

Jan Ivar Koksvik & Helge Reinertsen

**Planktonundersøkelser i Jonsvatnet,
Trondheim kommune, etter
introduksjon av *Mysis relicta*.
Oppsummering av resultater fra
langtidsserien i perioden 1980 – 2011**





Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet
Vitenskapsmuseet
Rapport zoologisk serie 2012-3

**Planktonundersøkelser i Jonsvatnet, Trondheim
kommune, etter introduksjon av *Mysis relicta*.
Oppsummering av resultater fra langtidsserien i
perioden 1980 – 2011**

Jan Ivar Koksvik & Helge Reinertsen

Trondheim, desember 2012

Utgiver: Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet
Vitenskapsmuseet
Seksjon for naturhistorie
7491 Trondheim
Telefon: 73 59 22 80
Telefaks: 73 59 22 95
e-mail: post@vm.ntnu.no

Tidligere utgivelser i samme serie, se:
<http://www.ntnu.no/vitenskapsmuseet/zoologisk-rapportserie>

Forsidebilde: Parti av Store Jonsvatn mot sørøst fra Nedre Jervan. Foto: J.I. Koksvik.

ISBN 978-82-7126-960-9
ISSN 0802-0833

REFERAT

Koksvik, J.I. & Reinertsen, H. 2012. Planktonundersøkelser i Jonsvatnet, Trondheim kommune, etter introduksjon av *Mysis relicta*. Oppsummering av resultater fra langtidsserien i perioden 1980 – 2011. – NTNU Vitenskapsmuseet Rapp. Zool. Ser. 2012, 3: 1-38.

Rapporten oppsummerer resultater fra en pågående langtidsstudie av utviklingen av phytoplankton og zooplankton i Jonsvatnet, Trondheim kommune, etter introduksjon av *Mysis relicta*. Den bygger på data fra perioden 1980 – 2011. Jonsvatnet er en oligotrof sjø som består av tre nesten atskilte basseng. Disse er Store Jonsvatn (12,4 km²), Lille Jonsvatn (1,6 km²) og Kilvatn (0,8 km²). Undersøkelsen omfatter alle bassengene. Det antas at mysis kom inn i Jonsvatnet gjennom en overføringstunnel fra Selbusjøen hvor mysis ble satt ut i 1973. Tunnelen ble første gang åpnet i 1978 og har utløp i Kilvatnet.

Zooplanktonsamfunnene har utviklet seg ganske forskjellig i de tre bassengene etter introduksjon av mysis. I Lille Jonsvatn, som ligger lengst borte fra introduksjonsstedet, kollapset populasjonene av Cladocera etter ca. 7 år. Gjennomsnittlig biomasse av Cladocera utgjorde deretter i en 10-årsperiode bare 1–5 % av tidligere verdier inntil *Bosmina longispina*, *Holopedium gibberum* og *Daphnia galeata* uventet og nesten samtidig kom tilbake med livskraftige populasjoner. *B. longispina* og *H. gibberum* forsvant nesten fullstendig igjen etter få år, mens *D. galeata* ble erstattet av *D. longispina*, som overraskende har opprettholdt relativt stor biomasse til tross for høy tetthet av mysis. Total biomasse av Copepoda gikk også tilbake i samme periode som Cladocera, men ikke i samme grad (65 % reduksjon). Det var vesentlig *Cyclops scutifer* som fikk redusert biomasse. Arten har i senere år igjen blitt mer tallrik, og total biomasse av Copepoda lå i siste 15 år på vel 60 % av gjennomsnittet for de første årene av undersøkelsen. Rotatoriebiomassen sank kraftig i Lille Jonsvatn etter etablering av mysis. Størst reduksjon hadde *Conochilus* sp., som i de første årene utgjorde 50 – 75 % av biomassen.

I Store Jonsvatn ble det ikke påvist reduksjon i zooplanktonbiomasse så tidlig som i Lille Jonsvatn. Men etter 1988 ble det registrert signifikant nedgang i biomasse av Cladocera fram til 2006. Endringene skyldtes *B. longispina* og *D. galeata*. De siste fem årene synes biomassen av Cladocera å ha stabilisert seg på et nivå rundt 1/3 av årene før nedgangen startet. Det er ikke påvist noen signifikant endring i biomasse eller artsutvalg av Copepoda i Store Jonsvatn. Biomassen av Rotatoria har vært stabilt lav i hele undersøkelsesperioden.

