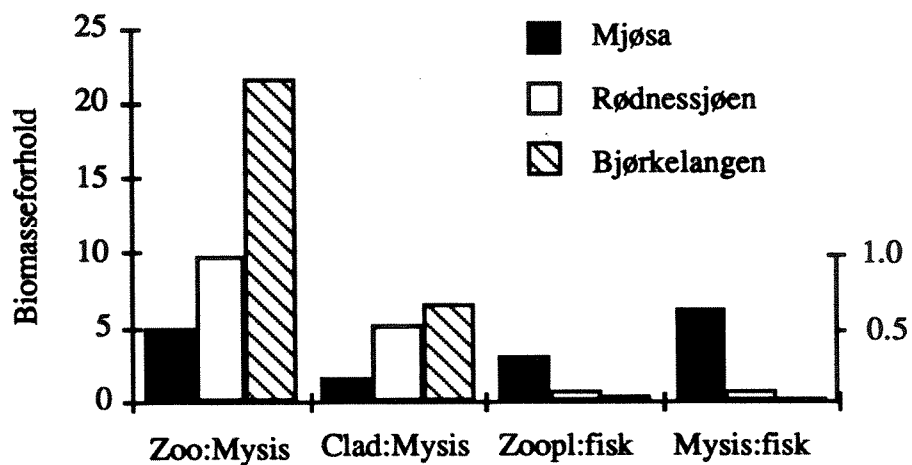




O-89139

Mysis relicta

romlig fordeling og trofisk funksjon
i naturlige Mysis-sjøer



NIVA - RAPPORT

Norsk institutt for vannforskning  NIVA

Prosjektnr.: O-89139	Undernr.:
Løpenr.: 2852	Begr. distrib.:

Hovedkontor Postboks 69, Korsvoll 0808 Oslo 8 Telefon (47) 22 18 51 00 Telefax (47) 22 18 52 00	Sørlandsavdelingen Televeien 1 4890 Grimstad Telefon (47 41) 43 033 Telefax (47 41) 44 513	Østlandsavdelingen Rute 866 2312 Ottestad Telefon (47 65) 76 752 Telefax (47 65) 76 653	Vestlandsavdelingen Thormøhlensgt 55 5008 Bergen Telefon (47 5) 32 56 40 Telefax (47 5) 32 88 33	Akvaplan-NIVA A/S Søndre Tollbugate 3 9000 Tromsø Telefon (47 83) 85 280 Telefax (47 83) 80 509
--	---	--	---	--

Rapportens tittel: <i>Mysis relicta</i> ; romlig fordeling og trofisk funksjon i naturlige Mysis-sjøer	Dato: Trykket: 22. februar 1993 NIVA 1993
	Faggruppe: Ferskvann
Forfatter(e): Dag Hessen Gösta Kjellberg	Geografisk område: Østlandet
	Antall sider: Opplag: 27 50

Oppdragsgiver: NAVF/NMF	Oppdragsg. ref. (evt. NTNF-nr.):
----------------------------	----------------------------------

Ekstrakt:
Økologi og bestandsregulerende faktorer hos *Mysis relicta* ble undersøkt i Mjøsa, Rødnessjøen og Bjørkelangen, alle med naturlige bestander av *Mysis*. Sjøene representerer også en gradient i dyp og trofinivå. Fiskepredasjon, dybdeforhold og til dels abiotiske forhold begrenser både tetthet og romlig utbredelse av *Mysis* i disse sjøene. Disse regulerende faktorer gjør at *Mysis* spiller en langt mer beskjeden rolle i det pelagiske økosystem enn i sjøer hvor den er nylig introdusert.

4 emneord, norske

1. *Mysis relicta*
2. Trofisk rolle
3. Dyreplankton
4. Fisk

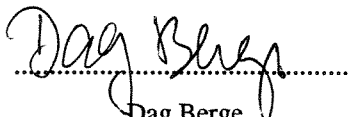
4 emneord, engelske

- 1.
- 2.
- 3.
- 4.

Prosjektleder


Dag Hessen

For administrasjonen


Dag Berge

ISBN 82-577-2249-9

O - 89139

***Mysis relicta*; romlig fordeling og
trofisk funksjon i naturlige Mysis-sjøer.**

**Dag Hessen
Gøsta Kjellberg
Tone Jøran Oredalen**

FORORD

Økologien til *Mysis relicta* i Mjøsa er undersøkt siden 1972 i forbindelse med Mjøsundersøkelsene og det pågående overvåkingsprogram. Deler av dette materialet er presentert i tidligere rapporter fra Mjøsundersøkelsen, men noen samlet presentasjon og mer inngående vurdering av den trofiske funksjon *Mysis* innehar i sjøen finnes ikke. Sett på bakgrunn av de undersøkelser som er foretatt i sjøer hvor *Mysis* opptrer som en ny art i økosystemet (enten via utsetting eller spredning fra lokaliteter hvor den er satt ut), er det et klart behov for dokumentasjon omkring økologien til denne organismen i sjøer hvor den er en naturlig del av økosystemet, og har tilpasset seg økosystemet gjennom flere tusen år. På denne bakgrunn bevilget Nasjonalkomiteen for Miljøforskning, ved "Program for fiskeforsterkningstiltak", midler for en supplerende undersøkelse omkring vandringsmønster og fødevalg hos *Mysis* i Mjøsa samt feltundersøkelser i innsjøene Bjørkelangen og Rødnessjøen i Haldenvassdraget. Et videre siktemål var at dette materialet skulle integreres og publiseres sammen med det omfattende materialet fra Mjøsa for perioden 1972 - 89.

Denne rapporten gir en relativt kortfattet status over prosjektets resultater og konklusjoner, med hovedvekt på resultatene fra Rødnessjøen og Bjørkelangen hvor det finnes naturlige populasjoner av *Mysis*. En nærmere beskrivelse av *Mysis* i Mjøsa er gitt i tidligere rapporter og publikasjoner. Deler av det arbeidet som er påbegynt i regi av Program for fiskeforsterkningstiltak vil imidlertid videreføres inneværende år. Dette gjelder spesielt laboratorie-eksperimenter omkring effekter av luktstoff, men også videre ernæringsstudier. En videre publisering av resultatene vil derfor avvente disse supplerende undersøkelsene.

NMF og programstyret takkes for bevilgninger til prosjektet. En spesiell takk til Åge Brabrand som har utført ekkoloddregistreringene.

INNLEDNING

Mysis relicta er en stor (opptil 3 cm) pungreke som forekommer naturlig i en rekke innsjøer under marin grense på den nordlige halvkule. På grunn av artens potensielle rolle som fødekilde for fisk, har den blitt satt ut i en rekke innsjøer både i Nord-Amerika og Skandinavia med det formål å bedre fødegrunnlaget for fisk (Lasenby et al. 1986). Bakgrunnen for utsettingene var ønsket om å kompensere for redusert næringstilbud for fisk i regulerte sjøer. I perioden 1968-74 ble *Mysis* bl.a. fra Blåsjøen i Sverige satt ut i ni av de største regulerte sjøene i Trøndelag (se Tab. 1), og har fra disse igjen spredd seg til nye sjøer nedstrøms i vassdragene. Mange av disse utsettingene, både i innland og utland, har klart demonstrert problemet med utsetting av arter som ikke er tilpasset det naturlige økosystem, og i ettertid kan det fastslås at kunnskapen om *Mysis*' økologi ikke var tilstrekkelig til å forutsi de biologiske effekter. *Mysis* ernærer seg i stor grad av dyreplankton, og har spesielt i røye- og sikvann framstått mer som konkurrent enn fødekilde, ofte med betydelige negative effekter på zooplankton og fiskefauna (Fürst 1981, Langeland 1981, 1988, Lasenby et al. 1986). En stor epilimnetisk populasjon av *Mysis* kan gi en dramatisk reduksjon av viktige algebeitere blant zooplanktonet som *Daphnia* spp. og *Bosmina* spp., og en sekundæreffekt av dette blir redusert beitekontroll over planktonalgene. Lien m. fl.(1988) beregnet at den store *Mysis*-populasjonen i Snåsavann medførte en betydelig økning i algebiomassen ved at de naturlige algebeiterne innen zooplanktonet ble kraftig desimert. I tillegg til en negativ effekt på fisket, kan *Mysis* også indirekte ha innvirkning på vannkvaliteten. I økologisk forstand er *Mysis* en utpreget omnivor, som ernærer seg på et vidt spekter av fødeemner og opptrer både som primær-, sekundær- og tertiærkonsument. Den spiller en dobbeltrolle både i forhold til planteplankton og fisk: den beiter direkte på fyttoplanktonet, samtidig som den reduserer det totale beitetrykk ved å predatere effektive algebeitere som *Daphnia* og *Bosmina* og den er både næring og næringskonkurrent til fisk. *Mysis*' rolle som algebeiter er relativt beskjeden sammenliknet med det øvrige dyreplankton, og nettoeffekten av økt tetthet av *Mysis* blir redusert beitetrykk på planteplanktonet. Nettoeffekten i forhold til fisk er noe mer komplisert, idet *Mysis* er både konkurrent og fødeemne. For arter som lagesild, sik og røye vil antakelig konkurranseeffekten være dominerende, mens for lake, abbor, ørret og særlig krøkle er *Mysis* utvilsomt et viktig næringsemne i mange lokaliteter.

I en rekke sør-Norske sjøer forekommer *Mysis* "naturlig" (dvs. innvandret under siste istid) (Tab. 2), og man har tilsynelatende her en helt annen romlig fordeling i sjøen, et annet mønster for predasjon, og en mindre dramatisk effekt på de øvrige komponenter i økosystemet. Viktigst er kanskje at det har innstilt seg en predator-kontroll med tettheten av *Mysis*, hvor ofte lake og hork er viktig predator i bunnområdene, og krøkle, abbor og ørret er predatorer i de frie vannmasser. Spesielt krøkle synes å spille en viktig rolle når det gjelder å regulere både biomasse og vertikal utbredelse av *Mysis* i mange av de sjøer

Tab. 1. Oversikt over norske utsettinger av *Mysis relicta*.

Lokalitet	Utsatt år	Ca. antall satt ut	Registrert
Benna	1964-1968	?	1971
Limingen	1969	70 000	1970
Bangsjøene	1971-1973	100 000	1974
Selbusjøen	1973	100 000	1975
Stugusjøen	1973	50 000	1975
Gjevilvatnet	1973	50 000	1975
Namsvatnet	1974	100 000	?
Vekteren	1974	100 000	?
Tunnsjøen	1974	100 000	?

Tab. 2. Norske lokaliteter med naturlige populasjoner av *Mysis* og andre istidsimmigranter. Etter Mathisen (1953), Vøllestad (1983) samt egne data.

Lokalitet	Fylke	<i>Mysis relicta</i>	<i>Pontoporeia affinis</i>	<i>Pallasea quadrispinosa</i>	<i>Gammaracanthus loricatus</i>
Bjørkelangen	Østfold	*			?
Femsjø	Østfold	*		*	
Rødenessjøen	Østfold	*		*	*
Øgderen	Østfold	*	*	*	
Vansjø	Østfold	?			
Glomma	Østfold			*	
Lyseren	Akershus	?			
Øyeren	Akershus	*		*	*
N. Elvåga	Akershus	*	*		
Nøklevann	Oslo		*		
Sognsvann	Oslo		*		
Storsjø	Hedmark		*	*	
Semsjø	Hedmark		*	*	
Nuguren	Hedmark	*			
Vingersjø	Hedmark		*	*	
Utgardssjø	Hedmark		*	*	
Mjøsa	Hedmark/Oppl.	*		*	*
Vorma	Oppland				*
Hurdalssjø	Oppland	*		*	*
Orrevann	Rogaland		*		
Stokkelandsvann	Rogaland	*			
Frøylandsvann	Rogaland		*		

som har en naturlig *Mysis*bestand. Krøkle er også en "istidsimmigrant" som invaderte disse sjøene samtidig med *Mysis*, og det nære samspillet mellom disse artene finnes også i nordlige sjøer på det amerikanske kontinentet.

