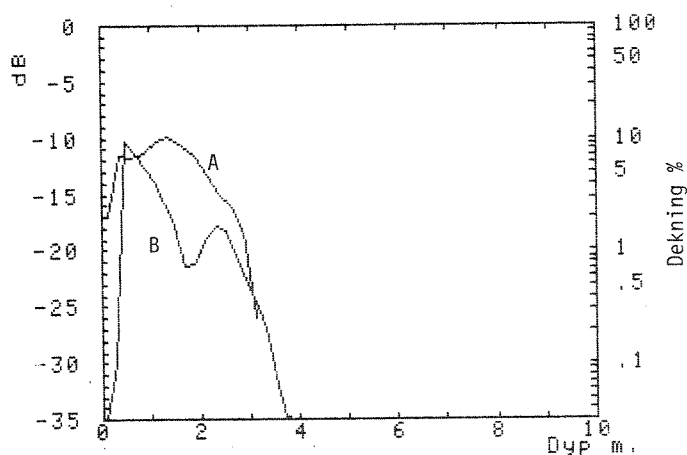


Fig. 9.23. Dybdefordeling av Myriophyllum alterniflorum i Steinsfjord. (A):1936-38, (B):1979-80.

Det framgår av Baardseth's beskrivelse at Myriophyllum alterniflorum var den dominerende elodeiden 1936-38. Dette er nå endret, som framstillingen i tab. 9.6 klart viser.

Dybdefordelingen av Potamogeton perfoliatus i 1936-38 og 1979-80 er vist i fig. 9.24, med samme justering av de eldre data som nevnt tidligere (side 188). Det er i likhet med Myriophyllum et rimelig samsvar i fordelingskurvene, som antyder at Potamogeton perfoliatus har omlag samme dybdefordeling nå som tidligere. Det klare minimumsområdet ved 1.5-2.5m dyp ble også påvist av Baardseth (1938, 1942). Det er antakelig to adskilte genotyper av P.perfoliatus, en gruntvanns- og en dypvannsform. Dybdegrense for P.perfoliatus er omlag identisk med Baardseth's angivelse (4.4m nå, 4.6m før).

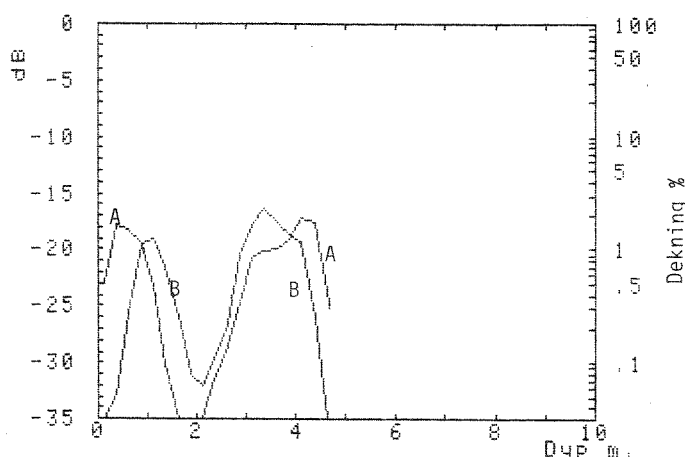


Fig. 9.24. Dybdefordeling av Potamogeton perfoliatus i Steinsfjord. (A):1936-38, (B):1979-80.

For kransalgene (Chara fragilis og Nitella opaca) mangler det kvantitative angivelser i Baardseth's arbeider. Det nevnes at disse artene danner tette matter, gjerne omkring 1m dyp. Dybdegrense for kransalgene ble angitt til 4.3m (Chara). Ved vår undersøkelse ble kransalger funnet i tilsvarende dybdeområder, ned til 4.6m dyp (Nitella) og 3.8m dyp (Chara). I tillegg ble den lille og uanseelige Nitella confervacea observert, antakelig oversett av Baardseth. På grunnlag av de foreliggende opplysningene ser kransalgene i Steinsfjord ut til å ha omlag samme forekomst i kvantitet og dybde som før.

Den eutrofe arten Potamogeton crispus ble funnet spredt på flere steder i Steinsfjorden 1936-38 av Baardseth. Denne arten har stort sett samme forekomst nå som før. Dybdegrense 1979-80 er 4.3m mot 3.3m (?) i 1930-åra. Potamogeton crispus er følgeart til Najas flexilis og er kjent i Steinsfjorden siden 1897. Arten fører en "tilbaketrukket" rolle som dypvannsart, og synes vesentlig å ha vegetativ spredning via turioner, som allerede påpekt av Baardseth (1942).

Eksemplene nevnt ovenfor viser klart at endel arter ikke har vesentlig endret sin kvantitative dybdefordeling fra 1930-åra og fram til i dag. Det finnes imidlertid eksempler på arter med til dels dramatisk store endringer i kvantitativ forekomst og dybdefordeling. Disse artene er i første rekke Callitriche autumnalis og Potamogeton berchtoldii, som begge tilhører det såkalte "linear-leaved" dypvannssamfunn beskrevet av Pearsall (1918, 1920, 1921) fra den mesotrofe engelske innsjøen Esthwaite Water, som viser stor likhet med Steinsfjorden i mange vegetasjonstrekk. Disse artenes opptreden er viktig, fordi de begge to er følgearter til Najas flexilis og Potamogeton crispus.

Baardseth (1942) nevner spesielt at ingen av de to artene er vanlige i Steinsfjorden, og de er begrenset til grunt vann. Dybdegrense for Callitriche autumnalis var 1936-38 bare 1.1m. Ved vår undersøkelse forekom Callitriche helt ned til 5.2m dyp, og hadde sitt dybdetyngdepunkt ved 2.36m dyp. Potamogeton berchtoldii forekom 1979-80 enda noe dypere, ned til 5.8m, med et tyngdepunkt ved 3.3m dyp. Begge arter var 1979-80 blant de mest vanlige i Steinsfjord, jfr. tab. 9.3, og vokste

hovedsakelig sammen med Najas flexilis. Den sterke ekspansjonen av Callitriche autumnalis, Potamogeton berchtoldii (og eventuelt den snarlige P. panormitanus, ikke funnet av Baardseth, tilhører også følgeartene til Najas) og Najas flexilis peker entydig på en eutrofiering av Steinsfjord, sammen med økende grad av sedimentering av finmateriale. Allerede Pearsall (1918-1921) påpekte at disse artene var karakteristiske for dypere vann med rask sedimentering av fin silt. Dette er forhold som også begunstiger kransalgene, som har holdt stand i Steinsfjord gjennom de siste 50 år og muligens også har ekspandert sin utbredelse.

Isoetidene

Isoetidene spilte tidligere en vesentlig rolle i Steinsfjordens vegetasjonsbilde. Dette framgår klart av de eldre beskrivelsene (Braarud m.fl. 1928, Baardseth 1938, 1942).

Ved vår undersøkelse ble samtlige isoetide-arter registrert av Baardseth funnet igjen. Kvantitative endringer blant de typiske gruntvannsartene Alopecurus aequalis (regnet som nymphaeide av Baardseth 1942), Crassula aquatica, Isoetes echinospora og Limosella aquatica synes å være små.

Lobelia dortmanna er dårlig representert i vårt bildemateriale, bl.a. fordi denne arten mest forekommer på grunt vann (<1m dyp). Feltobservasjoner indikerer at Lobelia er langt sjeldnere nå enn før. De andre isoetidene som forekom til 1.0-1.5m dyp tidligere, dvs. Eleocharis acicularis, Ranunculus reptans og Subularia aquatica synes også å ha blitt mindre vanlige.

De to viktigste isoetidene i 1930-åra var Littorella uniflora (til 3.0m dyp, tyngdepunkt ved omlag 1.8m dyp) og Isoetes lacustris (til 3.3m dyp, tyngdepunkt ved omkring 2.3-2.5m dyp).

Våre stereofotografiske undersøkelser viser at disse to artene nå er redusert kraftig i forekomst. Littorella uniflora forekommer lokalt i noe større omfang, bl.a. inn i Viksvik. Bestandene er gjennomgående konsentrert til <1m dyp, og dybdegrense 1979-80 lå ved 1.1m dyp. Over store bunnareal i Steinsfjord finnes Littorella ikke i dag.

Tilbakegangen for Isoetes lacustris synes å være enda kraftigere enn for Littorella uniflora. Bare på én av våre sju stasjoner ble denne arten observert ved dykking, og her bare i små mengder. Drivmateriale fra strandsonen i Steinsfjorden viser at Isoetes lacustris fortsatt forekommer sporadisk, men arten utgjør bare en ubetydelig del av drivet. Det kan nevnes at død Isoetes ble observert på ST 1 i sørenden av innsjøen.

Andre vegetasjonselementer

Baardseth's beskrivelse av nymphaeide-vegetasjonen i Steinsfjord 1936-38 passer fortsatt godt. Vi observerte ikke de angitte hybridsvermene (Sparganium x speirocephalum) mellom Sp.angustifolium og Sp.friesii/Sp.simplex. Siden sikker Sp.angustifolium ble funnet 1979-80 på de samme lokaliteter som Baardseth nevner Sp. x speirocephalum kan de eldre angivelsene skyldes feilbestemmelser. Den vanligste Sparganium-art i Steinsfjord er Sp.simplex nå som før. Også forekomsten av Polygonum amphibium synes å være lite endret.

Blant helofyttartene synes Alisma plantago-aquatica, en oligo-mesotrof art, å være sjeldnere i dag enn før. Dens rolle i helofyttvegetasjonen er tildels overtatt av Sagittaria sagittifolia (overvannsformen).

De øvrige helofyttartene nevnt av Baardseth (1938, 1942) har gjennomgående samme utbredelse og dominans i dag. Phragmites australis kan ha ekspandert noe de større koloniene ved Åsa og Elvik, i tillegg opptrer arten nå i Bjørnsrudvik der den manglet i 1930-åra.

Lokalt har Equisetum fluviatile ekspandert betydelig, f.eks. i Øgårds-
vik. Denne vika var i 1930-åra åpent vann med frodig nymphaeide-
vegetasjon, men er nå fullstendig grodd til av Equisetum. Dette
skyldes antakelig at vika ble avstengt ved veibygging. Også inne i
Viksvik har Equisetum hatt betydelig ekspansjon. Dette kan ha sammen-
heng med sedimenttilførsel og anlegging av marina, noe som medførte at
bunnmateriale ble flyttet og lagt opp i banker. Tilgrunning av vokse-
stedet er ofte årsak til en tilgroing med overvannsvegetasjon (Rør-
slett 1976).

Strendene langs Steinsfjord, særlig i de større buktene hvor strand-
helningen er liten, ble før brukt til beitemark for husdyr (Baardseth
1942). Noe av ekspansjonen lokalt med overvannsvegetasjon kan muligens
skyldes mindre beiting, eller opphør av beiting, i strandområdene.

9.3. Samband arter og miljøfaktorer

Samspeillet mellom miljøfaktorer og vannvegetasjon har vært gjenstand for mange undersøkelser opp gjennom tidene, og publikasjonene om dette emnet er tallrike. Forståelsen av problemkomplekset har økt, men det er fortsatt betydelig uoverstemmelse mellom innsikt og antall publikasjoner.

Utgangspunktet for en analyse av samband mellom vegetasjon og miljøfaktorene ligger i "nisje"-begrepet. Hutchinson (1958, 1967) angir en organismes fundamentale nisje som et n-dimensjonalt rom av miljøgradienter, der arten kan teoretisk eksistere. Den realiserte nisjen er avgrenset over n-dimensjoner av de verdier på ulike faktorer hvor arten i naturen faktisk forekommer.

Siden mange miljøfaktorer er funksjoner av 'dyp' kan artens dybdefordeling betraktes som en projeksjon av den realiserte "nisje" på z-aksen. Dette betyr igjen at vannvegetasjonens "nisje" og "habitat" opptar den samme posisjon i rommet (ifølge Whittaker et al. (1973) bør dette da heller kalles "økotop").

Vi kan skjelle mellom to sett av faktorer, det ene som antas å styre ekstrempunktene i artsnisjen (f.eks. maks. dybde), og det andre som styrer kvantitativ utvikling ("performance").

Eksempler på faktorer som mer eller mindre ofte er diskutert i litteratur om høyere vegetasjon i vann :

Kontroll av forekomst opp/ned

- Hydrostatisk trykk (nedre grense)
- Lysklima (nedre grense)
- Sedimentering (øvre og nedre grense)
- Undervannstopografi og stabilitet
- Vannstandsvariasjoner (øvre og nedre grense)
 - Reguleringseffekter
 - Tørrelgging/neddykking
 - Is-skuring og frostpåvirkning av tørrlagt strand
- Vanntemperatur (nedre grense)

Kvantitativ utvikling og forekomst

- Generell vannkvalitet, herunder:
 - næringssaltene (P,N,K,Fe, m.v.)
 - pH og bikarbonat-nivå
- Sedimentets egenskaper og næringsnivå

Konkurransen og suksesjoner

- interspesifikk konkurranse
 - andre arter av samme vekstform
 - epifytter m.v.
- intraspesifikk konkurranse
- spatial suksesjon
- temporal suksesjon

De fleste faktorene nevnt ovenfor er korrelert med hverandre, og det er ingen enkel oppgave å holde effektene fra de ulike faktorene adskilt (Spence 1967). Diskusjonen på de følgende sider (til side 195) vil forsøke å sortere ut de viktigste faktorene, eventuelt å konkludere for noen at de ikke kan ha større innflytelse på vegetasjonsutvikling og forekomst i de to undersøkte innsjøene.

9.3.1. Noen potensielt viktige faktorer

Sedimentets egenskaper: næringskilde

Tidlig gjorde f.eks. Pearsall (1918-20, 1921) seg til talsmann for en "retning" som tillå bunnforholdene og sedimentering avgjørende vekt som styrende faktorer for vegetasjonens forekomst og kvantitative utvikling. På mange måter var antakelig Pearsall langt før sin tid. Hans synspunkter utviklet seg på grunnlag av vegetasjonsforholdene i English Lakes (Lake District, England), som ble gjenstand for etter tidens målestokk særs grundige undersøkelser. Pearsall arbeidet vesentlig deskriptivt, men støttet sine konklusjoner også på sedimentanalyser.

Pearsall argumenterte sterkt for betydningen av vannplantenes rotsystem, som ifølge ham sørget for næringsopptaket. Dette synspunktet har vært sterkt omdiskutert (Hutchinson 1975). Nyere undersøkelser, bl.a. med bruk av radioaktiv P^{32} , har éntydig påvist betydning av næringsopptak fra sedimentene gjennom rotsystemet (Bristow og Whitcombe 1971, Basiouny et al. 1977, Gentner 1977, Bole og Allan 1978, Barko og Smart 1980, Barko 1982). Det er påvist aktivt opptak av P- og Fe-forbindelser for ulike arter, hovedsakelig elodeider (Hydrilla, Elodea, Myriophyllum, Vallisneria m.fl.). Fortsatt er det noe uklart om andre forbindelser, f.eks. K, tas opp mer effektivt fra omgivende vannmasser enn fra sedimentet gjennom rotsystemet (jfr. Barko 1982).

Elodeidene har gjennomgående et lite utviklet rotsystem i relasjon til den totale biomassen (Sculthorpe 1967, Hutchinson 1975). Det er vist at rotsystemet hos enkelte elodeider øker relativt sett når plantene har mindre tilgang på næringsalter i vannmassene (Rørslett 1978, Mantai og Newton 1981). Dette kan bety at undervannsartene har alternative mekanismer for næringsopptak, og tilgang på næring i sediment vs. vannmasser bestemmer vilke alternativer som blir anvendt av plantene.

Isoetidene skiller seg klart fra elodeidene ved å ha en relativt stor andel (50% eller mer) av totalbiomassen i form av rot- og eventuelt rhizomsystem (Brettum 1971, Wetzel 1975, Hutchinson 1975, Sand-Jensen 1978, Sand-Jensen og Søndergaard 1979, Søndergaard og Sand-Jensen 1979). Det er påvist samband mellom sedimentets egenskaper, f.eks. organisk innhold, og forekomst av isoetider. Karbonopptak som CO_2 fra bunnsedimentet er påvist bl.a. for Lobelia dortmanna og Littorella uniflora (Wium-Andersen 1971, Wium-Andersen og Andersen 1972a, Søndergaard og Sand-Jensen 1979). Også for isoetidene synes det rimelig å anta næringsopptak fra bunnen, selv om dette ikke er direkte eksperimentelt belagt. Isoetidene påvirker gjennom rotsystemets aktivitet bl.a. redoksforholdene i sedimentet (Wium-Andersen og Andersen 1972b, Tessenow og Baynes 1978a). Det er påvist at Isoetes lacustris danner en Fe-Mn horisont i sedimentet under rotsystemet (Tessenow og Baynes 1978b).

Sedimentets egenskaper: tekstur, topografi og stabilitet

Sedimentets tekstur, dvs. partikkelstørrelse og -fordeling, endres markant langs dybdegradienten (Sly 1973, 1978, Håkanson 1977, 1978, 1981a). Disse endringene henger nøye sammen med påvirkning av eroderende krefter, som vind, bølger og strømminger (Sly 1973). Lokaltetens eksponeringsgrad ("fetch") blir dermed en viktig parameter for tekstur som funksjon av dyp. Energi"fluks" som påvirker innsjø-sedimentene er forøvrig langt lavere enn i marint miljø (Sly 1978).

Undervannstopografi, både i makro- og mikroskala, bestemmes i stor grad av de eroderende kreftene som stammer fra vindgenererte bølger og indre strømminger (Komar 1976, Sly 1978, Håkanson 1981a, 1981b). Bølgeaktivitet er en direkte funksjon av eksponeringsgrad ("fetch"), jfr. avsn. 3.7. Indre strømminger forårsakes bl.a. av tetthetsgradienter i vannmassene og vind"stress" på overflaten (Hutchinson 1957, Csanady 1978). Igjen spiller "fetch" en betydelig rolle.

Sedimentets stabilitet avhenger bl.a. av partikkelstørrelse og helningsvinkel på bunnen. For kohesivt materiale har Håkanson (1977, 1978) empirisk bestemt et "kritisk" område, hvor transport av materiale finner sted, til 4.6-7.5% helning av bunnen. Stabilitet av grovere sedimentpartikler under vann er lite kjent. Ustabilitet av substratet i marbakken er nevnt som mulig begrensende faktor for undervannsvegetasjon av Pearsall (1917, 1920) og Spence (1964, 1967).

Hydrostatisk trykk

Det hydrostatiske trykket er en lineær funksjon av dyp, og øker 1 Atm pr. 10m. Hydrostatisk trykk har fått til dels stor oppmerksomhet som mulig kontrollerende faktor for karplantenes dybdefordeling.

Hutchinson (1975) mener på grunnlag av litteraturdata å fastslå at karplanter knapt forekommer dypere enn 10m. Dette brukes av Hutchinson (1975) som en indikasjon på det hydrostatiske trykkets betydning for nedre dybdegrensning. Det samme synspunkt fremmes bl.a. av Wetzel (1975) og Økland (1975). I en diskusjon om nedre dybdegrensning for Isoetes lacustris i Øvre Heimdalsvatn framholder Brettum (1971) at hydrostatisk trykk kan være begrensende faktor.

Rørslett m.fl. (1978) påviste at vannplanter med lav forekomstfrekvens lett ble underrepresentert ved kvantitativ prøvetaking (grabb), og videre at dykking kombinert med fotografisk prøvetaking var mer velegnet til å fastlegge artenes dybdefordeling og nedre dybdegrensning. Ved fotometoden er f.eks. Elodea canadensis påvist til 14.5m dyp i Randsfjorden (Faafeng og medarb. 1981). I Otra-vassdraget er Utricularia minor funnet til 13m dyp (Rørslett m.fl. 1981). Sheldon og Boylen (1976) fant ved dykking Elodea til 12m i Lake George, USA. Slike eksempler viser at karplantene ikke har den tidligere antatte dybdebegrensning, som heller kan føres tilbake på utilstrekkelig prøvetakingsmetodikk.

Eksperimentelle undersøkelser av Dale (1982) på Myriophyllum spicatum viste at hydrostatisk trykk ikke var noen avgjørende faktor for denne artens evne til å vokse på dypt vann. Disse resultatene fokuserer på alternative årsaker til nedre dybdegrensning for undervannsartene.

Lysklima under vann

Alle fotosyntetiserende planter må hemmes i sin utvikling, dersom lysintensiteten på voksestedet blir tilstrekkelig lav. Dette har naturlig nok rettet stor oppmerksomhet mot lys som regulerende faktor for undervannsvegetasjon (Hutchinson 1975). Spence (1967) diskuterer lysfaktorens mulige betydning for vegetasjonsutvikling i skotske innsjøer, og kom her fram til at denne faktor var underordnet andre miljøfaktorer, bl.a. turbulens i vannmassene, substrat, vannkjemi m.fl. Lys kan ifølge Spence (1967) være den begrensende faktor som bestemmer den potensielt nedre dybdegrense for grønne planter i en gitt innsjø. I seinere arbeider har Spence og medarbeidere funnet samband mellom lysklima under vann og morfologisk adaptasjon (reduert respirasjon, endret fotosynteseeffektivitet, mørke/lys-bladformer) for flere Potamogeton-arter (Spence *et al.* 1973, Spence 1975). Disse endringene viser at dypvannsarter har en spesiell adaptasjon (reduert respirasjon) til lav lysintensitet, som kan ha økologisk betydning. Det kan også nevnes at Brettum (1971) fant en øket blad:rot forhold hos Isoetes lacustris mot dypere vann i Øvre Heimdalsvatn. Upubliserte data fra Brettum viser at plantenes klorofyllinnhold også øker mot dypet. Disse endringene mot dypet indikerer at Isoetes lacustris til en viss grad kompenserer "kostnadene" ved et respirerende rotsystem ved å (a) redusere relativ mengde av rotbiomasse og (b) å øke relativt sett fotosynteseaktivitet (mer bladbiomasse, større klorofyllinnhold). Sand-Jensen (1978) viste eksperimentelt at Isoetes lacustris hadde et signifikant lavere respirasjonsnivå enn Littorella uniflora, men også at I. lacustris hadde noe mindre fotosynteseeffektivitet enn denne arten.

Når lys trenger ned i vannmassene endres den spektrale sammensetningen (Hutchinson 1957, 1975, Spence 1975). Forholdet mellom de mest langbølgete komponentene endres mest, og dette kan influere vegetasjonen (Spence 1975, Stross 1979).

Temperatur

Vanntemperatur influerer hastighet av metabolismeprosesser i vannvegetasjonen, og kan dermed være en betydningsfull faktor for vegetasjonens utvikling (Hutchinson 1975). Nå vil imidlertid temperatur som funksjon av dyp i en gitt innsjø variere lite innenfor det aktuelle dybdeområde for vegetasjonen til et hvert tidspunkt. Termoklinens beliggenhet i termisk lagdelte innsjøer er empirisk korrelert med "fetch" (Ragotzkie 1978). Vannmassenes temperatur ved islegging korrelerer også til "fetch".

Termisk sett er innsjøer på regional basis langt mindre variable enn landmiljøet (Hutchinson 1975). Det er derfor lite sannsynlig at temperaturforholdene er noen aktiv differensierende faktor for vannplantenes regionale fordeling (Sculthorpe 1967).

9.3.2. Statistisk analyse

På bakgrunn av det innsamlede materialet, kan en statistisk analyse av sambandet mellom artsforekomst og miljøfaktorene utføres.

Ved en analyse av eventuelle samband gir innbyrdes korrelasjon mellom miljøfaktorene betydelige problemer. Dette kommer klart fram for f.eks. eksponeringsgrad ("fetch"), som påvirker mange faktorer parallelt (eks. sediment-tekstur, erosjonsaktivitet, indre strømminger, til dels vanntemperatur, islegging m.v.).

Det er derfor valgt å ta ut "sammensatte" faktorer, eksempelvis eksponeringsgrad, for den videre analysen. Et eventuelt signifikant samband mellom slike faktorer og vegetasjonen kan da føre videre til en mer detaljert analyse av årsak-virkning.

9.4. Samband vannkvalitet og artsforekomst

De to innsjøene Tyrifjord og Steinsfjord har klart forskjellige vann-typer, som det framgår av tab. 2.4 (side 14). Steinsfjord har et større innhold av løste mineralsalter, som kalsium, natrium og kalium. Innholdet av bikarbonat HCO_3 er nær 3 ganger større i Steinsfjord enn i Tyrifjord. Hvorvidt denne forskjell i vannkvalitet gir utslag i vegetasjon vurderes i de påfølgende avsnitt.

Siden det nå er vel dokumentert at sedimentet er hovedkilde for fosfor til undervannsplantene (jfr. avsn. 9.3) vil andre næringsstoffer bli drøftet. Vannmassenes innhold av bikarbonat og mineralsalter behandles særskilt.

9.4.1. Karbonkilde ved fotosyntese

Undervannsplantene kan deles inn i to grupper med hensyn på karbonkilde ved fotosyntesen. Isoetidene bruker ikke bikarbonat, men tar opp CO_2 fra sedimentet gjennom rotsystemet (Wium-Andersen 1971, Wium-Andersen og Andersen 1972a, Sand-Jensen 1978). Noen få av elodeidene synes også å ta opp CO_2 , og da fra vannfasen (Hutchinson 1975).

De typiske bikarbonat-brukere finnes blant elodeidene, og HCO_3 tas direkte opp fra vannfasen via undervannsbladene. Den fysiologiske opp-taksmekanismen er ikke klarlagt i detalj. Prins m.fl. (1982) har vist at HCO_3 omformes til CO_2 ved passasje gjennom cellemembranen. Effektivitet av HCO_3 -opptak ved denne mekanismen er størst ved inter-mediære pH-verdier (8-9) (jfr. Titus og Stone 1982).

I bikarbonat-rike vanntyper kan elodeidene forventes å ha en konkurransemessig fordel framfor isoetidene. I tab. 9.7 er artsforekomst i Tyrifjord og Steinsfjord satt opp mot bruksmåte av bikarbonat.

Tab. 9.7. Tyrifjord og Steinsfjord. Artsfordeling på ulike bruksmåter av bikarbonat som karbonkilde ved fotosyntesen. Abundans-rangering i henhold til tab. 5.2, rang=1 (sporadisk), rang=2 (nokså vanlig), rang=3 (meget vanlig, bestandsdannende). Artsantall i gruppene: elodeider og isoetider.

Bruksmåte bikarbonat	Tyrifjord			Steinsfjord		
	Ant. arter	Rang sum	Gj.sn. rang	Ant. arter	Rang sum	Gj.sn. rang
Ikke bikarbonat *						
3 hyppigste arter	3	9	3.0	3	4	1.3
Totalt	18	23	1.3	15	18	1.2
Bikarbonat-bruker						
Obligat **	6	6	1.0	10	22	2.2
Fakultativ ***	4	7	1.7	7	13	1.9
Totalt	10	13	1.3	17	35	2.1

* : Alle isoetider, Utricularia spp., Callitriche spp.

** : Gjelder alle Potamogeton spp., Elodea

***: f.eks. Myriophyllum, Najas, Nitella

Tab.9.7 viser at det er klare forskjeller mellom de to innsjøene. Tyrifjord har totalt 10 arter med bikarbonat som obligat eller fakultativ karbonkilde. Artsabundans er lav, størst for fakultative bikarbonatbrukere (inkl. Myriophyllum alterniflorum). Steinsfjord har nær det dobbelte antall bikarbonat-brukere (17), og disse artene opptrer med høy abundans.

Begge innsjøer har omlag det samme antall arter som ikke bruker bikarbonat ved fotosyntesen (18 i Tyrifjord, 15 i Steinsfjord). Abundans for ikke-bikarbonat brukere totalt er lav i begge innsjøer. Dette skyldes at de fleste artene i denne gruppe er sjeldne. Ser vi på abundans for de tre hyppigste artene i ikke-bikarbonat gruppa, framkommer en klar forskjell mellom Tyrifjord (høy abundans) og Steinsfjord (lav abundans).

Disse resultatene viser at ulik vannkvalitet i Tyrifjord og Steinsfjord gir klare utslag i artsforekomst og mengdeforhold. Steinsfjordens undervannsvegetasjon domineres av bikarbonatbrukere, mens Tyrifjord har stor forekomst av arter som tar opp CO₂ fra sedimentet (Isoetes lacustris, Littorella uniflora og Lobelia dortmanna som typiske representanter).

Denne forskjellen kommer klart til uttrykk ved Sundvollen, der de to innsjøbassengene er adskilt med et smalt, ca. 3m dypt sund. På Tyrifjord-sida av sundet er det lokale kloakkutslipp og meget frodig vegetasjon, bl.a. store kolonier av Myriophyllum alterniflorum (denne er like dominerende på Steinsfjord-sida av sundet). Næringstilførsel, f.eks. sediment-fosfor, kan derfor ikke forklare at Steinsfjordarter som Potamogeton berchtoldii og P. crispus stopper opp her, i løpet av en strekning på mindre enn 200m. En annen typisk art i Steinsfjord, Callitriche autumnalis (fakultativ bikarbonat-bruker) forekommer gjennom sundet, men stopper vel 100m inne på Tyrifjord-sida.

9.4.2. Løste mineralsalter

I vid forstand er det vegetasjonsskiller mellom elektrolyttfattige og elektrolyttrike vanntyper (Hutchinson 1975:369). Siden kjemiske komponenter i slike ulike vanntyper viser høy innbyrdes korrelasjon (f.eks. Ca til HCO₃ og pH) kan påvirkning av én enkelt parameter vanskelig isoleres. I tillegg kommer spørsmålet om hvor de enkelte artene tar opp næringssaltene; fra sediment eller vannmassene. Mye tyder på at det er ulikheter mellom artene for viktige næringssalter (Hutchinson 1975, Barko 1982). Dette gjør at man ikke kan forvente særlig høy korrelasjon mellom vannkjemi og vannvegetasjon. Faktorer som pH og Ca kan virke indirekte gjennom kontroll av CO₂/HCO₃-systemet.

Hutchinson (1970, 1975) viste at det var interspesifikke ulikhet i vanntype for arter av Myriophyllum og Potamogeton, basert på det ekstensive datamaterialet fra Sverige i Lohammar (1938) og Almestrand og Lundh (1951). Resultatene antyder at visse arter har en nedre pH-grense, mens andre tilsynelatende styres av Ca-innhold i vannmassene. Kombinasjoner av pH, Ca, N og P differensierer i til dels signifikant adskilte hydrokjemiske "nisjer". I Hutchinson's behandling framkommer også at det er regionale forskjeller i "toleransenivå" for flere vidt utbredte arter.

Ved siden av de dominerende kat- og anioner bør også innvirkning av f.eks. Na og K studeres, men her er det gjort lite. Barko (1982) har vist at K muligens tas opp hovedsaklig fra vannmassene av Hydrilla verticillata (en slektning av Elodea). Wetzel (1969) studerte påvirkning av kationene Ca, Mg, K og Na på fotosyntese-aktivitet hos Najas flexilis, og fant bl.a. tegn på inhiberende virkning av Na ved konsentrasjon under 3 mg Na l⁻¹. Magnesium virket inhiberende over 10-15 mg Mg l⁻¹.

Som konklusjon kan vi si at det er sannsynligvis ulike toleransenivå for viktige næringsstoffer, men hva slags stoffer som er kritiske vil variere fra én art til en annen. Innhold i sediment kan være mer viktig enn konsentrasjon i vannfasen (f.eks. for P), mens Ca, Mg, Na og K (+N?) synes å være av betydning først og fremst i vannmassene. Hele dette problemkomplekset må fortsatt betraktes som uklart og i behov av mer innsikt og felldata.

9.5. Miljøfaktorer som dybdefunksjoner

La $h(z,t)$ være en vilkårlig funksjon av en miljøfaktor mot 'dyp', eventuelt diskontinuerlig ved vannoverflaten. Vi kan uttrykke $h()$ ved

$$h(z,t) = \begin{cases} f(v) & v \geq 0 \\ g(v) & v < 0 \end{cases} \quad (9.1)$$

og $v=v(z,t)$ som definert i tab. 3.1 (side 24)

Dersom $f(v) \neq g(-v)$ er $h(z,t)$ diskontinuerlig ved $z=0$. Det tidsveide gjennomsnitt, eller "forventningsverdi" av $h(z)$ er gitt av

$$\begin{aligned} E(h(z)) &= \iint h(u,t) p_V(u-z,t) dt du \\ &= \int h(u) p_V(u-z) du \end{aligned} \quad (9.2)$$

dersom $h(t)$ er stasjonær i tid, dvs.

$$E(h(z)) = E(h(z,t)) \text{ for alle } t$$

Vi finner derfor $E(h(z))$ ved en tidsområde konvolusjon med tetthetsfunksjonen $p()$ for momentan avvik i vannstand fra medianpunktet. Dette følger direkte fra definisjon av forventningsverdi $E(X)$ av en stokastisk variabel $X=x-Z_0$. Likning (9.2) er alment gyldig; for konstant vannstand vil da $p_V(z)$ reduseres til en Dirac deltafunksjon sentrert på $z=0$.

Variansen av $h(z)$ er gitt ved

$$\begin{aligned}\text{Var}(h(z)) &= E(h^2(z)) - E(h(z))^2 \\ &= \int (h(u) - E(h(z)))^2 p_V(u-z) du \\ &= \int h^2(u) p_V(u-z) du - E(h(z))^2\end{aligned}$$

Generelt gjelder $\text{Var}(h(z)) \neq \text{Var}(h(-z))$. Unntak er dersom $f(v)=g(-v)$, dvs. at $h(z)$ er lineær og kontinuerlig over $z=0$.

Gjennom denne rapporten er 'dybde'-angivelser gitt i z -koordinat system (jfr. avsn. 3.1-3.4). Nullpunktet er da medianvannstand. Det er vist i avsn. 3.4 at dette nullpunktet er et optimalt skille mellom vann- og landmiljøet når vannstand oppfattes som en tidsserie.

I tab. 3.1 (side 24) er 'dyp' også definert som en funksjon av tid ved

$$d(z,t) = \begin{cases} f(v)=v \\ g(v)=0 \end{cases}$$

hvor $f()$, $g()$ er definert i (9.1) og $v=v(z,t)$

'Dyp' $d(z)$ er diskontinuerlig ved $z=0$. Sambandet mellom $E(d(z))$ og z er derfor ikke-lineært for $z \leq 0$ med mindre $p_V(z)$ er en Dirac delta funksjon ved $z=0$ (dvs. konstant vannstand gjennom tid).

Ved å beregne $E(d(z))$ fra (9.2) ved den observerte vannstandsfordeling i Tyrifjord (VM 431) finner vi største forskjell mellom $d(z)$ og $|z|$ på 0.14m ved $z=0$. For $z < -0.6m$ er absoluttverdi av differansen ($d(z) - |z|$) mindre enn 0.05m. Det er derfor av liten betydning om $d(z)$ eller $|z|$ brukes som mål for 'dyp' i Tyrifjorden. Dette skyldes den relativt symmetriske form som $p_V(z)$ har i denne innsjøen. Dersom variasjonene i vannstand gjennom tid er større, eller mindre symmetrisk fordelt, kan derimot $d(z)$ og $|z|$ ikke brukes om hverandre.