I Kilvatnet ble det påvist en meget sterk reduksjon av Cladocera allerede i 1983, og i årene 1983 – 1989 var restbiomassen 2 – 14 % av tidligere gjennomsnitt. Unntak var 1986 da *H. gibberum* utviklet noe større biomasse. I de øvrige årene i perioden var denne arten sammen med *B. longispina* og *D. galeata* svært fåtallig. Fra 1990 har biomassen av Cladocera i gjennomsnitt vært noe større igjen, men det har vært betydelige variasjoner mellom år. Nevnte arter har vekslet om å dominere. Utviklingen av Copepoda har i store trekk vært den samme som i Store Jonsvatn. Kilvatnet har hatt de laveste biomassene av Rotatoria, og det er ikke påvist noen signifikant endring over tid.

I Lille Jonsvatn ble det registrert maksimumsbiomasser av phytoplankton på over 1000 mg m⁻³ alle år t.o.m. 1989. Diatomeer utgjorde 60 – 90 %, og *Asterionella formosa* og *Synedra* spp. var dominante arter. Innslaget av nevnte arter har gått sterkt tilbake, og i gjennomsnitt for de siste seks år av undersøkelsen var de redusert til nær 50 mg m⁻³, tilsvarende 20 % av totalbiomassen på tidspunkt med størst registrert biomasse (normalt i juni). Gjennomsnittlig totalbiomasse for juni – september har gått signifikant ned og lå i 2005 – 2011 rundt 10 – 20 % av verdiene på 1980-tallet. Biomassen av kryptomonader, den vanligste algegruppen etter diatomeer, har også gått tilbake, men gruppens andel av den totale algebiomassen har likevel økt og utgjorde i 1995 – 2011 opptil 60 %. *Rhodomonas lacustris* og *Katablepharis ovalis* var dominante arter. Gullalger utgjorde i alle år nær 25 % av gjennomsnittsbiomassen og dinoflagellater 7 – 10 %. Grønnalger ble de fleste år registrert i lave antall. Innslaget av blågrønnalger har variert noe, men i gjennomsnitt for hele undersøkelsesperioden sett under ett, var andelen mindre enn 1 % av total algebiomasse.

Også i Store Jonsvatn og Kilvatn ble det registrert en reduksjon i algebiomassen i 1996 – 2011, men det var ingen endring i biomasseforholdet mellom algegruppene i denne perioden. Begge disse innsjødelene hadde i utgangspunktet mye lavere algebiomasse (200 – 400 mg m⁻³) enn Lille Jonsvatn (1000 – 1100 mg m⁻³). De vanligste artene var de samme i alle deler av Jonsvatnet.

I hvilken grad forskjeller og endringer i planktonsamfunnene skyldes *Mysis relicta* eller fysiske og kjemiske forhold, er diskutert.

Nøkkelord: Langtidsserie, phytoplankton biomasse, zooplankton biomasse, *Mysis relicta*.

Jan Ivar Koksvik, NTNU Vitenskapsmuseet, Seksjon for naturhistorie, NO-7491 Trondheim.
Helge Reinertsen, NTNU, Institutt for biologi, NO-7491 Trondheim.

ABSTRACT

Koksvik, J.I. & Reinertsen, H. 2012. Plankton investigations in Lake Jonsvatn, Norway, after introduction of *Mysis relicta*. A summary of results from the long-term study 1980 –2011. – NTNU Vitenskapsmuseet Rapp. Zool. Ser. 2012, 3: 1-38.

The report gives a summary of results from an ongoing long-term study of the development of phytoplankton and zooplankton in Lake Jonsvatn in central Norway, after the introduction of *Mysis relicta*, based on data from 1980 – 2011. Jonsvatn is an oligotrophic lake that consists of 3 nearly disconnected basins: Store Jonsvatn (12,4 km²), Lille Jonsvatn (1,6 km²) og Kilvatn (0,8 km²). All parts were investigated. It is presumed that *M. relicta* was transported into Lake Jonsvatn through a water diversion tunnel from Lake Selbusjøen where it was introduced in 1973. The tunnel was for the first time opened in 1978 and has its outlet in Kilvatn.