Målsettingen med denne undersøkelsen har vært å foreta sammenliknende undersøkelser i tre sjøer for å få bedret kunnskap om hvordan *Mysis* påvirker næringskjedestruktur og dermed selvrensningskapasitet i sjøer hvor den er en naturlig del av økosystemet. I tillegg til det omfattende materialet fra Mjøsa, ble det foretatt undersøkelser i Bjørkelangen og Rødnessjøen i Haldenvassdraget. Dette er mer produktive sjøer. Rødnessjøen er en relativt stor og dyp sjø (se beskrivelse nedenfor) og meso- til eutrof mens Bjørkelangen er grunn og sterkt eutrof sjø. Begge sjøer ligger under marin grense og har naturlige populasjoner av *Mysis*. Alle sjøer har imidlertid komplekse og artsrike fiskesamfunn. Mjøsa kan i dag betegnes som oligo-mesotrof og har også et artsrikt fiskesamfunn.

Denne utbredelseslista er høyst sannsynlig ufullstendig. *Mysis* og flere andre istidsrelikter må forventes å finnes i de fleste litt større sjøer under marin grense i sørøst-Norge. På den annen side er dagens status i de sterkt eutrofe Rogalandssjøene usikker.

LOKALITETSBESKRIVELSE

De tre undersøkte sjøene representerer dermed en gradient i areal, dyp og trofegrad (Tab. 3). Klorofyllverdiene for Rødnessjøen ble tatt i august-september, like etter sammenbruddet av en betydelig algeblomst. Normale sommerverdier vil ligge noe høyere enn de som er angitt i Tab. 3. Alle sjøene har komplekse fiskesamfunn, med forekomst av flere Mysispredatorer (Tab. 4). Istidsimmigranten *Gammaracanthus loricatus*, som også i betydelig grad kan predatere Mysis, finnes i Mjøsa og Rødnessjøen.

Tabell 3. Karakteristika for de tre sjøene. Klorofyllverdier fra 0-10 m for 1990, angitt som $\mu\text{g l}^{-1}$.

	<u>Areal (km²)</u>	<u>Volum (m³*10⁶)</u>	<u>Max dyp (m)</u>	<u>Middeldyp (m)</u>	<u>Chl.a</u>
Mjøsa	362	56 244	449	153	~ 1- 5
Rødnessjøen	15	312	47	20	2.0- 5.5
Bjørkelangen	3.3	25	12	7	13.3-20.0

Dybdekart for sjøene er vist i Fig. 1. Spesielt Bjørkelangen kan også bli svært turbid og få høye vanntemperaturer i hele vannsøylen, og er utvilsomt et marginalt habitat for Mysis (se diskusjon).

Tabell 4. Mysispredatorer i de tre sjøene. Relativ betydning som Mysis-predatorer indikert.

	<u>Mjøsa</u>	<u>Rødnessj.</u>	<u>Bjørkel.</u>
Ørret	*	-	-
Sik	*	-	-
Krøkle	***	***	*
Abbor	*	-	**
Hork	**	*	-
Lake	***	***	-
Laue	-	-	**
<u>Gammaracanthus</u>	**	*	-

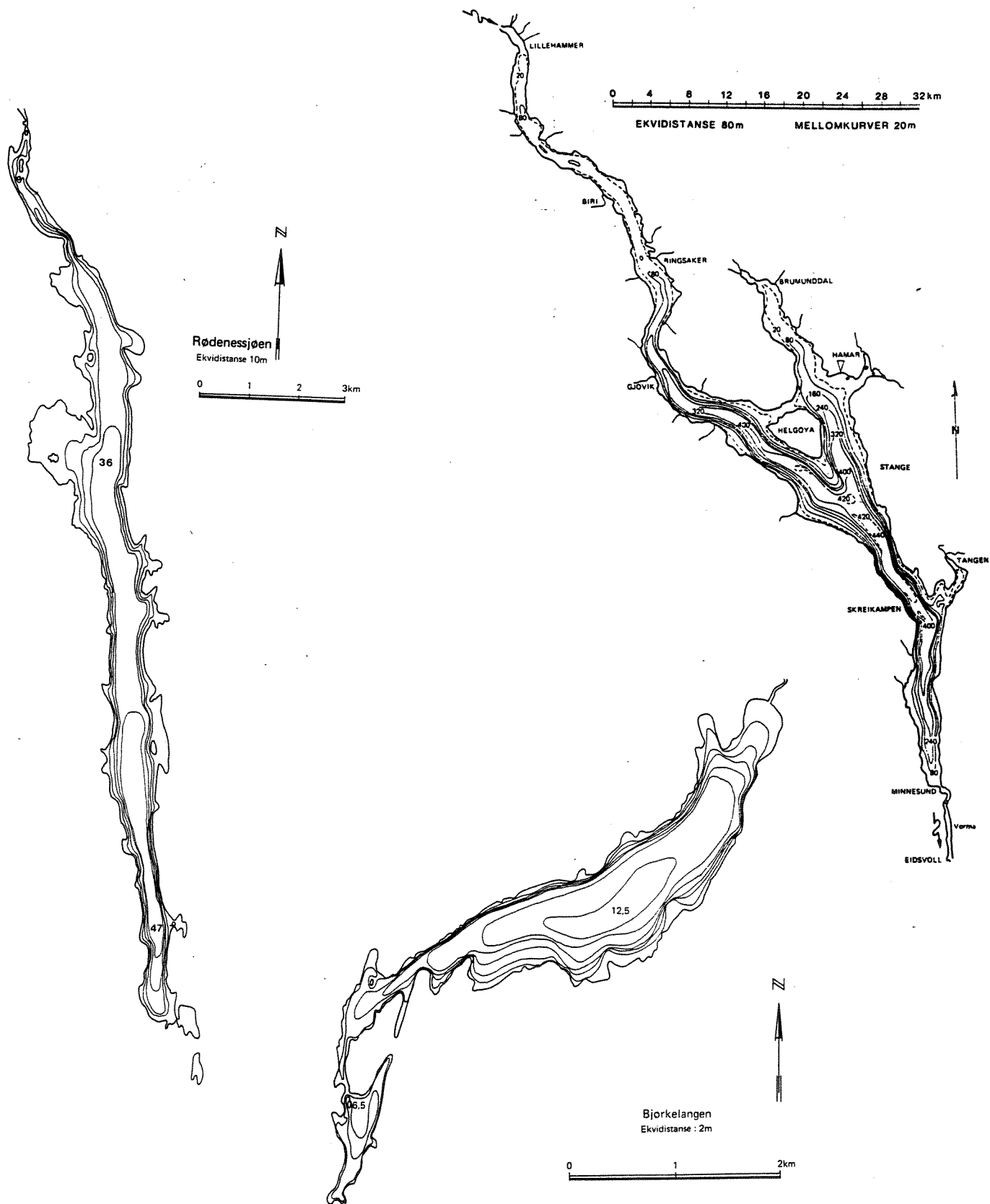


Fig. 1. Dybdekart for Mjøsa, Rødnessjøen og Bjørkelangen

Zooplanktonsamfunnet i de tre sjøene er relativt likt. Det er artsrikt med dominans av cladocerer.

Tabell 4. Hovedarter av krepsdyrplankton, med relativt biomassebidrag indikert.

	<u>Mjøsa</u>	<u>Rødnessjøen</u>	<u>Bjørkelangen</u>
<i>Daphnia galeata</i>	***	*	-
<i>Daphnia cristata</i>	***	*	*
<i>Daphnia cucullata</i>	-	***	***
<i>Holopedium gibberum</i>	*	-	-
<i>Limnosida frontosa</i>	-	**	*
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	-	*	**
<i>Bosmina longispina</i>	***	*	-
<i>Bosmina coregoni</i>	-	*	*
<i>Bosmina longirostris</i>	-	*	*
<i>Leptodora kindtii</i>	*	**	-
<i>Limnocalanus macrurus</i>	*	**	-
<i>Heterocope appendiculata</i>	*	-	-
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	***	**	***
<i>Cyclops scutifer</i>	-	*	-
<i>Cyclops lacustris</i>	*	-	-
<i>Mesocyclops leuckartii</i>	*	**	**
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	*	*	*

PRØVETAKING

Fra Mjøsa eksisterer en flerårig prøveserie på alle relevante parametre fra det generelle overvåkingsprogrammet. Fra Bjørkelangen og Rødnessjøen ble det tatt prøver 1. august og 11. september 1990. I tillegg ble det tatt hovtrekk etter Mysis fra isen i mars 1991. I august og september ble oksygen, temperatur og lys målt i vertikale profiler vha. elektrode og et undervanns spektrometer (LICOR). Klorofyllprøver ble tatt på fire dyp over intervallet 0-10 m, oppbevart kjølig på svarte plastflasker og filtrert på laboratoriet i løpet av 24 timer. Zooplankton ble samlet inn fra hver andre meter i epilimnion, og med økende intervall i hypolimneon. Det ble benyttet et 3 l Ruttner-henter, med parallelle prøver for hvert dyp. Det ble tatt dag og nattprøver ved begge datoer.

Mysis ble innsamlet semikvantitativt ved bruk av en 200 µm hov med 1 m diameter. Hovtrekk ble tatt for hver 2. meter, og tettheten ved hvert dyp beregnet fra antall individer i hoven, minus tettheten i den foregående dybdeintervall. Tre-fem parallelle hovtrekk ble tatt for hvert dyp. Også her ble det tatt dag og nattprøver. Lengdefordeling ble beregnet for alle prøver, og biomasse beregnet ut fra lengde/tørrvektregresjoner

(Kjellberg et al. 1991). Mageprøver ble undersøkt fra et representativt antall individer og størrelseskategorier fra begge lokaliteter.

Romlig fordeling og tetthet av fisk ble estimert ved ekkoloddregistreringer (dag og natt) i begge sjøer. For Mjøsa er benyttet data fra prøvefiske i perioden 1979-1980 (Sandlund m. fl. 1980).

TETTHET OG VERTIKALFORDELING

I Mjøsa forekommer Mysis med størst individtetthet der innsjøen har større dyp enn 80 meter. Ved en regional inventering som ble foretatt i oktober 1980, ble det funnet størst forekomst i Mjøsas sentrale deler, inklusive Furnesfjorden. Senere enkeltprøver fra ulike deler av sjøen bekrefter dette inntrykket. Individantall og biomasse av Mysis over Mjøsas sentrale områder viser betydelig variasjon både gjennom året og mellom de ulike år. Størst individtetthet finnes som regel på forsommeren da hunnene slipper ungene, men enkelte år kan også individtettheten øke utover høsten. På grunn av tilveksten finnes også den høyeste biomassen om høsten.

Laveste tetthet og biomasse, beregnet som middelerdi for perioden mai - oktober, ble funnet i 1989 (75 ind. og 100 mg tørrvekt m^{-2}), mens høyeste ble funnet i 1983 (> 400 ind. og 400 mg tørrvekt m^{-2}). Høyeste enkeltregistrering var på over 1000 ind. m^{-2} , og den høyeste tørrvekten var 900 mg m^{-2} . Gjennomsnitt for hele perioden (1972-89) ligger noe over 200 ind. m^{-2} og 300 mg m^{-2} for individtall og biomasse. I grunnere områder (20-50 m) ligger individtettheten som regel i området 20 - 120 ind. m^{-2} .

De registrerte tettheter i Rødnessjøen og Bjørkelangen var påfallende mye lavere, selv om man her må huske at Mysis kan ha betydelige tetthetsvariasjoner fra år til år. I Rødnessjøen ble det funnet 14-27 ind. m^2 , med en gjennomsnittsverdi på ca. 0.38 g våtvekt m^2 . I Bjørkelangen ble det funnet 6-13 ind. m^2 som i snitt tilsvarte en biomasse på 0.12 g våtvekt m^2 . Maksimal volumspesifikk tetthet i Mjøsa er ofte > 20 ind. m^3 , mot 3.6 i Rødnessjøen og 5.0 ind. m^3 i Bjørkelangen.