Det kan forøvrig vises (Rørslett 1983b) at sambandet mellom d - og z -skala er gitt ved

$$E(h(z)) = E(h(d(z)))$$

dersom $g(v)=a$ i (9.1) (dvs. konstant uavhengig av 'z')

Ved å beregne $h(z)$ og implisitt trekke inn tidsdimensjonen i $p_V(z)$ er generelt $\text{Var}(h(z)) > \text{Var}(h(d))$, dersom 'd' brukes som dyp med middelvannstand som nullpunkt (Rørslett 1983b).

9.6. Statistisk beskrivelse av dybdefordeling

9.6.1. Samband mellom parametre for dybdefordeling

Dybdefordeling er karakterisert ved flere ulike populasjonsparametre, som utdypet i avsn. 4. Korrelasjonsmatrisen for de mest aktuelle parametre er gitt i tab. 9.8. Det er anvendt data for Isoetes lacustris i Tyrifjorden. Som nevnt tidligere er I. lacustris den klart viktigste art i Tyrifjordens undervannsvegetasjon. Det statistiske grunnlagsmaterialet er derfor omfattende.

Tab. 9.8. Korrelasjon mellom dybdeparametre for Isoetes lacustris i Tyrifjorden. (N=18 lokaliteter, n=1038 obs.)

	Parameter							
	z _h	z _n	z _w	z ₁₀	z ₅₀	z ₉₀	b _w	d _{hn}
z _h	-							
z _n	.092	-						
z _w	.645**	.625**	-					
z ₁₀	.732***	.495*	.913***	-				
z ₅₀	.434	.782***	.893***	.796***	-			
z ₉₀	.145	.902***	.673**	.541*	.877***	-		
b _w	-.570*	.381	-.232	-.296	.203	.443	-	
d _{hn}	-.508*	.811***	.161	-.002	.421	.696***	.665**	-
d ₉₀	-.542*	.527*	-.129	-.359	.209	.591**	.775***	.774***

* = P < 5 %, ** = P < 1%, *** = P < 0.1%

Parametrene i tab. 9.8 er :

- z_h : z-nivå for øverste observasjon
- z_n : z-nivå for nederste (dypeste) registrering
- z_w : veid z-tyngdepunkt (se definisjon i avsn. 4.4.4)
- z₁₀ : 10-persentil i dybdefordelingen (dvs. ≥90% finnes dypere enn z₁₀, se også avsn. 4.4.4)
- z₅₀ : median-nivå i dybdefordelingen (se avsn. 4.4.4)
- z₉₀ : 90-persentil i dybdefordelingen (dvs. ≤10% finnes dypere enn z₉₀, se også avsn. 4.4.4)
- b_w : 'båndbredde', definert som avstand mellom z-nivåene hvor dekingen er falt til 50% (-3dB) av maksimalverdien.
- d_{nh} : (vertikal sonehøyde) gitt som z_h - z_n
- d₈₀ : (vertikal sonehøyde) gitt som z₁₀ - z₉₀.

Tyngdepunktet z_w og median-punktet z₅₀ er signifikant korrelert på 0.1%-nivå (r=.893***), som ikke er uventet når man ser på den nokså symmetriske form som dybdefordelingskurven for Isoetes lacustris har (fig. 9.3).

Likeens er det generelt signifikante korrelasjoner mellom grenseparametrene z_h vs. z₁₀ (r=.732***) og z_n vs. z₉₀ (r=.913***).

Mellom flere av de øvrige parametrene er det klart signifikante korrelasjoner. Siden endel parametre angir egenskaper ved I.lacustris som varierer med miljøfaktorene, vil slike samband bli tatt opp i de neste avsnittene.

9.6.2. Isoetes lacustris - tyngdepunktsanalyse

Datamaterialet for I.lacustris egner seg til å vurdere om z_w (også betegnet 'karakteristisk dyp' av Rørslett (1980)) kan anses å være lik for alle lokaliteter i Tyrifjorden. Siden replikater av z_w -verdiene mangler, kan dette enklest undersøkes ved å se på sambandet mellom z_w og miljøfaktorer som a priori antas å påvirke vegetasjonens forekomst. I kap.6 er det påpekt at lokalitetens eksponeringsgrad gir klare utslag i undervannsvegetasjon.

Sambandet mellom z_w og effektiv fetch F_{eff} på stasjonene i Tyrifjord er gitt i fig. 9.25. R^2 er bare 0.016, og gir ikke grunnlag for å forkaste hypotesen om en konstant verdi av z_w for Isoetes lacustris.

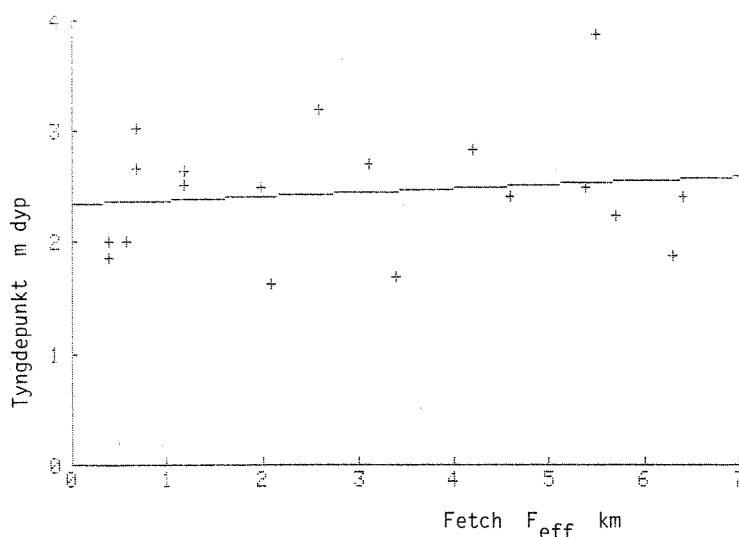


Fig. 9.25. Tyrifjord. Samband mellom effektiv fetch og dybdetyngdepunkt for Isoetes lacustris.

Lysklima på stasjonene kunne tenkes å være utslagsgivende. Ved å korrelere $i(z_w)$ mot F_{eff} får vi noe høyere forklaringsgrad ($R^2=0.201$) og en svak trend til lavere i -verdier ved større eksponeringsgrad (fig. 9.26). Sambandet er ikke statistisk signifikant ($P=0.1-0.25$).

En variansanalyse av z_w gruppert etter lokalitetenes hovedsedimenttype omkring dybdetyngdepunktet gir heller ingen signifikante forskjeller mellom gruppene.

Vi konkluderer med at dybdetyngdepunktet z_w for Isoetes lacustris er tilnærmet konstant, og kan anses å være en karakteristisk verdi for Tyrifjord-lokalitetene.

Andre undersøkelser har vist at vegetasjonens dybdetyngdepunkt varierer med innsjøenes gjennomsnittlige reguleringshøyde (jfr. Rørslett 1980, Faafeng m.fl. 1981). Tyrifjord-materialet for Isoetes lacustris passer godt inn i det generelle mønsteret vist i fig. 9.27.

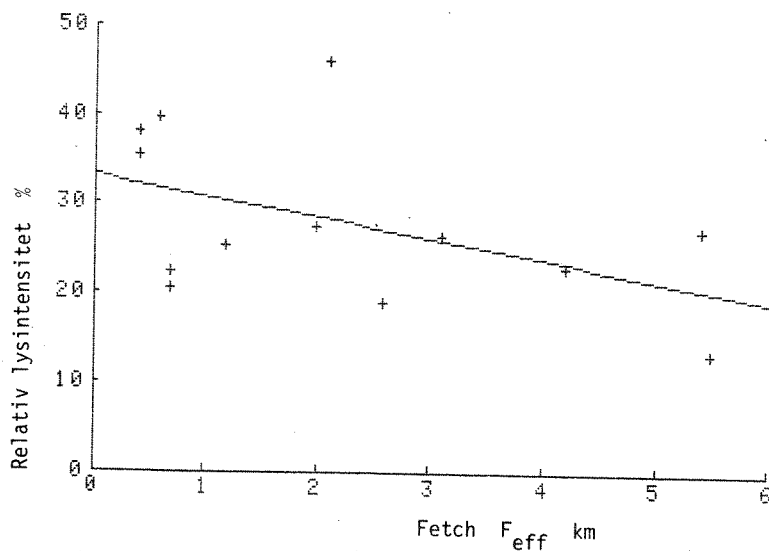


Fig. 9.26. Tyrifjord. Samband mellom effektiv fetch og relativ lysintensitet i(PAR) ved dybdetyngdepunkt av Isoetes lacustris .

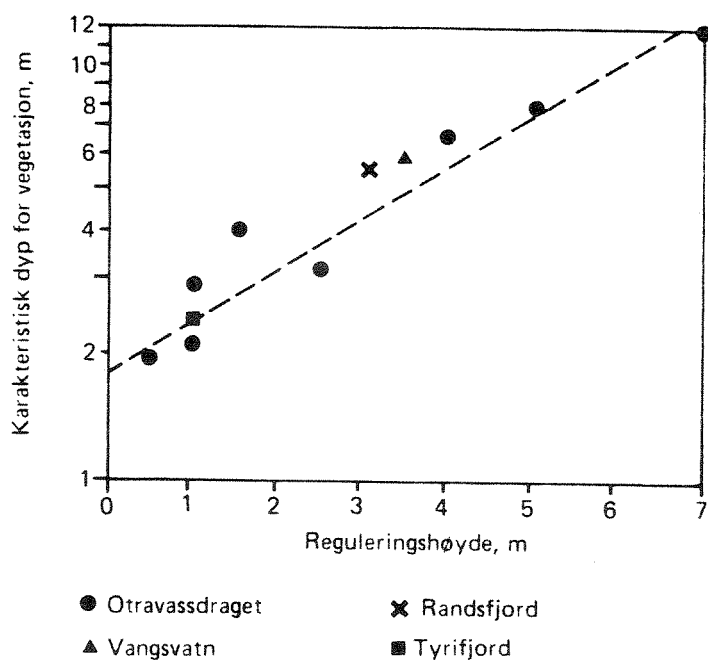


Fig. 9.27. Samband mellom undervannsvegetasjonens dybdetyngdepunkt og reguleringshøyde for endel norske innsjøer. Modifisert etter Faafeng m.fl. (1981).

9.6.3. Parametrisk beskrivelse av dybdefordeling

De fleste arters dybdefordeling i Tyrifjord og Steinsfjord har en regelmessig form (jfr. side 171 og fig. 9.1-fig. 9.11). Liknende fordelingskurver er publisert for andre arter, f.eks. Myriophyllum spicatum i USA (Stanley m.fl. 1976). Dette indikerer at artene har sammenfallende respons på stort sett samme sett av miljøfaktorer.

Dybdekurvene kan beskrives med fem parametre:

- helning mot grunt vann;
- helning mot dypt vann;
- størrelse av topp-punktet;
- beliggenhet av topp-punktet;
- "dyp" dvs. z-nivå.

Sambandet mellom dekning $C(z)$ og z-nivå er tilpasset med følgende modell

$$(9.3) \quad -10 \log C(z)/C_{\max} = p_1 \exp(p_2 dz) + p_3 \exp(-p_4 dz)$$

hvor $C_{\max} = 100\%$ og $dz = z - z_w$

Denne modellen tilsvare et produkt av to Gompertz-kurver, dvs.

$$(9.4) \quad C(z) = C_{\max} F_1(z) F_2(-z)$$

hvor "respons"funksjonen $F(z)$ har den generelle form

$$(9.4a) \quad F(z) = A \exp(-BD) = A \exp(-B(D - D_0))$$

og "dosen" D også er en funksjon av z , her av form

$$(9.4b) \quad D(z) = K_1 \exp(K_2 z) \quad K_1 > 0, K_2 < 0$$

Tilpasning av modell og estimering av parametrene p_1 - p_4 er utført ved ikke-lineær minste kvadraters metode, basert på iterativ løsning av Taylor-lineariserte likningssystem (Mikhail og Ackerman 1976). Beregningene er utført på Nord-100 med programsystemet (NIVA)Z, modul N4LSQ.

Da likningssystemet er numerisk vanskelig å løse, er gode startverdier for parametrene viktige. Av samme grunn brukes en "lokal" z-skala. Med gode startverdier konvergerer beregningen på 2-5 iterasjoner. Data-programmet finner startverdiene på grunnlag av de ekstreme kurvepunktene i $C(z)$ -fordelingen (beregnes av modul ZA i (NIVA)Z-programmet).

Noen eksempler på modelltilpasning er vist i fig. 9.28 - fig. 9.29. Følgende arter er testet, med svært god overensstemmelse mellom observert og beregnet dybdefordeling:

Isoetes lacustris - alle stasjoner i Tyrifjord med tilstrekkelig datagrunnlag (TY 2,3,5,6,7,8,9,10,11,12,14,18,19,21,22,23,24,25). Dessuten det samlede materialet fra Tyrifjord.

Littorella uniflora - enkeltstasjoner i Tyrifjord med tilstrekkelig datagrunnlag (TY 2,3,5,8,9,10,11,12,14,18,19,23,24,24), dessuten på det samlede datasettet for Tyrifjord.

Myriophyllum alterniflorum - enkeltstasjoner i Tyrifjord (TY 2,8,11,12,14,19,22), og det samlede materialet for denne innsjøen. I tillegg på totalmaterialet for Steinsfjord.

Najas flexilis - enkeltstasjoner i Steinsfjord (ST5,6,7) og det samlede datamaterialet for Steinsfjord.

Signifikans av tilpasning testes ved en X^2 -test basert på

$$\phi = v^t v$$

$$v_i = C_i(\text{est}) - C_i(\text{obs})$$

som er X^2 -fordelt med $(n-4)$ frihetsgrader (4 parametre)

Nullhypotese om signifikant tilpasning bekreftes ved $1 - \Pr(\phi) < \alpha$ for et gitt signifikans-nivå ' α '. Med $\alpha = 0.01$ ga alle artene signifikant tilpasning. Det signifikante sambandet mellom observerte dybdefordelinger og den parametriske modellen for så ulike arter som Isoetes og Najas viser at det må være felles faktorer som disse påvirkes av. De neste avsnittene vil belyse dette mer i detalj.

Ser man på modell-likningen (9.4) synes de utslagsgivende faktorer å være eksponensielt fordelt med z-nivå. Dette kan passe med en "single-hit" modell for begge Gompertz-type funksjoner F_1 og F_2 .

La sannsynlighet for at et individ skal dø av en "dose" være proporsjonal med økning i dose fra D_0 til $D_0 + dD$; dvs. LdD . Anta tilfeldig fordeling av dosene, og anta at faktoren L er (tilnærmet) konstant. Antall gjenværende individer etter en påvirkning ("dose") D vil da utgjøre en eksponensiell fordeling beskrevet ved:

$$(9.5) \quad N = N_0 \exp(-LD)$$

Forutsetning her er klart at rekolonisering (immigrasjon, vegetativ formering, seksuell formering) skjer sakte i forhold til "respons"-tid på en destruktiv "dose", slik at den biologiske populasjonen er tilnærmet i en "steady-state" situasjon.

Niva nisjemodell for C(z) fordeling :

$$-db C(z) = P(1) \text{ Exp} (-P(2)*dz) - P(3) \text{ Exp}(-P(4)*dz)$$

Art: *Isoetes lacustris* Lokalitet: Tyrifjord St. TY9

-- Modell parametre --

	Startverdi	Sluttverdi	St.avvik
P(1) :	1.961	2.281	0.2983
P(2) :	1.379	1.279	0.0777
P(3) :	2.021	1.213	0.3406
P(4) :	1.362	1.746	0.2229

Lokalt 0-pkt. (z) for modell : -2.76 m.

Kji-kvadrat for residualvektor : 0.387, med 10 frihetsgrader.
 P>0.1 NS

Beregnet C(z) funksjon har maksimum ved z= -2.86 m.

C(z) maksimumsverdi : -3.45 dB (0 dB=100%)
 Båndbredde (gl.) : 1.66 m.; -3dB pkt. : -1.94 , -3.61
 Båndbredde (mod.) : 1.65 m.; -3dB pkt. : -1.99 , -3.64

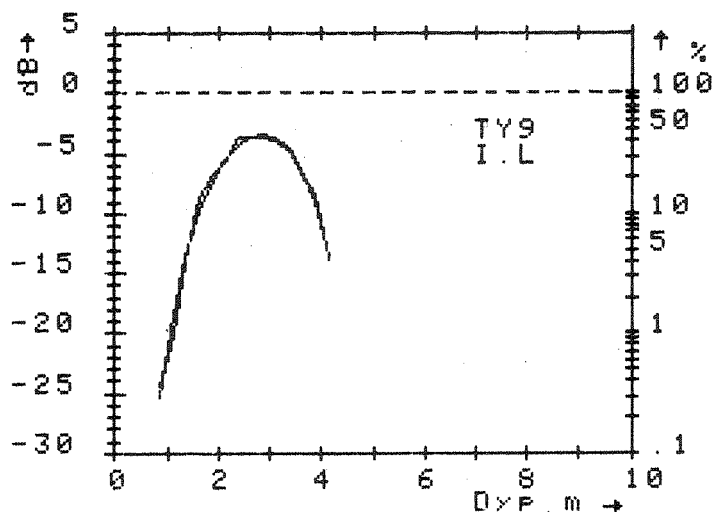


Fig. 9.28. Observert og tilpasset dybdefordeling av *Isoetes lacustris*. Tyrifjord stasjon TY8 (1979).

Niva modell for C(z) fordeling :

$$-db C(z) = P(1) \text{ Exp } (-P(2)*dz) - P(3) \text{ Exp } (-P(4)*dz)$$

Art: Najas flexilis

Lokalitet: Steinsfjord st. ST 7

-- Modell parametre --

	Startverdi	Sluttverdi	St.avvik
P(1) :	1.786	1.548	0.4715
P(2) :	1.241	1.282	0.1476
P(3) :	3.480	2.036	0.4743
P(4) :	0.924	1.159	0.1057

Lokalt 0-pkt. (z) for modell : -3.91 m.

Kji-kvadrat for residualvektor : 2.374 , med 16 frihetsgrader.
P>0.1 NS

Beregnet C(z) funksjon har maksimum ved z= -3.84 m.

C(z) maksimumsverdi : -3.57 dB (0 dB=100%)

Båndbredde (gl.) : 1.71 m.; -3dB pkt. : -3.06 , -4.77 m.

Båndbredde (mod.) : 2.00 m.; -3dB pkt. : -2.86 , -4.86 m.

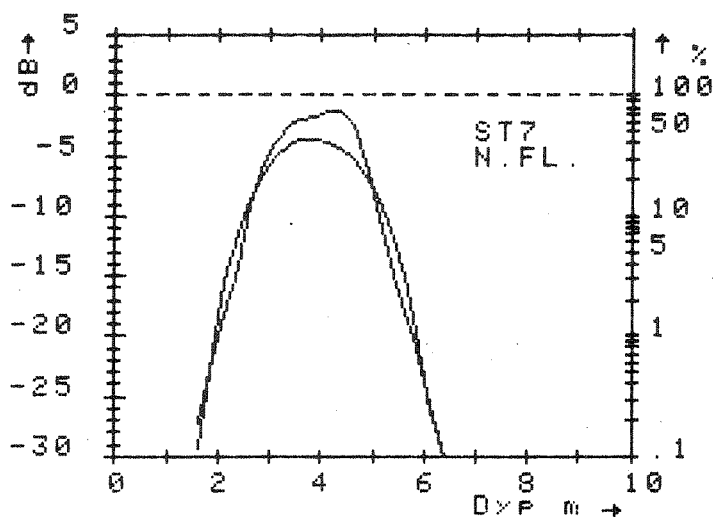


Fig. 9.29. Observert og tilpasset dybdefordeling av Najas flexilis i Steinsfjord (st. ST7, Åsa).

9.7. Erosjon, is og vannstandsvariasjoner

I flere undersøkelser (se oppsummering i Spence 1967) blir "turbulens" og bølgebetinget erosjonsaktivitet tillagt vekt som bestemmende faktorer for undervannsvegetasjonen. Dette faktorkomplekset beskrives oftest kvalitativt, noe som gjør statistisk analyse besværlig. Ved hjelp av enkle bølge-energi beregninger har nylig Keddy(1982) funnet klare tegn på betydning av eksponeringsgrad for strandvegetasjonen.

Isskuring i strandsonen og på grunt vann nevnes i skandinavisk litteratur ofte som en viktig miljøfaktor (jfr. diskusjon og referanser i Nicklasson 1979 og Nilsson 1981). Kvantitative samband mellom is-påvirkning og vegetasjon er ikke direkte påvist. Forholdet kompliseres ved at ispåvirkede strandområder også får endret substrat i mer steinpreget retning.

Vannstandsvariasjoner tilhører den gruppe av miljøfaktorer som ofte omtales kvalitativt, men sjelden får noen kvantitativ analyse i henhold til vegetasjonens respons. Quennerstedt (1958) viser ved eksempler fra svenske innsjøer at det kan være samband mellom størrelse av vannstandsvariasjon og forekomst av isoetidevegetasjon. Flere eksempler på dette er gitt av Rørslett (1980) og Rørslett m.fl. (1981).

Dersom is- og erosjonsaktivitet kan uttrykkes som dybdefunksjoner, er det mulig å klarlegge sambandet mellom de eroderende krefter og en eventuell vegetasjonsrespons. Ved å bruke den skisserte framgangsmåte i avsn. 9.5 blir vannstandsvariasjon automatisk inkludert, siden tetthetsfunksjonen $p_v(z)$ inngår i (9.2).

9.7.1. Ispåvirkning i strandsonen og på grunt vann

Vannstandsvariasjonene i Tyrifjord (VM 431 Skjærdalen) er oppsummert i avsn. 3.6 (side 27 til 32). Laveste vannstand inntreffer regelmessig på seinvinteren, og er ved spektralanalyse vist å ha en årlig størrelse på $-0.4m$ ref. medianvannstand. Innsjøen er islagt omlag 90 dager pr. år (tab.2.1), fra januar til mars/april (Strøm 1930).

Et anslag på sannsynlighetsfordeling av ispåvirkning som dybdefunksjon får vi ved å benytte en "boks"-funksjon

$$H(z,t) = \begin{cases} 1 & \text{for } 0 < v(z,t) < d_{is} \\ 0 & \text{ellers} \end{cases}$$

hvor $v(z,t)$ = momentant 'dyp' som definert i avsn. 3.2,
 d_{is} = gjennomsnittlig istykkelse

Ved en konvolusjon med $p'_v(z)$ (tetthetsfunksjonen av 'v' for vinterperioden januar-mai) får vi den estimerte tetthetsfordelingen av is-"stress" som vist i fig. 9.30. Det er en markert topp omkring $z=-0.55m$. Den kumulative fordelingen er gitt i fig. 9.31 sammen med den kumulative fordeling av tørrleggings"stress", dvs. sannsynlighet for tørrlegging ved gitt dyp.

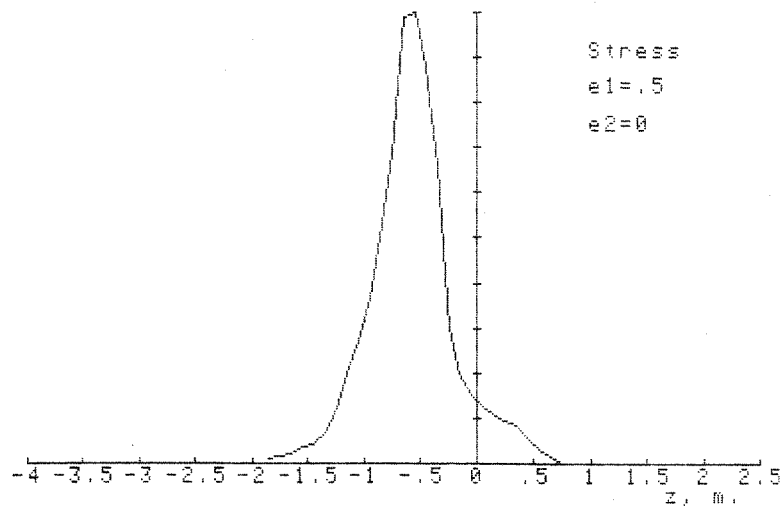


Fig. 9.30. Tyrifjord. Estimert sannsynlighetsfordeling for is"stress" som funksjon av z-nivå. Gjennomsnittlig is-tykkelse satt til 0.5m. Vannstandsdata for perioden 1.1-1.5 for åra 1944-1978.

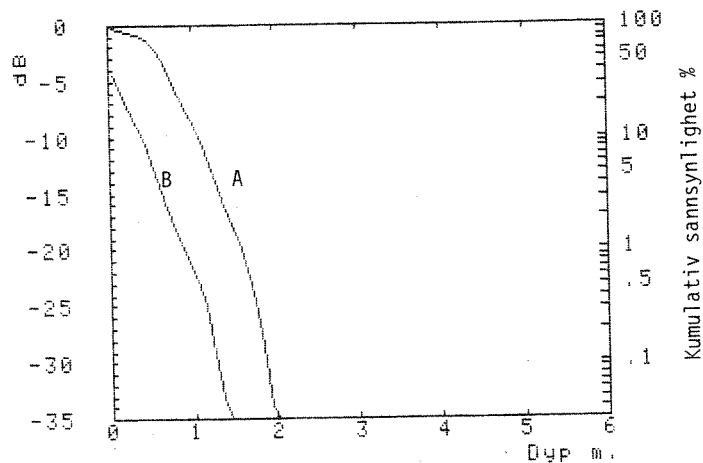


Fig. 9.31. Tyrifjord. Kumulativ sannsynlighet for is"stress" (A) og tørreleggings"stress" (B). Is"stress" beregnet over en årlig islagt periode på 90 dager, tørrelegging for 365 dagers periode.

9.7.2. Erosjonsaktivitet under vann

Erosjon i strandsonen og under vann henger nøye sammen med lokalitetenes eksponeringsgrad. Ved beregning av eksponeringsgrad er "fetch" (vindens strøklengde) lagt til grunn. Se avsn. 3.7 for utdyping av dette. Den effektive fetch F_{eff} brukes heretter som mål på eksponeringsgrad.

De sterkest eksponerte lokalitetene i Tyrifjord ($F_{eff} > 2-3$ km) utmerker seg ved å ha steinbunn ned til flere meters dyp. Som mål på forekomst av stein er valgt $z_{25\%}$, dvs. det z -nivå hvor minst 25% dekning av stein forekommer. Denne parameter er signifikant korrelert til F_{eff} som fig. 9.32 viser ($F_{1,16}=35.5$, $P<0.01$). Forklaringsgrad R^2 er 68.9%.

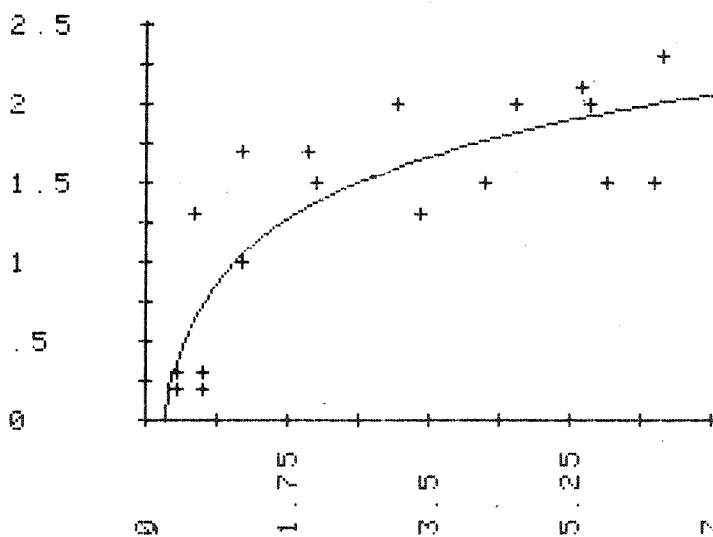


Fig. 9.32. Tyrifjord. Samband mellom dyp for 25% forekomst av stein og effektiv fetch.

Modellberegninger av erosjonsaktivitet under vann (avsn. 3.7, side 38-41) viste svært god overensstemmelse med det empiriske ETA- (Erosjon-Transport-Akkumulasjon) diagrammet til Håkanson (1977, 1981a, 1981b). Registrerte tegn på erosjonsaktivitet fra undervannsbildene er satt opp mot F_{eff} i fig. 9.33. Resultatene er i samsvar med de simulerte transport-sannsynlighetene og ETA-diagrammet. Bølgeslagsmerker ("ripples") er vesentlig observert i høy-energi områder, dvs. med stor sannsynlighet for transport av sedimentpartikler. Spor etter turbulens ("blowouts") finnes gjennomgående dypere ned, men omlag 2/3 av disse er observert i dybdeområder med mer enn 50% sannsynlighet for transport av sedimentpartikler ($D=0.1\text{mm}$). Resultatene antyder at turbulensmerkene kommer fra transient høy bølgegenerert erosjonsaktivitet, mens "ripples" avspeiler en gjennomgående stor (og regelmessig) bølgebetinget energitilførsel på gitte dyp.

Simuleringene er utført med antatt konstant vannstand. Virkningen av en varierende vannstand kan estimeres på tilsvarende måte som for is-påvirkning, ved å utføre en tidsområde konvolusjon av $p_v(z)$ med beregnet erosjonsaktivitet på et gitt dyp.

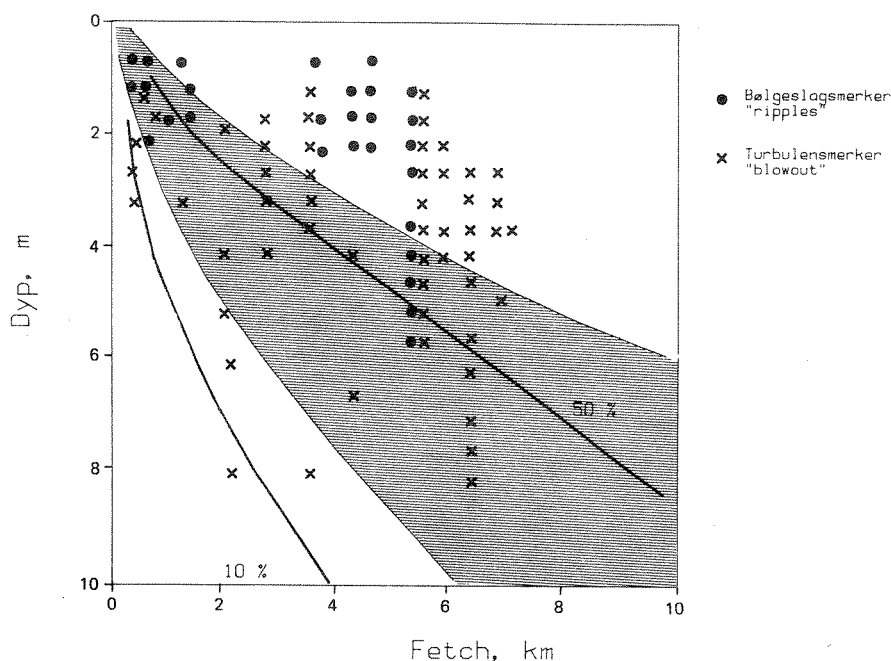


Fig. 9.33. Tyrifjord. Observerte tegn på erosjonsaktivitet mot effektiv fetch. Empirisk definert "transport"-område ifølge Håkanson (1977) (ETA-diagram) skravert. Heltrukne linjer for 10% og 50% transport-sannsynlighet av sedimentpartikler ($D=0.1\text{mm}$) etter modellberegninger (avsn. 3.7).

9.7.3. Vegetasjonens respons

Tørrlegging, isskuring, erosjon og nedslamming er typiske "stress"-faktorer som må antas å innvirke på vegetasjonen. I de foregående avsnitt er disse faktorenes fordeling på dyp illustrert.

Vegetasjonens respons på de nevnte faktorene skal nå vurderes. Data-materialet for Isoetes lacustris i Tyrifjord legges til grunn.

Dybde-tyngdepunktet for Isoetes lacustris ble tidligere (se side 201) funnet å være tilnærmet uavhengig av lokalitetens eksponeringsgrad. Dette antyder at erosjonsaktivitet har mindre betydning for tyngdepunktets plassering i dybdegradienten. Tyngdepunktet for Isoetes lacustris ligger gjennomgående noe dypere enn det nederste nivå hvor is- og tørrleggingsstress gjør seg gjeldende. Siden disse to faktorer er nær uavhengig av eksponeringsgrad, kan dette indikere at "stress" på grunt vann presser arten nedover i dybdegradienten. Dette forholdet ble vist empirisk av Rørslett (1980) for regulerte innsjøer i Sør-Norge.

Øvre dybdegrense er ikke korrelert med effektiv fetch ($R^2=0.001$, $P>0.99$), i likhet med det som før er påvist for dybdeyngdepunktet. Den øvre dybdegrense for Isoetes lacustris ligger i et område hvor is-skurings"stress" er stort mens sannsynlighet for tørrlegging er liten (fig. 9.34). Substratets steinpreg er medvirkende til hvor høy dekning Isoetes oppnår ved artens øvre grense. Det er imidlertid ikke noe samband mellom steinmengde, målt som $Z_{25\%}$ stein mot z_h for Isoetes ($P>0.2$).

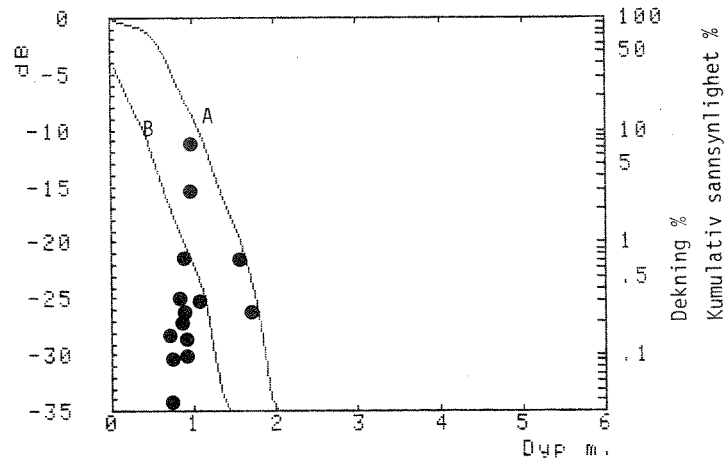


Fig. 9.34. Tyrifjord. Øvre dybdegrense for Isoetes lacustris (●) med angitt estimert dekning $C(z)$. Inntegnet kumulativ sannsynlighet for (A): Ispåvirkning, (B): Tørrlegging.

Andre parametre for dybdefordeling er derimot til dels sterkt korrelert med eksponeringsgrad. Dette indikerer et samband med erosjonsaktivitet under vann. Vertikal sonehøyde (d_{hn}) for I. lacustris øker generelt med eksponeringsgraden (fig. 9.35). Sambandet er signifikant ($F_{1,11}=24.0$, $P<0.01$). Forklaringsgrad R^2 er 68.6%. Denne sammenheng skyldes vesentlig at nedre dybdegrense z_n selv er signifikant korrelert til effektiv fetch ($F_{1,11}=21.0$, $P<0.01$), med forklaringsgrad R^2 på 65.7%, jfr. fig. 9.36. Øvre dybdegrense er tilnærmet uavhengig av fetch (jfr. ovafor).