The zooplankton communities have developed quite differently in the three basins after the introduction of *M. relicta*. In Lille Jonsvatn, the cladoceran populations collapsed about 7 years after the mysid introduction. The mean cladoceran biomasses were for a decade reduced to 1 – 5 % of earlier levels until *Bosmina longispina*, *Holopedium gibberum* and *Daphnia galeata* simultaneously developed new populations. *B. longispina* and *H. gibberum* almost disappeared again after a few years, while *D. galeata* was replaced by *D. longispina*, which unexpectedly has maintained a relatively dense population in the presence of high mysid abundance. The total biomass of Copepoda also declined in the same period as Cladocera, but not to the same extent. The 65 % reduction was primarily caused by decreased abundance of *Cyclops scutifer*. This species has in recent years increased in numbers again, and mean copepod biomass for the last 15 years has been about 60 % of the first years of the study. Rotifer biomass decreased significantly after the establishment of mysids. The reduction was most serious in *Conochilus* sp., which made up 50 – 75 % of total rotifer biomass before the decline.

In Store Jonsvatn, the decrease in zooplankton biomass was not detected as early as in Lille Jonsvatn. However, from 1988 to 2006, a significant decline in cladoceran biomass took place. This was mainly caused by reduced abundance of *B. longispina* and *D. galeata*. In the last five years of the study, the cladoceran biomass seems to have stabilized at a level about 1/3 of the years before the decline started. No significant change in biomass or species composition in Copepoda was detected in Store Jonsvatn. The biomass of Rotifera was permanently low through the entire study.

In Kilvatn, a very strong reduction of cladoceran biomass was recorded already in 1983, and in the period 1983 – 1989 the biomass was only 2 – 14 % of the earlier mean. 1986 made an exception, as *H. gibberum* that year developed a somewhat higher biomass. In the other years of the period, this species and the other cladocerans, *B. longispina* and *D. galeata*, were scarce. From 1990, the mean cladoceran biomass has been somewhat higher, but the variations between years have been considerable. The mentioned species have alternately dominated. The development of copepods has been mainly the same as in Store Jonsvatn. Kilvatn has had the lowest rotifer biomasses, and no significant changes have been recorded through the investigation period.

In Lille Jonsvatn, maximum biomasses of phytoplankton were higher than 1000 mg m⁻³ in all years up to 1989. Diatoms made up 60 – 90 %, and *Asterionella formosa* and *Synedra* spp. were the dominant species. The share of these species has been strongly reduced, and as a mean for the last 6 years their maximum biomasses amounted to 50 mg m⁻³, i.e. 20 % of the annual peak biomass (normally in June). The mean total biomass for the period June – September has also declined significantly and was in 2005 – 2011 only 10 – 20 % of the level in the 1980ies. The biomass of cryptophytes, the most common algae group after diatoms, has also decreased. However, the share of this group in the total biomass of algae has increased, and in 1995 – 2011 it constituted up 60 %. *Rhodomonas lacustris* and *Katablepharis ovalis* were the dominant species. Chrysophytes made up close to 25 % and dinophytes 7 – 10 % of the total biomass all years. Chlorophytes were most years recorded in low numbers. The

biomass of cyanophytes varied, but as a mean for the entire investigation period it accounted for less than 1 % of the total algae biomass.

Also in Store Jonsvatn and Kilvatn a reduction in algae biomass was recorded in 1996 – 2011, but no change was detected concerning biomass share of different algae groups. Both basins had from the beginning a considerably lower algae biomass (200 – 400 mg m⁻³) than Lille Jonsvatn (1000 – 1100 mg m⁻³). The composition of common species was identical in all basins.

It is discussed to what extent the changes in the plankton communities were due to the introduction of *M. relicta* or differences and changes in physical and chemical properties of the three basins of the lake.

Key words: Long-term study, phytoplankton biomass, zooplankton biomass, *Mysis relicta*.