I 1981 ble gjennomført en sesongundersøkelse på døgnvandring i Mjøsa (Fig. 2). I områder med større dyp enn 80 meter forekommer Mysis pelagisk hele døgnet, men med en hovedutbredelse i området 60 - 120 meter på dagtid. De yngre individene står da noe høyere i vannmassene enn de eldre. I områder grunnere enn 80 m står Mysis i eller nær sedimentet på dagtid. Om sommeren finnes Mysis sjelden grunnere enn 20 meter i littoralsonen, mens på vinteren kan den vandre helt inn i strandsonen. Mysis foretar vertikale døgnvandring med 30-40 m amplitude i Mjøsa. Vandringene utløses og styres av lysintensiteten, mens de bakenforliggende årsaker er predatorunnvikelse og næringssøk. Når lysintensiteten avtar om kvelden, forflytter Mysis seg gradvis oppover i vannmassene, og når det er blitt mørkt skjer en rask oppvandring til 10 - 60 m dyp.

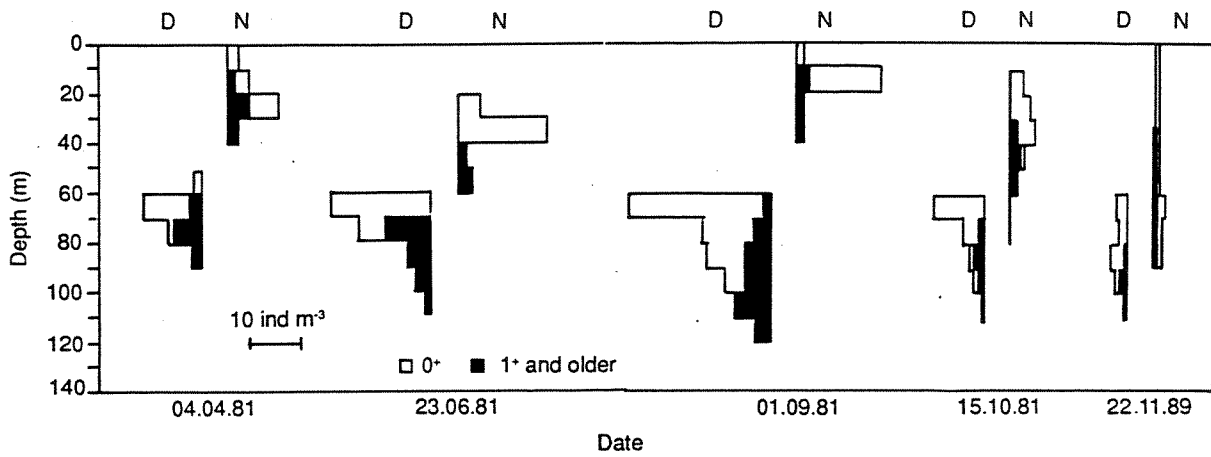


Fig. 2. Vertikalutbredelse av *Mysis* i Mjøsa

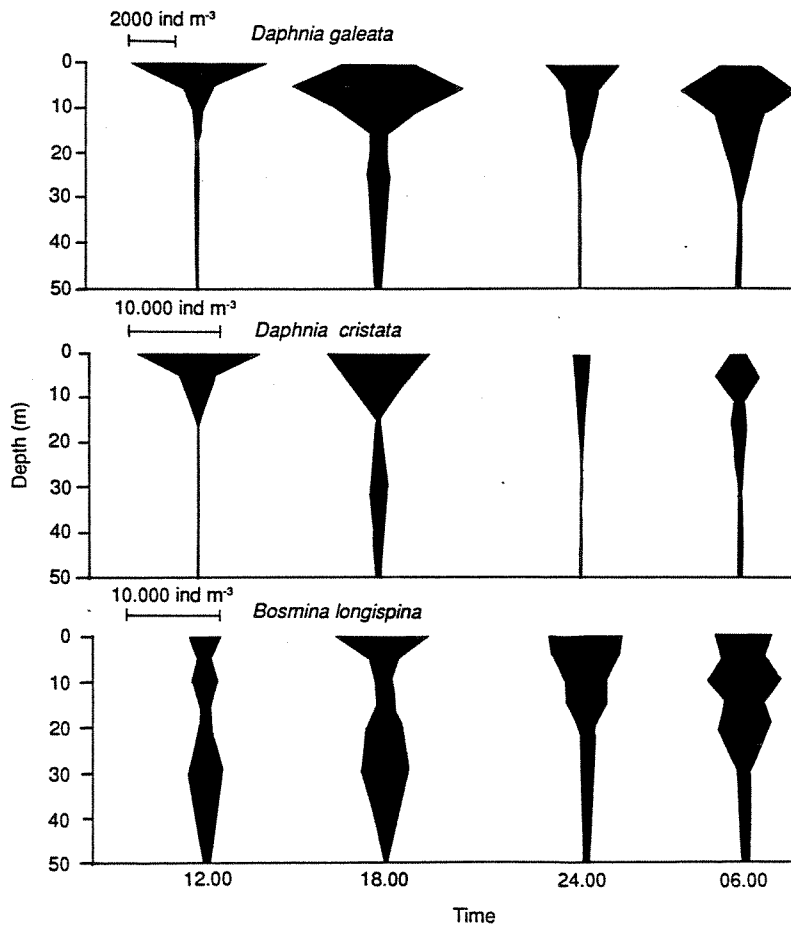


Fig. 3. Vertikalutbredelse av de viktigste byttedyr for *Mysis* i Mjøsa (august).

Generelt vandrer *Mysis* høyere opp i vannmassene om vinteren enn om sommeren. Når det begynner å lysne, skjer en rask migrasjon ned til større dyp (60 - 120 m). Spesielt sommerstid kan oppholdet i de øvre vannlag være av meget kort varighet. Unger klekt i april utgjør et unntak, da disse kan påtreffes under isen hele døgnet. Som nevnt står de yngre (0+) individene noe høyere enn de eldre (1+, 2+), og dette mønsteret gjelder også under vandringen. *Mysis* oppholder seg i øvre vannlag bare under den mørkeste perioden av døgnet. Midt på sommeren er oppholdet i øvre vannlag begrenset til 1-2 timer, mens de om vinteren tilbringer en stor del av døgnet i øvre vannlag og strandnære gruntområder.

Vertikalutbredelsen hos de dominerende bytteartene for *Mysis* i Mjøsa er vist i Fig. 3. I august hadde de to *Daphni*eartene sin hovedutbredelse over 10 m gjennom hele døgnet, mens *Bosmina* hadde en mer jevn fordeling i vannsøylen med en klar tendens til reversert migrasjon med høyest overflatetetthet om natten. Bare en mindre fraksjon av *Mysis*-populasjonen, og da fortrinnsvis 0+, ble funnet over 10 m.

I Rødnessjøen er vertikalutbredelsen av *Mysis* vist sammen med utbredelsen av zooplankton (Fig. 4). Hovedutbredelsen for *Mysis* er under 15 m på dagtid, men selv om natten går den ikke høyere enn 10 m, selv om biomassemaksimum forflyttes noe oppover i vannmassen, og nesten hele populasjonen finnes mellom 10 og 20 m. I oktober er mønsteret vesentlig det samme, men det var nå bare en svært beskjeden vertikal-migrasjon. Hovedforekomsten av zooplankton er i de øvre 10 m av vannsøylen, slik at det i liten grad var overlapp mellom *Mysis* og zooplankton. Biomassemessig utgjorde cladocerene (ves. *Daphnia cucullata*) omtrent halvparten av krepsdyrplanktonet på biomassebasis. Det må forøvrig bemerkes at det var en høy totalbiomasse av zooplankton i Rødnessjøen, med maksimumsverdier på over 200 μg tørrvekt l^{-1} (Fig. 4). I Bjørkelangen var vertikalutbredelsen av *Mysis* nær identisk i august og oktober, selv om det var lavere tettheter i oktober (Fig. 5). På dagtid sto *Mysis* helt nede ved bunnen, antakelig delvis i sedimentet, mens tyngdepunktet ble forflyttet til 5 m om natten. I august var zooplanktonsamfunnet dominert av små copepoder (*Thermocyclops oithonoides*, *Mesocyclops leuckartii*), som viste en klar vertikalmigrasjon med hovedutbredelsen rundt 3 m på dagtid, og helt i overflaten om natta. I oktober utgjorde cladocerene (ves. *Daphnia cucullata* og *Bosmina longirostris*) rundt halvparten av den totale dyreplanktonbiomasse, men det var bare en svært beskjeden vertikalmigrasjon.

I tillegg til høy algetetthet er også Bjørkelangen i betydelig grad partikkelpåvirket (mye resuspendert sediment), og det er ekstremt lav sikt i sjøen. I august var det nesten ikke målbart lys under 2 m, og i oktober var det ikke målbart lys under 1.5 m. Fordi sjøen er grunn, vindeksponert og lite sjiktet, var det nær isotermt i vannsøylen med en temperatur på over 16 °C ved bunnen, og nær 18 °C i store deler av *Mysis*' vertikale