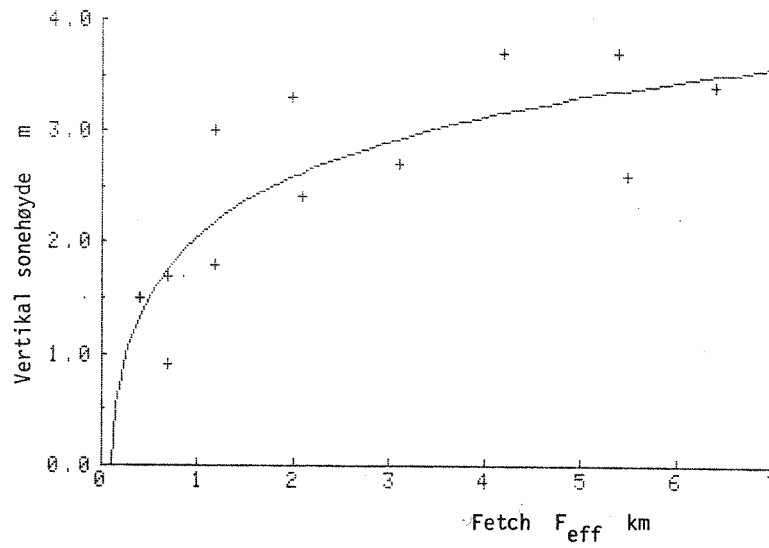


Fig. 9.35. Tyrifjord. Vertikal sonehøyde (d_{hn}) for Isoetes lacustris mot effektiv fetch, F_{eff} .

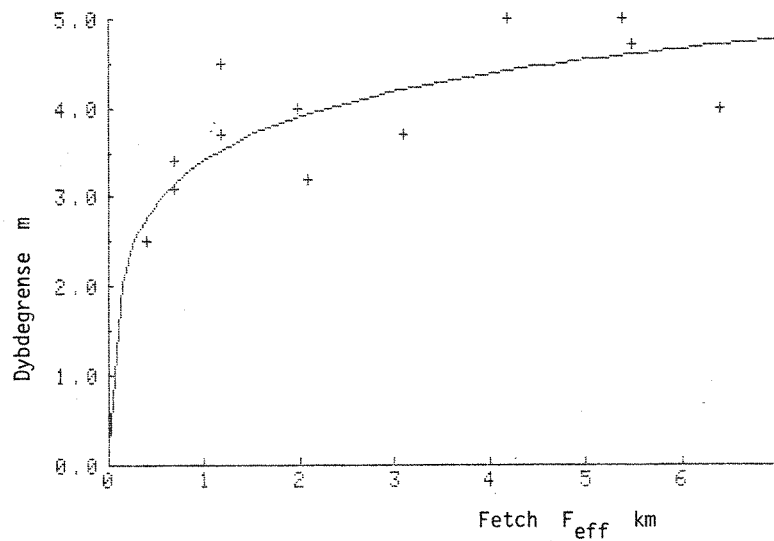


Fig. 9.36. Tyrifjord. Nedre dybdegrense z_n for Isoetes lacustris mot effektiv fetch, F_{eff} .

Allerede Pearsall (1920, 1921) forklarte nedre dybdegrense for Isoetes lacustris med sedimenteringshastighet og substratets karakter. Pearsall mente at I. lacustris var bundet til grovere bunntyper og ble trengt tilbake på finpartikulær ("silt") bunn. Dette skjedde til dels som følge av konkurranse med Nitella (dypt vann, øket sedimenteringshastighet), konkurranse med Potamogeton (grunnere vann, finsediment) og dels mangel på egnet substrat i visse dybdeområder. Lysfaktoren ble tillagt mindre vekt av Pearsall (1921).

Resultatene fra Tyrifjord viser at interspesifikk konkurranse ikke forklarer dybdefordelingen og spesielt nedre dybdegrense for Isoetes lacustris. På de aller fleste lokalitetene forekommer I. lacustris enten i reinbestand, eller med ytterst sparsom innblanding av Nitella nær dybdegrensen.

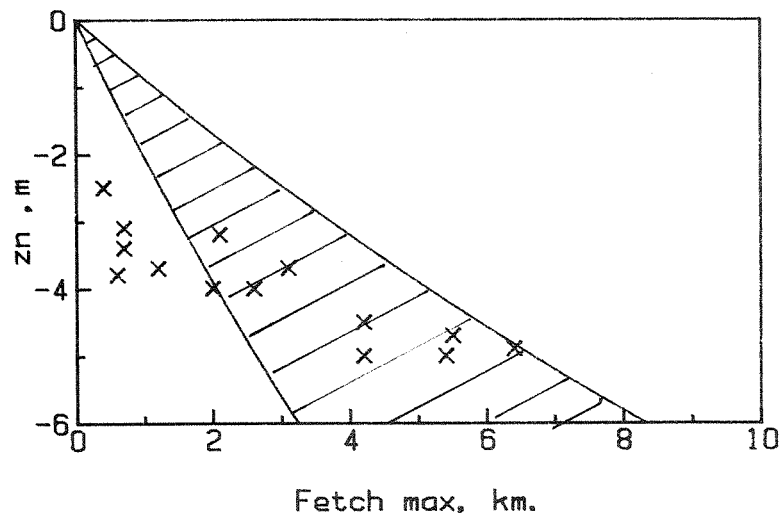


Fig. 9.37. Tyrifjord. Dybdegrense z_n for Isoetes lacustris mot effektiv fetch. Det empiriske ETA-diagram (Håkanson 1977) lagt inn på figuren, og "transport"-området skravert.

Eksponeringsgrad, og dermed også erosjonsaktivitet under vann er vist å korrelere signifikant med dybdegrensen til Isoetes lacustris. Rørslett og medarb. (1981) viste at Isoetes lacustris i Otra-vassdraget var sterkt utsatt for nedslamming, og at dette kunne være en medvirkende faktor til å bestemme nedre dybdegrense. Som vist i fig. 9.37 ligger de observerte dybdegrensene for I. lacustris i Tyrifjord gjennomgående innenfor dybdeområder med midlere og liten erosjonsaktivitet (dvs. stort sett sedimentasjonsområder).

Dette synes da å bekrefte de synspunkter som allerede Pearsall (1918, 1920, 1921) gjorde seg til talsmann for: Isoetes lacustris er bundet til mer grov-partikulære sediment-typer, på dybdeområder med en betydelig erosjonsaktivitet. Nedre dybdegrense synes å falle sammen med tiltakende akkumulering av finsediment og nedslamming av plantene. Denne nedslammingen er observert direkte på bildematerialet fra Tyrifjord, se eksempel på fig. 9.38.

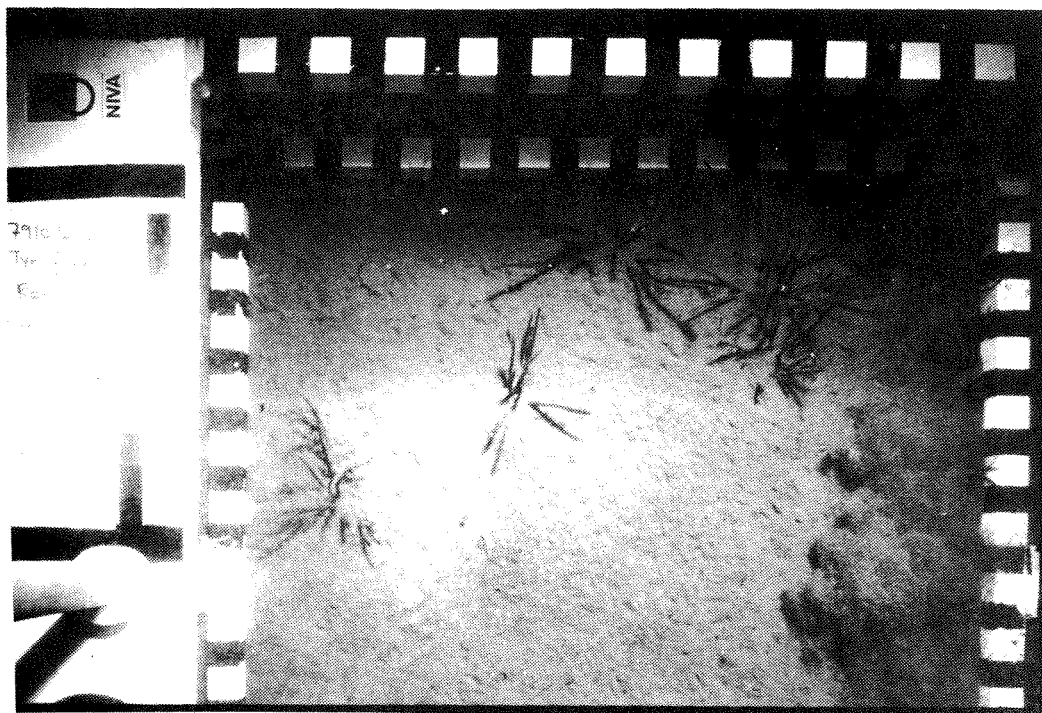


Fig. 9.38. Tyrifjord st. TY 12. Nedslamming av Isoetes lacustris ved nedre dybdegrense (utsnitt fra stereo-bilde, original i farge på Kodachrome 25).

Nedslamming på noe dypere vann kan imidlertid ikke alene forklare hele variasjonsbredden som nedre dybdegrense har i Tyrifjord. Spesielt påfallende er den felles form som dybdefordelingskurvene har, nær uavhengig av lokalitetenes eksponeringsgrad. På de undersøkte lokalitetene i Tyrifjorden varierer nedre dybdegrense for Isoetes lacustris mellom 2.5 og 5.0m (z_n). Ved analyse av dybdetyngdepunktet (z_w) ble det funnet indikasjoner på forskjeller som kunne skyldes ulike lysforhold (side 202).

Sambandet mellom relativ lysintensitet $i(z_n)$ og effektiv fetch F_{eff} for Isoetes lacustris i Tyrifjord er vist i fig. 9.39. Forklaringsgrad R^2 er 73.8% og sambandet er signifikant ($F_{1,11}=31.0$, $P<0.01$). Relativ lysintensitet $i(z)$ er selv sterkt korrelert med dyp ($R^2=89.5\%$). Fig.9.39 antyder at lysklima ikke er noen direkte begrensende faktor for dybdegrense til Isoetes lacustris, unntatt på svært eksponerte lokaliteter. Denne problemstilling blir utdypet i avsn. 9.9 (side 223 til 228).

Som en foreløpig konklusjon kan vi si at Isoetes lacustris styres av flere ulike faktorer i sin dybdefordeling. Tørrlegging og isskuring påvirker arten i øvre del av dybdenisjen, og denne påvirkningen er tilnærmet uavhengig av lokalitetenes eksponeringsgrad. Den nedre del av dybdenisjen korrelerer med grad av erosjonsaktivitet, og det er et statistisk signifikant samband mellom sannsynlighet for nedslamming og det område hvor artens dybdegrense ligger. Det er klare indikasjoner på andre regulerende faktorer mot dypet, siden Isoetes lacustris har en nedre grense vel innenfor sedimentasjonsområdet på beskyttede lokaliteter, mens arten forekommer på langt mer erosjonsutsatt bunn på de mer vindeksponerte lokalitetene.

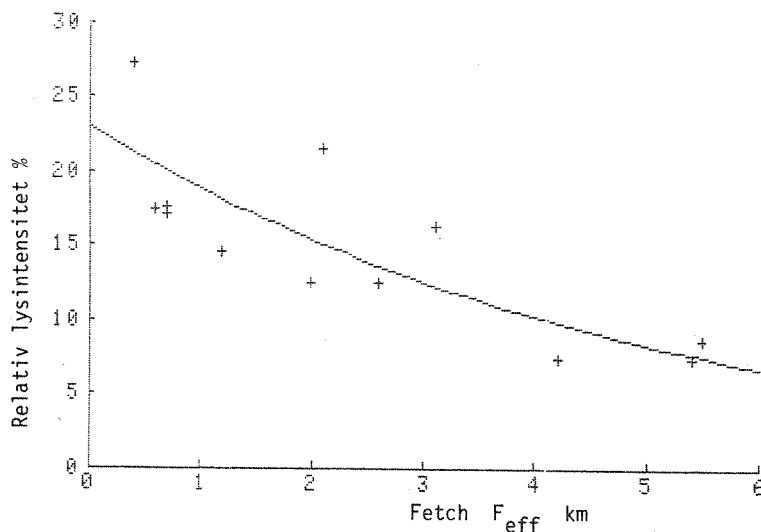


Fig. 9.39. Tyrifjord. Relativ lysintensitet i(PAR) ved nedre dybdegrense for Isoetes lacustris mot effektiv fetch.

9.8. Dybdefordeling av døde planter og løsrøve skudd

Det fotografiske materialet er som nevnt før (side 44), velegnet til å dokumentere artenes livstilstand. Ved bildeanalysen ble observert tilstand klassifisert i tre grupper: (a) levende og rotfestet, (b) løsrøve skudd, (c) dødt plantemateriale (rotfestet).

Forekomsten av disse gruppene gir innblikk i vegetasjonens dynamikk, når dybdefordelingen av gruppe (b) og (c) sammenholdes med gruppe (a).

9.8.1. Forekomst av døde planter

Hoveddel av de observerte døde planter i Tyrifjord er Isoetes lacustris og Myriophyllum alterniflorum. I Steinsfjord er også funnet døde individer av en rekke andre arter, spesielt Potamogeton-arter og Najas flexilis.

Forekomstfrekvens av døde planter er gjennomgående lav på de fleste stasjonene. Årsak til dette er bl.a. at skuddene nokså hurtig går i oppløsning og råtner vekk. Dessuten er "dødligheten" som vist seinere, størst i marginaldel av dybdenisjen, hvor plantetetthet forøvrig er svært lav.

Stasjonene faller i to klart adskilte grupper med hensyn på dybdefordeling av døde planter. En liten gruppe (st. TY 3, TY 18, TY 22) gir uregelmessige fordelingskurver som vist i fig. 9.40 og fig. 9.41. Her forekommer det et betydelig innslag av døde planter også på relativt grunt vann (1-3m dyp). Disse stasjonene er preget av ustabile strømnings- og sedimenteringsforhold, jfr. kap.6. Ved ordinasjon ble størst heterogenitet (målt ved lav variansandel på hovedaksen, jfr. tab. 9.11) i samfunnsstruktur påvist på disse tre stasjonene.

De fleste andre stasjonene i Tyrifjord, og alle stasjoner i Steinsfjord, viser en konsentrert forekomst av døde planter i nedre del av samfunnets dybdeområde. Eksempler er vist i fig. 9.42 til fig. 9.44.

Det foreligger best materiale på dødlighet for Isoetes lacustris i Tyrifjord. Som fig. 9.43 og fig. 9.44 viser, avtar de to kategoriene "levende" og "død" hurtig i det samme, nedre dybdeområdet. Et uttrykk for den relative dødlighet som funksjon av dyp for Isoetes får vi ved

$$p(z)dz = \text{Prob}(død \text{ ved dyp } (z, z+dz)) \approx C_{død}(z)/C_{levende}(z)$$

Den estimerte relative dødlighet for stasjonene TY 7 og TY 11 er vist i fig. 9.45 og fig. 9.46. Disse stasjonene ble valgt ut fordi de var middels - sterkt eksponerte, slik at innflytelse fra nedslamming av Isoetes-plantene var sterkt redusert (jfr. avsn. 9.7). Lysklima er også tilnærmet likt på de to stasjonene. For begge stasjoner er $\ln(p(z))$ signifikant korrelert til dyp, som det kunne ventes ut ifra figurene. Lineær regresjon av $\ln(p)$ på dyp ga $R^2=0.76-0.81$ og $F_{1,7}=18.9-29.5$ ($P<0.01$). Det kunne ikke påvises signifikant forskjell i helningskoeffisient på de to regresjonslinjene ($t=0.59$, $P>0.5$). Et samlet estimat for dyp hvor $P(z)=100\%$ er ca. 5.6m.

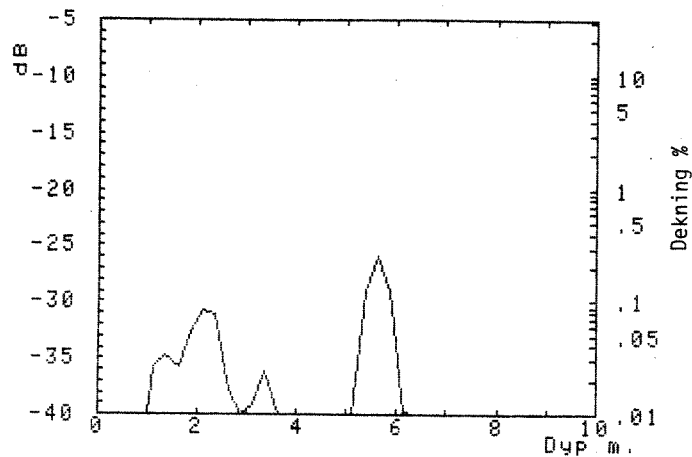


Fig. 9.40. Tyrifjord st. TY 3. Dybdefordeling av døde planter.

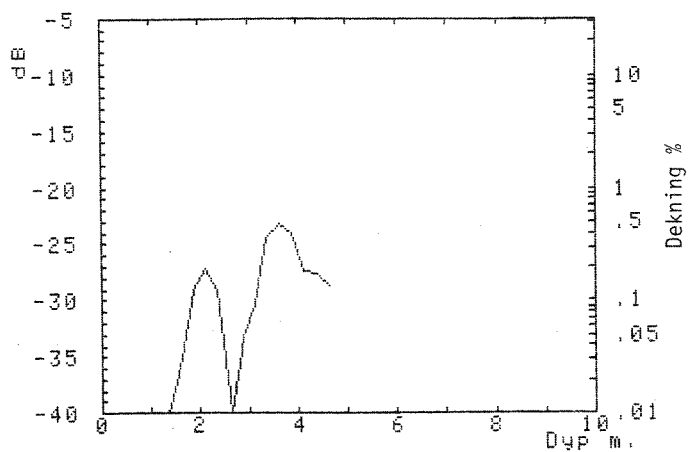


Fig. 9.41. Tyrifjord st. TY 18. Dybdefordeling av døde planter.

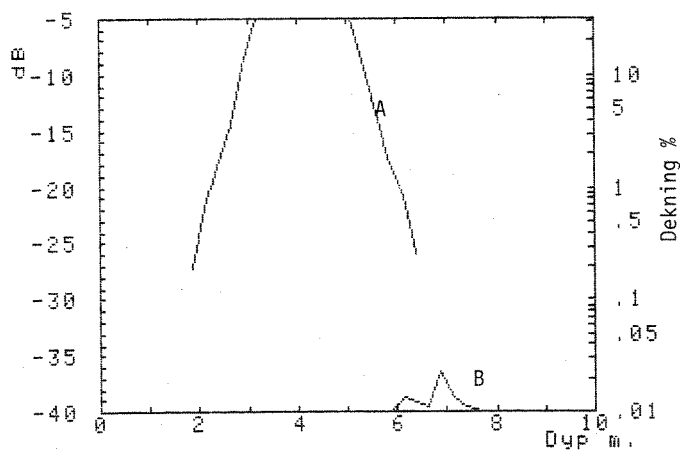


Fig. 9.42. Steinsfjord st. ST 7. Dybdefordeling av Najas flexilis. (A) levende individer, (B) døde planter.

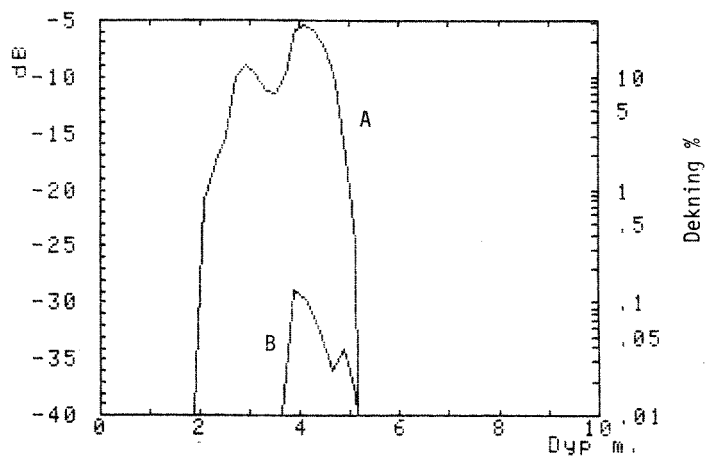


Fig. 9.43. Tyrifjord st. TY 7. Dybdefordeling av Isoetes lacustris. (A) levende individer, (B) døde planter.

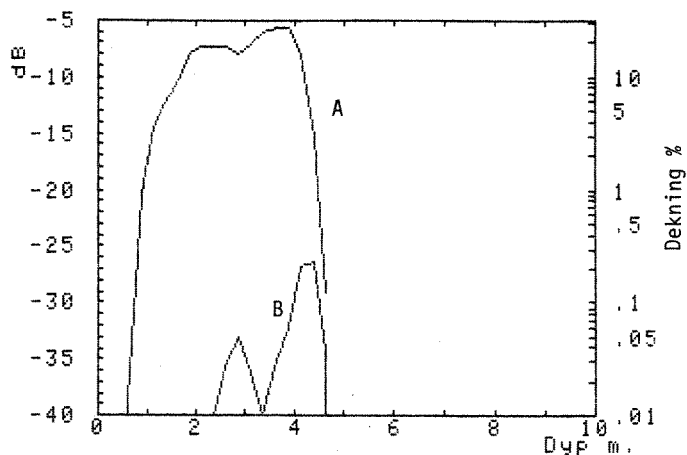


Fig. 9.44. Tyrifjord st. TY 11. Dybdefordeling av Isoetes lacustris. (A) levende individer, (B) døde planter.

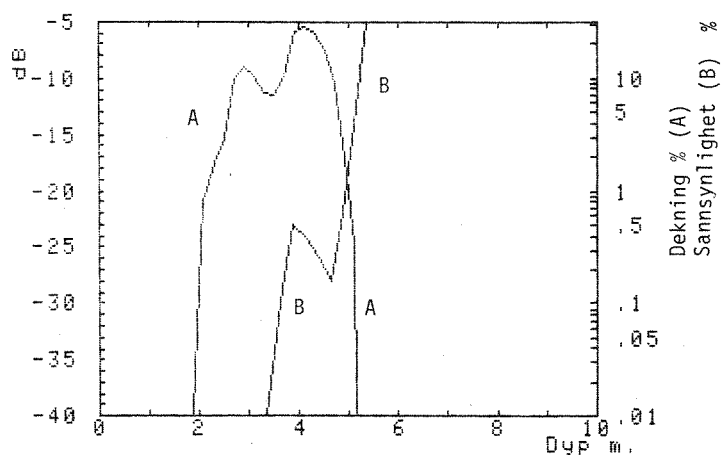


Fig. 9.45. Tyrifjord st. TY 7. Dybdefordeling av Isoetes lacustris, (A) levende planter. (B) Estimert relativ dødelighet (se tekst).

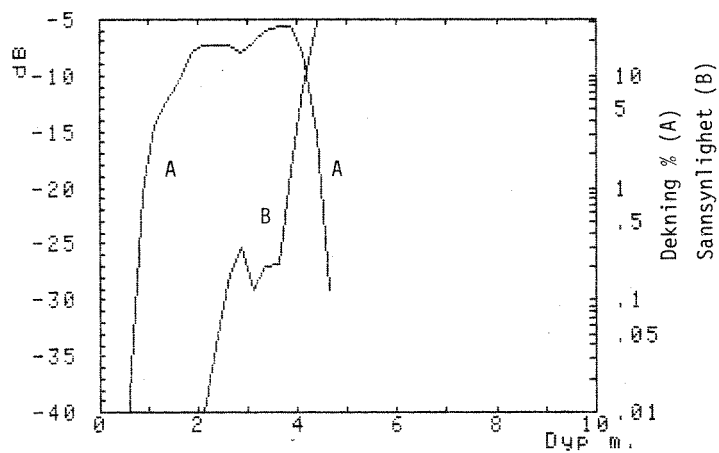


Fig. 9.46. Tyrifjord st. TY 11. Dybdefordeling av Isoetes lacustris. (A) levende planter. (B) Estimert relativ dødelighet (se tekst).

9.8.2. Forekomst av løsrevne skudd

Vegetativ formering er vanlig for vannplanter (Sculthorpe 1967). Løsrevne skudd, overvintringsenheter ("turioner") og rhizomer gir artene spredningsmuligheter i nærmiljøet og tjener også til spredning over lengre avstander, f.eks. ved strømminger innen et innsjøsystem.

Det er spesielt Myriophyllum alterniflorum, Ranunculus peltatus, Elodea canadensis og Potamogeton spp. som utgjør hoveddel av de observerte løse skudd på bildematerialet ifra Tyrifjord og Steinsfjord. Løse skudd danner sekundære maksima på dybdekurvene (jfr. fig. 9.47). Slike skudd forekommer antakelig dypere ned enn artenes eventuelle kompensasjonspunkt, og vil derfor neppe overleve flere år på rad dersom de slår rot. For Myriophyllum og Ranunculus ser nærspedning med rhizomer også ut til å være viktig i tillegg.

Stasjonene i Tyrifjord viser parallelle trekk med hensyn på forekomst av løsrevne skudd som beskrevet for døde planter i foregående avsnitt. Vi kan dele stasjonene inn i to grupper :

- Uregelmessig dybdefordeling av løsrevne skudd, med til dels stor forekomst også på grunt vann. Typiske stasjoner er TY 3, TY 18 og TY 22, og et eksempel er vist i fig. 9.48. Denne stasjonsgruppa er preget av ustabile sedimentasjons- og strømningsforhold.
- Forekomst av løsrevne skudd konsentrert til nedre del av en eventuell marbakke (jfr. fig. 9.49). Denne gruppa omfatter de fleste stasjonene i Tyrifjord. "Fokusering" av skuddene til marbakken kan ha samband med littorale strømningsmønstre.

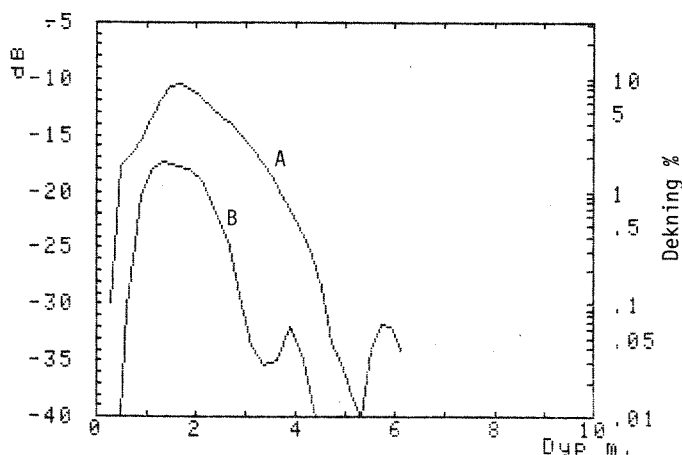


Fig. 9.47. Tyrifjord. Dybdefordeling inkl. løsrevne skudd. (A): Myriophyllum alterniflorum, (B): Ranunculus peltatus. Sekundærmaksimum pga. løse skudd markert.

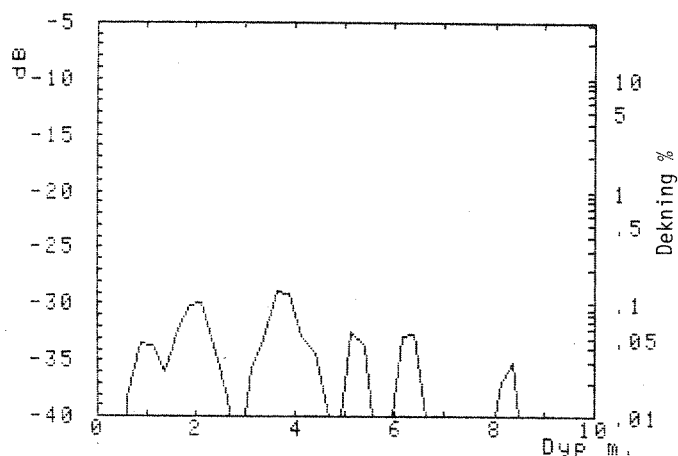


Fig. 9.48. Tyrifjord st. TY 3. Dybdefordeling av løsrevne skudd, mest Elodea canadensis og Myriophyllum alterniflorum.

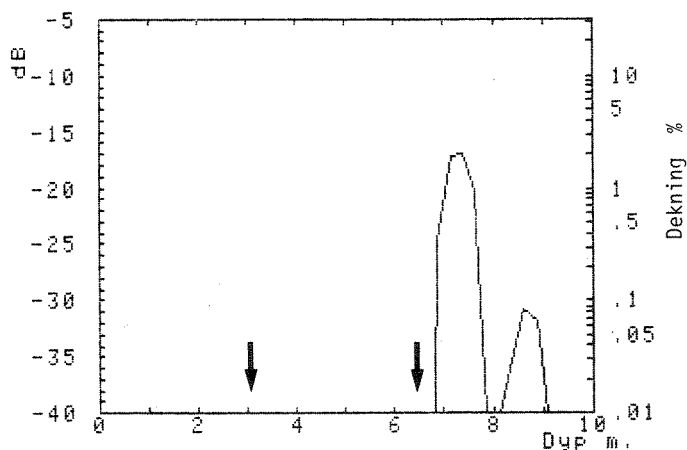


Fig. 9.49. Tyrifjord st. TY 2. Dybdefordeling av løsrevne skudd, mest Myriophyllum alterniflorum. Start av marbakke indikert ved pil.

9.9. Lysklime under vann

9.9.1. Relativ lysintensitet og dybdegrensener

Basert på målingene av fotosyntetisk aktiv stråling $i_{PAR}(z)$ fra åra 1979 til 1981 kan vi vurdere om lysintensitet er en begrensende faktor for undervannsvegetasjonen i Tyrifjord og Steinsfjord. Dersom artene har en fotisk bestemt nedre grense, bør de da kunne nå denne i begge innsjøene.

Som tab. 9.9 viser synes det å være store forskjeller mellom lysklime ved artenes nedre grense i Tyrifjord og Steinsfjord. Gjennomgående forekommer arter som er felles for begge innsjøer ved en lavere lysintensitet i Tyrifjord sammenliknet med Steinsfjord. Dette kommer klart fram for Isoetes lacustris og Littorella uniflora. Disse artene kan derfor ikke ha en fotisk bestemt nedre grense i Steinsfjord.

Tab. 9.9. Tyrifjord og Steinsfjord. Relativ lysintensitet ved nedre dybdegrense for noen utvalgte arter.

Art	Lysintensitet ved dybdegrense % (gj.sn.)		
	Tyrifjord	Steinsfjord	(litteratur)
Nitella opaca	2.5*	7.6	<2
Najas flexilis	-	3.5	3-6
Elodea canadensis	4.3	3.5	3-4
Isoetes lacustris	7.4	18.5	2-9
Potamogeton berchtoldii	-	3.9	2-15
Callitriche autumnalis	>30	5.4	3-6
Myriophyllum alterniflorum	5.4	12.6	9?
Littorella uniflora	20.9	54.0	7-30

* : basert på nedre grense 8m

** : enkeltmålinger compilert etter Hutchinson (1975), ikke PAR

Sammenliknes det observerte lysklime ved dybdegrense med det nokså sparsomme tilfang av litteraturdata (tab. 9.9) ser det ut til å være et visst samband; idet artene i Tyrifjord og Steinsfjord forekommer ved omlag det samme lave lysnivå som er funnet andre steder.

Det er store variasjoner i lysintensitet ved nedre dybdegrense for en art i samme innsjø. I Tyrifjord er eksempelvis den relative lysintensitet ved z_n for Isoetes lacustris 7.4-27.3%. Siden det relative lysintensitet korrelerer såpass dårlig med de observerte dybdegrensene i Tyrifjord og Steinsfjord, virker det umiddelbart lite sannsynlig at denne faktor direkte bestemmer dybdegrense for de enkelte artene. Dette synspunktet er framkommet flere ganger før ved undersøkelser av vannvegetasjonens dybdegrensener (jfr. Hutchinson 1975 for diskusjon og referanser).

Dybdegrense for en gitt art bærer i seg selv for lite informasjon til å fastslå med sikkerhet eventuell innvirkning av lysbegrensning. Her bære hele forløpet av forekomst som funksjon av dyp tas i betraktning.

Lysintensitet under vann (absolutt og relativt) svekkes eksponensielt (Hutchinson 1957, 1975). Spence (1975:123) hevder at avtak i biomasse (og tetthet) bør være logaritmisk med dyp dersom lysintensitet er begrensende faktor i dybdeforekomst av en gitt art. Eksempler gitt av Spence (1975, fig.5.9) synes i første rekke å underbygge dette. Det er flere steder tidligere i denne rapporten påpekt at estimering av artsforekomst er svært vanskelig ved lav tetthet (jfr. kap.4). Spence's data har ikke tilstrekkelig "oppløsning" ved lav tetthet til å skille mellom det antatt logaritmiske samband og andre alternativer.

Basert på de mest representative dataserier for Isoetes lacustris i Tyrifjord er det mulig å påvise at artsforekomst mot dyp ikke følger et enkelt logaritmisk avtak. Best tilpasning av den bratte nedre del av C(z)-kurven fås med

$$-dB(C(z)) = K_0 \exp (Kz)$$

som impliserer et log-log avtak med dyp. Som vist i tab. 9.10 er tilpasningen signifikant med $P < 0.001$ på alle stasjoner. Det påviste sambandet gjør det nødvendig å vurdere eventuell lysbegrensning ved hjelp av andre modeller enn foreslått av Spence (1975). Dette blir tatt opp i neste avsnitt.

Tab. 9.10. Tyrifjord. Nedre del av C(z)-kurve for Isoetes lacustris. Tilpasset modell: $-db(C(z))=K_0 \exp(Kz)$.

Stasjons- kode	Helnings- koeff.(K)	Forklarings- grad %	F- verdi	Frihets- grader F	P
TY 5	1.63	97.6	161	1,4	<0.001
TY 7	1.53	94.9	113	1,6	<0.001
TY 8	1.11	94.8	165	1,9	<<0.001
TY 11	2.22	98.2	110	1,2	<0.01
TY 14	1.89	98.6	211	1,3	<0.001
TY 19	1.32	96.9	123	1,4	<0.001
TY 24	1.31	95.6	175	1,8	<<0.001
TY 25	1.57	96.3	158	1,6	<<0.001

9.9.2. Modell for lysbegrensning av undervannsvegetasjonen

Som forrige avsnitt viser, er det ingen klar sammenheng mellom nedre dybdegrense for én art og den gjennomsnittlige lysintensitet ved dette dypet.

Lysbegrensning av artsforekomst er dermed ikke utelukket. Dette avsnittet vil diskutere en mulig modell for lysbegrensning. Utgangspunktet er den forventede varighet av lysintensitet under et gitt kompensasjonsnivå.

Relativ lysintensitet under vann kan som en første tilnærming gis ved uttrykket

$$(9.6) \quad i(z) = \exp(kz)$$

hvor k = vertikal svekningskoeffisient ln-enheter/m ($k > 0$)
 z = 'dyp' ($z \leq 0$)

Lysintensitet umiddelbart under overflaten er da satt lik 1. Ved en omforming kan (9.6) skrives som

$$(9.7) \quad y = \ln i(z) = kz$$

og det antas

$$(9.8) \quad y = \text{Normal}(kz, s/z/)$$

La en arts relative kompensasjonspunkt (dvs. den relative lysintensitet hvor netto fotosyntese = 0) være R . Vi søker nå et uttrykk for

$$P(z;R) = \text{Prob} (i(z) \leq R)$$

Vi finner lett

$$(9.9) \quad \text{Prob} (i(z) \leq R) \Leftrightarrow \text{Prob} (y \leq \ln R)$$

ved (9.6) og (9.7) og dermed direkte den søkte sannlighet

$$(9.10) \quad P(z;R) = G\left(\frac{\ln R + k/z/}{s/z/}\right)$$

hvor $G(\cdot)$ er det gaussiske integral,

$$G(t) = (2\pi)^{-1/2} \int_{-\infty}^t \exp(-u^2/2) du$$

I (9.10) kan 'dyp' angis enten i z-koordinat system (med $z < 0$) eller som "normalt" dyp hvor 'z'-retning er positiv nedover. Dette følger direkte av (9.7) siden y alltid ≤ 0 .