Jan Ivar Koksvik, Norwegian University of Science and Technology, Museum of Natural History and Archaeology, Section of Natural History, NO-7491 Trondheim.

Helge Reinertsen, Norwegian University of Science and Technology, Department of Biology, NO-7491 Trondheim.

INNHold

REFERAT

ABSTRACT

| | |
|--|----|
| FORORD..... | 9 |
| Innledning..... | 10 |
| Lokalitetsbeskrivelse..... | 12 |
| Metoder og materiale | 17 |
| Zooplankton | 17 |
| Phytoplankton..... | 17 |
| <i>Mysis relicta</i> | 18 |
| RESULTATER | 19 |
| Zooplankton | 19 |
| Phytoplankton..... | 24 |
| Biomasserelasjoner mellom phytoplankton og zooplankton | 28 |
| <i>Mysis relicta</i> | 29 |
| DISKUSJON | 31 |
| REFERANSER | 36 |

FORORD

Planktonundersøkelsene i Jonsvatnet startet i 1977 ut fra et ønske om å kartlegge phyto- og zooplanktonforekomsten før overføring av vann fra Selbusjøen i 1978. Undersøkelsene ble gjentatt i 1980 (Langeland og Reinertsen 1981). I 1981 ble det dokumentert at mysis (*Mysis relicta*) hadde etablert bestand i Jonsvatnet. Det ble da et sterkt behov for å følge planktonutviklingen med tanke på vannkvaliteten i Jonsvatnet som er drikkevannskilde for Trondheim. Samtidig var det av interesse i forskningssammenheng å følge planktonutviklingen i en sjø under utviklingen av mysis som ny art. De første resultater som tydet på at mysis var i stand til å endre planktosamfunnene i negativ retning i sjøer hvor den var utsatt, begynte på den tid å bli fremlagt, og man var bekymret for effekter på vannkvaliteten. Det var derfor aktuelt å legge opp et fast prøveprogram som skulle gjentas årlig i et ubestemt antall år i Jonsvatnet for å følge utviklingen. Vi så nok ikke den gangen for oss at undersøkelsene skulle gå over så mange år som de har gjort, men resultatene har vært interessante nok til at mange har ønsket en fortsettelse. Blant annet har Norges forskningsråd klassifisert serien som svært viktig å opprettholde.

Trondheim kommune gikk inn med økonomiske midler helt fra starten, og har i mange år vært hovedfinansør av prosjektet. NTNU Vitenskapsmuseet, Seksjon for naturhistorie har i lang tid delfinansiert prosjektet som nå i mange år har vært definert som en av museets langtidsserier. I de første årene bidro også Norges allmennvitenskapelige forskningsråd (NAVF), Direktoratet for vilt og fersvannsfisk (DVF, nå DN) og Miljøverndepartementet med midler til prosjektet. Vi takker hjertelig for all støtte.

En lang rekke personer har deltatt i feltarbeidet. Det vil føre for langt å nevne alle som har bidratt i løpet av perioden på over 30 år, så vi takker alle under ett. To personer må likevel nevnes: Arne Haug og Jarl Koksvik som i hver sin 15-årsperiode deltok i svært mye av feltarbeidet og bearbeiding av zooplanktonprøver; sistnevnte også som medarbeider ved publikasjonsarbeid. Faglig ansvar i prosjektet har vært delt mellom Helge Reinertsen (phytoplankton) og Jan Ivar Koksvik (zooplankton, mysis). Vi vil takke Marc Daverdin for grafisk framstilling av kart, Lars Rønning for hjelp til statistiske analyser og Randi Krogh for redigering av rapporten.