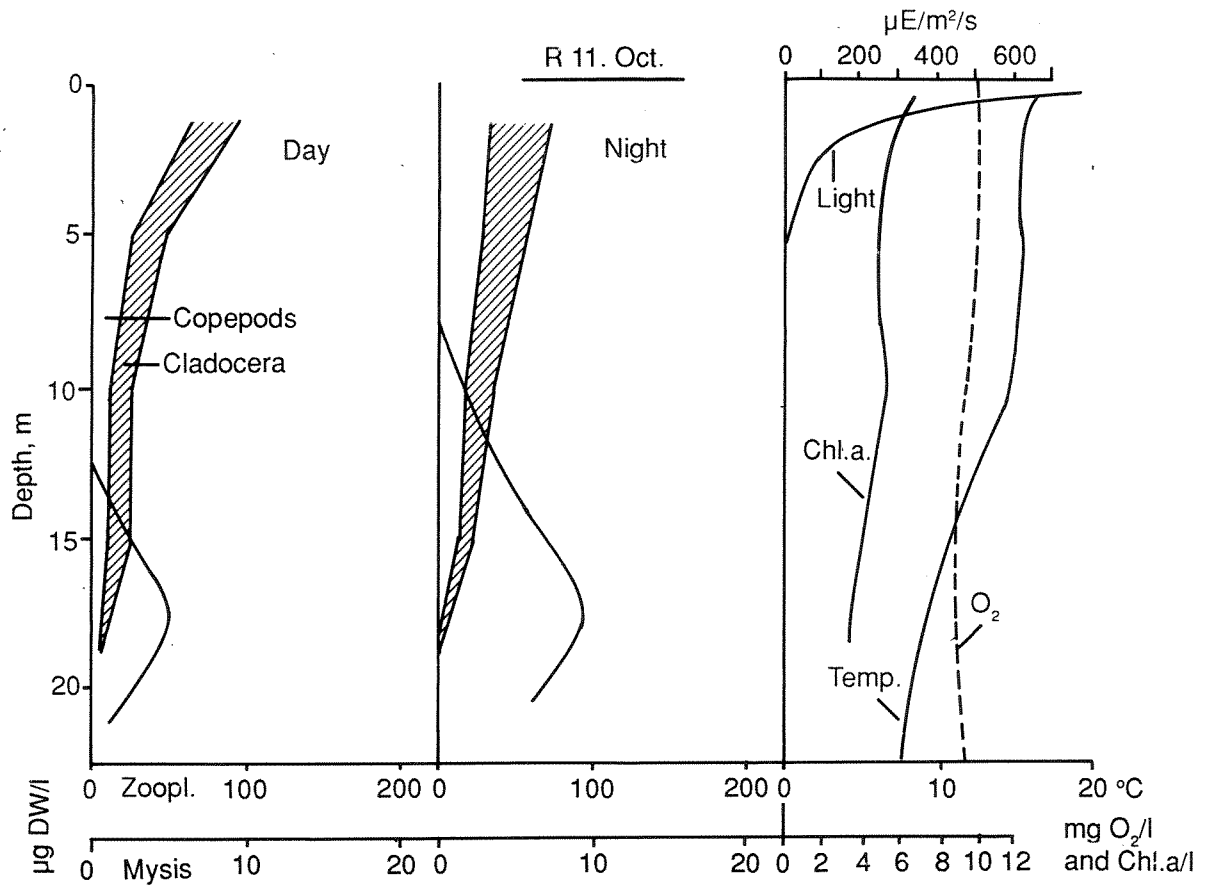
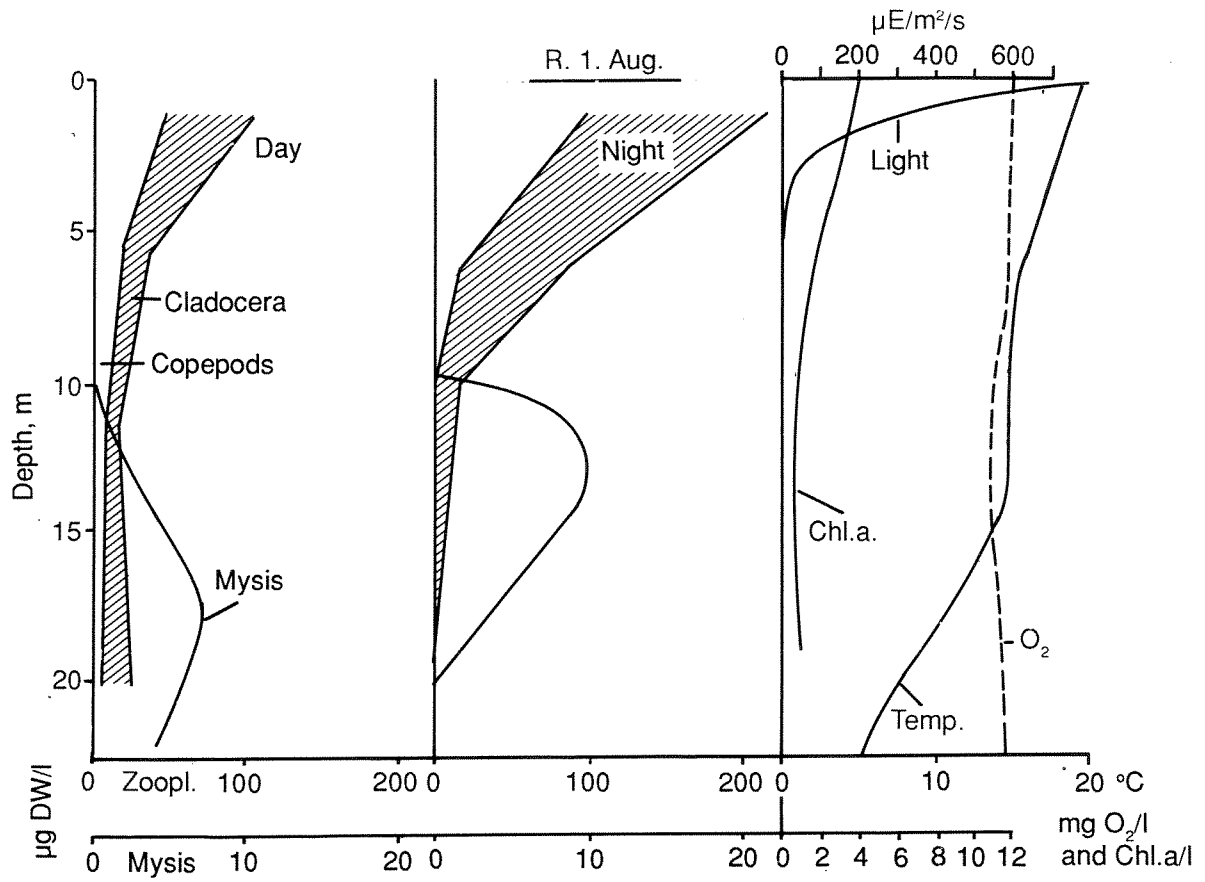


Fig. 4. Vertikalfordeling av Mysis og zooplankton i Rødnessjøen.

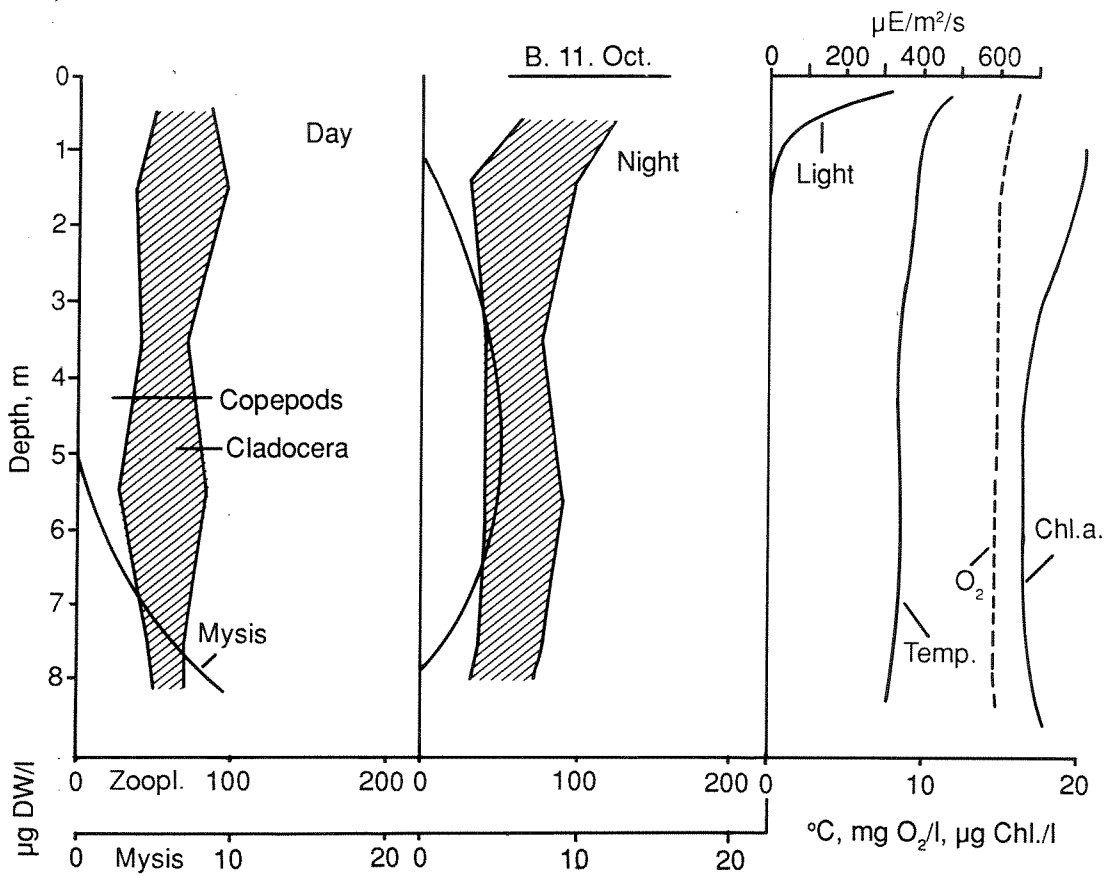
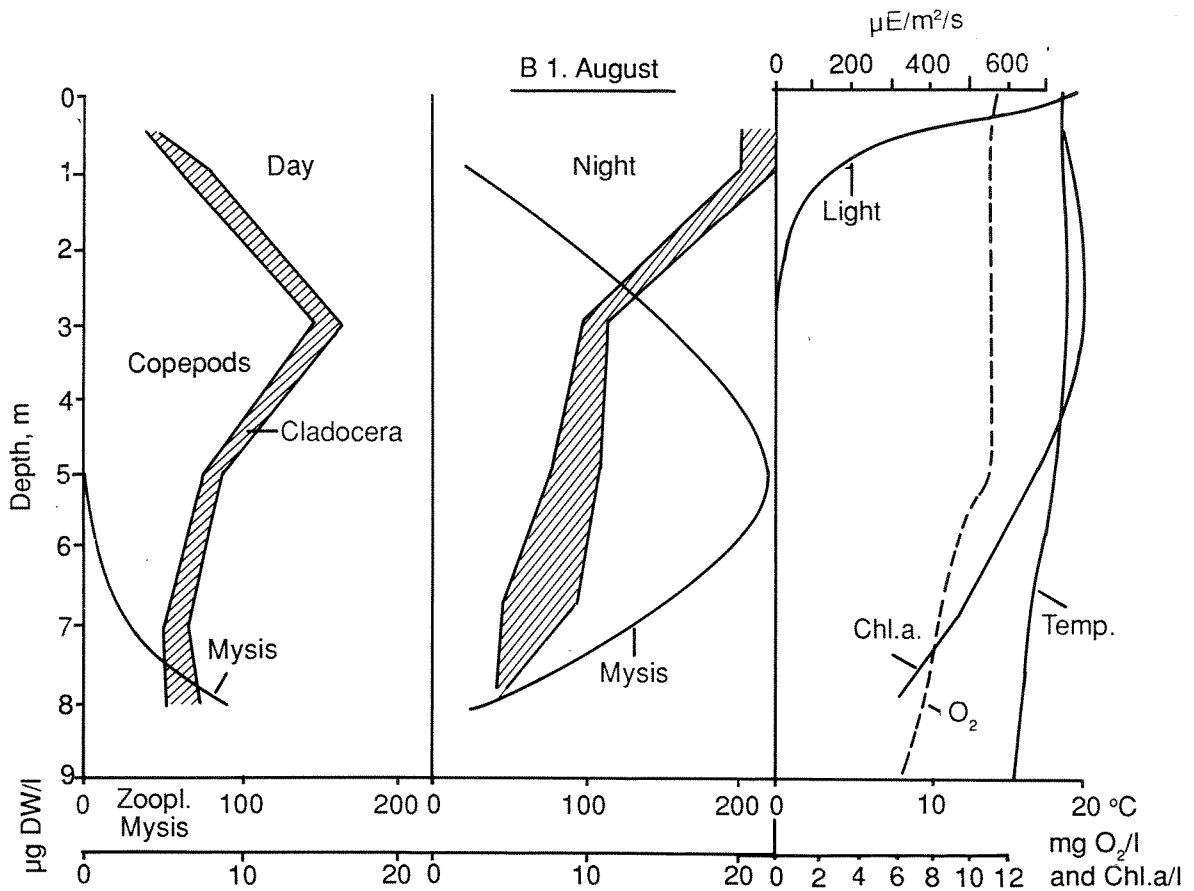


Fig. 5. Vertikalfordeling av Mysis og zooplankton i Bjørkelangen

utbredelsesområde. Med unntak av sedimentoverflaten lå også her oksygeninnholdet > 10 mg l⁻¹, men blir sannsynligvis betydelig lavere på vinteren.

Det var en rask lyssvekning med dypet (Fig. 4-5), og under 5 m var det ikke målbart lys hverken i august eller oktober. Dette indikerer et refugium for Mysis (og zooplankton) mot fiskepredasjon. Det var høy oksygenmetning (> 10 mg O₂ l⁻¹) i hele vannsøylen, og oksygen kan ikke ha vært noen begrensende faktor for Mysis i Rødnessjøen. Temperaturen var over 15 °C helt ned til 15 m.