Antakelsen i (9.8) om normalfordeling av 'k' er testet ved å se på fordelingen av de estimerte k-verdiene for alle lysmålestasjonene i Tyrifjord (fig. 9.50). Hypotesen om normalfordeling kan ikke forkastes ved t-test ($t_{52} = -0.03$, $P > 0.975$).

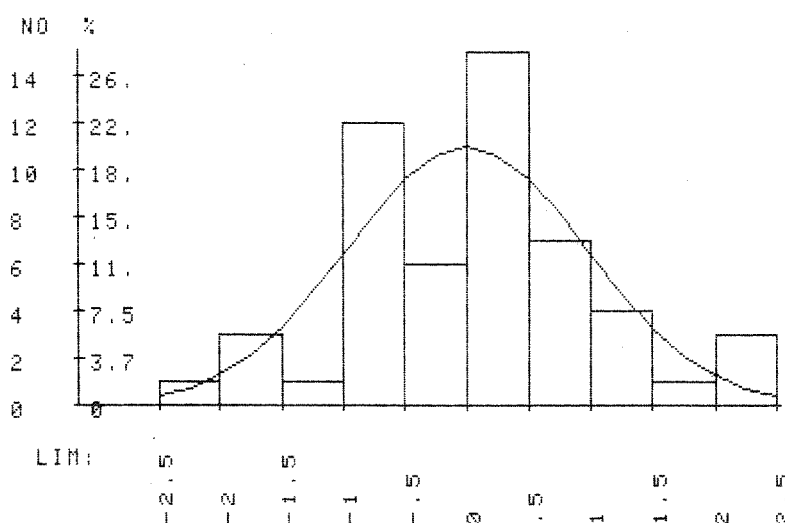


Fig. 9.50. Fordeling av normaliserte lyssvekningkoeffisienter fra målestasjonene i Tyrifjord 1979-1981 (N=53). Inntegnet normalfordeling for $\mu=0$, $s=1$.

De kumulative sannsynlighetsfordelingene etter (9.10) er vist på fig. 9.51 for to typiske lyssituasjoner i Tyrifjord: (a) er representativ for hovedbassenget, mens (b) er for de mest turbide deler av Tyrifjord (langs Nakkerud-kysten i Nordfjorden). Sammenliknes $P(z)$ fra (9.10) med enkeltartenes dybdefordeling $C(z)$ får vi et klart samband, som illustrert i fig. 9.52 for *Isoetes lacustris* på en typisk stasjon i Tyrifjord (st. TY 19). Dette sambandet gjelder bare eksponerte lokaliteter hvor nedslamming av plantene ikke er en begrensende faktor (jfr. fig. 9.39).

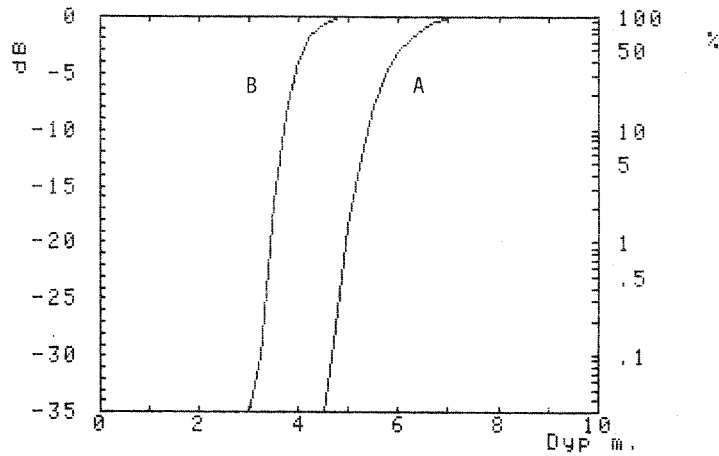


Fig. 9.51. Tyrifjord. Kumulativ sannsynlighet for relativ lysintensitet $i(z) \leq R$, for $R=6\%$ av gjennomsnittlig overflateintensitet.

Relativ lysintensitet: $i(z) = \exp(kz)$.

(a): $k=0.52$, $s=0.05$ (hovedbassenget)

(b): $k=0.78$, $s=0.07$ (deler av Nordfjorden).

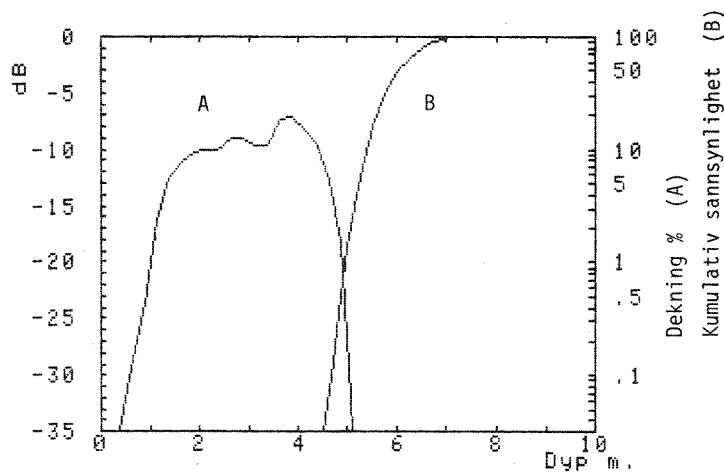


Fig. 9.52. Tyrifjord st. TY 19. Dybdefordeling av *Isoetes lacustris* (A) og kumulativ sannsynlighet for relativ lysintensitet $i(z) \leq R$, hvor $R=6\%$ av gjennomsnittlig overflateintensitet.

Det gjenstår nå å identifisere modellparametrene i (9.3). Fra (9.5) får vi

$$(9.11) \quad -\ln(N/N_0) = KD(z) = K_0 \exp(K_1 z)$$

$$(9.12) \quad D(z) = aT P(z;R)$$

og dermed

$$(9.13) \quad D(z) \propto p_3 \exp(-p_4 dz) \text{ fra (9.3)}$$

Med antakelsen

$$10 \log(C(z)/C_{\max}) = dB(C(z)) \propto \ln(N/N_0)$$

bør $dB(C(z))$ mot $D(z)$ bli en rett linje. Med $a=1$, $T=365$ og $R=6\%$ i (9.12) får vi $D(z)$ som antall dager pr. år med relativ lysintensitet under $R\%$. Basert på data fra st. TY 19 er $C(z)$ signifikant korrelert med $D(z)$, som vist i fig. 9.53. Sambandet kan beskrives med en rett linje, som antatt. Forklaringsgrad R^2 er 0.997 ($P \ll 0.001$).

Beregning av $D(z)$ ifølge den foreslåtte modellen avhenger av R , "kompensasjonspunktet". Ved iterativ lineær regresjon kan R bestemmes, når $P(z;R)$ finnes fra (9.10) og $C(z)$ er kjent. Verdi av R varieres, og best tilpasning finnes ved å minimere residualkvadratsum i regresjon av $C(z)$ på $D(z)$. Her brukes bare nedre del av $C(z)$, hvor $d \ln C(z)/dz = \text{konstant}$. Siden den brått avtakende nedre del av $C(z)$ kurven inneholder få punktestimater med til dels stor spredning, lar R seg ikke bestemme med særlig stor nøyaktighet på denne måten. R -verdier omkring 5-6% gir omlag samme høye signifikansnivå ($P < 0.01$).

Før den iterative regresjon foretas må $C(z)$ -verdiene korrigeres for leddet $C_{\max} F_1(z)$ i (9.4). Dette gjøres ved å relatere $C(z)$ til

$$dB(C_{\text{est}}(\max)/C_{\max}) - p_1 \exp(p_2 dz')$$

$$\text{hvor } dz' = z(C_{\text{est}}(\max)) - z_w$$

som nytt $0dB$ nivå. Med denne korreksjonen gir helningskoeffisienten b i regresjonslinja

$$(9.14) \quad dB(C(z)) = a + b D(z)$$

et estimat for konstanten K i (9.4a), dvs. "virkningsgrad" av en destruktiv "dose" D . Med estimatet $b = -0.207$ får vi at det trengs en relativ dose-økning på 62% for å halvere $C(z)$; dvs. en reduksjon på 3dB i $C(z)$.

Konstanten 'a' i (9.14) er funnet å være signifikant forskjellig fra null ($P < 0.001$). Dette impliserer enten at forutsetningen om konstant virkningsgrad i (9.5) svikter ved lav D, eller at det er en viss terskelverdi D_0 som D må komme over. Siden lav D også impliserer kort tid for påvirkning, er en tidseffekt også mulig (jfr. Green 1965).

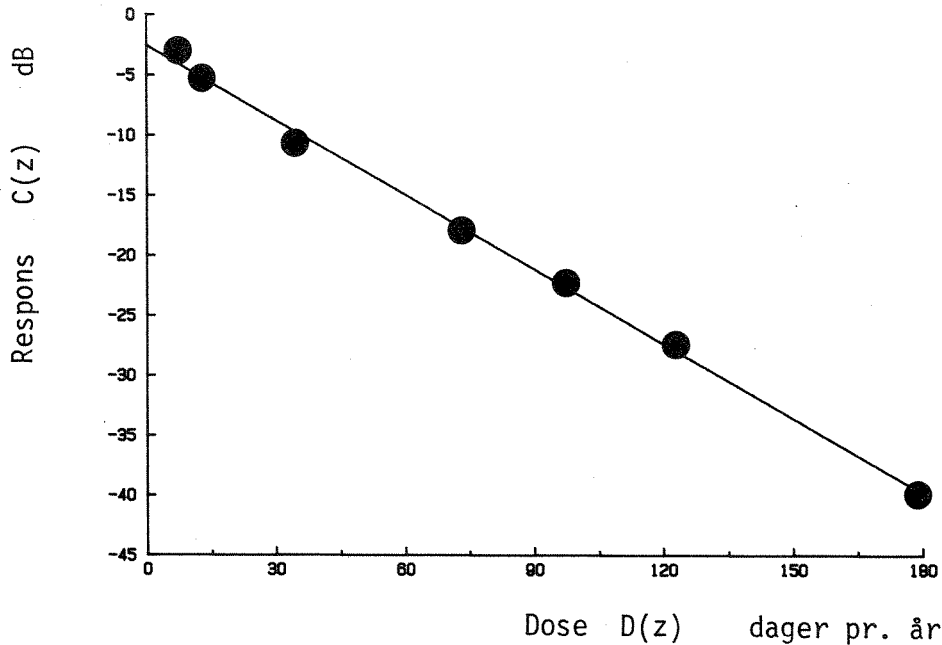


Fig. 9.53. Lysbegrensningsmodell for *Isoetes lacustris*, data fra Tyrifjord st. TY 19.

"Dose" $D(z)$ som antall dager med relativ lysintensitet under $R=6\%$, basert på hypotesen om normalfordeling av vertikal svekningskoeffisient 'k'.

Dekning $C'(z)$ i dB-skala med 0 dB = -6.45dB re 100% dekning (korreksjon for faktor $C_{\max}F_1(z)$).

Sambandet er gitt ved:

$$\text{dB}(C'(z)) = -2.5 - 0.207 D(z)$$

Forklaringsgrad er 99.7%, $P < 0.001$.

9.10. Samfunnsstruktur og romfordeling

9.10.1. Samfunnsstruktur - spatial heterogenitet

Vegetasjonens fordeling i rommet (spatialfordeling) er oftest ikke tilfeldig ("random"), men viser mer eller mindre utpreget "klumpet" forekomst ("contagious distribution", Greig-Smith 1964). Undervannsvegetasjonen er ikke noe unntak (Rørslett *et al.* 1978). Årsak til ikke-tilfeldig fordeling er bl.a.

- a) Vegetativ spredning => småskala klumper,
- b) Heterogenitet i mikrotopografi, som medfører variasjoner i miljøfaktorene,
- c) Spredningshistorie til artene i samfunnet, herunder eventuell intra- og interspesifikk konkurranse.

Den klumpete, ikke-tilfeldige fordelingen medfører bl.a. en økning av varians ved kvantitativ prøvetaking, sk. "biologisk støy". Slik "støy" i data kan minskes dels ved å øke prøveintensiteten, dels ved statistisk "glating" (jfr. avsn. 4.4.2, side 50-51).

Punkt (a) ovafor kan belyses ved å se på de spatiale fordelingsmønstre til Isoetes lacustris (seksuell formering), Myriophyllum alterniflorum og Littorella uniflora (vegetativ formering) i Tyrifjord.

Datagrunnlaget er gitt ved estimerer av dekning $C(z)$ og standardavvik for dybdeintervall 0.2-0.25m fra de fleste stasjonene i Tyrifjord. I utgangspunktet er disse data ikke velegnet til å belyse spatial fordeling, fordi denne varierer med prøveflate-størrelsen (bare data for $A=0.25m^2$ i Tyrifjord). Bruk av dekning hindrer også tilpassing av de vanligste fordelingsmodellene (Poisson-, negativ binomial- m.v.). Nå er selve fordelingsstypen mindre interessant, og det er vel kjent at feltdata kan tilpasses ulike modeller dersom fordelingsparametrene må estimeres fra de foreliggende data alene (Pielou 1977). Vi vil heller legge vekt på et "mål" for klumpingsgrad, som er uavhengig av eventuelle underliggende fordelinger. Det er naturlig å ta utgang i varians for et slikt mål.

Responsfunksjonen $C(z)$ er praksis en variabel med verdi-område (0,1) ved skalering. Dette gjør at $\text{Var}(C(z))$ også har begrenset sitt verdi-område til (0,0.25). Maksimal verdi for $\text{Var}(C(z))$ kan inntreffe for $C(z)=0.5$.

Skal $\text{Var}_{\text{obs}}(C(z)) \Rightarrow \text{Var}_{\text{max}}(C(z))$ må verdiene av $C(z)$ selv gå mot en maksimal heterogen fordeling. For $C(z)=0.5$ er dette illustrert i fig. 9.54a,b. Forholdet $\text{Var}(C(z))/C(z)$ er uttrykk for heterogenitet, forutsatt at $C(z)$ selv viser maksimal heterogen fordeling. Etter Pielou (1977) kan dette sammenliknes med det spatiale fordelingsmønsterets "kornethet" ("graininess").

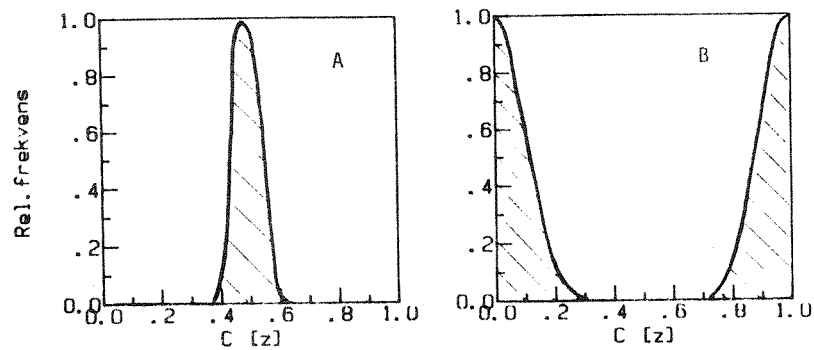


Fig. 9.54. Ekstrem frekvensfordeling av responsfunksjonen $C(z)$ som gir (a) minimal varians, og (b) maksimal varians. $C(z)=0.5$ i begge tilfelle.

Som egnet mål for spatial heterogenitet foreslås

(9.15)

$$G = \frac{\text{Var}_{\text{obs}}(C(z))}{E(\text{Var}(C(z)))}$$

hvor $E(\text{Var}(C(z))) = C(z) \cdot (1 - C(z))$
($C(z)$ skalert til $\langle 0, \dots, 1 \rangle$)

Koeffisienten G kan variere mellom 0 og 1. Det synes vanskelig å gi forventningsverdi av G for en "random" fordeling, uten å spesifisere hva slags teoretisk underliggende fordeling som kan være aktuell.

Hall (1969) har fra et forskjellig utgangspunkt definert en heterogenitetsfunksjon H_q som likner G ovafor. For én art er sambandet mellom disse

$$H_q = G^{1/2}$$

Informasjonsinnholdet i Hall's funksjon er dermed det samme som G , siden denne er bundet til verdiområdet $(0,1)$.

Klumpingsgrad er beregnet for hver art omkring artens tetthetstyngdepunkt på hver stasjon. Data for ett dybdeintervall på $\pm 0.2\text{m}$ omkring C_{max} er midlet, dersom dekningsgraden for arten var tilnærmet konstant i dette dybdeområdet. Var dette ikke tilfelle, er det beregnet et punkt-estimat for $C(z)$ og $\text{Var}(C(z))$ sentrert på $z(C_{\text{max}})$ med 0.2m samlet "bånd"bredde (jfr. diskusjon side 51 om estimering av $C(z)$).

Resultatene for de tre artene er vist i fig. 9.55 - fig. 9.57. Det er klare forskjeller mellom artene. Gjennomgående viser Isoetes lacustris minst grad av klumping, noe som ikke var uventet siden arten har utelukkende seksuell formering. Det er imidlertid svært store variasjoner mellom stasjonene, og Isoetes viser tendens til kraftig klumping ($G=0.6-0.8$) på TY 7 og TY 23.

De to artene med vegetativ formering, Myriophyllum (fig. 9.56) og Littorella (fig. 9.57) viser tildels utpreget grad av klumping, med G -verdier rundt 0.5 . Dette er i overensstemmelse med antakelsen i pkt. (a) side 230.

Mellom artenes oppførsel (målt ved klumpingsgrad) på de enkelte lokalitetene er det ingen helt klare tendenser. Dette er vist for Isoetes lacustris og Littorella uniflora i fig. 9.58. Ved lav grad av klumping (på én lokalitet) viser artene noenlunde samme tendens, men skiller seg merkbart dersom én (eller begge) opptrer sterkt klumpet. I det nevnte tilfellet er sambandet ikke statistisk signifikant ($F_{2,13}=2.8$, $P>0.05$) med en forklaringsgrad på bare 30%.

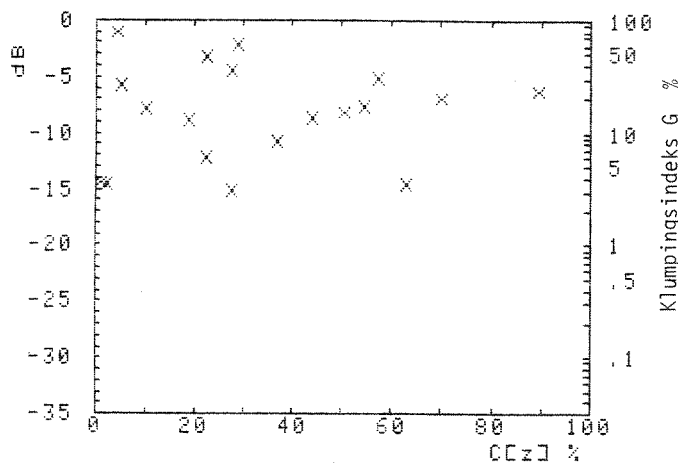


Fig. 9.55. Tyrifjord. Isoetes lacustris. Klumpingsgrad $G\%$ mot $C_{\text{max}}\%$ (maksimal dekningsgrad) på enkeltstasjonene.

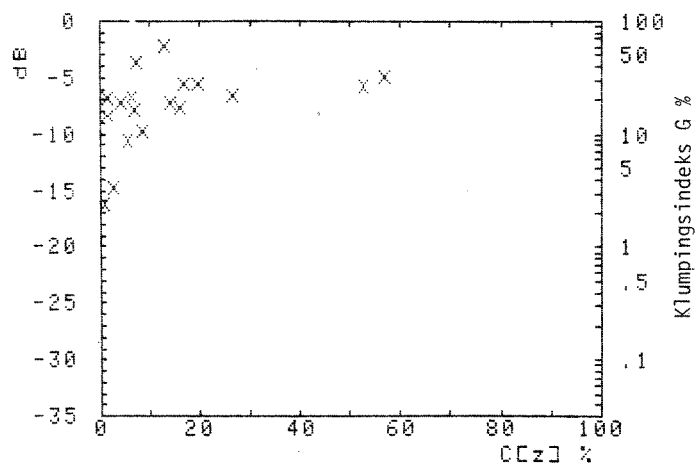


Fig. 9.56. Tyrifjord. Myriophyllum alterniflorum. Klumpingsgrad G% mot C_{max} % (maksimal dekningsgrad) på enkeltstasjonene.

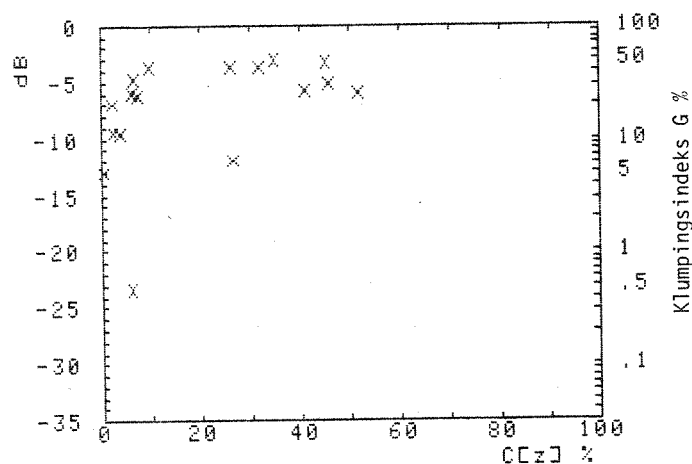


Fig. 9.57. Tyrifjord. Littorella uniflora. Klumpingsgrad G% mot C_{max} % (maksimal dekningsgrad) på enkeltstasjonene.

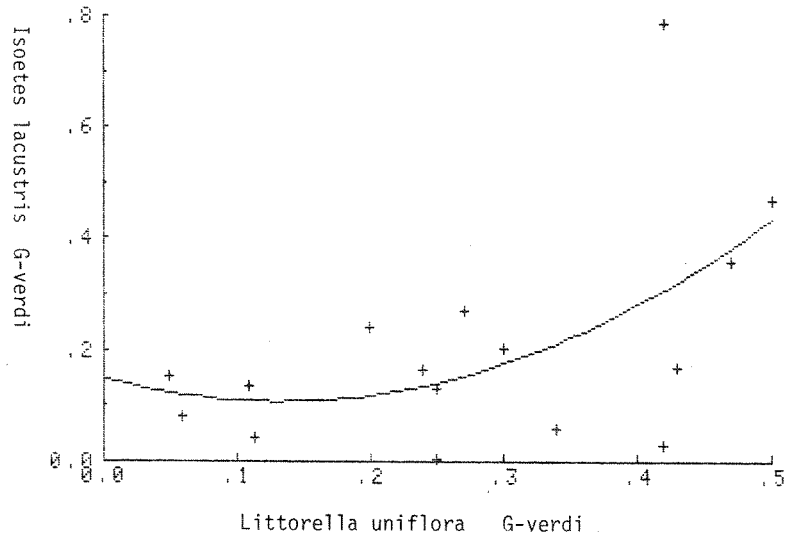


Fig. 9.58. Tyrifjord. Klumpingsgrad G for Isoetes lacustris mot Littorella uniflora på samme stasjon. Sambandet har forklaringsgrad $R^2=0.30$, men er ikke signifikant på 5%-nivå. Se ellers tekst for diskusjon.

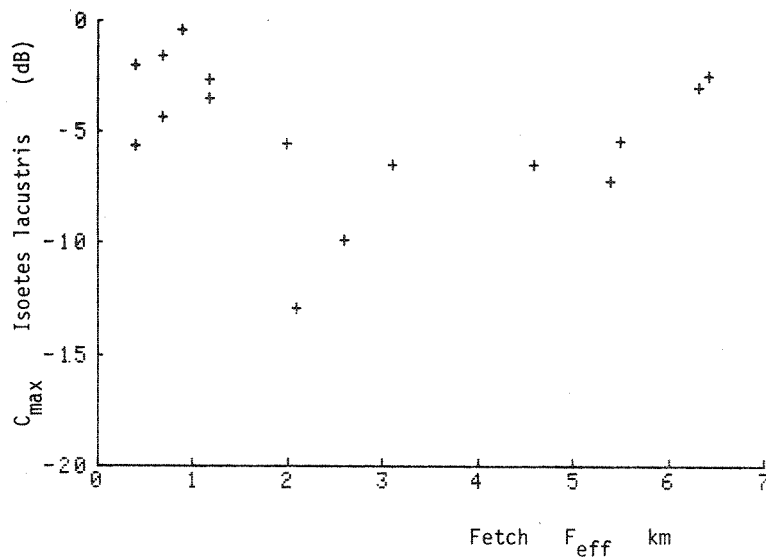


Fig. 9.59. Tyrifjord. Maksimal dekningsgrad C_{max} for Isoetes lacustris mot effektiv fetch F_{eff} . Sambandet er ikke signifikant, med $R^2=0.09$.

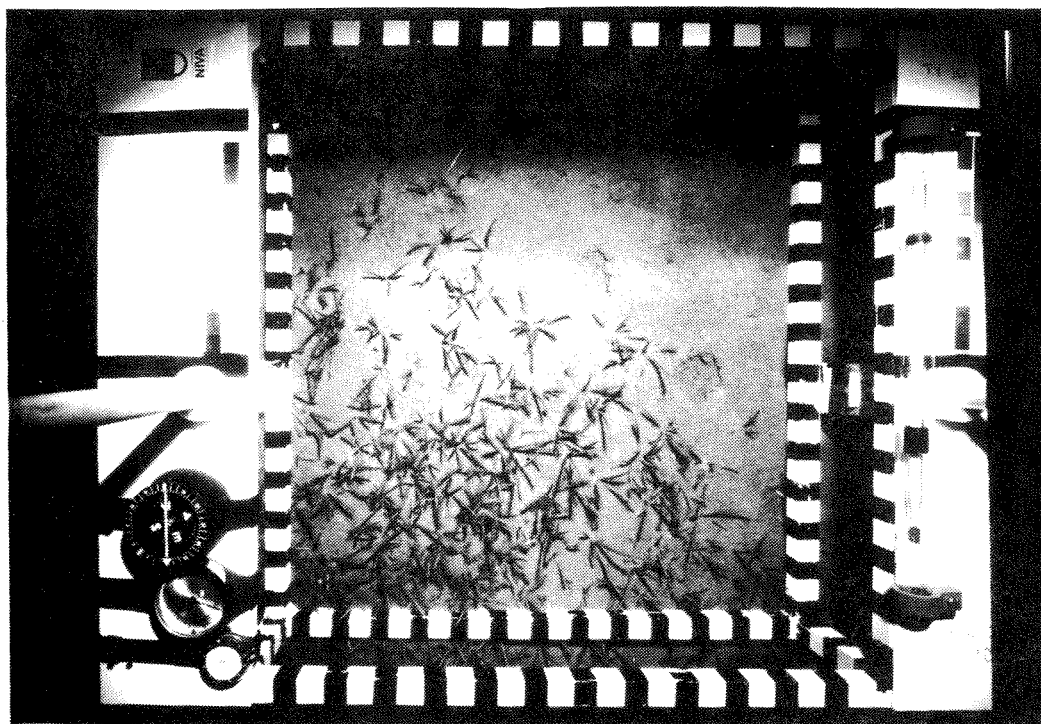


Fig. 9.60. Tyrifjord st. TY 10. Klumpvis fordelt Littorella uniflora.

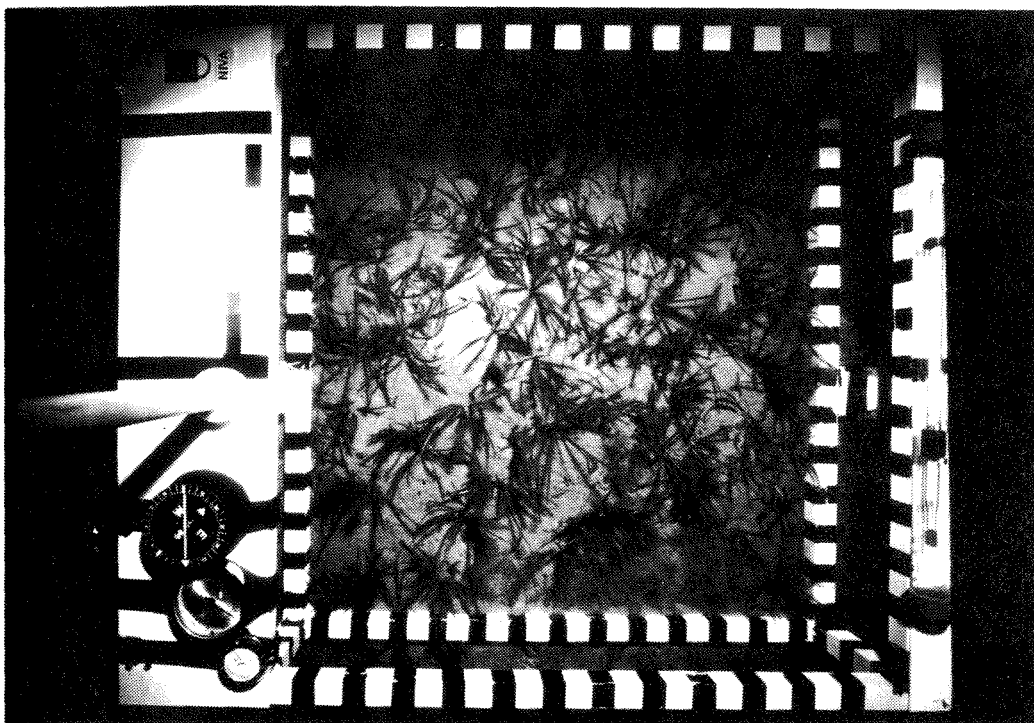


Fig. 9.61. Tyrifjord st. TY 10. Utsnitt av Isoetes lacustris-"eng" med lav klumpningsgrad.

9.10.2. Ordinasjonsresultater og samfunnsstrukturer

Ordinasjon av undervannsvegetasjonen er utført på data fra de fleste stasjonene i Tyrifjorden. For metoder og bakgrunn, se side 53 - 54. I de stasjonsvise beskrivelsene (kap.6) er enkeltresultater gitt sammen med tolkning av ordinasjonen.

Et gjennomgående felles trekk for alle stasjonene er den høye variansandel (eller "forklaringsgrad") på akse nr.1 i ordinasjonen (jfr. tab. 9.11). Denne akse bidrar med 48-93% av totalvariansen i materialet. Variansandel på akse nr.2 ligger adskillig lavere, fra 5 til 35% eller 4-71% relativt av akse nr.1. For de fleste stasjonene utgjør akse nr.2 omkring 20% av akse nr.1. Til sammen gir de to første aksene 72-99% forklaring.

Den høye variansandel på akse nr.1 indikerer at vegetasjonens sammensetning og samfunnsstruktur er respons på én markert miljøgradient. Ved tidligere undersøkelser av undervannsvegetasjon i Norge er liknende forhold funnet (Rørslett 1979b, Faafeng og medarb. 1981). Gradienten ble her identifiseres med 'dyp'.

Settes artenes posisjon langs z-aksen ('dyp') opp mot plasing på ordinasjonsakse nr.1, får vi imidlertid ikke noe klart samband fram i de fleste tilfellene. Dette skyldes antakelig svakheter i de anvendte lineære ordinasjonsmodellene ("involutert" eller ombrettet ordinasjonsakse).

Tab. 9.11. Tyrifjord. Ordinasjonsresultater, stasjonsvis oversikt. Sortert etter økende total "forklaringsgrad" (% variansreduksjon) på akse nr. 1 og 2.

Stasjon	Ordinasjonsresultat % var.reduksjon			Merknad
	Akse nr.1	Akse nr.2	(1+2)	
TY 22	54	18	72	Utløp, strøm
TY 18	48	29	77	Utløp, strøm
TY 3	60	19	79	Innløp, marbakke
TY 9	67	19	86	Marbakke
TY 8	54	35	89	
TY 2	76	13	89	
TY 24	63	17	90	
TY 12	79	13	92	
TY 7	72	12	94	
TY 6	77	17	94	
TY 19	83	11	94	
TY 14	71	24	95	
TY 10	85	14	98	
TY 15	93	5	98	
TY 11	93	6	99	
TY 25	98	2	99	

Samlet forklaringsgrad for de to første aksene i ordinasjonen viser en tendens til å øke på sterkt eksponerte lokaliteter (jfr. fig. 9.62).

Sambandet er ikke statistisk signifikant ($F_{1,12}=2.7$, $R^2=0.18$, $P>0.1$). Ser vi på fig. 9.62 skyldes dette større "heterogenitet" (spredning av ordinasjons-scorene) på de minst eksponerte lokalitetene. Akse nr.1 alene viser omlag samme trend, med noe lavere $R^2(=0.14)$. I samsvar med trenden for akse nr.1 viser akse nr.2 en svak, negativ korrelasjon med eksponeringsgrad (fig. 9.63). Heller ikke dette sambandet er statistisk signifikant ($F_{1,12}=2.5$, $R^2=0.19$, $P>0.1$).

Sett under ett, kan ordinasjonsakse nr.1 (hovedaksen) uten tvil tolkes som en "dybde"-gradient, og akse nr.2 som en "residual"- eller "heterogenitet"-gradient spesifikk for samfunnsstrukturen på hver lokalitet. Materialet antyder at "dybde"-gradienten blir mer utpreget med økende eksponeringsgrad, men det er store utslag på enkelte lokaliteter som tilslører dette generelle sambandet. Artenes plassering på ordinasjonsaksene avspeiler selv ikke direkte denne gradienten, pga. av "involusjon" av ordinasjonaksen (lineær modell).