Trondheim, desember 2012

Jan Ivar Koksvik
prosjektleder

INNLEDNING

I perioden 1954 – 1975 ble *Mysis relicta* (figur 1) satt ut i mange sjøer i Skandinavia for å gi et bedre næringsgrunnlag for fisk. Arten ble satt ut i 61 sjøer i Sverige (Fürst et al. 1984) og 9 sjøer i Norge. De norske utsettingene fant sted mellom 1968 og 1974 i Benna, Gjevilvatnet, Namsvatnet, Vekteren, Limingen, Tunnsjøen, Bangsjøene, Stugusjøen og Selbusjøen. Gjennom nedstrøms spredning og tunelloverføringer etablerte arten seg i tillegg raskt i Snåsavatnet, Reinsvatnet, Fossemvatnet og Jonsvatnet (figur 2). Utsettingene i Skandinavia fant stort sett sted i sjøer som var regulert for vannkraftproduksjon og hvor tilgangen på byttedyr for fisk var redusert på grunn av store vannstandsfluktasjoner. Både før og samtidig med utsettingene i Skandinavia ble mysis også satt ut i et stort antall sjøer i Nord-Amerika (Lasenby et al. 1986, Nesler & Bergersen 1991).

Mysis var antatt å leve av dødt organisk materiale på bunnen i dypere partier av sjøene, og gjennom utstrakte vertikale døgnvandringar skulle arten nærmest fungere som en energiheis til øvre vannlag hvor den kunne bli spist av fisk (Fürst et al. 1984). Fødevalget til mysis viste seg imidlertid å være svært sammensatt. Grossnickle (1982) viste i en oppsummering at arten spiste fytoplankton, zooplankton, bunndyr, detritus og sedimenter. Nyere studier har tilført mer nyansert informasjon om artens omnivore fødevaner (Branstrator et al. 2000, Johannsson et al. 2001, Lasenby & Shi 2004, Ikonen et al. 2005, Scharf & Koschel 2005).

Etter introduksjonene både i Nord-Amerika og Skandinavia ble det gradvis dokumentert at mysis gjennom sin predatoratferd var i stand til å redusere biomassen av zooplankton og endre artssammensetningen (Lasenby & Langford 1973, Threlkeld et al. 1980, Kinsten and Olsén 1981, Lasenby et al. 1986, Nero and Sprules 1986a, Langeland et al. 1991, Spencer et al. 1999). Det viste seg at i mange av sjøene ble mysis en effektiv konkurrent til planktonspisende fisk om zooplankton som byttedyr. På grunn av de omfattende vertikale døgnvandringene til mysis som innebærer at den svømmer opp mot overflata når det er mørkt, mens den om dagen oppholder seg på dypt vann, unngår den i stor grad predasjon fra planktonspisende fisk som f.eks røye, som er avhengig av å se byttet (Næsje et al. 1991).