Ekkoloddregistreringene (Fig. 5) viste en meget høy fisketetthet, og med den overveiende andel av fisken i sjiktet over 10 m, altså bare et beskjedent overlapp med Mysis (men derimot et betydelig overlapp med krepsdyrplanktonet). Det var ingen klare forskjeller i utbredelsesmønster dag og natt. For Bjørkelangen og Rødnessjøen var det klar dominans av fisk < 10 cm, med 8700 ind./ha i Bjørkelangen (natt, august) og 4800 ind./ha i Rødnessjøen for denne gruppen. Også for større fisk var den arealspesifikke tettheten nær dobbelt så høy i Bjørkelangen som i Rødnessjøen. I begge sjøer var bare ca. 10 % av totalantallet større enn 20 cm. Basert på den observerte størrelsesfordeling har Bjørkelangen en fiskebiomasse på nær 200 kg/ha (våtvekt), og Rødnessjøen ca. 90 kg/ha. For begge sjøer er det et betydelig innslag av karpefisk, mens krøkle også utgjør en stor del av totalantallet i Rødnessjøen. I Mjøsa er tetthet av pelagisk fisk anslått til ca. 26 kg/ha, hvorav krøkle, sik og lagesild utgjør henholdsvis 11, 53 og 36 %.

Forekomsten av andre invertebrate predatorer kan også være en betydelig konkurransefaktor for Mysis. Den carnivore cladoceren *Leptodora kindtii* finnes både i Mjøsa, Rødnessjøen og Bjørkelangen, men utgjør aldri noe stort antall. I Bjørkelangen var derimot meget stor tetthet av larven til svevemyggen *Chaoborus*, som er en betydelig konkurrent til, og også en potensiell predator til små individer av Mysis. Biomassen av denne ble anslått til rundt 1.5 g tørrvekt m⁻².

STØRRELSSEFORDELING OG LIVSSYKLUS

Hoveddelen av Mysispopulasjonen i Mjøsa har en toårig livssyklus, men en mindre del av bestanden, spesielt hannene, kan i visse år nå reproducerbar størrelse allerede i sitt første leveår og enkelte hunner lever i tre år. De hunnene som lever i tre år får som regel unger tidlig i sitt andre reproduksjonsår, og det er sannsynligvis ungene til disse som har mulighet til å nå reproducerbar størrelse allerede i sitt første leveår dersom tilvekstforholdene er gode.

En "normal" to-årig livssyklus i Mjøsa forløper som følger: første leveåret (0+) er en ren vekstperiode, der den hovedsakelige tilveksten skjer i perioden mai-oktober. Mysisen

har da nådd en lengde på 7-10 mm, og en vekt på 1,7 - 2,7 mg tørrvekt. I løpet av vinteren skjer det liten eller ingen tilvekst. Året etter skjer en ny tilvekst, hovedsakelig i perioden mai-august. Individene utvikles da til kjønnsmodne hunner og hanner (1+), og har oppnådd en lengde på 11 - 15 mm og en vekt omkring 4 mg.

Reproduksjonen skjer i løpet av vinter og vår (november til begynnelsen av juni). Størst forekomst av hunner med egg finnes i desember til ut i mars og hunner med unger fra mars til begynnelsen av juli. Samtlige hanner dør etter sin første forplantning, mens en del av hunnene overlever og kan delta i en tredje tilvekstperiode (2+) og ytterligere en forplantning. De kan da nå lengder opp mot 20 mm og en vekt på 10 mg.

For sammenlikning med de to andre sjøene ble lengdefordeling av *Mysis* i Mjøsa undersøkt i begynnelsen av august 1990 (som var et år med ekstremt lav biomasse av *Mysis*). Medianlengden for 0+ var 7.4 mm og 13 mm for 1+. Tilsvarende lengder i Rødnessjøen ved samme tidspunkt var 9.3 mm for 0+ og 14 mm for 1+, mens de i den grunne Bjørkelangen var 11.3 for 0+ (Fig. 7). Her var ingen 1+ i hovtrekket, noe som antakelig kan tilskrives lav tetthet/høy dødelighet. Dette illustrerer den betydelig raskere vekstrate og muligheten for en rask gjennomføring av livssyklus i de grunne og relativt varme lokalitetene.

I Rødnessjøen ble kjønnsmodne 1+ og 2+ påvist både tidlig i august og september, noe som indikerer at en fraksjon av populasjonen her har toårig livssyklus. Den lave tettheten av *Mysis* i Bjørkelangen gjør det vanskelig å si noe sikkert om livssyklusstrategi, men det kan se ut som om populasjonen i denne sjøen har en rent ettårig syklus. Det ble tatt hovtrekk fra isen i slutten av mars fra både Bjørkelangen og Rødnessjøen, men uten resultat. I begge sjøer ble tatt prøver i en gradient fra land, men fraværet av *Mysis* på denne årstiden må skyldes lokale forflytninger til andre deler av sjøen.

FØDEVALG

Næringsvalget hos *Mysis* i de pelagiske deler av Mjøsa, fordeler seg på fire hovedgrupper: planteplankton, pollen (først og fremst fra gran), hjuldyrplankton og krepsdyrplankton. Det er en viss forskjell i næringsvalget hos unge og eldre individer. For 0+ av *Mysis* var planteplankton, særlig monader og kiselalger, helt dominerende føde i juni og juli. Hos eldre individer var planteplankton og krepsdyr av omtrent like stor betydning på forsommeren. Fra og med august var krepsdyrplankton dominerende næring hos alle størrelsesgrupper. Av krepsdyrplanktonet dominerte cladocerene *Bosmina longispina* og *Daphnia galeata* i dietten. Det ble ikke påvist noen klar størrelsespreferanse for disse to artene.

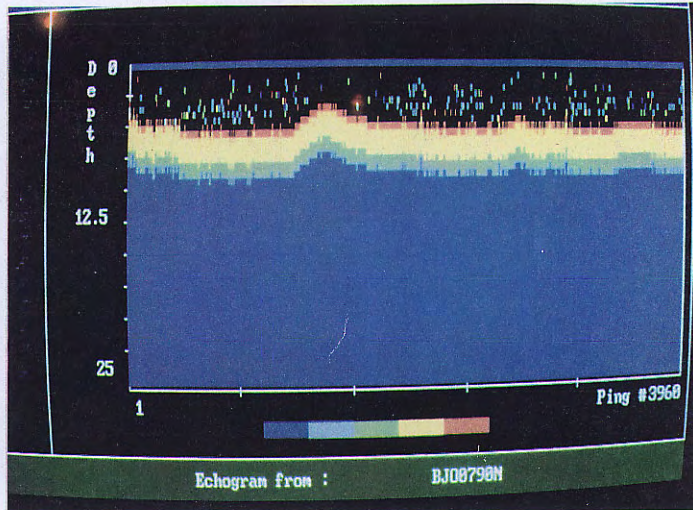
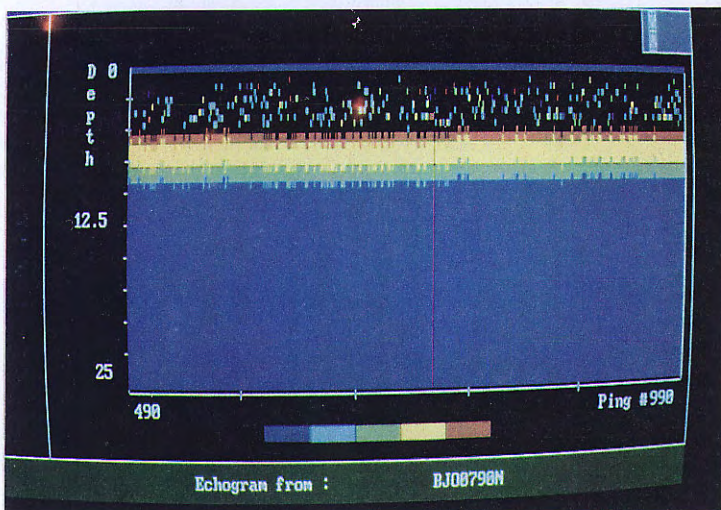
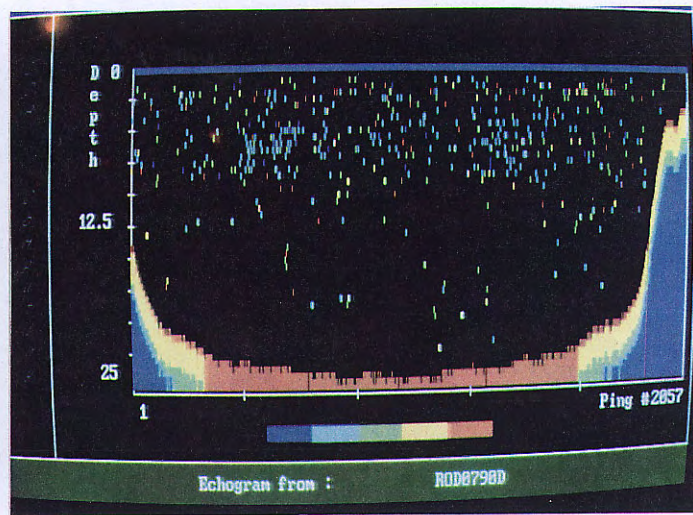
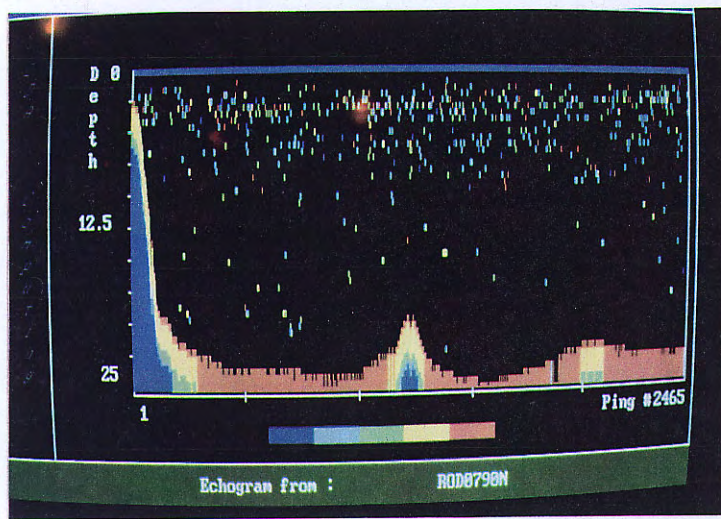


Fig. 6. Fiskefordeling ved ekkoloddregistrering i Rødnessjøen (øverst) og Bjørkelangen (nederst). Dagkjøringer til venstre, nattkjøringer til høyre.