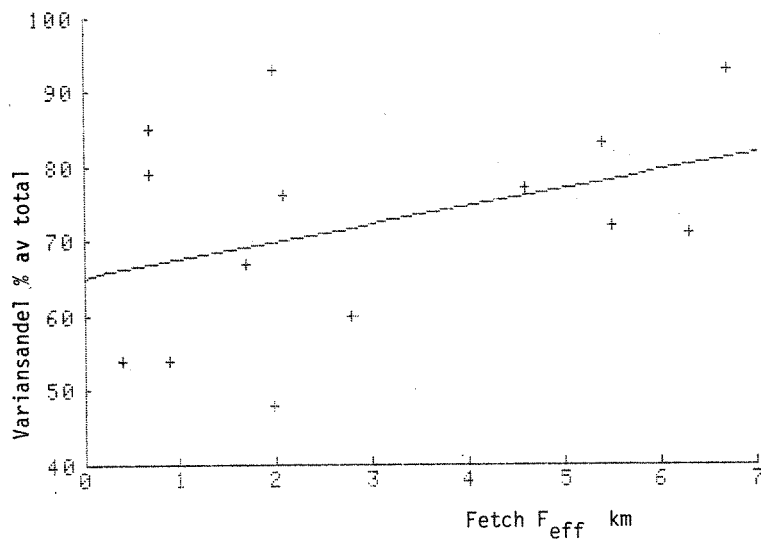


Fig. 9.62. Ordinasjons-score akse nr. 1 mot fetch

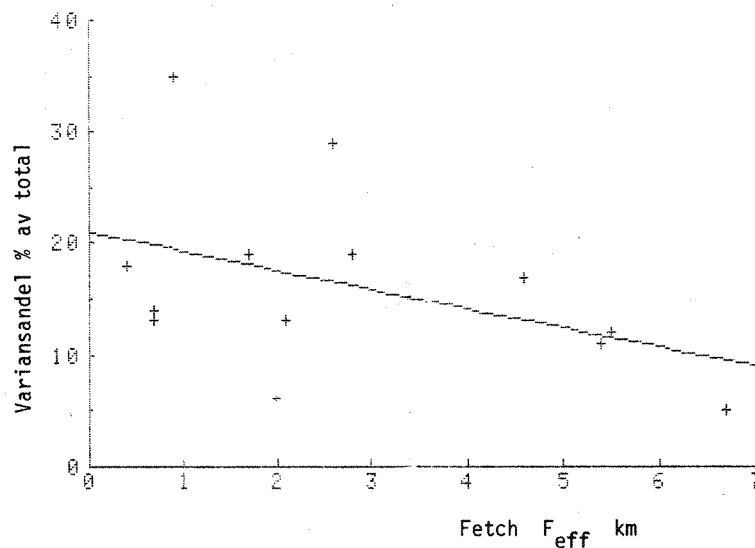


Fig. 9.63. Ordinasjons-score akse nr. 2 mot fetch

Ordinasjonene er utført i "R"-mode, dvs. på relasjonsmatrisene mellom arter. Dette er gjort fordi artstetthet, målt som gj.snitt art/prøve, lå under 3 på alle stasjoner i Tyrifjord. "Q"-type ordinasjon, dvs. ordinasjon av prøvene direkte ved hjelp av artsinnhold, har liten mening for slike data (Rørslett 1979b).

Antall akser i en ordinasjon (dvs. antall egenverdier > 0) er gitt ved $\min(N, P-1)$, hvor N=antall observasjoner og P=antall arter (jfr. Rørslett 1982). Siden antall arter i ordinasjonsberegningene for stasjonene i Tyrifjord lå mellom 4 og 13, var det ventet at antall ekstraherte akser med egenverdier signifikant større enn 0 skulle være få.

Ved alle ordinasjonene utgjorde de to første aksene over 70% av totalvariansen. Denne andel var nær uavhengig av antall arter med i analysen. Variansandel på akse nr. 3 og høyere var svært lav, og i mange tilfelle ikke signifikant forskjellig fra 0. Struktur i undervannsvegetasjonen i Tyrifjord kan derfor representeres ved to relasjonsgradienter, én hovedgradient over dyp og en "heterogenitets"gradient.

Tab.9.12 stiller sammen artenes innbyrdes rangering på hovedaksen i ordinasjonene. Var artenes relasjoner like for alle lokaliteter, burde rangering være omlag den samme overalt. Som tab. 9.12 viser er dette ikke tilfelle. Artene synes å opptre uavhengig.

Tab. 9.12. Ordinasjonsresultater Tyrifjord. Analyserte arter rangert etter plassering på hovedakse (nr.1). Rangnummer for arter med >2 forekomster, sortert etter stigende gj.snittlig nr.

Art/St.	TY	beskyttet										=>								eksponert							
		5	12	22	23	21	10	18	2	9	11	8	3	24	6	7	19	25	14	15							
Epifytter		1	2	4	2	1	4	1	4	2	2	2	3	1	1	2	2	1	2	1							
Isoetes lac.		2	1	7	6	2	1	3	3	1	1	1	5	3	2	1	1	2	3	2							
Ranunc. pelt.		8	-	2	-	-	-	-	-	5	-	-	2	-	-	-	-	4	-	-							
Littorella u.		3	4	1	1	3	9	2	6	4	3	5	4	4	3	6	4	-	8	-							
Myrioph.alt.		5	3	3	3	4	7	4	5	3	5	4	6	5	4	4	3	3	4	3							
Chlorophyc.		6	5	-	5	-	-	9	-	8	9	3	-	2	5	8	-	-	1	-							
Isoetes ech.		4	9	9	4	-	3	8	1	10	4	-	-	-	6	5	7	-	5	-							
Lobelia dort.		-	8	-	8	5	8	-	-	7	6	-	-	-	-	6	-	-	-	-							
Subularia aq.		-	7	10	-	-	2	7	-	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-							
Spongilla lac		10	-	5	7	-	5	4	-	-	7	-	-	-	-	3	-	6	9	-							
Eleoch.acic.		7	6	13	9	6	-	6	-	-	-	-	8	-	-	-	-	-	-	-							
Nitella opac.		9	-	-	-	6	6	-	2	12	-	6	1	6	-	7	-	5	6	4							
Ranunc.rept.		-	-	-	-	-	-	-	-	9	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-							
Elodea can.		11	-	11	-	-	-	-	-	-	-	-	9	-	-	-	-	-	-	-							
Cyanophyc.		-	10	12	10	-	-	-	-	-	-	7	10	-	-	7	-	-	-	-							
Antall arter:		11	10	13	10	6	9	9	6	12	9	7	10	6	6	6	7	6	9	4							

9.11. Nisjespesialisering

Materialet fra Tyrifjord egner seg til å belyse nisjespesialisering hos arter med overlappende dybdenisjer. Dette gjelder spesielt de tre dominerende artene: Isoetes lacustris, Myriophyllum alterniflorum og Littorella uniflora.

Alle de tre artene har dybdefordelinger av samme form, som kan beskrives ved den generelle likningen (9.3). Jfr. også fig. 9.3 til fig. 9.5. Vi ønsker nå å se om artenes nisjer flytter seg parallelt med skiftende miljøfaktor. Mange faktorer må ansees å være tilnærmet likt fordelt på alle stasjoner: dette gjelder vannstandsvariasjoner, vann-temperatur, is- og frostpåvirkning m.v. Lysklima og substrat varierer betydelig fra én stasjon til en annen. Substrat-egenskaper står i relasjon til lokalitetenes eksponeringsgrad. Interspesifikk konkurranse er lite aktuell ved de normalt forekommende plantetettheter i Tyrifjorden.

Som null-hypotese antas at de tre artene påvirkes likt av miljøfaktorer, og dermed viser parallelle forskyvninger av dybdenisjen langs miljøgradientene. Manglende parallelitet betyr at artene har nisjespesialisering, dvs. individuell respons uavhengig av andre arter.

Det følger under nullhypotesen at (1) $z_{g,i}$ er korrelert med $z_{g,j}$ for $g=h$ (øvre), w (tyngdepunkt), n (nedre) og (i,j) varierer over alle arter.

Videre følger at (2) $Y=(z_{g,i}-z_{g,j})=K(x)+A(x)$, hvor x =vilkårlig miljøfaktor, $K(x)$ =konstant spesifikk for x , og $A(x)$ beskriver sambandets generelle form (lineær, ikke-lineær).

Antakelse (1) er testet for $g=(n,w,h)$ med Isoetes lacustris og Littorella uniflora.

Dybde-tyngdepunkt z_w for Isoetes og Littorella er signifikant korrelert med $R^2=61.4\%$ og $F_{1,14}=22.2$ ($P<0.01$). Også øvre grense z_h er signifikant korrelert med $R^2=53.8\%$ og $F_{1,14}=16.3$ ($P<0.01$). Nedre grense var ikke signifikant korrelert for disse to ($R^2=12.8\%$, $F_{1,14}=2.1$, $P=0.1-0.25$).

Det kunne ikke påvises noen signifikante samband mellom Myriophyllum alterniflorum og Isoetes/Littorella ved nullhypotese (1) ($P>0.1$ i alle tilfeller).

Nullhypotese (2) er testet for $g=(n,w,h)$ med Isoetes og Littorella. Siden eksponeringsgrad synes å gi klare utslag i vegetasjonsutvikling (jfr. kap.6) er F_{eff} brukt som 'x' ved hypotese (2).

Differanse $z_h(is,lit)$ viser et svakt signifikant samband med eksponeringsgrad ($R^2=38.8\%$, $F_{1,14}=8.9$, $P\geq 0.01$). Sambandet er "negativt", dvs. differansen blir større på lite eksponerte lokaliteter (fig. 9.64). Differanse $z_w(is,lit)$ korrelerer ikke signifikant med eksponeringsgrad ($P>0.2$). Derimot er differanse $z_n(is,lit)$ klart signifikant korrelert med eksponeringsgrad, med $R^2=83.3\%$, $F_{1,11}=54.7$ ($P<0.001$). Sambandet er "positivt" som vist på fig. 9.65, dvs. større differanse på sterkt eksponerte lokaliteter.

Heller ikke ved nullhypotese (2) kunne dybdeparametrene for Myriophyllum alterniflorum relateres til Isoetes/Littorella ($P > 0.1-0.2$ i alle tilfeller).

Konklusjon på de viste samband er at Myriophyllum alterniflorum opptrer helt uavhengig av Isoetes og Littorella. Denne arten har dermed en spesialisering i dybdenisjen som må styres av andre faktorer enn de som er operative for Isoetes og Littorella.

Dybdenisjene til Isoetes lacustris og Littorella uniflora viser en generell parallelitet (hypotese (1)) for $g=(h,w)$ men ikke for $g=(n)$, dvs. dypvannsdelen av disse artenes nisje influeres ulikt. Her er artene nisje-spesialiserte. Under hypotese (2) er det signifikante samband for $g=(h,n)$ men ikke for $g=(w)$. Siden sambandet for $g=(h)$ og $g=(n)$ går i hver sin retning, tyder dette klart på individuelle responser også i dette tilfellet.

Sammenliknes disse resultatene med ordinasjon av artssamband (jfr. diskusjon side 238) framkommer den samme konklusjon: artene i undervannsvegetasjonen opptrer klart individuelt. Det er lav "sosiologisk" binding mellom artene, også i de tilfelle der artenes dybdenisjer overlapper helt.

Den lave sosiologisk affinitet mellom artene i vannvegetasjonen ble påpekt allerede av Almquist (1929), som imidlertid ikke framla noe kvantitativt belegg for sin antakelse. Swindale og Curtis (1957) kom fram til at vannvegetasjonen i en rekke Wisconsin-innsjøer vanskelig lot seg gruppere i diskrete "samfunn", men at artene fulgte mer individuelle fordelinger.

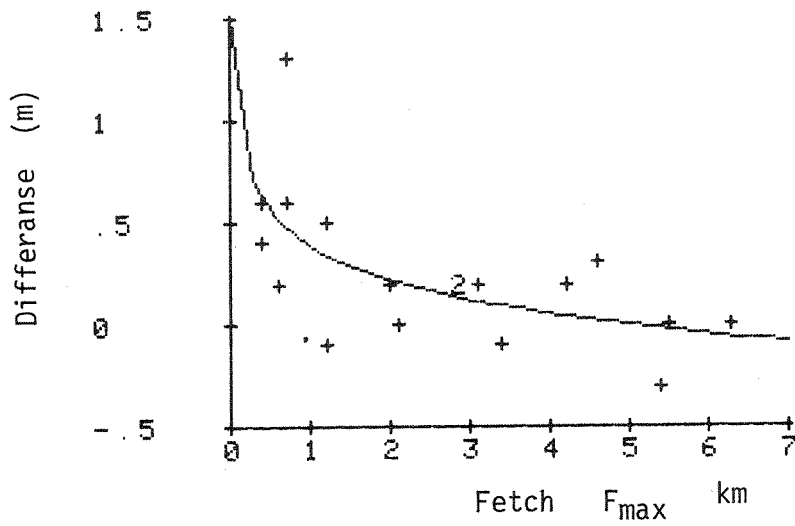


Fig. 9.64. Tyrifjord. Differanse i øvre dybdegrens for Isoetes lacustris og Littorella uniflora mot lokalitetenes eksponeringsgrad.

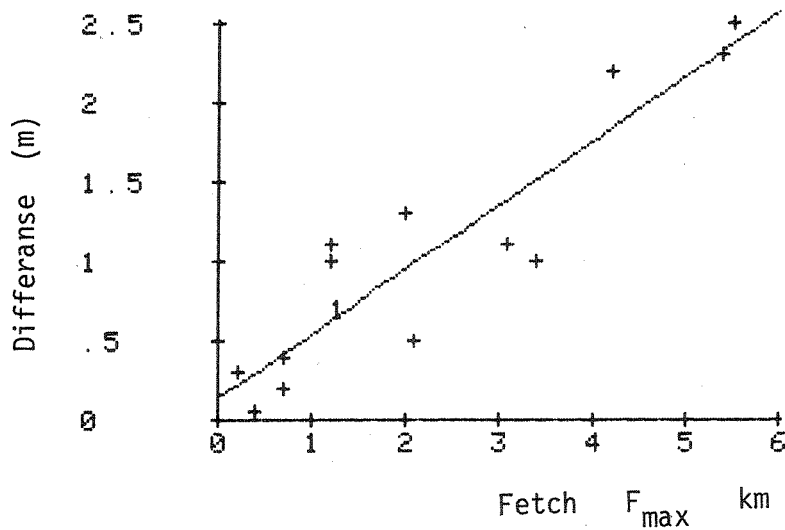


Fig. 9.65. Tyrifjord. Differanse i nedre dybdegrens for Isoetes lacustris og Littorella uniflora mot lokalitetenes eksponeringsgrad.

9.12. Kvantitative tidsendringer og årstidsvariasjoner

9.12.1. Årstidsvariasjoner

Artene i undervannsvegetasjonen følger ulike variasjonsmønstre gjennom året. Flere av isoetide-artene i Tyrifjorden er "vintergrønne" og overvintrer i rosett-stadiet. Dette gjelder: Lobelia dortmanna, Littorella uniflora, Isoetes lacustris og Lechinospora. Forholdet er velkjent fra andre innsjøer (Wium-Andersen 1971, Sand-Jensen 1978, Moeller 1978). Det er påvist aktiv vekst også gjennom vintersesongen bl.a. for Littorella uniflora (Sand-Jensen 1978), men på et meget lavt nivå sammenliknet med sommerhalvåret. I følge Moeller (1978) kan overvintring være et "hjelpemiddel" for Lobelia dortmanna til å konservere begrensede næringsstoffer i den intakte del av biomassen (60% av midtsommer-maksimum).

Blant de øvrige undervannsartene er det mer sjelden å finne "vintergrønne" arter. Ett eksempel er Elodea canadensis (Boylan og Sheldon 1976, Faafeng og medarbeidere 1981, 1982).

De fotografiske observasjonene er gjort hovedsaklig i sommerhalvåret, fra begynnelsen av mai til oktober/november. Vårobservasjonene viste at epifyttiske alger da hadde stor forekomst, spesielt på arter med sterkt redusert vitalitet ved dette tidspunktet (f.eks. Myriophyllum alterniflorum). Midtsommers (juli-august) var generelt forekomst av epifytter mer beskjeden, men økte seinere på året. Tilvekst av nye blad på isoetide-artene Isoetes lacustris og Littorella uniflora ble observert gjennom hele sommerhalvåret, i samsvar med resultater i Sand-Jensen (1978).

9.12.2. Kvantitative tidsendringer på faste prøveflater

Faste prøveflater ble satt opp på flere av stasjonene i Tyrifjorden (st. TY 2, TY 3, TY 9 og TY 19). Prøveflatene ble avmerket med staker slått ned i bunnen, slik at det samme bunnarealet kunne fotograferes ved gjentatte prøvetakinger. Det viste seg at stakene i øvre dybdeområdet, fra 0.5-1.5m dyp, lett ble revet opp etter en tid. Antakelig skyldes dette isskuring i dybdeintervallet. På noen stasjoner var det også problematisk å finne igjen merkepunktene. Stakene ble re-fotografert med 1-3 års mellomrom.

Grunnet de metodiske problemene er materialet på tidsendringer i Tyrifjord noe begrenset i omfang. Resultatene er imidlertid nokså sammenfallende stasjonene imellom, og skal kort kommenteres.

Alle undersøkte stasjoner viser at vegetasjonen skifter markant i vegetasjonsmengde over tid. Endringer i dekning utgjør i flere tilfelle ± 10 dB eller mer. Datamaterialet antyder at de største endringene (størst "ustabilitet") er i henholdsvis øvre og nedre del av samfunnets dybdenisje. Stasjon TY 3 utmerker seg ved gjennomgående store kvantitative endringer langs hele dybdegradienten. Dette stemmer godt overens med stasjonens spesielle trekk (stor grad av sediment-omflytning); som her tidligere er påvist å influere samfunnets totale dybdefordeling, forekomst av døde planter og løsrevne skudd.

Datamaterialet er for sparsomt til å slutte hvorvidt stasjoner med sterk eksponering (TY 19) skiller seg fra stasjoner med moderat eksponering (TY 9). Det er en tendens til størst endring på dypt vann for den sterkt eksponerte stasjonen (TY 19), og på grunt vann for den

moderat eksponerte stasjonen (TY 9).

Selv om vegetasjonen på ett gitt punkt åpenbart varierer betydelig over nokså korte tidsrom (1-3 år), er samfunnets samlede forekomst tilnærmet stabil over dybdegradienten. Dette kommer klart fram i fig. 9.69 hvor dybdefordelingen av Isoetes lacustris er gitt på samme stasjon for to ulike år.

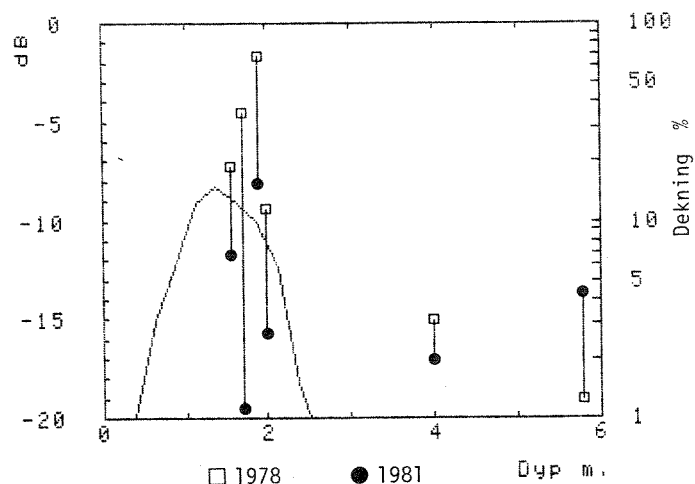


Fig. 9.66. Tyrifjord st. TY 3. Endringer i faste prøveflater 1978-81.

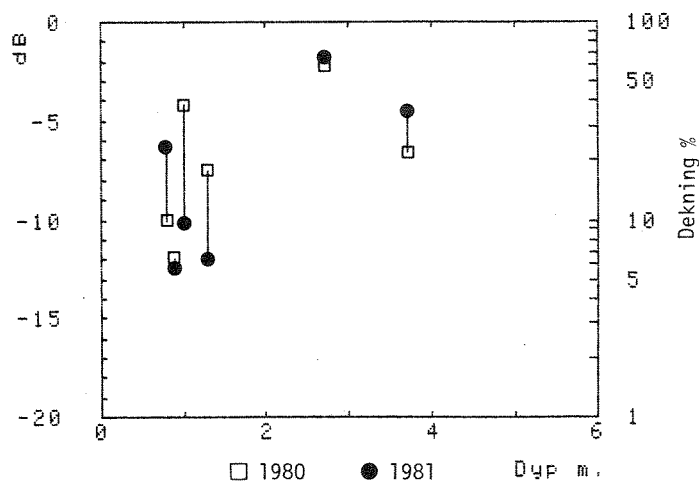


Fig. 9.67. Tyrifjord st. TY 9. Endringer i faste prøveflater 1980-81.

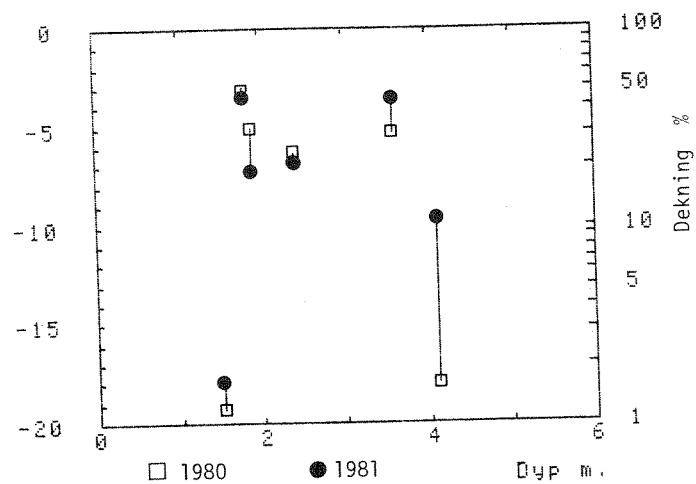


Fig. 9.68. Tyrifjord st. TY 19. Endringer i faste prøveflater 1980-81.

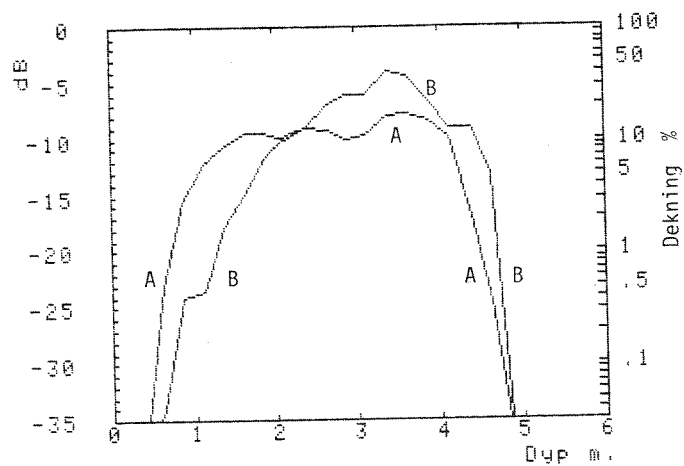


Fig. 9.69. Tyrifjord st. TY 19. Dybdefordeling av *Isoetes lacustris*. (A):1980, (B):1981.

9.13. Sammenfatning og konklusjoner

9.13.1. Tyrifjord : sammenfatning

9.13.1.1. Om datagrunnlaget

Tyrifjord er en artsrik innsjø etter norske forhold, med ialt 34 registrerte vannboende arter (tab.5.1). Langt de fleste av disse artene er imidlertid sjeldne i denne innsjøen. På det stereofotografiske bildematerialet forekommer bare 21 av de 34 artene (samt ferskvannssvamp og ulike grupper av bentiske og epifyttiske alger). Denne artsmessige underrepresentasjon på bildematerialet har to ulike, men til dels sammenfallende årsaker:

- Mindre god dekning av gruntvannsområdet (0-0.5m).
- De manglende artene er stort sett gruntvannsbundne og/eller svært sjeldne.

Denne skjevhet i prøvematerialet betyr lite for helhetsvurdering av Tyrifjordens vegetasjon, selv om den slår uforholdsmessig sterkt ut med hensyn på artsantallet, fordi det er stort sett eroderte, vegetasjonsfrie strandområder som er noe underrepresentert. Det skal også nevnes at noen arter bare ble observert på bildematerialet, og ikke funnet ved feltarbeidet forøvrig.

9.13.1.2. Vegetasjon : karakteristiske arter

Tyrifjordens undervannsvegetasjon preges fullstendig av et lite utvalg nøysomme arter, hvor isoetiden Isoetes lacustris inntar hovedrollen. Tre arter : I.lacustris, Myriophyllum alterniflorum og Littorella uniflora utgjør alene ca. 2/3 av alle observasjoner. Disse tre artene har dessuten gjennomgående den høyeste relative dekningsgrad av samtlige arter.

9.13.1.3. Dybdefordeling av vegetasjonen

Høyere vegetasjon i Tyrifjord er med få unntak bundet til dybdeområdet 1-4m. Dypest vokser kransalgen Nitella opaca, som ble funnet på 15.8m dyp. Større mengder av denne arten finnes imidlertid på langt grunnere vann, ned til omlag 7m dyp. Blant karplantene er Elodea canadensis her, som ellers i liknende innsjøer, den art som trenger lengst ned (til 6.0m). Kvantitativt sett spiller imidlertid E.canadensis liten rolle i Tyrifjord. Andre dyptvoksende arter er Myriophyllum alterniflorum (til 5.6m) og Isoetes lacustris (til 5.0m). Bare I.lacustris har større betydning under 3-3.5m dyp, hvor denne arten kan bli enerådende og danne tette enger med opp mot 100% dekning.

Sett alle arter under ett, finnes mer enn 90% av vegetasjonen på dyp mindre enn 4.2m, og mindre enn 10% finnes grunnere enn 0.9m. Samlet tyngdepunkt for vegetasjonsforekomst i Tyrifjord ligger ved 2.3m dyp.

9.13.1.4. Arealdekning av undervannsvegetasjonen

Dybdeområdet 0-6m utgjør omlag 22.1 km² i Tyrifjord. Gjennomsnittlig dekning av undervannsartene i dette dybdeintervallet er 16.1% (-7.9 dB). Dybdeområdet 1-4m har en høyere gjennomsnittlig dekning, 27.0% eller -5.7 dB.

9.13.2. Steinsfjord

Steinsfjord er antakelig den rikeste innsjø i Norge, hva antall av reint vannboende arter angår. Samlet artsantall er 76, hvorav 36 arter er klart akvatiske (gruppene isoetider, elodeider, nymphaeider og lemnider). Innsjøen huser flere sjeldne eller plantegeografisk sett merverdige arter: Elodea canadensis, Najas flexilis, Nitella confervacea, Potamogeton crispus og P. panormitanus som noen eksempler.

Tallmessig er elodeidene den største gruppen i Steinsfjord når helofytt-elementet holdes utafør. Floristisk sett er Steinsfjord en utpreget "Potamogeton"-sjø, preget av meso-eutrofe arter. Overvannsvegetasjonen (helofytter i vid forstand) spiller en relativt beskjeden rolle i Steinsfjord, sammenliknet med det som er vanlig for meso-eutrofe innsjøer i Sør-Norge. Dette henger sammen med strandlinjas steinete natur og vindeksponering. Helofyttene Phragmites australis og Equisetum fluviatile danner større bestand i bukter med finpartikulær bunn.

9.13.2.1. Vegetasjon: karakteristiske arter

Vannvegetasjonen i Steinsfjord er preget av stor diversitet. Det er en rekke arter som er til stede i betydelige mengder. Vanligste arter (fram til 1981) var Najas flexilis, smalbladete Potamogeton-arter, kransalger og Elodea canadensis. Etter 1981 er Elodea den dominerende art over hele innsjøen og i alle dybdeområder.

9.13.2.2. Vegetasjonens dybdefordeling

Gjennomgående viser undervannsvegetasjonen i Steinsfjorden det samme fordelingsmønster som i Tyrifjorden. På grunt vann er det lite vegetasjon, noe som har samband med mangel på finpartikulært substrat langs store deler av strandlinja.

Kvantitativt sett spiller bentiske alger, særlig grønnalgen Cladophora aegagrophila, en stor rolle i Steinsfjord. Inklusive algene finnes 90% av vegetasjonsmengden grunnere enn 5.3m, og mindre enn 10% grunnere enn 1.3m. Tyngdepunktet for det totale bunnsamfunnet ligger ved 3.4m dyp. Holdes de bentiske algene utafør, finnes 90% av plantemengden grunnere enn 4.2m, og mindre enn 10% grunnere enn 0.9m, med et tyngdepunkt ved 2.65m dyp.

Steinsfjord har langt fler dypvannsarter enn Tyrifjord. I alt 10 arter forekommer med dybdegrense mellom 4 og 6m (4 i Tyrifjord). Dypest av karplantene går Najas flexilis (til 6.0m), Elodea canadensis (til 5.9m inntil 1980, seinere funnet til omlag 7m dyp), Potamogeton berchtoldii (til 5.8m) og Callitriche autumnalis (til 5.2m).

9.13.2.3. Arealdekning av vegetasjonen

Dybdeområdet 0-6m utgjør omkring 4.6km² i Steinsfjord. Gjennomsnittlig dekning av undervannsvegetasjon i dette dybdeintervallet er 22.5% (-6.5 dB). I dybdeområdet 1-4m er gjennomsnittlig dekning 29.7% (-5.3 dB). Det er derfor helt ubetydelige forskjeller mellom Tyrifjord og Steinsfjord når det gjelder undervannsvegetasjonens kvantitative utvikling, bedømt etter dekningsgrad. Biomasse-estimerer for artene i Steinsfjord mangler, men det er grunn til å anta at vegetasjonen er noe mer produktiv i denne innsjøen enn i Tyrifjord.

9.13.3. Konklusjoner

Innsjøenes tilstand i dag

De to undersøkte innsjøene, Tyrifjord og Steinsfjord, er bedømt etter den høyere vegetasjonen to klart ulike innsjø-typer. Tyrifjorden stemmer i de fleste vegetasjonstrekk vel overens med "Lobelia"-sjøtypen (Samuelsson 1925), og må regnes for å være en nokså klart oligotrof innsjø. Vegetasjonsforekomst i denne innsjøen begrenses av reint fysiske faktorer, som strendenes eksponeringsgrad og mangel på egnet vekstsubstrat i visse dybdeområder.

Steinsfjord tilhører "Potamogeton"-sjøtypen og er ifølge sin høyere vegetasjon en utpreget mesotrof innsjø. Den massive invasjonen av Elodea canadensis (vasspest) synes å ha endret innsjøens fosforomsetning radikalt, og kan gi opphav til en kraftig sekundær-eutrofiering.

Vegetasjonsendringer

For Steinsfjordens vedkommende kan en detaljert analyse av vegetasjonsendringer gjennom tid gjøres, siden det foreligger gode eldre data på vegetasjonen.

Tilgroing med overvannsvegetasjon har funnet sted, men synes å ha nokså lite omfang. Årsak til dette er først og fremst mangel på egnet substrat i strandsonen. De store endringer i undervannsvegetasjonen siden 1930-åra kan entydig korreleres til økende sedimentering og større næringstilførsel (begynnende eutrofiering). Dette har gitt en forskyvning fra Isoetes lacustris-samfunn til et næringskrevende "linear-leaved" samfunn dominert av Najas flexilis, Callitriche autumnalis og smalbladete Potamogeton-arter. Elodea canadensis inngår nå også som en "naturlig" del av dette samfunnet.

Bestemmende miljøfaktorer

Vannvegetasjonens forekomst, kvantitativt og langs dybdegradienten, bestemmes av dels fysiske, dels vannkvalitetsmessige faktorer. Det er klare indikasjoner på betydningen av vannkvalitet, særlig innhold av bikarbonat, for de vegetasjonsmessige ulikheter mellom Tyrifjord og Steinsfjord. Dette forholdet er også tidligere antydnet, bl.a. av Seddon (1972) og Hutchinson (1975). Siden Tyrifjord og Steinsfjord i spredningshenseende er ett felles system for vannplantene, kan betydning av bikarbonat-faktoren identifiseres med større sikkerhet enn det ellers er mulig ved regionale undersøkelser. Næringsstatus alene i vannmassene synes derimot ikke å være et hinder for etablering av isoetidevegetasjon i den mesotrofe Steinsfjorden (jfr. Seddon (1965)).

Artenes dybdefordelinger er påvist å følge generelle mønstre langs dybdegradienten. Avtak i plantemengde med økende dyp er signifikant korrelert med sannsynlighet for relativ lysintensitet under ett (arts-)spesifikt nivå. Denne modellen impliserer et dobbeltlogaritmisk avtak mot dyp, og er verifisert ved data for Isoetes lacustris. Nedslamming av plantene modifierer betydning av lysfaktoren på beskyttede og moderat eksponerte lokaliteter.

Den øvre gruntvannsdal av artenes dybdenisje influeres av faktorer som til dels er sterkt innbyrdes korrelert. Såvel substrat (grad av stein- og grovmateriale) som fysisk erosjons"stress" er korrelert med eksponeringsgrad. Dette faktor-komplekset gir en fysisk hindring for vekst i strandsonen og på grunt vann. I det samme dybdeområdet er effekten av tørreleggings- og isskurings"stress" også størst. Ved beregninger er det vist at "stress" fra isskuring er større enn "stress" fra tørrelegging innen et gitt dybdeområde. Sumeffekt av de omtalte faktorene er en "sammentrykking" av artenes realiserbare nisjer i det øvre området, opp mot grunt vann. Dette gjør at mange arter tilsynelatende er assosiert, siden hele eller deler av dybdenisjen er overlappende. Ved detaljanalyse av fordelingsmønstre er det påvist at de enkelte artene har individuell respons til miljøfaktorene, slik at de ikke danner noen form av "samfunn" med konstant oppbygging og forutsigbar indre struktur. Langs dybdegradienten danner artene et "kontinuum".

10. VASSPEST I TYRIFJORD OG STEINSFJORD

10.1. Vasspestens spredningshistorie og spredningsmåte

Vasspest (*Elodea canadensis* Michx., fam. Hydrocharitaceae) er en fler-årig undervannsplante, som egentlig er hjemmehørende i Nord-Amerika (nordlige deler av USA og Kanada, St. John 1964). I løpet av de siste 150 år er planten spredt til nye verdensdeler, bl.a. Europa og Australia (Sculthorpe 1967). Denne spredningen er skjedd direkte eller indirekte ved mennesket. Vasspest er en særbu plante med adskilte hun- og hanplanter, og i Europa er det bare kjent hunplanter. All formering i de nye etableringsområdene skjer derfor vegetativt.

Vasspest har lange, skjøre undervannsstengler, som greiner seg rikt når planten når opp til vannoverflaten. Stenglene brekker lett ved bølgeaktivitet, båttrafikk m.v. Selv små deler av en stengel kan slå rot og gi opphav til nye kolonier. Senhøstes og om vinteren dannes spesielle vinterskudd (turioner) ved basis av stenglene, og disse brekker lett av og kan således også gi opphav til spredning av arten. Der planten er kommet inn i et vassdrag skjer spredningen nedstrøms nokså hurtig. Til nye vassdrag skjer spredningen mest ufrivillig med menneskelig hjelp, ved flytting av båter, fiskeredskap m.v.

Vasspest ble først registrert i Norge 1925 (Østensjøvatn ved Oslo). Den norske utbredelsen er konsentrert i Østlandsområdet (fig. 5.2), hvor vasspest forekommer i tre hovedområder

- a) Oslo-Bærum, med spredning fra den opprinnelige forekomsten i Østensjøvatn (etter 1925, de fleste lok. etter 1965)
- b) Hadeland og Drammensvassdraget - Randsfjord, Tyrifjord og Steinsfjord, med spredning fra Jarevatn (fra omkring 1955-60)
- c) Nitelva, med spredning fra Harestuvatn (fra 1980)

Det er noen spredte forekomster utenfor hovedområdene med uklar spredningshistorie. Opplysninger om funn av vasspest i Norge er publisert av Holmboe (1930), Rørslett (1969, 1977), Lye (1971), Hongve (1973) og Faafeng m.fl. (1981, 1982).

10.2. Forekomst i Tyrifjord og Steinsfjord

Den registrerte utbredelsen av vasspest i Tyrifjord-komplekset er vist på fig. 10.2 og fig. 10.3. De tidligste registreringene i selve Tyrifjorden stammer fra 1976 (Rørslett 1977), men planten har antakelig kommet inn ett-to år tidligere. Siden vasspest invaderte Tyrifjord og Steinsfjord mens basisundersøkelsene pågikk, fikk man en enestående sjanse til å følge plantens spredning i detalj.