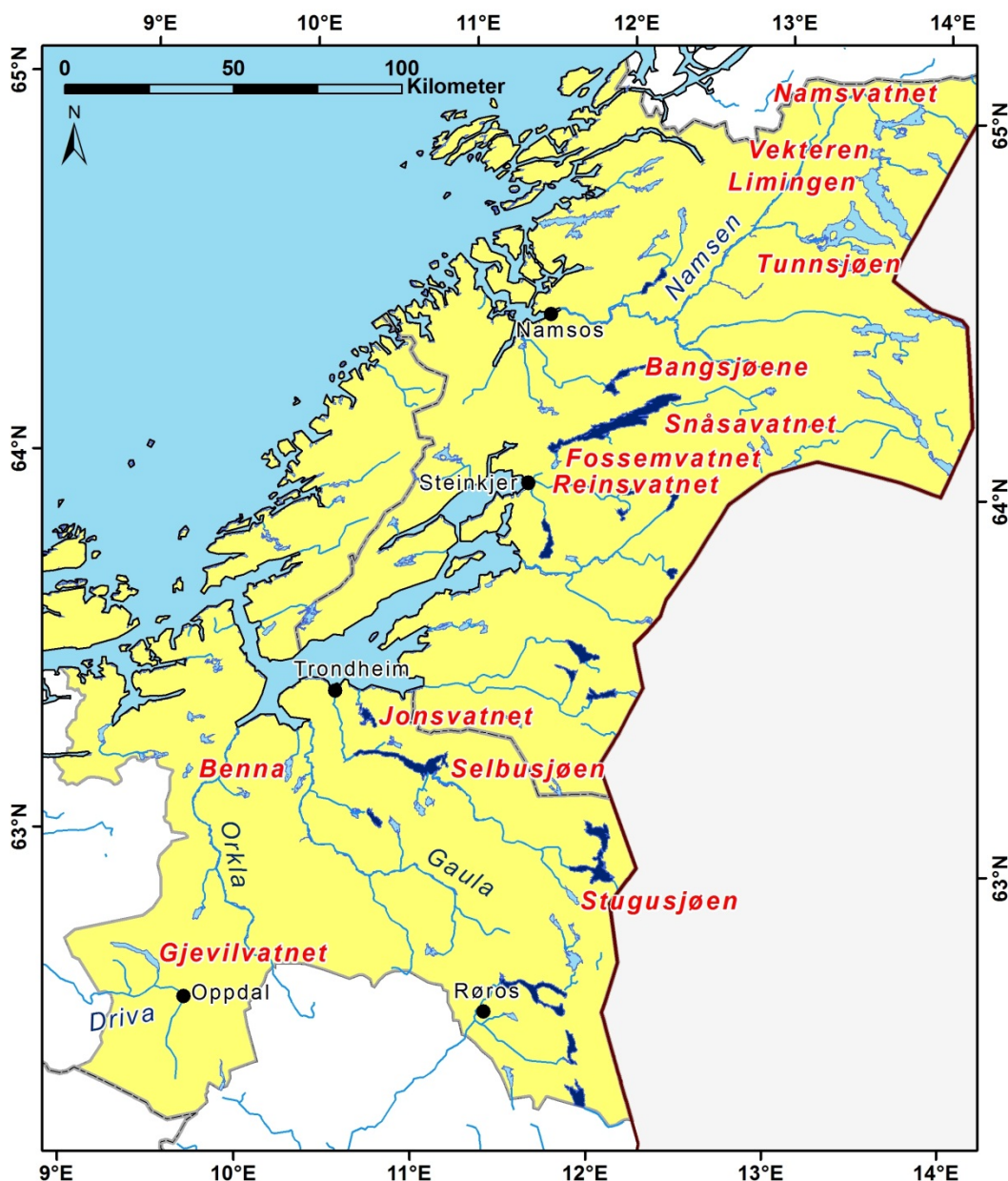
Kunnskapen om effekter av introduksjon av mysis i Skandinavia er i hovedsak begrenset til å gjelde oligotrofe, regulerte sjøer (Fürst et al. 1984, Langeland et al. 1991). Jonsvatnet er uregulert og består av bassenger som er ulike med hensyn til morfometri og vannkvalitet. Noen studier antyder at sjøer med høy produktivitet har mindre grad av negative virkninger av mysis på zooplanktonpopulasjonene (Nesler & Bergersen 1991). Vi har i denne rapporten viet spesiell oppmerksomhet til Lille Jonsvatn, som har et høyere næringssaltnivå enn typiske myssjøer, og derved i mindre grad skulle bli påvirket i negativ retning av den nye arten.



Figur 1. Mysis (*Mysis relicta* Lovén). Hunner er større enn hanner og kan bli vel 2 cm lange. Foto: J.I. Koksvik/P. Fredriksen.

Introduksjonen av *Mysis relicta* til Jonsvatnet skyldes overføring av vatn fra Selbusjøen hvor mysis ble satt ut i 1973. En tunnel for overføring av vann fra Selbusjøen til Jonsvatnet ble åpnet i 1978 og det er sannsynlig at mysis umiddelbart kom til Jonsvatnet. Tunnelen holdes normalt lukket. Prøver tatt i 1981 viste at mysis da var etablert i Store Jonsvatn. Tunnelen fra Selbusjøen munner i Kilvatnet, og vannstrømmen går fra Kilvatnet gjennom Store Jonsvatn, Lille Jonsvatn og ut i Vikelva. Det er sannsynlig at mysis utviklet populasjoner omtrent samtidig i de tre bassengene.