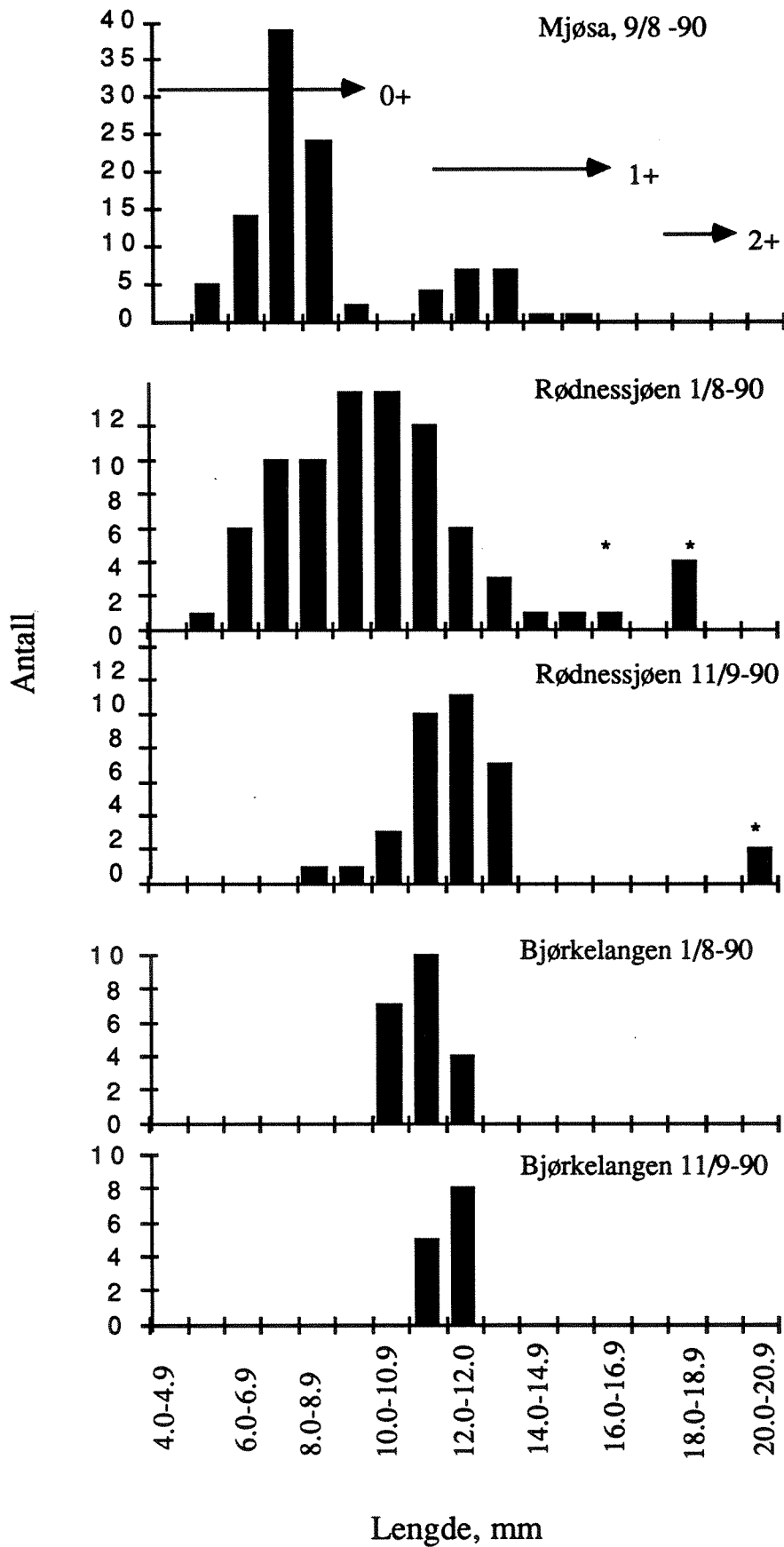


Fig. 7. Lengdefordeling av *Mysis* i Mjøsa, Rødnessjøen og Bjørkelangen.
* markerer kjønnsmodne individer.

En grundig ernæringsstudie i Mjøsa i 1979 ga følgende volummessig fordeling av føde i perioden juni-oktober: krepsdyrplankton 49%, planteplankton 33 %, hjuldyrplankton 12% og pollen 5% (Fig. 8). Spesielt for de eldre individene er det uklart hvor mye av planteplanktonet som spises direkte, og hvor mye som kommer indirekte via spist dyreplankton. Mye tyder på at *Mysis* ofte selekterer de bløtere deler av dyreplanktonet, spesielt egg hos hoppekreps og mage/tarm-regionen hos vannlopper som *Daphnia*. Basert på mageanalysene kan dette gi inntrykk av et høyere inntak av planteplankton, og et lavere inntak av dyreplankton enn hva som er tilfelle.

I Rødnessjøen var fødevalget hos 0+ og 1+ relativt likt, og det var ikke store døgnforskjeller. I både august og september var dominerende føde *Eudiaptomus gracilis*, *Cyclops* spp. (vesentlig *Thermocyclops oithonoides*), *Daphnia cristata*, *D. cucullata* og *D. galeata* samt *Bosmina coregoni* og *B. longispina*. (Fig. 9). I tillegg spiste begge størrelsesgrupper endel planteplankton og enkeltindivider av *Limnospira frontosa*. Hos 0+ var det i tillegg et visst innslag av sopp og hjuldyr. Samtlige mageprøver viste høy fyllingsgrad og god næringstilgang.

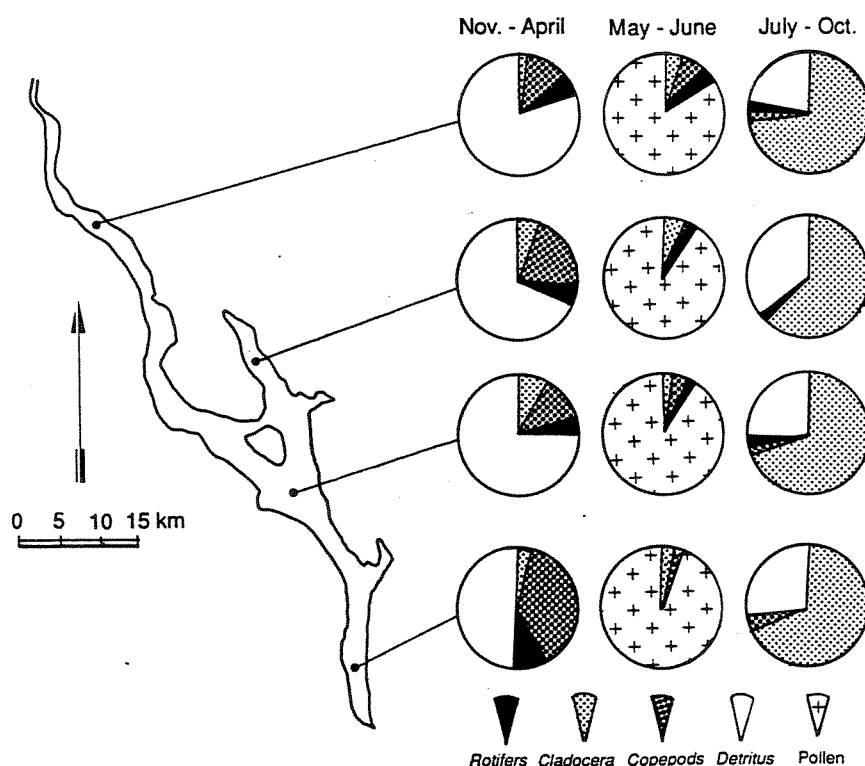


Fig. 8. Volumprosent av mageinnhold for *Mysis* ved forskjellige stasjoner i Mjøsa.

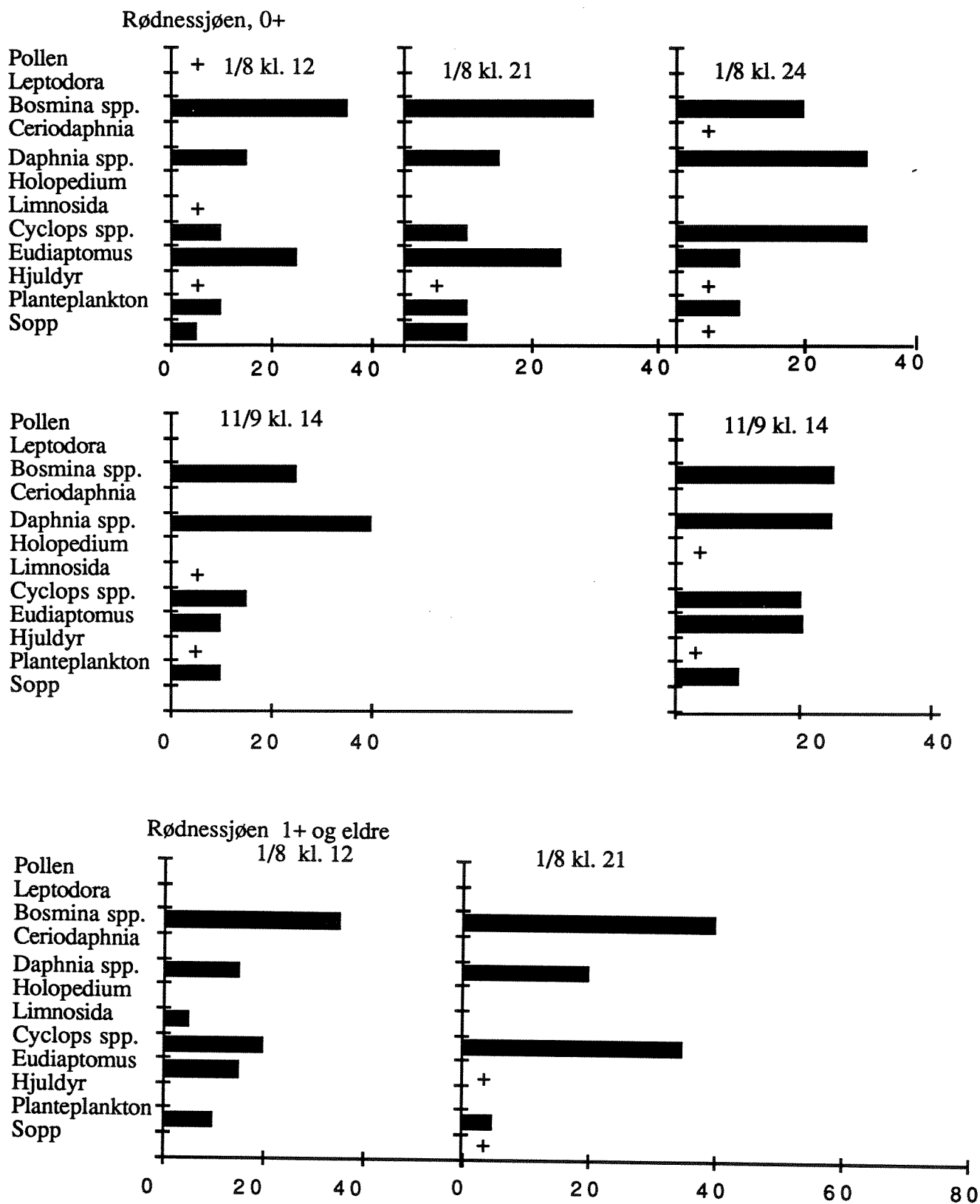


Fig. 9. Volumprosent av mageinnhold for *Mysis* i Rødnessjøen. + markerer sporadisk forekomst.