Forekomstene i selve Tyrifjord viser meget klar sammenheng med strømningsmønstre i innsjøens overflatelag. Vasspest har kommet inn fra Storelva, og fulgt hovedstrømmen ned mot utløpet ved Vikersund. Som det kunne ventes ut ifra det teoretisk beregnede strømningsmønster (Tjomsland 1982) har også vasspesten fulgt en sidestrøm inn mot Steinsfjord. Dybdefordelingen er vist i fig. 10.4; her framgår det at vasspest forekommer ned til omlag 6m dyp.

Vasspest etablerte seg i utløpsområdet ned mot Vikersund fra 1977-78, og større kolonier forekom her fra 1980. Nedstrøms Vikersund, i Bergsjøen, var store områder dekket med vasspest etter 1980-81.

I gruntvannsområdet inn mot Steinsfjord dukket vasspest opp en rekke steder i perioden 1978-80, hvor våre undersøkelser pågikk. Stort sett dreide det seg om lokale bestand som ikke fikk større omfang. Helt inn mot Sundvollen fikk vasspest bedre "fot"feste, og det har her bygd seg opp større kolonier 1980-81.

I Steinsfjorden har vasspest spredt seg meget hurtig fra 1979 av. Dette er vist på fig. 10.3. Fram til 1980 forekom de største mengdene sør i Steinsfjorden, men etter 1981 ser vi at planten finnes omkring hele innsjøen.

Vasspest i Tyrifjord ser ikke ut til å bli noe større problem, men lokalt på gunstige steder kan man få besværlige mengder av planten. Etter våre feltobservasjoner å dømme, opptrer vasspest i selve Tyrifjord nokså kort tid i større mengde på én lokalitet, og går så markert tilbake i kvantitet. Ett eksempel på dette er stasjon TY 5 (Frognøya, Breivika) hvor vasspest dannet en stor massebestand i 1979. Denne kolonien var nær fullstendig brutt sammen i 1980, og det ble ikke funnet spor av planten i 1981 (ikke dykking dette året).

Steinsfjord på den annen side har gitt vasspest særlig gunstige vekst-vilkår, som omfanget av de begrodde områdene klart viser. Dette blir diskutert på side 253 - 256.

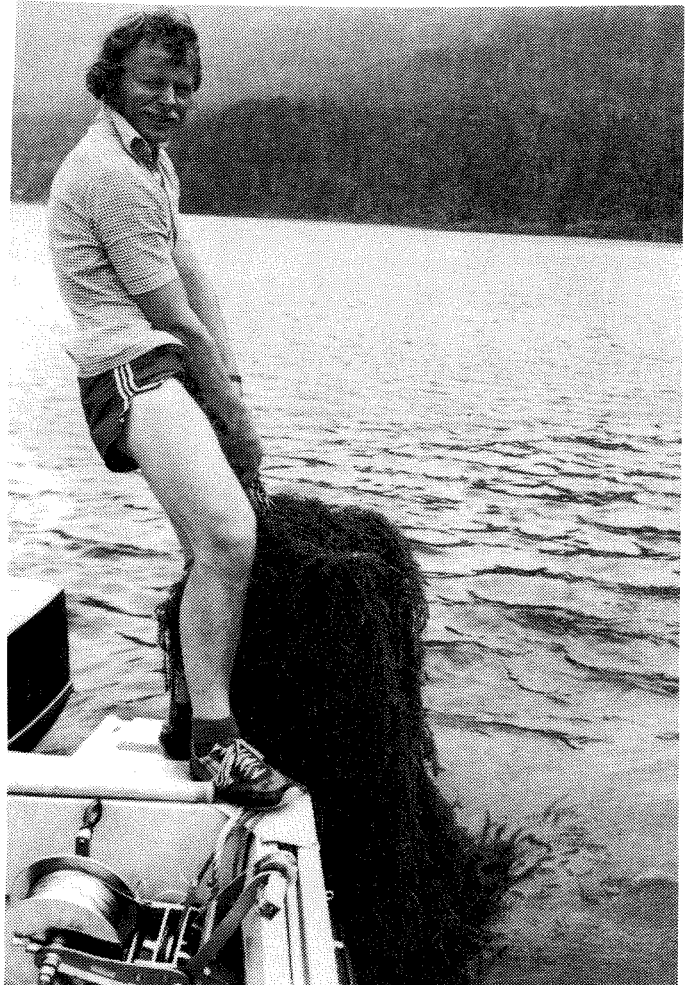


Fig. 10.1. Steinsfjord 1981.

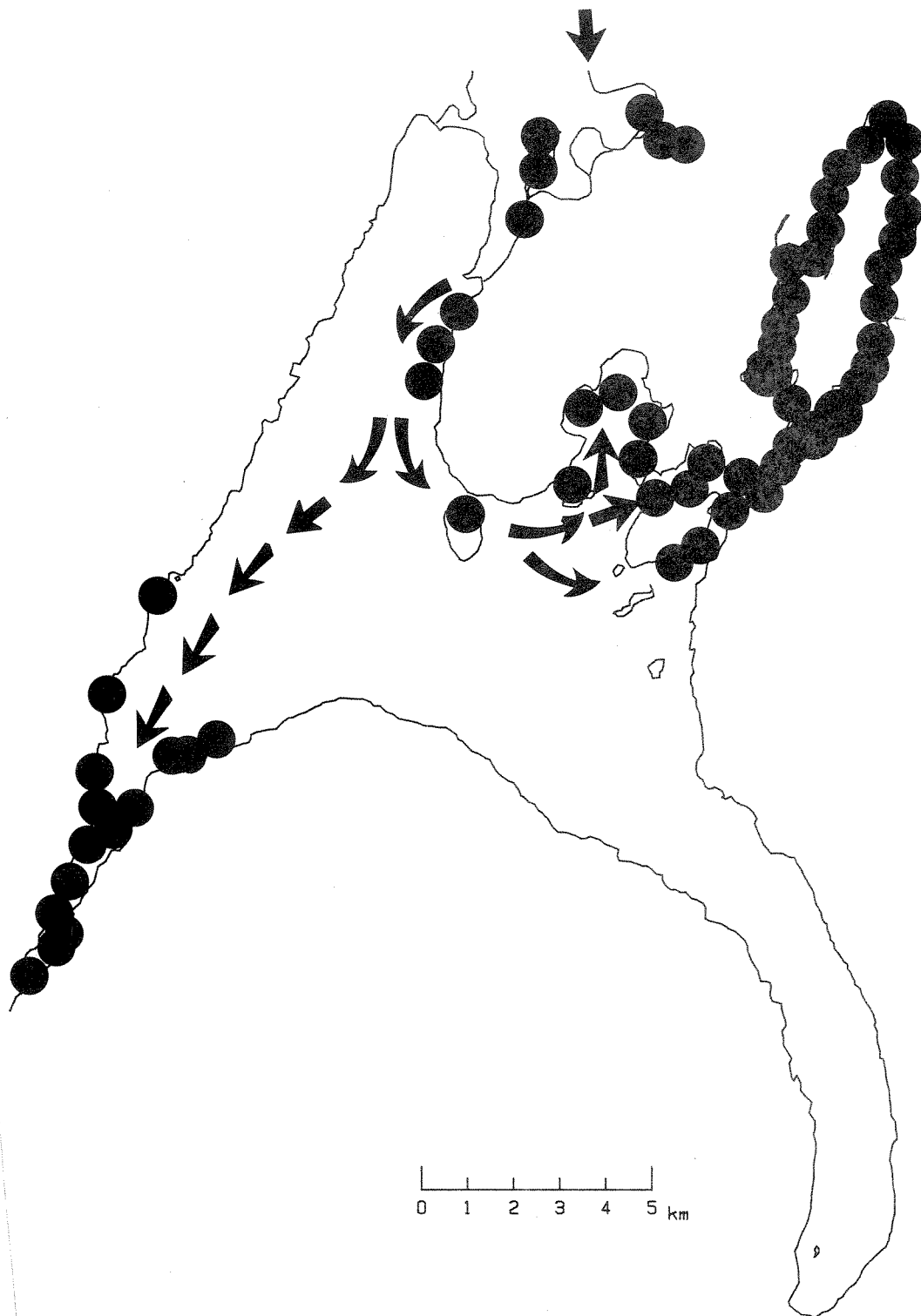


Fig. 10.2. Registrerte observasjoner 1976-82 av vasspest i Tyrifjord og Steinsfjord. Pilene markerer de observerte spredningsveiene

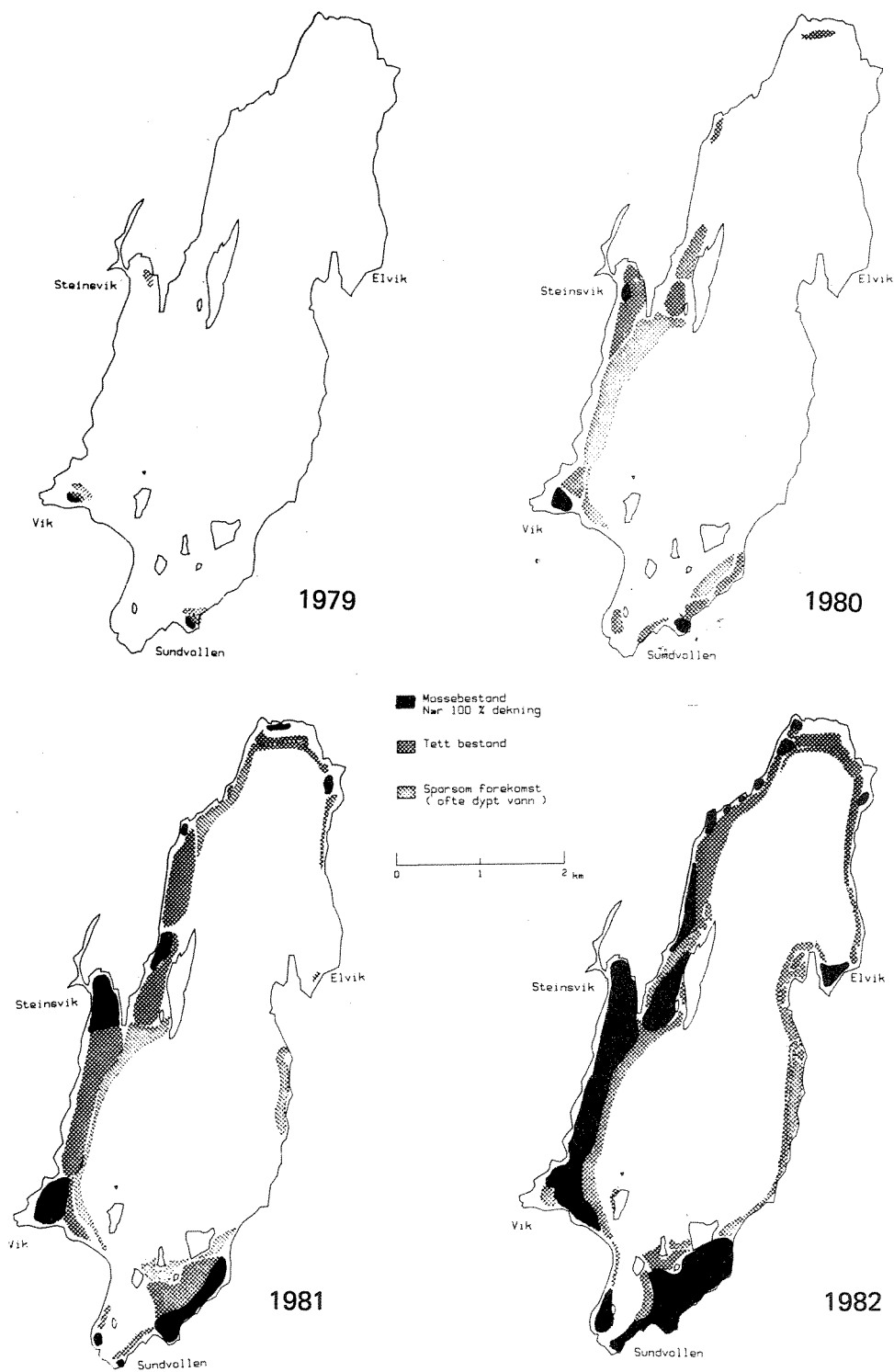


Fig. 10.3. Tidsutviklingen av vasspest i Steinsfjorden.

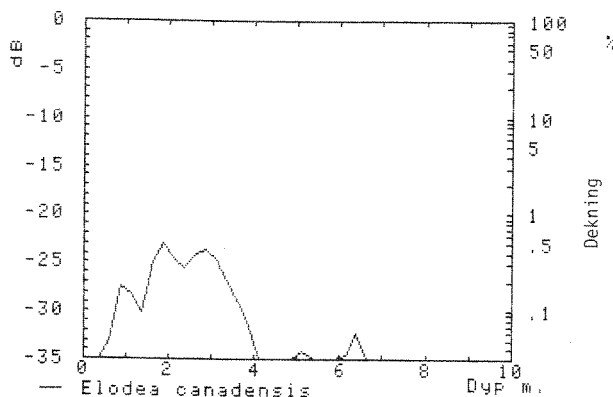


Fig. 10.4. Tyrifjord. Dybdefordeling av vasspest 1978-81. Basert på stereofotografiske data.

10.3. Vasspest i Steinsfjord

Tidsutviklingen av vasspest i Steinsfjord er fulgt ved fotoregistreringer 1979-80 og kartlegging fra båt (1979-82). Resultatet er vist i fig. 10.3. Observasjonene er gruppert i bestandstyper (tynn, tett, massebestand) og arealberegnet ved hjelp av EDB. På grunnlag av bestandsklassifiseringen er så totalbiomassen beregnet for hvert år. NIVAs observasjoner (tab. 10.1) viste at vasspest forekom over c. 0.1km^2 i 1979, og ekspanderte til 3.64km^2 i 1982. Massebestandene av vasspest, dvs. områder som er tilnærmet ugjennomtrengelige, utgjorde 1.9km^2 i 1982. På bakgrunn av kunnskap om plantens veksthastighet har vi laget en prognose for 1983 som antyder at massebestandene vil forekomme over omlag 2.3km^2 . Totalarealet av vasspest i 1983 vil imidlertid bli omlag som i 1982, dvs. 3.7km^2 .

Steinsfjord har en fri vannoverflate på 13.9km^2 . Vasspest forekommer over 26% av innsjøens areal, og dekker nå 76% av arealet for dybdeintervallet 0-6m. Massebestandene dekker alene 40% av bunnareal i dette dybdeintervallet. Under 6m dyp er forekomsten av vasspest minimal. Ved registrering fra båt i 1982 ble det gjort funn av vasspest på omlag 7m dyp, men denne dybdeverdien er noe usikker pga. vanskelige observasjonsforhold.

Tab. 10.1. Steinsfjord. Arealdekning og anslått biomasse av vasspest.

År	Data- grunnlag	Bestandstype km			Total- areal km	Total biomasse tonn tørrv.
		Tynn	Middels	Masse-		
1977	prognose				< 0.01	< 0.01
1978	prognose				< 0.05	< 0.5
1979	obs.1+2	0.06	0.03	< 0.01	0.10	9.3
1980	obs.1+2	0.75	0.52	0.06	1.33	125
1981	obs. 2	0.73	1.34	0.51	2.59	450
1982	obs. 2	0.66	1.08	1.90	3.64	1000
1983	prognose	0.60	0.85	2.22	3.70	1150

obs.1: stereofotografering
 obs.2: registreringer fra båt

Dybdefordelingen av vasspest 1979-80 i Steinsfjord er vist i fig. 10.5. Vasspest koloniserer dybdeintervallet 0-6m, med tyngdepunkt ved 2.7m dyp. I fig. 10.5 er den anslåtte dybdefordelingen for 1982 også lagt inn, og det framgår at planten har "fylt" dybdenisjen fullstendig ved dette tidspunktet.

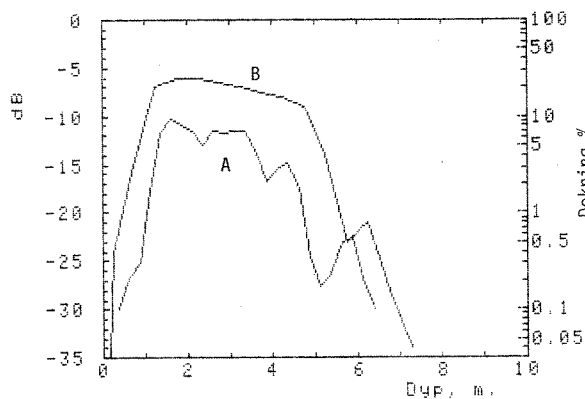


Fig. 10.5. Steinsfjord. Dybdefordeling av vasspest (A):1979-80, basert på stereofotodata, (B):1982, estimert fra kartlegging med båt.



Fig. 10.6. Steinsfjord, indre del av Viksvik 1981. Store områder dekket av tette vasspestkolonier. Denne bestanden "kollapset" våren 1982.



Fig. 10.7. Steinsfjord 1981. Langs strendene ligger løsrevne vasspestplanter i store "voller".

10.4. Konsekvenser av vasspest-forekomsten i Steinsfjord

Den store forekomsten av vasspest i Steinsfjord har betydelige konsekvenser for almenhetens daglige bruk av innsjøen. Bading, sports- og garnfiske, båt-trafikk og krepsing er aktiviteter som påvirkes negativt ved den nåværende situasjonen. Rent estetisk oppleves de overgrodde områdene som klart negative.

Faglig sett overskygges problemene nevnt ovenfor av faren for en sekundær eutrofiering ("indre gjødsling") i Steinsfjord, pga. av vasspestens innflytelse på fosfor-omsetning i økosystemet. Dette problemkomplekset ble tatt opp av Berge og Rørslett (1980), som viste at vasspest muligens kunne få stor innvirkning på Steinsfjordens fosforbudsjett. Vasspest tar opp store mengder fosfor fra bunn-sedimentene, som tidligere ikke har vært tilgjengelige for andre biologiske komponenter i Steinsfjord. Ved nedbrytning og råtning av vasspestbiomassen blir (ukjente) deler av dette fosforet frigjort og gir opphav til øket algeproduksjon.

10.5. Fosfordynamikk og vasspest i Steinsfjord

Biomassedata fra tab. 10.1 er koplet sammen med tilgjengelige data om fosforinnhold i vasspest. Anslagene er brukt for å skjønnsmessig vurdere den interne fosfor"loading" som vasspest utgjør i Steinsfjord. Ved bruk av Vollenweider's modell, med hensyn også til effekt av resuspensjon gir de teoretiske beregninger resultatet i fig. 10.8. Dette antyder at selv mindre deler av fosformengden bundet i vasspestbiomassen er tilstrekkelig til å bringe Steinsfjord inn i en sekundær eutrofiering. Beregnet fosformengde i vasspest-biomassen (fig. 10.9) stemmer bra overens med prognosen i Berge og Rørslett (1980), selv om vi har revurdert endel av det grunnlaget som ble lagt fram der.

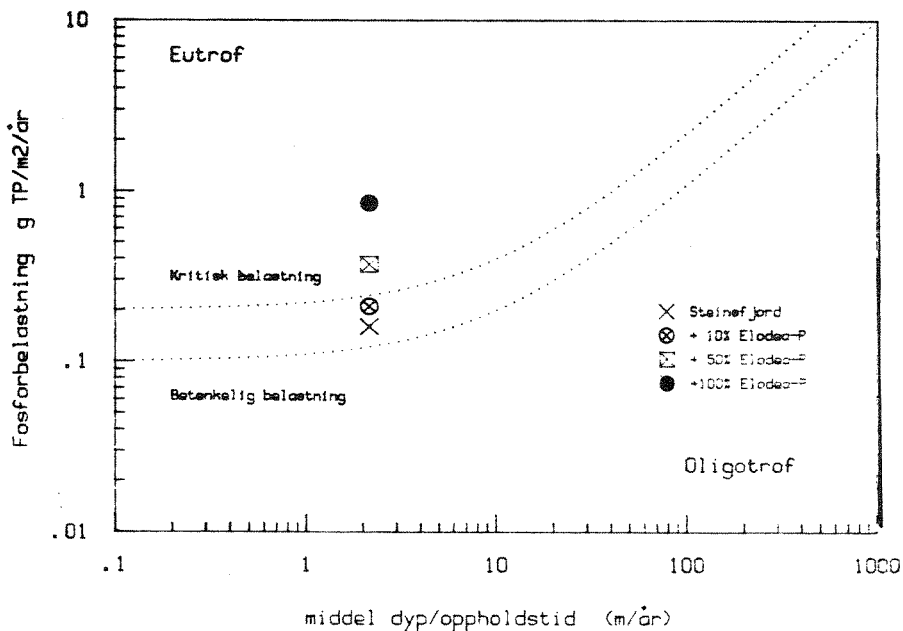


Fig. 10.8. Vollenweider-modell : Steinsfjord ved ulike alternativer for fosforfrigjøring fra vasspest-biomassen.

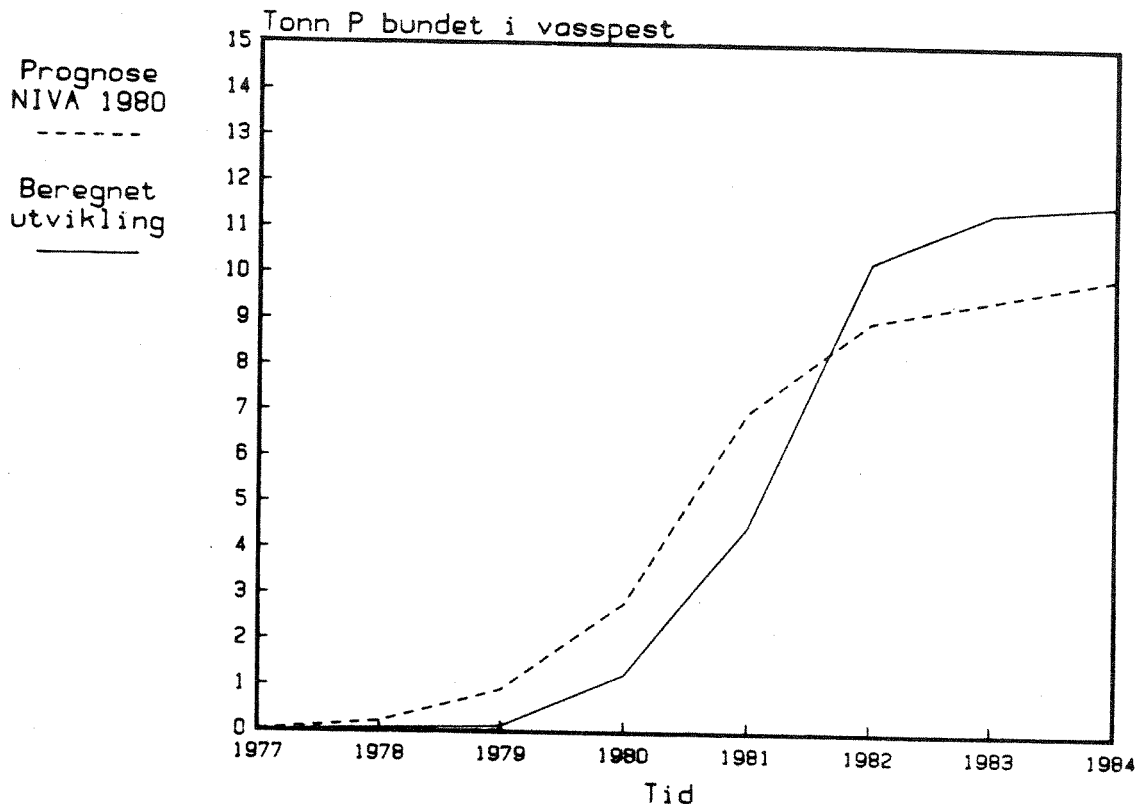


Fig. 10.9. Fosformengde bundet i vasspest-biomassen i Steinsfjord. Beregnet mengde 1978-82 og prognose (Berge og Rørslett 1980).

I den teoretiske effekt-vurderingen (Berge og Rørslett 1980) ble det også pekt på muligheter for fosfor-utlekking fra sedimenter grunnet høy pH. Vannkjemiske data fra Steinsfjord 1972-82 viser at årlig midlere pH (tidsveid middel over dyp og produksjonssesong) har økt fra omkring 8.0 før vasspest-etablering til rundt 8.5 i 1982, hvor vasspest-bestanden har nådd sitt foreløpige høydepunkt (fig. 10.10). Algemengden i Steinsfjord har økt betydelig etter 1978-79, noe som støtter hypotesen om en begynnende sekundær eutrofiering. I det samme tidsrommet har også siktedypet avtatt markert. Disse forholdene er illustrert i fig. 10.12 og fig. 10.13.

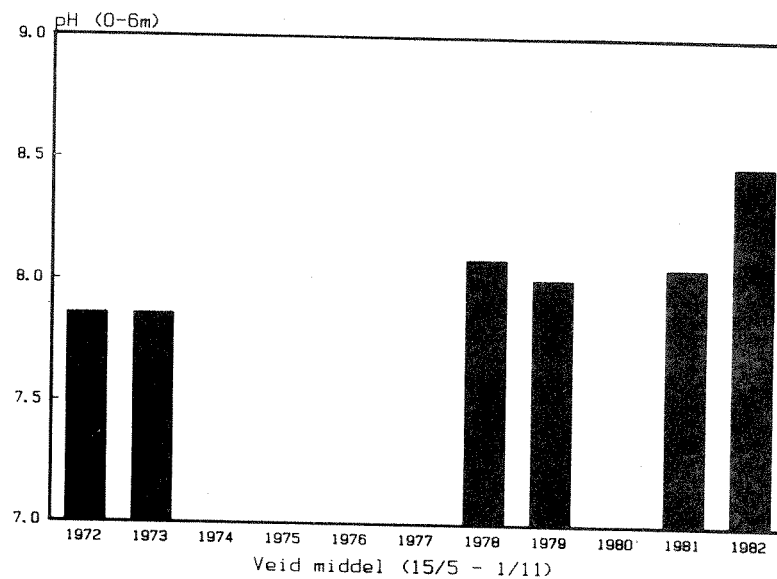


Fig. 10.10. pH-utvikling i Steinsfjordens frie vannmasser 1972-82. Dyp- og tidsveide midler over vekstsesongen.

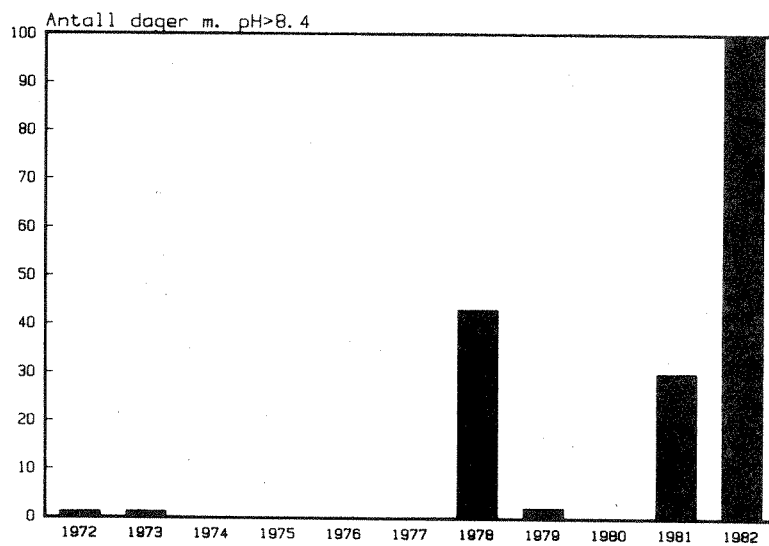


Fig. 10.11. pH-utvikling i Steinsfjordens frie vannmasser 1972-82. Antall dager pr. år med pH > 8.4.

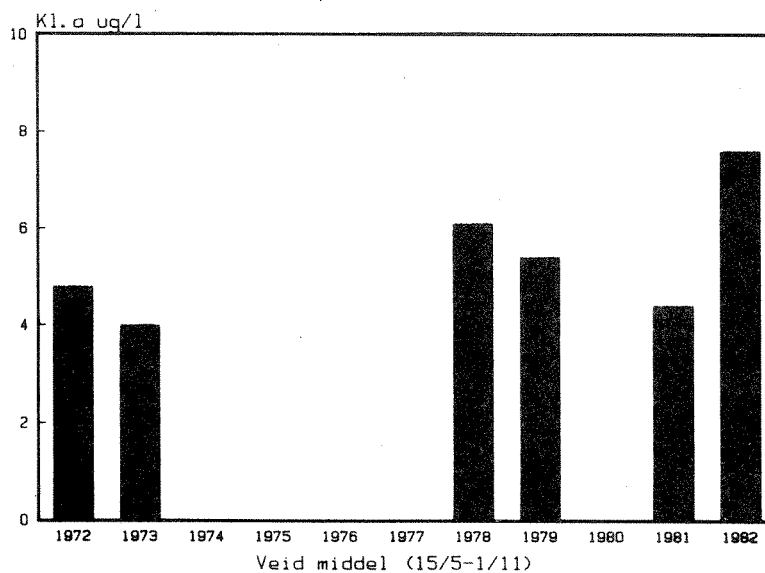


Fig. 10.12. Klorofyll a i Steinsfjorden 1972-1982.

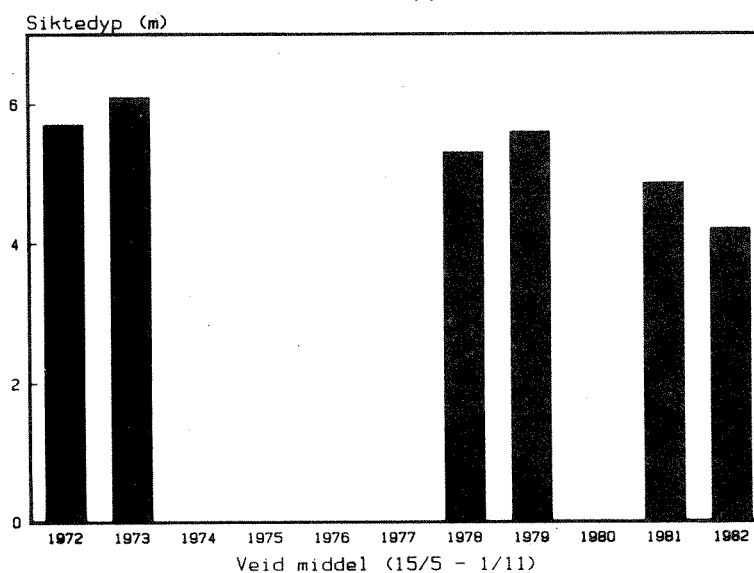


Fig. 10.13. Siktedyp i Steinsfjorden 1972-82. Veid årsmiddel over produksjonssesong.

10.6. Mulige bekjempningsmetoder

På oppdrag fra Miljøverndepartementet har NIVA laget en skisse til arbeid for praktiske tiltak mot vasspest i Steinsfjord (Rørslett og Berge 1982). Stikkordmessig kan mulige bekjempningsmetoder settes opp som følge

- 1) Herbicider
- 2) Periodevis tørrlegging av vekstområdene
- 3) Nedbeiting ved bruk av f.eks. graskarpe
- 4) Mekaniske metoder;
 - høsting;
 - tildekking av koloniene for å hindre vekst;

Utgangspunktet for å bekjempe vasspest på en lokalitet må være å fjerne mest mulig av planten, uten samtidig å utsette økosystemet for uønskede bivirkninger. Ser vi på fig. 10.8 er det åpenbart at dette innebærer at vasspest-bundet fosfor ikke føres tilbake i vannmassene. Rørslett og Berge (1982) konkluderer at mekaniske bekjempningsmetoder bør utredes og vurderes tatt i bruk mot vasspest i Steinsfjord. Andre bekjempningsalternativer er mindre aktuelle.

Høsting av vasspest i Steinsfjord vil neppe løse problemet for lang tid, siden man må anta at planten vil rekolonisere de ryddete arealene forholdsvis raskt. I første omgang må slike tiltak sees på som en "førstehjelp" for å redde innsjøen ut av den krise som kan komme.

11. HØYERE VEGETASJON I TYRIFJORD OG STEINSFJORD - SAMMENDRAG

11.1. Innledning

Vannvegetasjonen kan bidra med en signifikant andel av en innsjø's totale primærproduksjon. Vekstlivet i strandsonen og under vann påvirker økosystemets energi- og stoffomsetning, og gir i seg selv fundamentale "nisjer" for andre komponenter i økosystemet (f.eks. bunndyr, fisk, påvekstalger). Vegetasjonen kan også bidra til å binde bunnsedimentene, og gjøre resuspensjon fra bølgeaktivitet mindre omfattende.

Vegetasjonen kan være et iøynefallende trekk i innsjøens utseende, og endringer i vegetasjonens sammensetning påkaller lett almenhetens oppmerksomhet. Tilgroing i strandnære områder kan redusere lokalitetens bruksverdi for ulike typer av rekreasjonsvirksomhet.

Tidsendringer i en lokalitets vegetasjon kan anta ulike former, som

- a) nyinnvandring av arter;
- b) tilbakegang, evt. eliminering av arter;
- c) øket forekomst av allerede eksisterende arter;
- d) skifte i vegetasjonens sammensetning uten større (=dramatiske) kvalitative eller kvantitative endringer;

Disse forandringene har i seg selv ulike årsaker, bl.a.

- dynamiske prosesser i vegetasjonssamfunnene;
- rene (spredningsmessige) tilfeldigheter;
- skiftninger i ytre miljøfaktorer, som undervannsklima (f.eks. ved øket produktivitet av fytoplankton), næringstilgang, vannstandsendringer (reguleringseffekter) m.v.

En undersøkelse av høyere vegetasjon kan beskrive tilstanden i en avgrenset tidsperiode, og dersom undersøkelsen gjentas etter noe tid kan en "følsom" analyse av miljøfaktorene og deres tidsvariasjon og betydning gjøres. Formålet ved undersøkelsene i Tyrifjord og Steinsfjord var derfor direkte rettet mot å gi en mest mulig detaljert, kvantitativ beskrivelse av vegetasjon og de miljøfaktorer som styrer vegetasjonens forekomst i tid og rom.

Høyere vegetasjon er ikke noe entydig begrep. I samband med undersøkelsen i Tyrifjord og Steinsfjord har det vært brukt en nokså "vid" avgrensning, slik at karplanter, store algeformer (kransalger, andre større fastsittende og bentiske alger) og ferskvannssvamp er tatt med (se diskusjon avsn. 1.3, side 2).

11.2. Metodikk og materiale

Vannvegetasjonen er undersøkt på 29 stasjoner i de to innsjøene, derav 22 stasjoner i selve Tyrifjord og 7 stasjoner i Steinsfjord. Kvantitative data er innsamlet ved hjelp av undervannsfotografering med stereoskopisk dekning av 0.25 m² prøveflater. Dykking er foretatt til et største dyp av 22m i Tyrifjord og 8.5m i Steinsfjord. Bilde-materialet er relativt omfattende (Tyrifjord: N=2612, Steinsfjord: N=645 bildepar).

I tillegg er kvalitative registreringer gjort i strandsonen på samtlige fotostasjoner, dessuten på 12 stasjoner som ikke inngikk i det øvrige programmet (8 i Tyrifjord, 4 i Steinsfjord). Her ble hovedvekten lagt på overvanns- og gruntvannsvegetasjonen, som ikke ble dekket av den fotografiske prøvetakingsmetoden. Stasjonsnett er vist på fig. 2.4. Feltarbeidet er utført i tidsrommet 1977-81, med hovedvekt på vekstsesongene 1978-80.

11.3. Resultater

11.3.1. Artsforekomst

Tyrifjord

En fullstendig artsoversikt for Tyrifjord er gitt av tab. 5.1-5.3. Etter norske forhold er Tyrifjord en meget artsrik innsjø. Det er i alt registrert 75 vann- og våtmarksarter rundt innsjøen. Holdes helofytt- og våtmarksartene utenfor, inneholder Tyrifjord 34 arter som kan betegnes 'vannplanter'. En art tilhører makroalger (Nitella opaca), mens de resterende er karplanter. Vannboende moser er ikke tatt med i denne oversikten, men dette vegetasjonselementet har svært liten forekomst i Tyrifjord.

Floraen i Tyrifjord inneholder få særlig kravfulle arter. De få som er registrert, har også en meget sparsom og lokal forekomst (jfr. kap.5).

Elodeidene (langskuddsplantene) er tallmessig den største gruppe, når helofytter og øvrig våtmarksvegetasjon holdes utenfor (jfr. tab. 11.3). Kortskuddsartene (isoetidene) er den nest største gruppen, men spiller kvantitetsmessig en langt større rolle. Karakteristisk for Tyrifjord er en lav diversitet (mangfold). Som det framgår av tab. 11.1 utgjør tre arter, Isoetes lacustris, Myriophyllum alterniflorum og Littorella uniflora, omlag 2/3 av alle artsobservasjoner i denne innsjøen.

Floristisk sett er Tyrifjord en utpreget "Lobelia"-innsjø, trass i forekomst av endel arter som normalt ikke hører hjemme i en rent oligotrof innsjø. De dominerende artene er gjennomgående klart lite kravfulle (oligotrofe), som eksempelvis Isoetes lacustris.

Arealdekningen av de forskjellige vegetasjonselementene er vist på fig. 11.1. Helofyttene og nymphaeidene spiller arealmessig en beskjeden rolle, trolig pga. strendenes eksponering og dermed mangel på finpartikulært bunnsstrat.

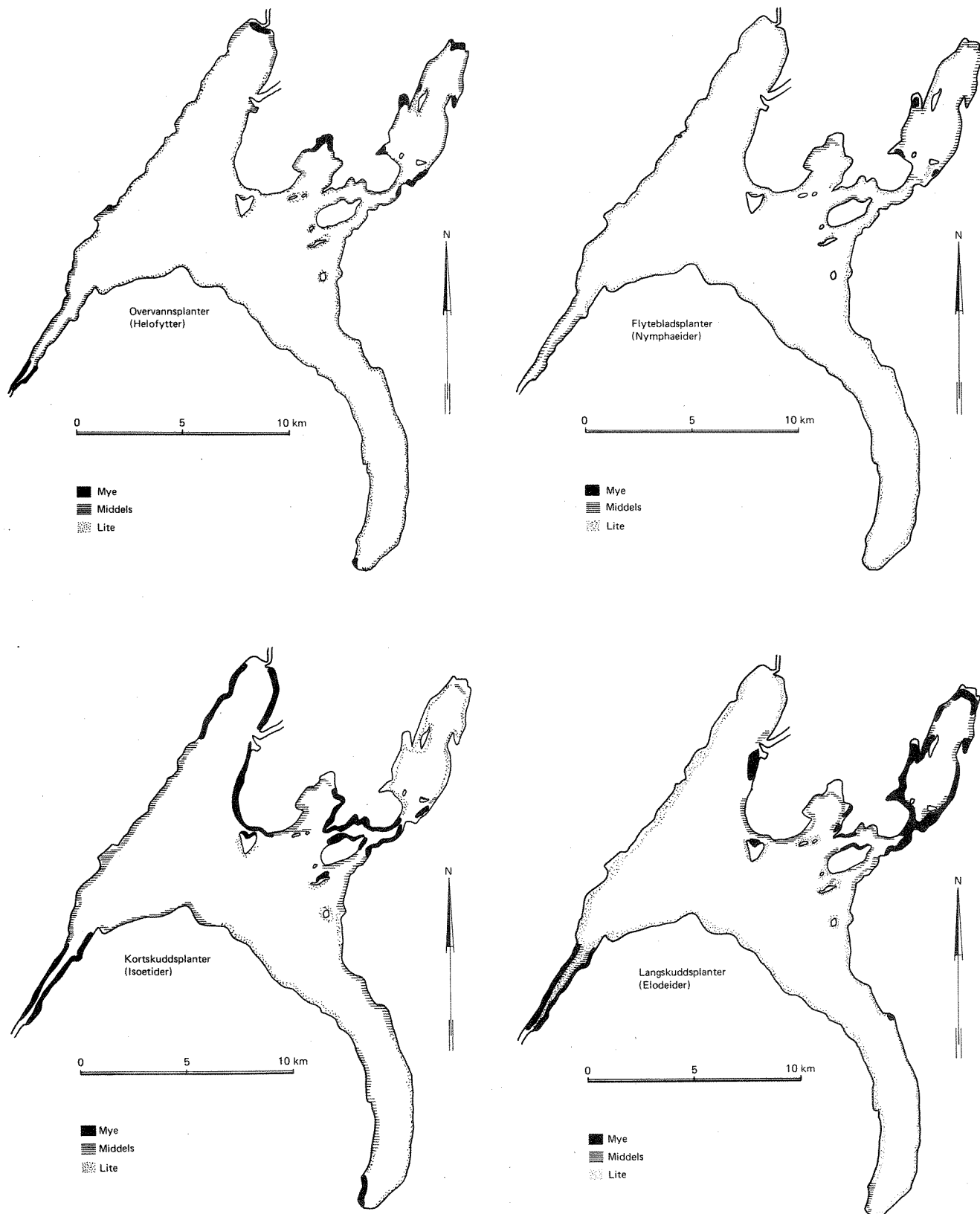


Fig. 11.1. Tyrifjord og Steinsfjord. Arealdekning av gruppene (A) Helofytter, (B) Nymphaeider, (C) Isoetider og (D) Elodeider.

Tab. 11.1. Tyrifjord. Kumulativ artsforekomst. Undervannsvegetasjon, basert på stereofotografering. Arter med relativ forekomst <1% er holdt utenfor.

Art	Gruppe	Antall obs.	% av total	Kumulativ %
Isoetes lacustris	(I)	1038	31.4	31.4
Myriophyllum alterniflorum	(E)	742	21.5	51.8
Littorella uniflora	(I)	512	14.9	66.7
Nitella opaca	(E)	248	7.2	73.9
Spongilla cf. lacustris	(-)	178	5.2	79.1
Isoetes echinospora	(I)	144	4.2	83.3
Lobelia dortmanna	(I)	126	3.7	86.9
Eleocharis acicularis	(I)	122	3.5	90.5
Ranunculus peltatus	(E)	120	3.5	94.0
Subularia aquatica	(I)	89	2.6	96.6
Elodea canadensis	(E)	51	1.5	98.1

Gruppekoder: I=Isoetider, E=Elodeider

Tab. 11.2. Steinsfjord. Kumulativ artsforekomst. Undervannsvegetasjon, basert på stereofotografering. Arter med <1% relativ forekomst er ikke tatt med. NB: situasjon 1977-80.

Art	Gruppe	Antall obs.	% av total	Kumulativ %
Najas flexilis	(E)	149	13.0	13.0
Elodea canadensis	(E)	137	11.9	24.9
Nitella opaca	(E)	134	11.7	36.6
Cladophora aegagrophila	(-)	121	10.5	47.2
Potamogeton berchtoldii	(E)	117	10.2	57.4
Myriophyllum alterniflorum	(E)	107	9.3	66.7
Callitriche autumnalis	(E)	105	9.1	75.8
Chara fragilis	(E)	70	6.1	82.0
Potamogeton panormitanus	(E)	63	5.5	87.4
Potamogeton perfoliatus	(E)	33	2.9	90.3
Nitella confervacea	(E?)	23	2.0	92.3
Isoetes lacustris	(I)	16	1.4	93.7

Gruppekoder: I=Isoetider, E=Elodeider

Steinsfjord

Steinsfjord er en av Norges mest artsrike innsjøer. Samlet artsantall er 76, med 36 rent vannboende arter. Innsjøer huser flere sjeldne eller bemerkelsesverdige arter : Elodea canadensis, Najas flexilis, Nitella confervacea, Potamogeton crispus og P.panormitanus som noen eksempler. En fullstendig artsliste er gitt i tab. 5.1-5.3.

Tallmessig er elodeidene den største gruppen i Steinsfjord, og disse spiller også en helt dominerende rolle kvantitativt sett. Som tab. 11.2 viser, er diversiteten langt høyere i Steinsfjord enn i Tyrifjord. Det er mange arter med stor forekomst, og ingen arter*) er spesielt dominerende i undervannssamfunnet. Floristisk sett er Steinsfjord en utpreget "Potamogeton"-innsjø, preget av meso-eutrofe arter.

Overvannsvegetasjon (helofytter) spiller en relativt beskjeden rolle i Steinsfjord (se fig. 11.1), sammenliknet med det som er vanlig i middels næringsrike innsjøer i Sør-Norge. Dette har trolig sammenheng med vindeksponering av strandlinja. Større belter av Phragmites australis finnes nord i innsjøen, ved Åsa.

Floristisk sammenlikning mellom innsjøene

Den floristiske likhet mellom Tyrifjord og Steinsfjord er meget stor, som det framgår av tab. 11.3. Dette forhold var ikke uventet, når man tar i betraktning at de to innsjøene utgjør et felles vannsystem uten direkte spredningsbarrierer mellom. Men som det framgår av tab. 11.1 og tab. 11.2 er de dominerende artene helt forskjellige i de to innsjøene, noe som skyldes innsjøenes forskjellige trofigrad.

Noe uventet var at helofyttsamfunnene i de to innsjøene har omtrentlig den samme oppbygging, og det er her de samme artene som dominerer i begge innsjøer. Gjennomgående er samfunnene i Steinsfjord noe mer produktive.

Samband mellom artsantall og innsjøstørrelse

Det er en generell tendens til økning i artsantall når innsjøenes areal blir større. Denne sammenheng er illustrert i fig. 11.2, basert på litteraturdata fra endel norske innsjøer. På fig. 11.2 er artsantallet gitt for ulike klasser av innsjøer, henholdsvis 'oligotrofe' og 'meso-eutrofe' lokaliteter. Mer næringsrike innsjøer ser ut til å ha gjennomgående større artsrikdom enn næringsfattige. Årsaken til det stigende artsantallet i større innsjøer kan være et øket mangfold (diversitet) i "tilbudet" av fundamentale nisjer for artene. De to undersøkte innsjøene stemmer godt overens med det generelle sambandet som fig. 11.2 viser.

*) Denne beskrivelsen gjelder for situasjonen i Steinsfjord fram til og med 1980. Fra og med 1981 overtar Elodea canadensis helt som dominerende art i innsjøen.

Tab. 11.3. Tyrifjord og Steinsfjord. Arts-statistikk

Vegetasjons- element (Antall arter)	Innsjø		Felles arter
	Tyrifjord	Steinsfjord	
Helofytter	41	40	35
Nymphaeider	5	5	4
Lemnider	1	1	1
Isoetider	12	11	10
Elodeider	16	19	12
Sum innsjø	75	76	62

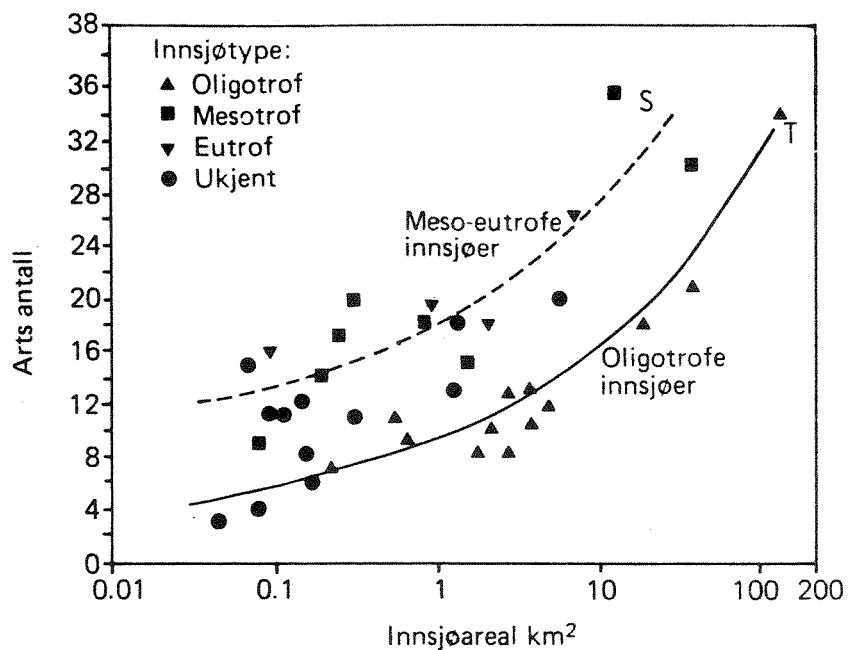


Fig. 11.2. Artsantall (gruppene: isoetider, elodeider, lemnider og nymphaeider) for noen norske innsjøer. T=Tyrifjord, S=Steinsfjord.

11.3.2. Dybdefordeling

Tyrifjord

Høyere vegetasjon er med få unntak innskrenket til dybdeområdet 1-4m. Dette er vist i fig. 11.3 og fig. 11.4. Dypest vokser kransalgen Nitella opaca, som er registrert ned til 15.8m dyp på en lokalitet. Større mengder av denne arten forekommer imidlertid på langt grunnere vann, ned til omlag 7m dyp. Blant karplantene er Elodea canadensis her, som ellers i liknende norske innsjøer, den art som trenger lengst ned (til 6.0m). Kvantitativt sett spiller imidlertid E. canadensis liten rolle i Tyrifjord. Andre dyptvoksende arter er Myriophyllum alterniflorum (til 5.6m) og Isoetes lacustris (til 5.0m). Bare I. lacustris har større betydning under 3-3.5m dyp, hvor denne arten kan bli enerådende og danne tette enger med opp mot 100% dekning.

Sett alle arter under ett, finnes mer enn 90% av vegetasjonsmengden på dyp mindre enn 4.2m, og mindre enn 10% av plantene finnes grunnere enn 0.9m. Samlet tyngdepunkt for vegetasjonsforekomst i Tyrifjord ligger ved 2.3m dyp.

Steinsfjord

Gjennomgående viser undervannsvegetasjonen i Steinsfjorden det samme fordelingsmønster som i Tyrifjorden. På grunt vann er det lite vegetasjon, noe som har samband med mangel på finpartikulært substrat langs store deler av strandlinja.

Kvantitativt sett spiller bentiske alger, særlig Cladophora aegagrophila, stor rolle i Steinsfjord. Inklusive denne finnes 90% av vegetasjonsmengden grunnere enn 5.3m, og mindre enn 10% grunnere enn 1.3m. Tyngdepunktet ligger ved 3.4m dyp. Holdes de bentiske algene utafør, finnes 90% av plantene grunnere enn 4.2m, og mindre enn 10% grunnere enn 0.9m, med et tyngdepunkt ved 2.65m dyp. I fig. 11.5 og fig. 11.6 er disse forhold anskueliggjort. Steinsfjord har mange arter (10) med dybdegrense mellom 4 og 6m dyp. Dypest av karplantene går Najas flexilis (til 6.0m), Elodea canadensis (til 5.9m inntil 1980, seinere funnet til omlag 7m dyp), Potamogeton berchtoldii (til 5.8m) og Callitriche autumnalis (til 5.2m).

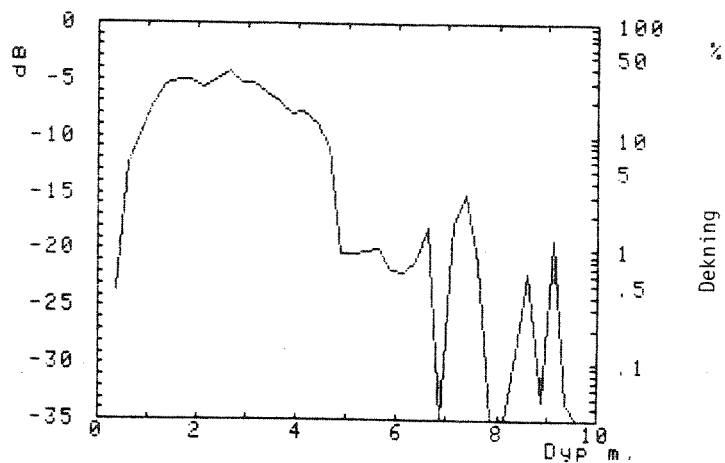


Fig. 11.3. Tyrifjord. Dybdefordeling, alle grupper unntatt bentiske og epifyttiske alger.

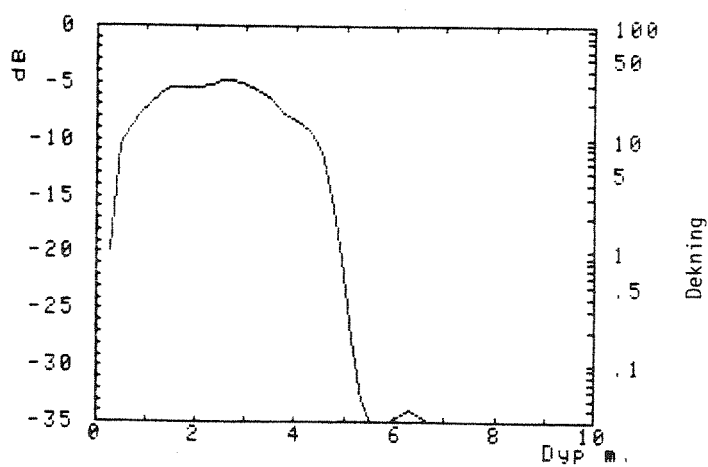


Fig. 11.4. Tyrifjord. Dybdefordeling karplanter.

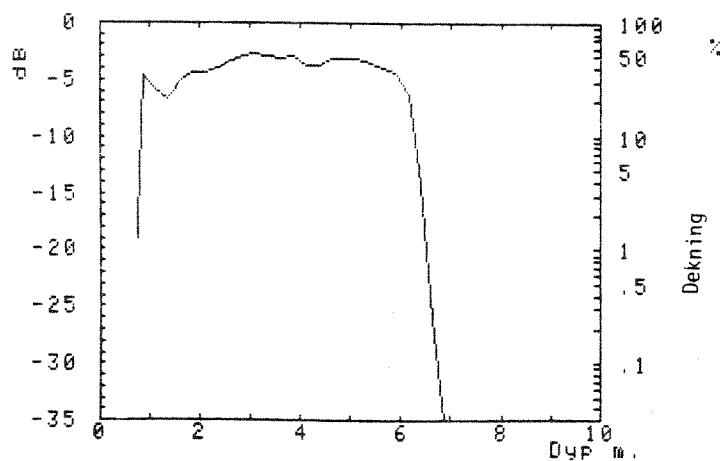


Fig. 11.5. Steinsfjord. Dybdefordeling alle grupper (1977-80).

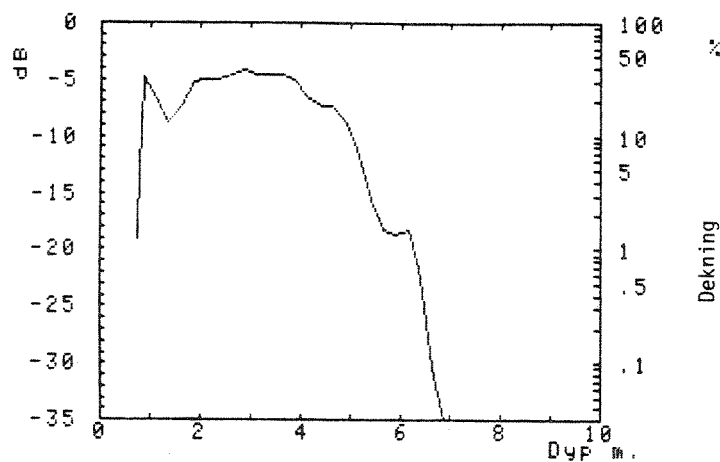


Fig. 11.6. Steinsfjord. Dybdefordeling karplanter (1977-80).

Forskjeller Tyrifjord - Steinsfjord

Dybdegrensene for arter felles for begge innsjøene er i mange tilfelle klart forskjellige. Noen eksempler er

- Nitella opaca , 15.8m Tyrifjord, 4.6m Steinsfjord.
- Isoetes lacustris, 5.0m Tyrifjord, 3.0m Steinsfjord.
- Myriophyllum alterniflorum, 5.6m Tyrifjord, 3.7m Steinsfjord.
- Littorella uniflora, 3.4m Tyrifjord, 1.1m Steinsfjord.

Tyngdepunktene for disse artene viser også betydelige forskjeller mellom Tyrifjord og Steinsfjord. Ved statistisk analyse er følgende forskjeller i tyngdepunkt påvist :

- Ikke signifikant forskjellige : Isoetes lacustris, Potamogeton perfoliatus;

- Signifikant dypere i Steinsfjord: Elodea canadensis;
- Signifikant dypere i Tyrifjord: Myriophyllum alterniflorum, Nitella opaca og Littorella uniflora.

11.3.3. Tidsendringer

Kvalitative endringer

Tyrifjordens flora er ikke tidligere dokumentert, og det er derfor vanskelig å trekke sikre konklusjoner om tidsendringer i denne innsjøens artsinnhold. Vi vet med sikkerhet at Elodea canadensis er kommet inn først omkring 1975 (Rørslett 1977).

Når det gjelder Steinsfjord, danner Baardseth's undersøkelse fra 1936-38 et velegnet grunnlag for å se på tidsendringer. Ved NIVAs registreringer 1977-81 ble de fleste artene angitt av Baardseth (1942) funnet igjen. Som tillegg kommer : Elodea canadensis (nyinnvandret, antakelig omkring 1977-78), Najas flexilis, Nitella confervacea, Potamogeton panormitanus, Ranunculus peltatus (nevnt av Baardseth (1942) fra Tyrifjord) og Utricularia minor. Med unntak av Elodea og muligens Ranunculus peltatus er det liten grunn til å tro at disse artene egentlig er nye i Steinsfjordens flora. Antakelig er de tidligere oversett (Rørslett 1981). Najas flexilis er en meget sjelden art i Norge som ellers forøvrig i Europa, og var tidligere kjent bare fra noen få innsjøer på Jæren.

Kvantitative endringer

For Steinsfjord kan vi slå fast at det har skjedd større kvantitative endringer i innsjøens vegetasjon i tidsrommet etter ca. 1940. Helofyttbeltene av Phragmites australis har øket noe i utbredelse, mens Equisetum fluviatile har ekspandert kraftig bl.a. i Viksvik og Øgardsvik. Tilgroingen med Equisetum har årsak i veibygging (Øgardsvik) og sedimenttilførsel (Viksvik).

De største endringene har skjedd i undervannsvegetasjonen. Rundt 1940 fantes det store "enger" av Isoetes lacustris ned til 3.3m dyp. Disse bestandene er i dag redusert til ubetydelige fragmenter som nå hovedsaklig finnes i den nordlige del av fjorden. Våre observasjoner fastslår at denne tilbakegangen har funnet sted lenge før Elodea canadensis invaderte Steinsfjorden. Den nåværende dybdegrensen for I. lacustris er omlag som før (nå 3.0m dyp).

Baardseth (1942) nevner at algen Cladophora aegagrophila forekom vanlig i et dyp 5-10m. Ved NIVAs undersøkelse ble denne arten funnet i dybdeområdet 2.0-5.8m, med et tyngdepunkt ved 4.2m dyp. Slike forskjeller tyder på omfattende endringer i artens eksistensmiljø.

Andre åpenbare forskjeller mellom Baardseth's beskrivelser fra slutten av 1930-åra og i dag gjelder dybdefordelingen av f.eks. Potamogeton berchtoldii og Callitriche autumnalis. Disse ble angitt å være typiske gruntvannsarter, mens våre undersøkelser fastslår at de nå har sin hovedutbredelse på dypere vann, hvor de inngår som viktige komponenter i et "linear-leaved" dypvannssamfunn med Najas flexilis. Dette samfunnet er karakteristisk for fin, siltholdig bunn.

Baardseth (1942) observerte ikke Najas flexilis, som inntil 1980 var den vanligste undervannsplanten i Steinsfjorden. Det er lite som tyder på at Najas er nyinnvandret i Steinsfjord (Rørslett 1981). Denne arten

er ettårig, og er helt avhengig av frøsetting for å overleve fra år til annet. Våre observasjoner tyder på at *Najas flexilis* er en typisk "r-strateg" som hurtig ekspanderer under gunstige forhold. Frøspiring hos *Najas* hindres av lys, og fremmes ved høye temperaturer. Dette betyr at arten kan holde en frø"pool" liggende i bunnelagene på dypere vann, og disse frøene spirer når det inntreer en kombinasjon av (a) høy vanntemperatur og (b) lite lys, f.eks. i samband med øket primærproduksjon.

11.3.4. Miljøfaktorer som påvirker vegetasjonen

Ved statistiske analyser er det klarlagt hva slags faktorer som gir utslag for forekomst av vegetasjonen i de to innsjøene.

Vannstandsvariasjoner og reguleringseffekter

Tyrifjord-komplekset er nominelt regulert 1.0m. De reelle variasjonene i vannstand gjennom året er betydelig større. Omhyllingskurven for vannstand gir i et medianår avvik på +0.68m resp. -0.43m fra median-nullpunktet. På årsbasis er det 90% sannsynlighet for avvik på mindre enn +1.68m, resp. -0.75m fra median-null.

Spektralanalyse på ukevannsstander viste at frekvenser opptil $f=4 \text{ år}^{-1}$ "forklarte" 80% av variansen. Årskomponenten ($f=1 \text{ år}^{-1}$) har en gjennomsnittsamplitude på c.+0.5,-0.4m ref. median-null.

Generelt sett gir skiftende vannstand (=regulering) forskyvninger i undervannsvegetasjonens tyngdepunkt. Tyrifjord-materialet faller pent inn i det empiriske sambandet som NIVAs tidligere undersøkelser har gitt (jfr. fig. 11.7). Detaljanalyse viser at effekten av den skiftende vannstanden i Tyrifjord-komplekset er størst i dybdeintervallet 0-1m, og avtar hurtig dypere ned .

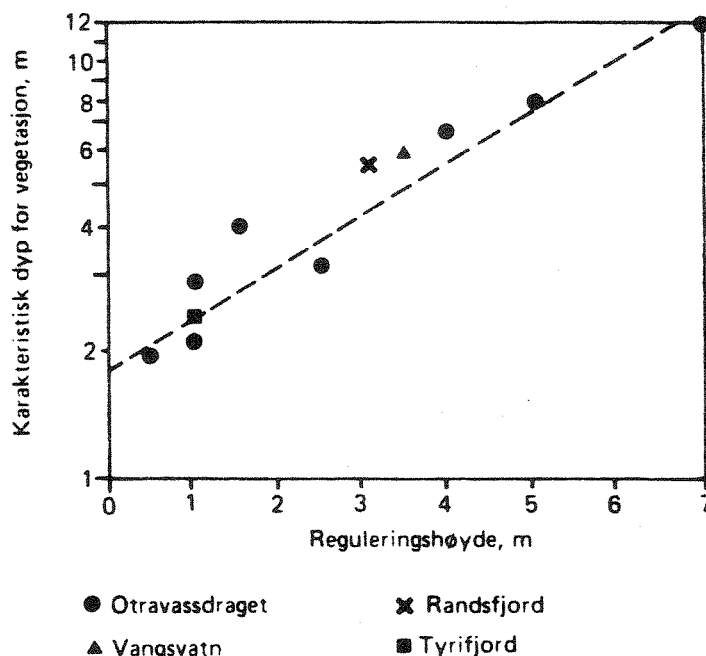


Fig. 11.7. Samband mellom undervannsvegetasjonens dybde-tyngdepunkt og reguleringshøyde for endel norske innsjøer. Modifisert etter Faafeng m.fl. (1981).

Næringsgradienter

Undervannsplantene tar opp næringssalter dels gjennom røttene, dels direkte fra de omgivende vannmassene. Dette gjør at det sjelden er klare korrelasjoner mellom vannmassenes innhold av næringssalter og den vegetasjon som finnes på bunnen. Det er ikke observert noen regionale ulikheter i plantemengde som kan føres tilbake på næringsgradienter alene i Tyrifjorden. Planteproduksjonen er åpenbart større i Steinsfjord enn i Tyrifjord, men om dette skyldes større nærings-tilgang i sedimentene eller i vannmassene er uklart. En rekke av elodeideartene i Steinsfjord bruker bikarbonat (HCO_3) som karbonkilde ved fotosyntesen. Tilgangen på bikarbonat er langt større i Steinsfjord enn i Tyrifjord. En statistisk analyse viser at det er en signifikant forskjell mellom Tyrifjord og Steinsfjord, med hensyn på artsantall og abundans av CO_2/HCO_3 -brukere.

Det er en svært markert gradient i vegetasjonens sammensetning omkring Sundvollen, noe som kan tilskrives den hurtige endring i ione-sammensetning som skjer her. Det mangler data fra sedimentenes næringsinnhold som kan bekrefte at bunnlagene skifter nærings-status tilsvarende ved overgang fra Steinsfjordens vannmasser til Tyrifjordmiljøet.

Lysklima

For autotrofe organismer er lysklimaet generelt en viktig parameter. Under vann skjer det en hurtig svekning av den innfallende strålingen, ofte gitt ved

$$I(d) = I_0 e^{-kd}$$

hvor $I(d)$ = andel av lys ved dyp d

I_0 = lysmengde like under vannoverflaten ($d=0+$)

k = vertikal svekningskoeffisient \ln -enheter m^{-1}

Karakteristiske lysverdier for ulike stasjoner i Tyrifjord og Steinsfjord er gitt i tab. 11.4. Verdiene referer seg til fotosyntetisk aktiv stråling (PAR, 400-700nm). Det er verdt å merke at lysklimaet i Steinsfjorden er sammenliknbart med hovedbassenget i Tyrifjorden, selv om siktedypet er 47% større i Tyrifjord (7.2m gj.snitt mot 4.9m i Steinsfjord). Dette skyldes lysspredning av suspenderte partikler i Steinsfjorden.

Lysintensitet ved dybdegrensene er gitt i tab. 11.5 for de viktigste artene. Det er bra samsvar mellom litteraturdata og de observerte verdiene for flere av artene. Tab.11.5 viser også klart at flere arter (*Isoetes lacustris*, *Littorella uniflora*, *Nitella opaca*) ikke kan ha noen lysbetinget (fotisk) dybdegrensning i Steinsfjord. En modell for lysbegrensning av vegetasjon er framsatt (avsn. 9.9). Modellen er basert på et "dose"- "respons" samband mellom kritisk lysnivå og plantemengde. Dybdefordelingen av artene er vist å korrelere med sannsynlighet for relativ lysintensitet under et spesifikt nivå.

Tab. 11.4. Tyrifjord og Steinsfjord. Gjennomsnittsverdier for isobather og siktedyp 1979-81.

Stasjon (T:Tyrifjord)	Dyp for relativ lysintensitet (PAR-isobather, m.)						Svekn. koeff. k m	Siktedyp (m)
	1%	5%	10%	25%	50%	75%		
T:Hovedstasjon	8.9	5.5	4.0	2.2	1.1	0.5	0.52	7.2
T:Nakkerud	7.8	4.8	3.6	2.0	1.1	0.5	0.58	5.9
T:Storelva	7.6	4.8	3.6	2.0	1.1	0.5	0.62	5.2
T:Sylling	10.1	6.2	4.7	2.6	1.3	0.6	0.46	8.2
Steinsfjord	8.7	5.7	4.3	2.5	1.3	0.6	0.56	4.9

Tab. 11.5. Tyrifjord og Steinsfjord. Relativ lysintensitet ved nedre grense for utvalgte arter.

Art	Lysintensitet ved dybdegrense %		
	Tyrifjord	Steinsfjord	(litteratur)
Nitella opaca	2.5*	7.6	<2
Najas flexilis	-	3.5	3-6
Elodea canadensis	4.3	3.5	3-4
Isoetes lacustris	7.5	18.5	2-9
Potamogeton berchtoldii	-	3.9	2-15
Callitriche autumnalis	-	5.4	3-6
Myriophyllum alterniflorum	5.4	12.6	9
Littorella uniflora	20.9	54.0	7-30

* : basert på nedre grense 8m

** : enkeltmålinger, ikke PAR

Eksponeringsgrad

Ved omfattende statistisk analyse av vegetasjonsfordelingen i Tyrifjord og Steinsfjord er det påvist at lokalitetens eksponeringsgrad gir signifikante utslag for vegetasjonens dybdefordeling, samfunnsstruktur og artssammensetning. For karakterarten Isoetes lacustris er det påvist at sedimentets stabilitet (som ved et gitt dyp er en funksjon av eksponeringsgraden) er en avgjørende parameter for artens romtbredelse.

Artenes reaksjon ved økende eksponeringsgrad er nyansert og går i flere ulike retninger. Noen arter, f.eks. Isoetes lacustris, kan trenge dypere ned på mer eksponerte lokaliteter. For andre arter, f.eks. Littorella uniflora gjelder den omvendte reaksjon. Generelt styres øvre og nedre deler av dybdenisjen ulikt med hensyn på eksponeringsfaktoren.

Det omfattende datamaterialet for Isoetes lacustris viser at denne arten først nærmer seg sin lysbetingede dybdegrense på de mest eksponerte lokalitetene (fig. 11.8). På de øvrige lokalitetene gir nedslamming og marbakkens beliggenhet en mindre dybdegrense. Ved matematisk modellering er det funnet god overensstemmelse mellom sannsynlighet for sedimenttransport og dybdegrense for Isoetes lacustris.

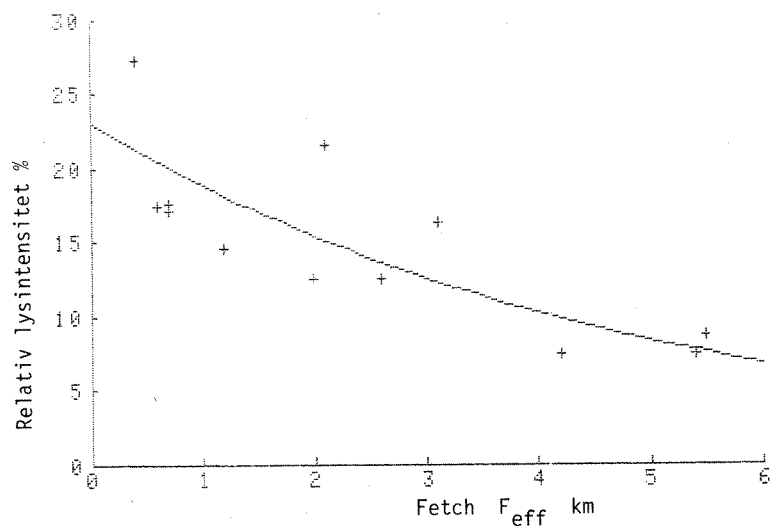


Fig. 11.8. Samband mellom relativ lysintensitet i(PAR) ved nedre grense for Isoetes lacustris i Tyrifjord og eksponeringsgrad (strøklengde).