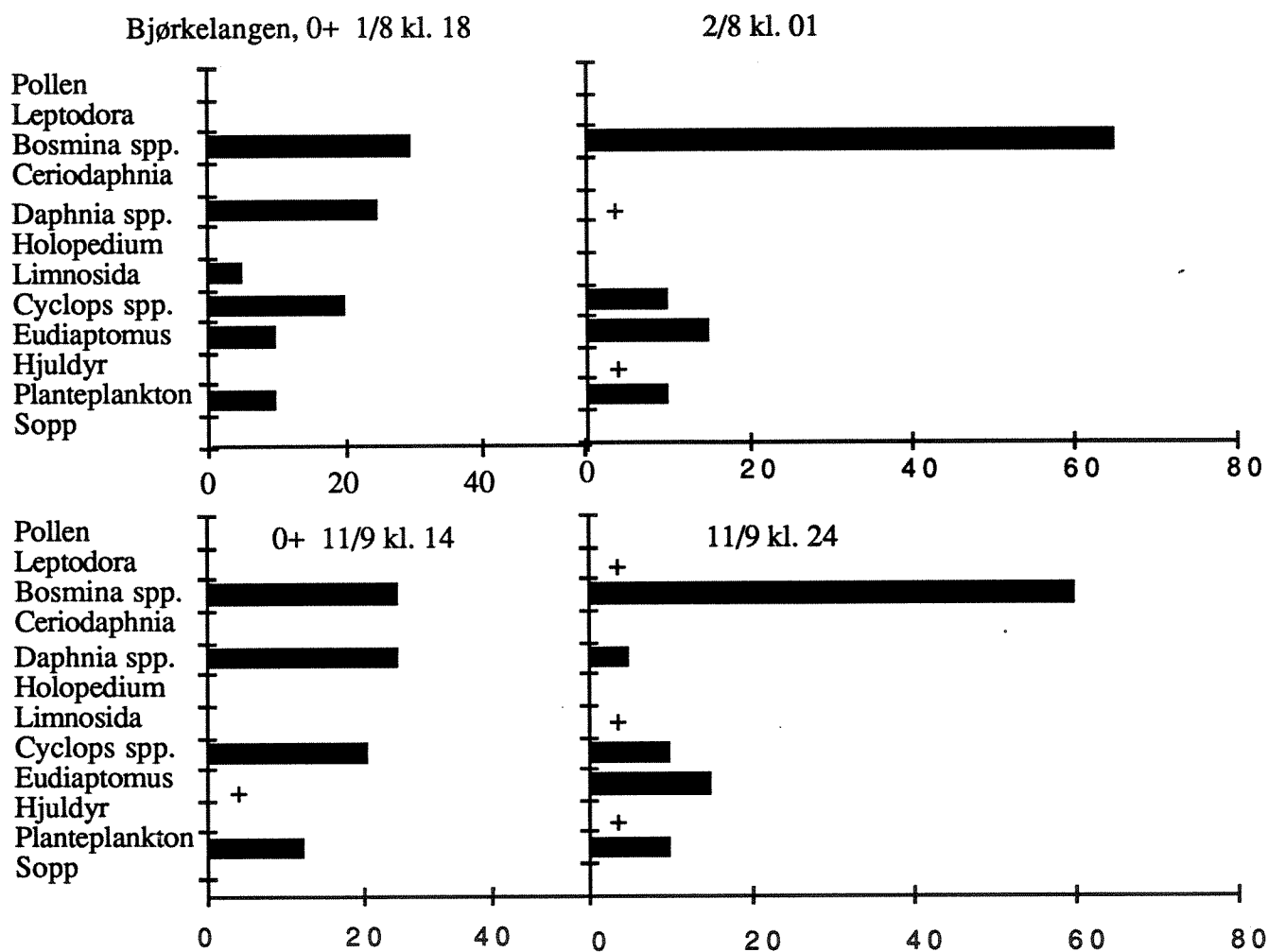


Fig. 10. Volumprosent av mageinnhold for *Mysis* i Bjørkelangen. + markerer sporadisk forekomst.

Næringsvalget hos *Mysis* i Bjørkelangen var i alt vesentlig det samme (Figur 10). Her var imidlertid klare døgnforskjeller. På dagtid var fødevalget variert, men fyllningsgraden var gjennomgående svært lav. Om natten var fyllningsgraden derimot høy, og mageinnholdet var dominert av *Bosmina coregoni* og *B. longispina*. Den lave fyllningsgraden om dagen bekrefter at *Mysis* i stor grad ligger inaktivt på/i sedimentet på dagtid. Algematerialet i begge sjøer var vesentlig små monader. Det er lite sannsynlig at disse små algegruppene kan beites direkte av *Mysis*, og de er antakelig tarminnhold fra større cladocerer hvor bare tarmpartiet er selektert. I tillegg fantes enkelte pennate kiselalger og tråder av *Oscillatoria*, som antakelig var beitet direkte.

LUKTSTOFF-FORSØK

Det er i løpet av de siste par år vist at biokjemisk kommunikasjon og biokjemiske signalstoffer kan ha en betydelig "indirekte" effekt når det gjelder struktur og funksjon av pelagiske næringskjeder. Signalstoffer fra rovfisk kan påvirke romlig fordeling av byttefisk, signalstoffer fra planktivor fisk kan påvirke romlig fordeling og vertikalmigrasjon hos dyreplankton. Det er også vist at biokjemiske komponenter fra rovdyrplankton kan indusere morfologiske beskyttelsesmekanismer hos byttedyr blant dyreplanktonet (spiner hos hjuldyr), men ellers er det generelt liten kunnskap om i hvilken grad tilsvarende signalstoffer er virksomme også innen planktonsamfunnet. Det vil være spesielt interessant i forbindelse med Mysis-problematikken å undersøke om dyreplankton fra naturlige Mysis-lokaliteter også har utviklet et antipredatoradferd basert på signalstoffer fra predatoren. Dette vil i såfall gjøre dem adskillig mer tilpasningsdyktige til Mysis-predasjon enn tilsvarende populasjoner som ikke har en slik adaptiv respons. Tilsvarende kan det også tenkes at Mysis unnviker sine predatorer ved en liknende luktstoff-respons. I såfall vil det være interessant å teste romlig reaksjon både fra predatorer som hork og lake, som primært er bunnlevende, og pelagiske predatorer som abbor og krøkle. Endelig kan det være av interesse å teste om Mysis er i stand til å lokalisere sitt bytte også ved luktstoffer. Dette kan avgjøre fødeaktivitet om natta (som kan være betydelig) og vil være spesielt relevant i eutrofe lokaliteter med dårlig sikt. En utprøving av disse hypotesene vil kreve en grundig studie i seg selv, og vil følges opp i senere undersøkelser. Enkelte innledende forsøk ble imidlertid utført i regi av dette prosjektet. Mysis ble hentet inn fra Mjøsa sensommeren 1992, og holdt i akvarium med uklorert vann med *Daphnia magna* som fôr. Det ble laget to sylindere i klar plast på 2.2 x 0.1 m (Fig. 11). Til hver av disse ble laget to små sylindere med planktonduk på kortsidene, som kunne beveges fritt inne i hver av de store sylindrerne. For hver 20 cm. ble det laget en tappekran. Zooplankton ble sluppet i de store sylindrerne, og 4 Mysis av variabel størrelse ble plassert i det ene buret, som så ble plassert i variabel høyde. Den andre sylinderen fungerte som kontroll (uten Mysis). Det ble utført forsøk med en kulturklon av *Daphnia magna* (som ble effektivt spist av Mysis) og zooplankton (ves. *Acanthodiptomus denticornis* og *Bosmina longispina*) fra en lokalitet uten Mysis. Ikke for noen av disse populasjonene ble det funnet noen unnvikelsesrespons i forhold til Mysis, og dyrene hadde samme romlige fordeling i begge sylindere i løpet av forsøkets varighet (1 uke). Her skal imidlertid bemerkes at dyrene ikke ble foret, og at fødekonsentrasjon *kan* være en viktig variabel. Det ble også gjort forsøk med zooplankton fra en naturlig Mysis-lokalitet (Øyern), men dette var såpass sent på høsten med såvidt tynn zooplanktonpopulasjon at det ikke kan trekkes noen konklusjoner fra dette forsøket. Det vil imidlertid bli gjentatt neste sommer.

Det ble også undersøkt om Mysis viste noen respons på luktstoffer fra sitt bytte ved å plassere 20 *Daphnia magna* i en svart, perforert sylinder. Her var fri vannstrøm ut, mens *Daphnia* ikke var synlig fra utsiden. Denne ble plassert i et kar med 10 Mysis av

ulik størrelse. Disse var foret ca. 1 måned på samme Daphnia-klon før forsøket, men var sultet siste uke før forsøket. Heller ikke her ble påvist noen tegn til luktstoff-respons. Mysis var tilfeldig fordelt i forsøkskaret i løpet av en to-timers periode.

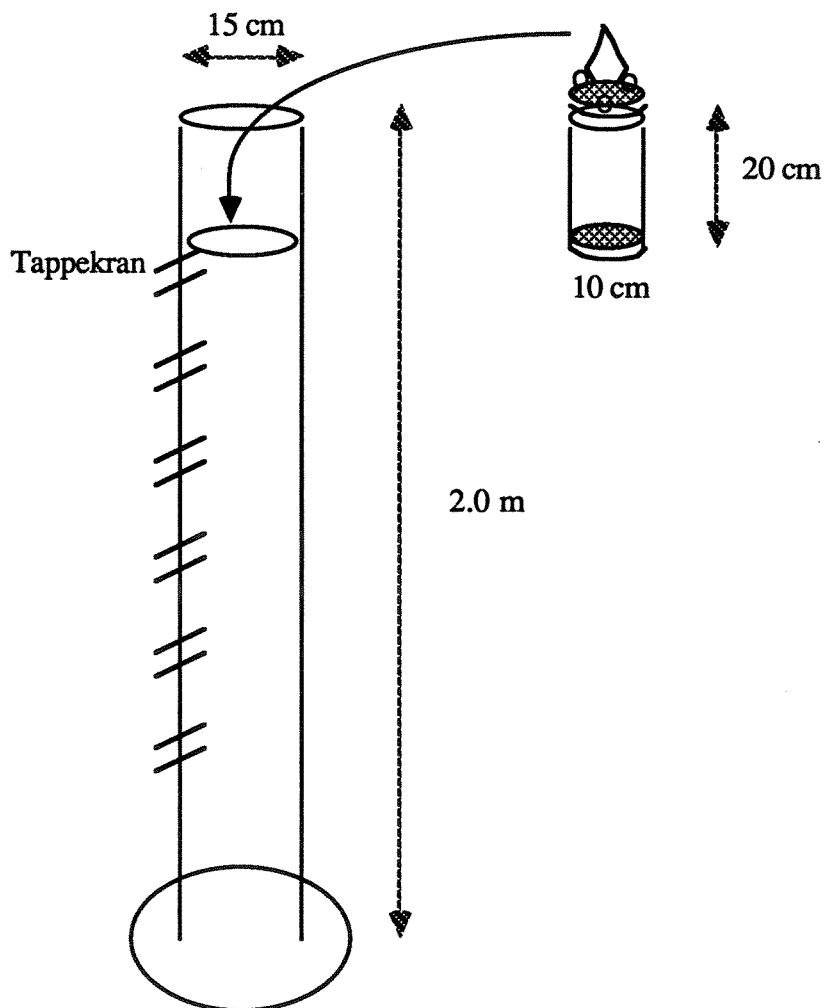


Fig. 11. Plexiglass-sylindre til studier av luktstoffrespons.

TROFISKE ROLLE I NATURLIGE MYSIS-LOKALITETER:

Den biomassemessige fordeling mellom Mysis, zooplankton og pelagisk fisk kan gi en generell pekepinn om Mysis' relative betydning i de tre lokalitetene. Mens den gjennomsnittlige zooplanktonbiomassen i Mjøsa, Rødnessjøen og Bjørkelangen var henholdsvis 1567, 907 og 776 mg tørrvekt m^{-2} , var den tilsvarende biomasse av Mysis 320, 93 og 36 mg tørrvekt m^{-2} og for pelagisk fisk ca. 5, 18 og 40 mg tørrvekt m^{-2} (Tabell 2). Forholdet mellom de pelagiske hovedkomponentene er altså fundamentalt forskjellig i disse tre sjøene. Dette kan synliggjøres ved forholdstallene mellom de samme gruppene (Fig. 12). Her er også herbivore cladocerer (vesentlig arter av *Daphnia* og *Bosmina*) skilt ut som egen gruppe, både fordi de utgjør hovedføde for Mysis, og fordi de er nøkkelkomponenter i energiomsetning og selvrensning (algebeiting) i sjøene. For alle biomasseforholdene er det en klar gradient fra den dypeste og mest næringsfattige lokaliteten (Mjøsa) til den grunne og eutrofe Bjørkelangen, med Rødnessjøen i en mellomposisjon. Biomasseforholdet mellom krepsdyrplankton og Mysis går fra 4.9 i Mjøsa til 21.5 i Bjørkelangen. Samme trend finner man for cladocereene. Forholdet mellom zooplankton:fisk og Mysis:fisk viser motsatt forløp. Det første går fra noe over 3 i Mjøsa helt ned til 0,3 i Bjørkelangen, den andre går fra 6 i Mjøsa til 0.1 i Bjørkelangen. I alle systemene er imidlertid fiskebiomassen høy i forhold til de andre pelagiske komponentene.

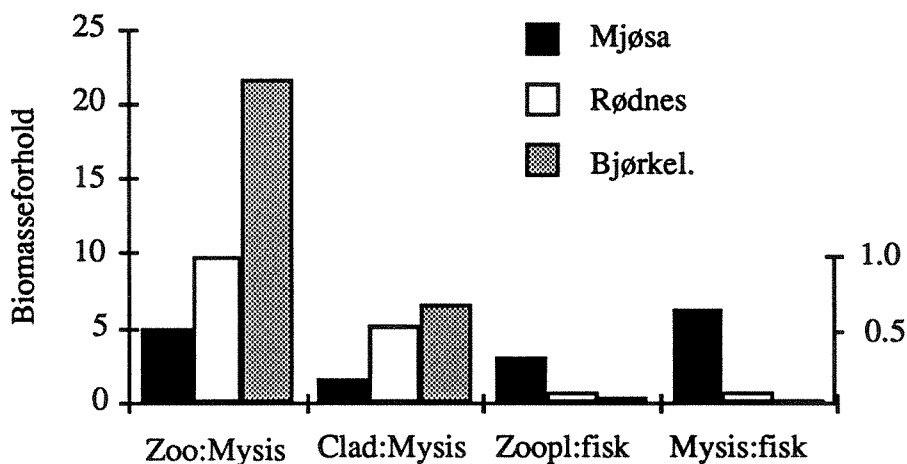


Fig. 12. Arealspesifikt (m^2) biomasseforhold (tørrvekt:tørrvekt) mellom ulike pelagiske hovedkomponenter i de tre undersøkte lokaliteter. For forholdet Mysis:fisk gjelder aksene til høyre.

Generelt viser dette en klart avtakende betydning av *Mysis* i grunne og eutrofe lokaliteter. En rekke faktorer kan medvirke til dette. For det første en det åpenbart at grunne, produktive lokaliteter som Bjørkelangen er suboptimale for *Mysis* av flere årsaker. *Mysis* er antatt å være en kuldekjær art, med preferanse for temperaturer < 15 °C. Sommertemperaturen i Bjørkelangen kan overstige dette i praktisk talt hele vannsøylen, dels på grunn av stor vindeksponering og manglende temperaturstratifisering. Et gjennomsnittsdyp på 7 m, og et maksdyp på bare 12 m gir ingen mulighet for romlig segregering i forhold til fisk. Det vedvarende predasjonspresset gjør at *Mysis* stort sett ligger passivt i bunnsedimentet om dagen, og næringssøk begrenses til natten. Typisk er fraværet av mageinnhold om dagen i Bjørkelangen, i motsetning til relativt høy fyllningsgrad hos *Mysis* i Mjøsa og Rødnessjøen. Selv om bentiske predatorer som hork og lake mangler, vil *Mysis* kontinuerlig være utsatt for predasjon fra pelagisk fisk, og den eneste forklaringen på at den kan opprettholde en populasjon synes å være den lave tettheten av krøkle, kombinert med rask vekst og ettårig livssyklus. Det skal også nevnes at Bjørkelangen har en meget høy tetthet av *Chaeoborus*, som dels er konkurrenter, dels predatorer for *Mysis*. Større *Mysis* kan muligens predatere *Chaeoborus*, men som nevnt synes det å være få store *Mysis* i Bjørkelangen.

Rødnessjøen står i en slags mellomstilling mellom Bjørkelangen og Mjøsa. Også her er store tettheter av pelagisk fisk, men *Mysis* har et åpenbart dybderefugium med lav fisketetthet nær bunnen (jfr. Fig. 5). På den annen side er *Mysis* her utsatt for bentisk predasjon fra lake, hork og antakelig *Gammarocanthus loricatus*. Denne istidsrelikten finnes relativt vanlig i Rødnessjøen og kan lokalt være en betydelig predator på *Mysis*.

Generelt synes altså *Mysis* å ha en klart forskjellig betydning også i lokaliteter hvor den har sameksistert med den øvrige fauna i flere tusen år. Den spiller neppe noen vesentlig rolle som zooplanktonpredator i Bjørkelangen, hvor utvilsomt *Chaeoborus* er en langt viktigere invertebrat predator, og hvor fisketettheten er såpass stor i hele vannsøylen. Betydningen i Rødnessjøen er høyst sannsynlig også beskjedne i forhold til predasjon fra fisk, mens i Mjøsa kan antakelig *Mysis* lokalt og temporært ha en klar effekt på krepsdyrplanktonet. Likevel er fiskepredasjon også i Mjøsa generelt av større betydning enn predasjon fra *Mysis*. Et overslag basert på massebalansebetraktninger indikerer at fisken (primært lagesild, sik, krøkle og abbor) i dag står for 75% av den predatorinduserte dødelighet hos dyreplanktonet (Kjellberg og Sandlund 1983). Lehman et al. (1990) konkluderte at *Mysis* i Lake Michigan, med gjennomsnittlige tettheter fra 110 ind m^{-2} (Lehman et al 1990) til 251 ind m^{-2} (Beeton 1960) - altså noe i underkant av tettheten i Mjøsa- ikke hadde noen betydning for cladocerene i denne sjøen. De kunne maksimalt konsumere noen få prosent av den observerte daphnie-produksjonen.

Tetthet og produksjon av *Mysis* synes liten grad å være regulert av fødetilgang i disse sjøene, og høyst sannsynlig er predator kontroll viktig også i Mjøsa. Forekomsten av

krøkle og Mysis regulerer hverandre gjensidig, og krøkle avgjør sannsynligvis i stor grad både totalbiomasse og romlig fordeling av Mysis.

Betydningen av Mysis synes klart forskjellig fra den situasjon man finner i lokaliteter hvor Mysis er introdusert i den senere tid, hvor Mysis har hatt tildels dramatiske effekter på krepsdyrplanktonet, og da spesielt cladocerene. Eksempelvis ble det over flere år i Stugusjøen funnet et gjennomsnittlig zooplankton: Mysisforhold på 2.1, og knapt noen cladocerer etter innføringen av Mysis (Langeland 1988). Snåsavann hadde tilsvarende forhold på 2.5, og et forhold mellom cladocerer og Mysis på 0.6 (Lien m. fl. 1988). Altså en betydelig større relativ andel av Mysis i forhold til sjøene hvor Mysis er en naturlig komponent. I Rødnessjøen utnytter ikke Mysis stort mer enn halvparten av vannsøylen selv om natten, og også i Mjøsa og Bjørkelangen er det et visst Mysis-fritt refugium for zooplanktonet i de aller øverste vannlag. Dette synes også å stå i kontrast til vertikalfordelingen i mange sjøer hvor Mysis er nylig introdusert, og hvor den i stor grad utnytter også vannmassene nær overflaten til matsøk.

Stikkordsmessig kan det pekes på noen hovedforhold som skiller mange norske naturlige mysislokaliteter fra sjøer hvor Mysis er introdusert:

- Alle ligger under marin grense, og mange har relativt høy produktivitet. Dette gir økt produksjonspotensiale for zooplanktonet.
- Mange har dårlig sikt pga. erosjonsmateriale og høy algetetthet. Dette reduserer fiskepredasjonen på Mysis, men vil også tilsvarende redusere zooplanktonets predasjonsrisiko både fra fisk og Mysis.
- Mange er relativt grunne, og Mysis har et begrenset dybderefugium
- Temperatur og oksygenforhold kan være suboptimale for Mysis
- De fleste av lokalitetene har et artsrikt fiskesamfunn, ofte med høy tetthet. Nesten alle lokaliteter har sentrale Mysispredatorer som krøkle, lake, hork og abbor.

Kombinasjonen av alle disse faktorene tilsier en langt bedre kontroll med Mysis i disse sjøene i forhold til de fleste "nye" Mysis-sjøer som ofte er karakterisert ved relativt lav produksjon, klart vann og enkle fiskesamfunn med mangel på pelagiske mysis-predatorer. Enkelte av disse lokalitetene kan imidlertid ha en betydelig bestand av bentiske predatorer som lake, og det kan ikke utelukkes at et relativt ensidig bentisk predasjonstrykk i noen lokaliteter bidrar til å presse Mysis opp i vannmassene.

Det er også åpenbart at zooplanktonet i sjøer med nylig introduserte bestander av Mysis vil kreve en viss tid på å utvikle en funksjonell unnvikelsesrespons i form av livssyklustilpasninger, vertikalmigrasjon o.l. I denne forbindelse hadde det vært interessant å finne ut hvorvidt krepsdyrplankton fra naturlige Mysis-sjøer er i stand til predatorunnvikelse basert på lukkestoff-respons, analogt til den effekt som er demonstrert når det gjelder lukkestoff fra fisk. Forsøkene indikerte ingen slik lukkestoffrespons hos

zooplankton fra lokaliteter uten *Mysis*, og dette *kan* være en medvirkende årsak til der raske nedgangen av cladocerer som observeres i vann hvor *Mysis* nylig er introdusert. Denne hypotesen krever imidlertid en videre testing.

Til slutt kan det nevnes at *Mysis relicta* utvilsomt er en meget tilpasningsdyktig art, med stor fleksibilitet når det gjelder miljøkrav, fødevalg, vandringsmønster og livssyklusstrategi (Fürst 1972, 1981, Morgan 1980, Kjellberg et al. 1991). Det kan veksle mellom ulike livssyklusser, og ved transplantasjonsforsøk (Olsen, 1980) er det vist at den meget raskt adapterer en livssyklus som er optimal i det nye habitat. Dette gjør at den kan opptre typisk opportunistisk i nye lokaliteter, og det kan ta lang tid før det innstilles en likevekt mellom de ulike trofiske nivå etter en slik faunistisk forstyrrelse.

REFERANSER

- Fürst, M. 1972. Life history, growth and reproduction of *Mysis relicta* Lovén. Inf. Institute for Freshw. Res. Drottningholm 1972/11: 1-41.
- Fürst, M. 1981. Results of introductions of new food organisms to Swedish lakes. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 59: 33-47.
- Kjellberg, G. og Sandlund, O.T. 1983. Næringsrelasjoner i Mjøsas pelagiske økosystem. DVF-Mjøsundersøkelsen, rapp. no. 6/83.
- Kjellberg, G., Hessen, D.O. & Nilssen, J.P. 1991. Life history, growth and production of *Mysis relicta* in the large, fjord-type lake Mjøsa. Freshw. Biol. 26: 165-173.
- Langeland, A. 1981. Decreased zooplankton density in two Norwegian lakes caused by predation of recently introduced *Mysis relicta*. Verh. Internat. Verein. Limnol. 21: 926-937.
- Langeland, A. 1988. Decreased zooplankton density in a mountain lake resulting from predation by recently introduced *Mysis relicta*. Verh. Internat. Verein. Limnol. 23: 419-429.
- Lasenby, D.C., Northcote, T.G. and Furst, M. 1986. Theory, practice and effects of *Mysis relicta* introductions to North American and Scandinavian lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 1277-1284.
- Lien, L., Arnekleiv, J.V., Brettum, P. og Koksvik, J.I. 1988. Tiltaksorientert overvåking av Snåsavatn, 1984-1987. SFT/NIVA-rapp. 322/88.
- Mathisen, O.A. 1953. Some investigations of the relict crustaceans in Norway with special reference to *Pontoporeia affinis* Lindstrøm and *Pallasea quadrispinosa* G.O. Sars. Nytt Mag. Zool. 1: 49-86.
- Morgan, M.D. 1980. Life history characteristics of two introduced populations of *Mysis relicta*. Ecology 61: 551-561.
- Olsen, P. 1980. population development of introduced *Mysis relicta* and impact on char and trout. Ph.D. thesis. Univ. Uppsala.
- Vøllestad, A. 1983. Nye funn av istidsimmigrantene *Pontoporeia affinis*, *Pallasea quadrispinosa* og *Mysis relicta* i Norge. Fauna 36: 129-131.

Norsk institutt for vannforskning  NIVA

Postboks 69 Korsvoll, 0808 Oslo
Telefon: 22 18 51 00 Fax: 22 18 52 00

ISBN 82-577-2249-9