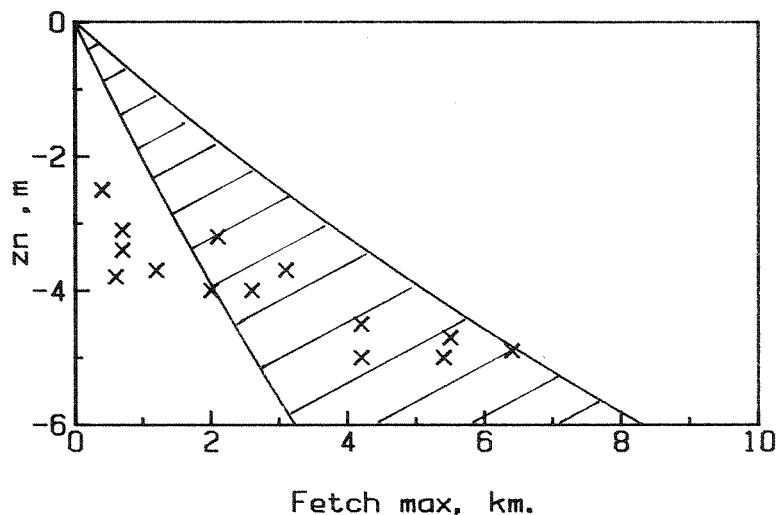


Fig. 11.9. Tyrifjord. Nedre grense for Isoetes lacustris mot empirisk definerte sediment-aktivitetsområder (Håkansson 1978).

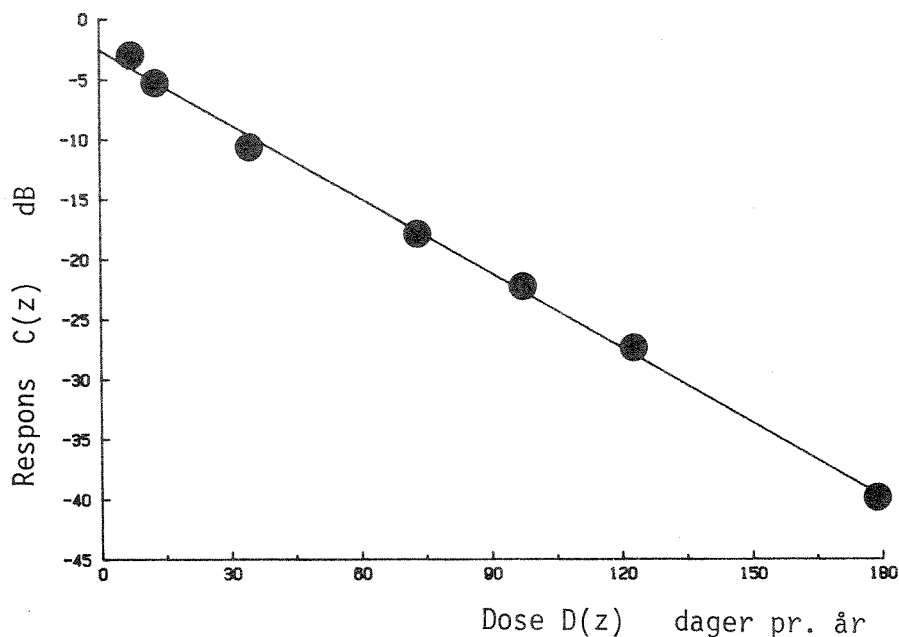


Fig. 11.10. Tyrifjord st. TY 19. Lysbegrensningsmodell for Isoetes lacustris. Relativ reduksjon av plantemengde mot antall døgn med relativ lysintensitet under $R=6\%$. Se forøvrig tekst side 223-229.

11.4. Hovedkonklusjoner

Tyrifjord

Vannvegetasjonen i Tyrifjord er artsrik, grunnet innsjøens størrelse. De fleste artene har imidlertid begrenset utbredelse, og størsteparten av innsjøen preges av artsfattige samfunn med 1-3 dominerende arter. Isoetidene utgjør hoveddelen av samfunnene. De viktigste artene er lite kravfulle og typiske for nokså næringsfattige innsjøer. Den klart vanligste arten er Isoetes lacustris, med dybdegrensning 2.5-5.0m, og et tyngdepunkt ved 2.6m dyp. Undervannsvegetasjonen er konsentrert til dybdeintervallet 1-4m, hvor mer enn 80% av plantemengden finnes.

Miljøfaktorer av betydning for undervannsvegetasjonen er i første rekke eksponeringsgrad og sedimentets stabilitet, mens lysklimaet i hovedsak først spiller noen rolle på meget sterkt eksponerte lokaliteter. Reguleringseffekter kan spores på grunt vann (0-1m dyp). Overvannsvegetasjon forekommer bare på de mest beskyttede lokalitetene, og tilgroing skjer i lite omfang.

Tidsutvikling og eventuelle endringer i vegetasjonen, f.eks. som følge av økende belastning med næringssalter, kan ikke dokumenteres fordi tidlige undersøkelser mangler.

Steinsfjord

Vegetasjonsmessig er Steinsfjord en helt annen innsjø enn Tyrifjord, selv om de to innsjøene har store floristiske likheter. Steinsfjord har undervannsvegetasjon med relativt stor artsrikdom og diversitet. Elodeider preger vannvegetasjonen, mens isoetidene spiller en nokså

beskjeden rolle. De dominerende artene er stort sett indikatorer for meso-eutrof tilstand. Fram til 1980 var Najas flexilis den vanligste undervannsarten, seinere har Elodea canadensis overtatt som dominerende art. Tilgroing skjer flere steder, men ugunstige substratforhold bremser omfanget.

Innsjøen har undergått store kvantitative endringer i vannvegetasjonen fra slutten av 1930-åra og fram til i dag. Våre data antyder at økende sedimentering og næringstilførsel er årsak til disse endringene.

Miljøfaktorer som regulerer vegetasjonen

Det er et klart skille mellom vegetasjonen i Tyrifjord og Steinsfjord med hensyn på artenes forhold til karbon-kilde ved fotosyntesen. Tyrifjord har en vegetasjon dominert av CO₂-brukere (isoetider) som tar CO₂ opp fra sedimentet. Steinsfjord er preget av HCO₃-brukere (elodeider) som tar HCO₃ opp fra de omgivende vannmassene.

Artenes dybdefordeling følger et generelt mønster, som korrelerer signifikant med sannsynlighet for relativ lysintensitet under ett (arts-)spesifikt nivå. Nedslamming av plantene er en vesentlig begrensende faktor på beskyttede og moderat eksponerte lokaliteter.

Den øvre del av artenes dybdenisje influeres av faktorer som til dels er sterkt innbyrdes korrelert. Såvel substrat (grad av stein- og grovmateriale) som fysisk betinget erosjons"stress" er korrelert med eksponeringsgrad. Dette faktor-komplekset gir en fysisk hindring for plantevekst i strandsonen og på grunt vann. I det samme dybdeområdet er effekten av tørreleggings- og isskurings"stress" også størst. Det er vist at "stress" fra isskuring har større omfang enn "stress" fra tørrelegging innen et gitt dybdeområde (<2m dyp). Den samlede "stress"-påvirkning av eroderende krefter, tørrelegging og isskuring gir en "sammentrykking" av den øvre del i artenes realiserte dybdenisje. Dette medfører at artene her tilsynelatende er assosierte med sterkt overlappende dybdenisjer. Detaljanalyse viser imidlertid at artene har individuell respons til miljøfaktorene, og opptrer i et "kontinuum" langs dybdegradienten.

12. LITTERATUR

- Aiken, S.G., McNeill, J. 1980: The discovery of Myriophyllum exalbescens Fernald (Haloragaceae) in Europe and the typification of Myriophyllum spicatum L. and M. verticillatum L.
Bot. Journ. Linnean Soc. 80: 215-222.
- Aiken, S.G., Picard, R.R. 1980: The influence of substrate on the growth and morphology of Myriophyllum exalbescens and Myriophyllum spicatum.
Canadian Journ. Botany 58: 1111-1118.
- Almestrand, A., Lundh, A. 1951: Studies on the vegetation and hydro-chemistry of Scanian lakes I-II.
Bot. Notiser Suppl. 2(3).
- Almquist, E. 1929: Upplands vegetation och flora.
Acta Phytogeogr. Suec. 1.
- Backman, A.L. 1948: Najas flexilis in Europa während der Quartärzeit.
Acta Bot. Fennica 43: 13-44.
- Barko, J.W. 1982: Influence of potassium source (sediment vs. open water) and sediment composition on the growth and nutrition of a submersed freshwater macrophyte (Hydrilla verticillata (L.f.) Royle)
Aquatic Botany 12: 157-172.
- Barko, J.W., Smart, R.M. 1980: Mobilization of sediment phosphorus by submersed freshwater macrophytes.
Freshwater Biol. 10: 229-238.
- Barko, J.W., Smart, R.M. 1981: Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes.
Ecolog. Monograph. 51: 219-235.
- Basiouny, F.M., Garrard, L.A., Haller, W.T. 1977: Absorption of iron and growth of Hydrilla verticillata (L.f.) Royle.
Aquatic Botany 3: 349-356.
- Beach Erosion Board 1972: Waves in inland reservoirs.
Beach Erosion Board, U.S. Army Corps of Engineers, Washington DC.
Technical Memoir 132.
- Berge, D., Rognerud, S., Johannessen, M. 1980: Videreutvikling av fosforbelastningsmodeller for store sjiktede innsjøer.
Norsk institutt for vannforskning Årbok 1979: 39-42.
- Berge, D., Rørslett, B. 1980: Vasspestens invasjon av Steinsfjord.
Norsk institutt for vannforskning, rapport O-7800608, okt. 1980.

- Bernatowicz, S., Zachwieja, J. 1966: Types of littoral found in the lakes of the Masurian and Suwalki lakelands.
Ekologia Polska Ser.A 14(28): 1-27.
- Best, M.D., Mantai, E.K. 1978: Growth of Myriophyllum : sediment or lake water as the source of nitrogen and phosphorus.
Ecology 59: 1075-1080.
- Bole, J.B., Allan, J.R. 1978: Uptake of phosphorus from sediment by aquatic plants, Myriophyllum spicatum and Hydrilla verticillata.
Water Research 12: 353-358.
- Boylen, C.W., Sheldon, R.B. 1976: Submergent macrophytes: growth under winter ice cover.
Science 194: 841-842.
- Bretschneider, C.L., Reid, R.O. 1953: Change in wave height due to bottom friction, percolation and refraction.
Trans. Am. Geophys. Union, 34th Annual Meeting.
- Brettum, P. 1971: Fordeling og biomasse av Isoetes lacustris og Scorpidium scorpioides i Øvre Heimdalsvatn, et høyfjellsvann i Sør-Norge.
Blyttia 29: 1-12.
- Bristow, J.M., Whitcombe, M. 1971: The role of roots in the nutrition of aquatic vascular plants.
American Journ. Botany 58(1): 8-13.
- Braarud, T., Føyn, B., Gran, H.H. 1928: Biologische untersuchungen in einiger Seen des österlichen Norwegens. August-September 1927.
Vid. Ak.Avh. I MatNat Kl. 1928 (2).
- Baardseth, E. 1938: Undersøkelse av den høyere vegetasjonen i Steinsfjord.
Hovedfagsoppgave i botanikk, Universitetet i Oslo 1938 (unpubl.)
- Baardseth, E. 1942: A study of the vegetation of Steinsfjord, Ringerike.
Nytt Mag. NatVid. 83: 9-47.
- Carigan, R., Kalff, J. 1980: Phosphorus sources for aquatic weeds: water or sediments ?
Science 207: 987-989.
- Carlson, R.E. 1977: A trophic state index for lakes.
Limnol.Oceanogr. 22: 361-369.
- Dale, H.M. 1981: Hydrostatic pressure as the controlling factor in the depth distribution of Eurasian watermilfoil, Myriophyllum spicatum L.
Hydrobiologia 79: 239-244.
- du Rietz, G.E. 1921: Zur Methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie.
Wien, 272 pp.

- du Rietz, G.E. 1930: Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage.
I: Abderhalden, E.(ed.): Handbuch der Biologischen Arbeitsmethoden, XI,5: 293-480.
- Fægri, K. 1982: Et bortglemt fennoscandisk tusenblad (Myriophyllum)-taxon.
Blyttia 40: 149-154.
- Faafeng, B., Brettum, P., Gulbrandsen, T., Løvik, J-E., Rørslett, B., Sahlquist, E.Ø. 1981: Randsfjorden. Vurdering av innsjøens status 1978-80 og betydningen av planlagte reguleringer i Etna og Dokka.
Norsk institutt for vannforskning, rapport O-78014, nov. 1981.
- Faafeng, B., Brabrand, A., Gulbrandsen, T., Lind, O., Løvik, J-E., Løvstad, Ø., Rørslett, B. 1982: Jarenvatnet.
Norsk institutt for vannforskning, rapport O-78014 VII, aug. 1982.
- Gentner, S.-R. 1977: Uptake and transport of iron and phosphate by Vallisneria spiralis L.
Aquatic Botany 3: 267-272.
- Goodall, D.W. 1954a: Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis.
Austr. Journ. Bot. 2: 304-324.
- Goodall, D.W. 1954b: Vegetational classification and vegetational continua.
Angew.Pfl.Soziol. 1: 168-182.
- Gower, J.C. 1966: Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis.
Biometrika 53: 325-338.
- Green, N.W. 1980: Underwater stereophotography applied in ecological monitoring. Report 1: Methods and preliminary evaluation.
Norsk institutt for vannforskning, rapport OF-80613, des. 1980.
- Green, R.H. 1965: Estimation of tolerance over an indefinite time period.
Ecology 46(6): 887.
- Greig-Smith, P. 1964: Quantitative Plant Ecology. 2nd ed.
Butterworths, London, 256 pp.
- Hall, A.V. 1969: Group forming and discrimination with homogeneity functions.
I: Cole, A.J. (ed.): Numerical Taxonomy: 53-68.
Academic Press, London & New York, 324 pp.
- Hill, M.O. 1973: Reciprocal averaging - an eigenvector method of ordination.
Journ. Ecology 61: 237-249.

- Hill, M.O., Gauch, H.G. 1980: Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique.
Vegetatio 36:
- Holmboe, J. 1930: Spredte bidrag til Norges flora I.
Nytt Mag. Natvid. 68: 119-151.
- Hongve, D. 1973: Vasspest, Elodea canadensis Michx. i Jevnaker.
Blyttia 31: 17-18.
- Hult n, E. 1971: Atlas  ver v xternas utbredning i Norden.
Stockholm , 531 pp.
- Hutchinson, G.E. 1957: A Treatise on Limnology.
Vol. 1:1 - Geography and Physics of Lakes.
Wiley & Sons, New York, 540 pp.
- Hutchinson, G.E. 1958: Concluding remarks.
Cold Spring Harbor Symp. Quant.Biol. 22: 415-427.
- Hutchinson, G.E. 1967: A Treatise on Limnology.
Vol. 2: Introduction to lake biology and the limnoplankton.
Wiley & Sons, New York, 1115 pp.
- Hutchinson, G.E. 1970: The chemical ecology of three species of Myriophyllum (Angiospermae, Haloragaceae).
Limnol. Oceanogr. 15(1): 1-5.
- Hutchinson, G.E. 1975: A Treatise on Limnology.
Vol. 3: Limnological Botany.
Wiley & Sons, New York, 660 pp.
- H kanson, L. 1977: The influence of wind, fetch, and water depth on the distribution of sediments in Lake V nern, Sweden.
Canadian Journ. Earth Sci. 14: 397-412.
- H kanson, L. 1978: V nerns morfometri och morfologi - en sj -morfometrisk handbok.
Liber F rlag, Stockholm, 97 pp.
- H kanson, L. 1981a : On the lake bottom dynamics - the energy-topography factor.
Canadian Journ. Earth Sci. 18: 899-909.
- H kanson, L. 1981b: A manual of lake morphometry.
Springer-Verlag, Berlin, 78 pp.
- Ijima, T., Tang, F.L.W. 1966: Numerical calculation of wind waves in shallow water.
Proc. 10th Conf. Coastal Eng., ASCE, Tokyo, 2: 38-45.
- Jenkins, G.M., Watts, D.G. 1968: Spectral analysis and its applications.
Holden-Day, San Francisco, 525 pp.

- Jensén, S. 1978: Sjövegetationstyper i Norden.
I: Representativa naturtyper och hotade biotoper i Norden. Vegetationstyper, 6:1-50.
Nordiska Ministerrådet, nov. 1978.
- Johnson, T.C. 1980: Sediment redistribution by waves in lakes, reservoirs and embayments.
Proceed. Symp. Surface water impoundment, June 2-5., 1980, Minneapolis. Paper no. 7-9: 1307-1317.
- Keddy, P.A. 1982: Quantifying within-lake gradients of wave energy: interrelationships of wave energy, substrate particle size and shoreline plants in Axe Lake, Ontario.
Aquatic Botany 14: 41-55.
- Kinsman, B. 1965: Wind waves. Their generation and propagation on the ocean surface.
Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 676 pp.
- Komar, P.D. 1976: Beach processes and sedimentation.
Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 429 pp.
- Komar, P.D., Miller, M.C. 1973: The threshold of sediment movement under oscillatory water waves.
Journ. Sediment Petrology 43: 1101-1110.
- Komar, P.D., Miller, M.C. 1975: On the comparison between the threshold of sediment motion under waves and unidirectional currents with a discussion of the practical evaluation of the threshold.
J. Sed. Petrology 45: 362-367.
- Komar, P.D., Neudeck, R.H., Kulm, L.D. 1972: Observations and significance of oscillatory ripple marks on the Oregon Continental Shelf.
I: Swift, D.J.P., Duane, D.B., Pilkey, O.H. (eds.): Shelf sediment transport.: 601-619.
Dowden, Hutchinson and Ross, Straudenberg.
- Langangen, A. 1970: Characeer i Sør-Norge.
Hovedfagsoppgave i botanikk, Universitetet i Oslo 1970 (upubl.)
- Lid, J. 1974: Norsk og svensk flora. 3.oppl.
Det norske samlaget, Oslo, 808 pp.
- Linkola, K. 1933: Regionale artenstatistik der süßwasserflora Finnlands.
Ann. Bot. Soc. Vanamo 3: 3-13.
- Lohammar, G. 1938: Wasserchemie und höhere Vegetation schwedischer Seen.
Symb. Bot. Upsaliensis 3: 1-252.
- Lundålv, T. 1971: Quantitative studies on rocky-bottom biocoenoses by underwater photogrammetry. A methodological study.
Thalassia Jugoslavica 7: 205-213.

- Luther, H. 1945: Über die rezenten funde von Najas flexilis (Willd.) Rostk.&Schmidt in Ostfennoskandien.
Mem. Soc. Fauna Flora Fennica 21: 60-74.
- Luther, H. 1951: Verbreitung und Ökologie der höheren Wasserpflanzen im brackwasser der Ekenäs-Gegend in Südfinnland.
II. Spezieller Teil.
Acta Bot. Fennica 50: 1-370.
- Lye, K.A. 1965: Nye plantefunn frå Rogaland i relasjon til langdistansespreiing.
Blyttia 23: 57-78.
- Lye, K.A. 1966: Nye plantefunn frå Rogaland 1965-1966.
Blyttia 24: 251-263.
- Lye, K.A. 1971: Spreiinga av Elodea canadensis Michx. i Noreg.
Blyttia 29: 19-24.
- Mantai, K.E., Newton, M.E. 1981: Root growth in Myriophyllum: a specific plant response to nutrient availability ?
Aquatic Botany 13: 45-55.
- Melzer, A. 1976: Makrophytische Wasserpflanzen as Indikatoren des Gewässerzustandes oberbayerischer Seen.
Dissertationes botanicae 34: 1-195.
- Mikhail, E.M., Ackerman, F. 1976: Observations and least squares.
IEP, Dun-Donnelley, New York, 497 pp.
- Moeller, R.E. 1978: Seasonal changes in biomass, tissue chemistry, and net production of the evergreen hydrophyte, Lobelia dortmanna.
Canadian Journ. Botany 56(12): 1425-1433.
- Moss, O.O., Volden, T. 1980: Botaniske undersøkelser i Etnas og Dokkas nedbørfelt med vegetasjonskart over magasinområdene Dokkfløy og Rotvoll/Røssjøen.
Kontaktutvalget for vassdragsreguleringer, Universitetet i Oslo, rapport nr. 12.
- Muenschler, C.W. 1936: Storage and germination of seeds of aquatic plants.
Bull. NY Agric. Exp. Stat., Cornell Univ., Ithaca, no. 652, 17 pp.
- Nicklasson, A. 1979: Konsekvenser ur naturvårdssynspunkt av vattenstandsforändringar i sydsvenska sjöar.
Statens naturvårdsverk PM 1185, 123 pp.
- Nilsson, C. 1981: Dynamics of the shore vegetation of a North Swedish hydro-electric reservoir during a 5-year period.
Acta Phytogeogr. Suec. 69.
- NIVA 1968: Vannforsyning og avløpsforhold i Østlandsfylkene.
Rapport I, del 3: Mjøsa, Hurdalsjøen, Øyeren, Randsfjorden, Tyrifjorden, Norsjø.
Norsk institutt for vannforskning, rapport 0-110/65, febr. 1968.

- NIVA 1970: Tyrifjorden. En limnologisk undersøkelse 1967-1968.
Norsk institutt for vannforskning, rapport 0-15/64, apr. 1970.
- Orloci, L. 1978: Multivariate analysis in vegetation research.
Junk, Haag, 451 pp.
- Otnes, J., Ræstad, E. 1971: Hydrologi i praksis.
Ingeniørforlaget A/S, Oslo, 343 pp.
- Pearsall, W.H. 1917: The aquatic and marsh vegetation of Esthwaite Water.
Journ. Ecology 5: 108-202.
- Pearsall, W.H. 1918: On the classification of aquatic plant communities.
Journ. Ecol. 6: 75-83.
- Pearsall, W.H. 1920: The aquatic vegetation of the English Lakes.
Journ. Ecol. 8: 163-199.
- Pearsall, W.H. 1921: The development of vegetation in the English Lakes, considered in relation to the general evolution of glacial lakes and rock basins.
Proceed. Royal Soc. London, 92B: 259-282.
- Pedersen, A. 1976: Najadaceernes, Potamogetonaceernes, Ruppiaceernes, Zannichelliaceernes og Zosteraceernes udbredelse i Danmark.
Bot.Tidsskr. 70(4): 203-262.
- Pielou, E.C. 1977: Mathematical ecology.
Wiley & Sons, New York, 385 pp.
- Prins, H.B.A., Snel, J.F.H., Zanstra, P.E. 1982: The mechanism of photosynthetic bicarbonate utilization.
I: Symoens, J.J., Hooper, S.S., Compere, P. (eds.): Studies on Aquatic Vascular Plants: 120-126.
Royal Botanical Society of Belgium, Brussels 1982.
- Quennerstedt, N. 1958: Effect of water level fluctuation on lake vegetation.
Verh.Int. Verein Limnol. 13: 901-906.
- Ragotzkie, R.A. 1978: Heat budgets of lakes.
I: Lerman, A. (ed.): Lakes - Chemistry, Geology, Physics: 1-20.
Springer-Verlag, New York, 363 pp.
- Raven, J.A. 1970: Exogenous inorganic carbon sources in plant photosynthesis.
Biol. Rev. 45: 167-222.
- Rognerud, S. 1975: Hydrografi og primærproduksjon i Holsfjorden 1972-1973, samt en sammenlikning med Krøderen, Sperillen og Randsfjorden.
Hovedfagsoppgave i limnologi, Universitetet i Oslo 1975 (upubl.)
- Rørslett, B. 1964: Potamogeton crispus L. og to funn på Jæren.
Blyttia 22: 125-130.

- Rørslett, B. 1969: Spredningen av vasspest, Elodea canadensis Michx., på Østlandet 1961-68.
Blyttia 27: 185-193.
- Rørslett, B. 1972: Resipientforholdene i Romerikevassdragene Nitelva, Leira og Rømua. Rapportdel II. Botaniske undersøkelser.
Norsk institutt for vannforskning, rapport 0-55/68, sept. 1972.
- Rørslett, B. 1975: Potamogeton perfoliatus i Øra, et brakkvannsområde ved Fredrikstad.
Blyttia 33: 69-82.
- Rørslett, B. 1976: Tilgroing - omfang, hastighet og årsaker.
Norsk institutt for vannforskning Årbok 1975: 49-56.
- Rørslett, B. 1977: Spredningen av vasspest (Elodea canadensis Michx.) på Østlandet fram til 1976.
Blyttia 35: 61-66.
- Rørslett, B. 1978: Vasspest (Elodea canadensis) i Vestre Bærum.
Norsk institutt for vannforskning, rapport 0-77073, juni 1978.
- Rørslett, B. 1979a: DAT-SYS - et datasystem for lagring, retting og søking i almene databaser.
Norsk institutt for vannforskning, rapport D-30104, aug. 1979.
- Rørslett, B. 1979b: Numerisk analyse av vegetasjon. Framdriftsrapport 1: Egenverdi- og egenvektor ordinasjon.
Norsk institutt for vannforskning, rapport A1-22, des. 1979.
- Rørslett, B. 1980: Reguleringsvirkninger på høyere vegetasjon i norske innsjøer.
Norsk institutt for vannforskning Årbok 1979: 27-31.
- Rørslett, B. 1981: Mykt havfrugras, Najas flexilis i Norge.
Blyttia 39: 1-6.
- Rørslett, B. 1982: Ordinasjon av biologiske data.
Norsk institutt for vannforskning, rapport OF-8162003, des. 1982.
- Rørslett, B. 1983a: Estimating depth distributions by convolution filtering. (in prep.)
- Rørslett, B. 1983b: Environmental parameters as depth functions - a statistical approach. (in prep.)
- Rørslett, B., Berge, D. 1982: Tiltak mot vasspest i Steinsfjorden. Skisse over nødvendig utredningsarbeid og forskningsbehov.
Norsk institutt for vannforskning, rapport 0-82132, des. 1982.
- Rørslett, B., Green, N.W., Kvalvågnæs, K. 1978: Stereophotography as a tool in aquatic biology.
Aquatic Botany 4: 61-68.

- Rørslett, B., Lindstrøm, E.-A., Traaen, T., Aanes, K.J. 1982: Glåma i Hedmark. Delrapport 5: Biologiske undersøkelser i Glåma med bivelver 1978-80.
Norsk institutt for vannforskning, rapport O-78045 , des. 1982.
- Rørslett, B., Tjomsland, T., Løvik, J-E., Lydersen, E., Mjelde, M., Grande, M. 1981: Undersøkelse av Øvre Otra.
Norsk institutt for vannforskning, rapport O-72198, feb. 1981.
- St. John, H. 1965: Monograph of the genus Elodea (Hydrocharitaceae).
IV. The species of eastern and central North America. & Summary.
Rhodora 67: 1-35, 155-180.
- Samuelsson, G. 1925: Untersuchungen über die höhere Wasserflora von Dalarne.
Sv. Växtsoc. Sällsk. Handl. 9: 1-31.
- Samuelsson, G. 1934: Die Verbreitung der höheren Wasserpflanzen in Nordeuropa.
Acta Phytogeogr. Suec. 6.
- Sand-Jensen, K. 1978: Metabolic adaption and vertical zonation of Littorella uniflora (L.) Aschers. and Isoetes lacustris L.
Aquatic Botany 4: 1-10.
- Sand-Jensen, K., Søndergaard, M. 1979: Distribution and quantitative development of aquatic macrophytes in relation to sediment characteristics in oligotrophic Lake Kalgaard, Denmark.
Freshwater Biol. 9: 1-11.
- Sculthorpe, C.D. 1967: The biology of aquatic vascular plants.
Arnold, London, 610 pp.
- Seddon, B. 1965: Occurrence of Isoetes echinospora in eutrophic lakes in Wales.
Ecology 46(6): 747-748.
- Seddon, B. 1972: Aquatic macrophytes as limnological indicators.
Freshwater Biology 2: 107-130.
- Shannon, C.E., Weaver, W. 1949: A mathematical theory of communication.
University of Illinois Press, Urbana.
- Sheldon, R.B., Boylen, C.W. 1977: Maximum depth inhabited by aquatic vascular plants.
Amer. Midl. Naturalist 97: 248-254.
- Skogheim, O.K. 1975: Steinsfjorden. En undersøkelse av hydrografi, sedimenter, fytoplankton og primærproduksjon i 1972 og 1973.
Hovedfagsoppg. limnologi, Universitetet i Oslo 1975 (upubl.).
- Skogheim, O.K., Rognerud, S. 1978: Recent changes in plankton communities and present trophic state of Lake Steinsfjord.
Arch. Hydrobiol. 83: 179-199.

- Sly, P.G. 1973: The significance of sediment deposits in large lakes and their energy relationships.
Proceed. Symp. Hydrology of lakes, IAHS-AISH Pub. 109, Helsinki : 383-396.
- Sly, P.G. 1978: Sedimentary processes in lakes.
I: Lerman, A. (ed.): Lakes - Chemistry, Geology, Physics:65-89. Springer-Verlag, New York, 363 pp.
- Spence, D.H.N. 1964: The macrophytic vegetation of freshwater lochs, swamps and associated fens.
I: Burnett, J.H. (ed.): The vegetation of Scotland : 306-425. Edinburg.
- Spence, D.H.N. 1967: Factors controlling the distribution of freshwater macrophytes with particular reference to the lochs of Scotland.
Journ. Ecology 55: 147-170.
- Spence, D.H.N. 1975: Light and plant response in fresh water.
I: Evans, G.C., Bainbridge, R., Rackham, O. (eds.): Light as an ecological factor: 93-133. Blackwell, Oxford.
- Spence, D.H.N., Campell, R.M., Chrystal, J. 1973: Specific leaf areas and zonation of freshwater macrophytes.
Journ. Ecology 61: 317-328.
- Stanley, R.A., Shackelford, E., Wade, D., Warren, C. 1976: Effects of season and water depth on Eurasian watermilfoil.
Journ. Aquatic Plant Manag. 14: 32-36.
- Sternberg, R.W., Larson, L.H. 1975: Threshold of sediment movement by open ocean waves: observations.
Deep Sea Res. 22: 299-309.
- Stross, R.G. 1979: Density and boundary regulations of the Nitella meadow in Lake George, New York.
Aquatic Botany 6: 285-300.
- Swindale, D.N., Curtis, J.T. 1957: Phytosociology of the larger submerged aquatic plants in Wisconsin.
Ecology 38: 397-407.
- Søndergaard, M., Sand-Jensen, K. 1979: Carbon uptake by leaves and roots of Littorella uniflora (L.)Aschers.
Aquatic Botany 6: 1-12.
- Tessenow, U., Baynes, Y. 1978a: Redoxchemische einflüsse von Isoetes lacustris L. im litoralsediment des Feldsees (Hoch-Schwartzwald).
Archiv Hydrobiol. 82: 20-48.
- Tessenow, U., Baynes, Y. 1978b: Experimental effects of Isoetes lacustris on the distribution of E_H , pH, Fe and Mn in lake sediment.
Verh. Internat.Verein. Limnol. 20: 2358-2362.

- Titus, J.E., Stone, W.H. 1982: Photosynthetic response of two submersed macrophytes to dissolved inorganic carbon concentration and pH.
Limnol.Oceanogr. 27(1): 151-160.
- Tjomsland, T. 1980: Strøm og spredningsstudier i Tyrifjorden.
Rapport nr. 1.
Norsk institutt for vannforskning, rapport O-7800603, mars 1980.
- Tjomsland, T. 1982: Strøm og spredningsstudier i Tyrifjorden.
Rapport nr. 2.
Norsk institutt for vannforskning, rapport O-7800603, juli 1982.
- Torlegård, A.K.I., Lundålv, T.L.: Under-water analytical system.
Photogrammetric Engineering, 1974: 287-293.
- Tyrifjordutvalget: Tyrifjordundersøkelsen. Årsrapport 1980.
Drammen 1981.
- Uotila, P. 1974: Elatine hydropiper L. aggr. in Northern Europe.
Mem. Soc. Fauna Flora Fennica 50: 113-123.
- U.S. Army Coastal Engineering Research Center 1977: Shore protection manual, Vol. I, Third ed.
U.S. Govt. Printing Office, Washington, D.C., 714 pp.
- Vollenweider, R.A. 1969: Environmental factors linked with primary production.
I: Vollenweider, R.A. (ed.): Measuring Primary Production in Aquatic Environments:
IBP Handbook no. 12, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Wetzel, R.G. 1969: Factors influencing photosynthesis and excretion of dissolved organic matter by aquatic macrophytes in hard-water lakes.
Verh.Int. Ver.Limnol. 17: 72-85.
- Wetzel, R.G. 1975: Limnology.
W.B.Saunders, Philadelphia, 743 pp.
- Wetzel, R.G., McGregor, D.L. 1968: Axenic culture and nutritional studies of aquatic macrophytes.
Amer. Midl. Naturalist 80: 52-64.
- Whittaker, R.H., Levin, S.A., Root, R.B. 1973: Niche, habitat and ecotope.
American Naturalist 107(955): 321-338.
- Williamson, M.H. 1978: The ordination of incidence data.
Journ. Ecol. 66: 911-920.
- Wium-Andersen, S. 1971: Photosynthetic uptake of free CO₂ by the roots of Lobelia dortmanna.
Physiol. Plantarum 25: 245-248.

- Wium-Andersen, S., Andersen, J.M. 1972a: Carbon dioxide content of the interstitial water in the sediment of Grane Langsø, a Danish Lobelia lake.
Limnol. Oceanogr. 17(6): 943-947.
- Wium-Andersen, S., Andersen, J.M. 1972b: The influence of vegetation on the redox profile of the sediment of Grane Langsø, a Danish Lobelia lake.
Limnol. Oceanogr. 17(6): 948-952.
- Økland, J. 1975: Ferskvannøkologi.
Universitetsforlaget, Oslo.

APPENDIKS OVERSIKT

Appendiks Innhold

-
- A: Dybdefordeling av vegetasjon, ordnet stasjonsvis for Tyrifjord og Steinsfjord
- Dybdefordeling for vegetasjon i Tyrifjord (alle stasjoner)
- Dybdefordeling for vegetasjon i Steinsfjord (alle st.)
- Dybdefordeling for de viktigste artene i Tyrifjord
- Dybdefordeling for de viktigste artene i Steinsfjord
- B: Sedimentfordeling mot dyp, ordnet stasjonsvis for Tyrifjord og Steinsfjord
- Sedimentfordeling mot dyp i Tyrifjord, alle stasjoner
- Sedimentfordeling mot dyp i Steinsfjord, alle stasjoner
- C: Erosjonsaktivitet mot dyp, observasjoner fra stasjonene i Tyrifjord
- Erosjonsaktivitet mot dyp, observasjoner fra stasjonene i Steinsfjord
- D: Artsforekomst mot sediment-type, observasjoner fra Tyrifjord
- Artsforekomst mot sediment-type, observasjoner fra Steinsfjord
- E: Lysdata fra fire stasjoner i Tyrifjord og én stasjon i Steinsfjord for åra 1979 til 1981
-