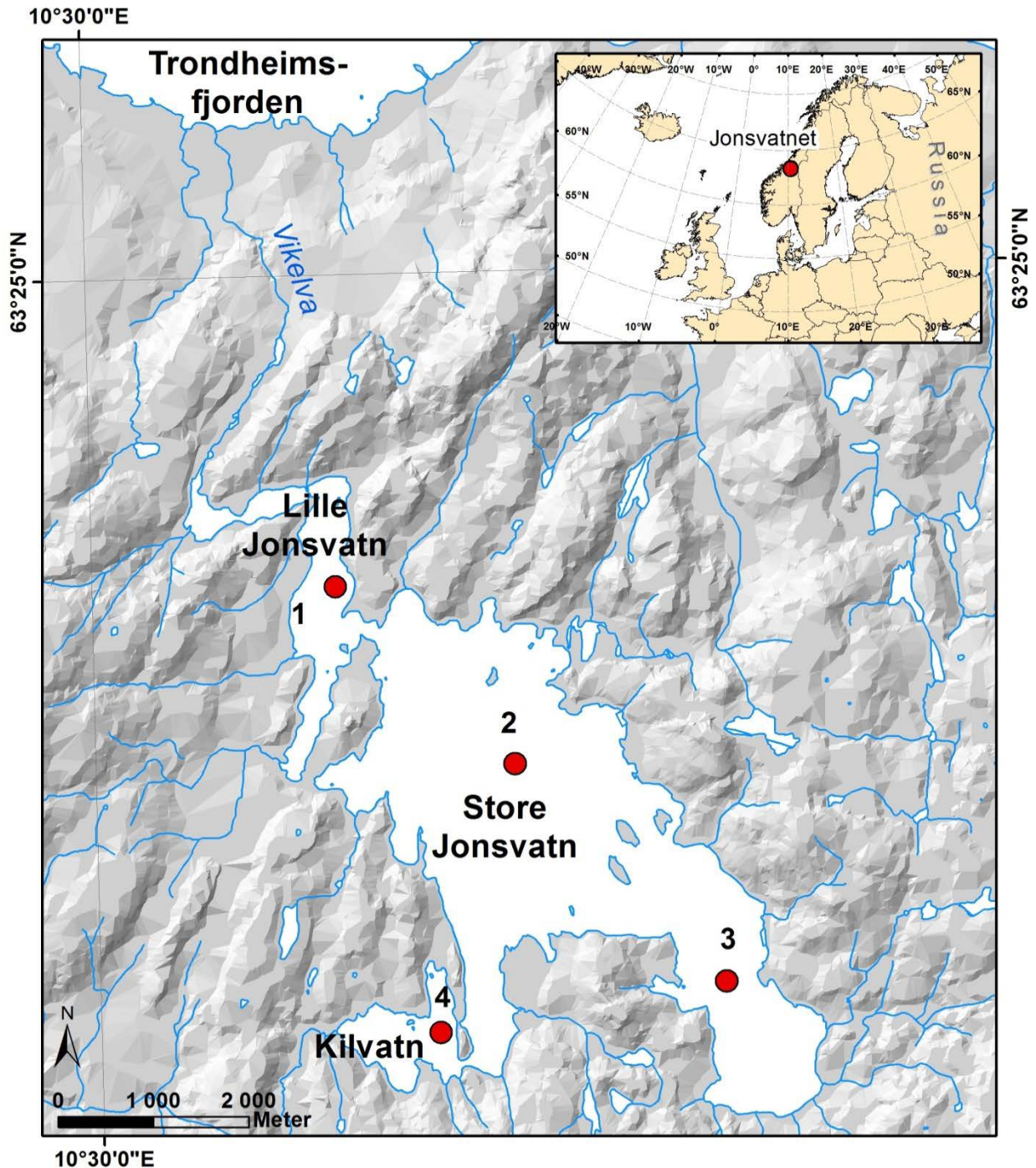
Foreliggende arbeid er en langtidsstudie av utviklingen av phyto- og zooplankton i Jonsvatnet etter introduksjon av *Mysis relicta*. Den bygger på data fra perioden 1980 – 2011. Langtidsserien i Jonsvatnet representerer den lengste uavbrutte serien på utviklingen av planktonsamfunnet etter introduksjon av *Mysis relicta* i Skandinavia. Den er klassifisert av Norges forskningsråd som spesielt viktig å videreføre (Norges forskningsråd 2003).



Figur 2. Sjøer i Midt-Norge hvor mysis (*Mysis relicta*) har etablert bestand, enten ved utsetting eller nedstrøms spredning og tunneloverføring.

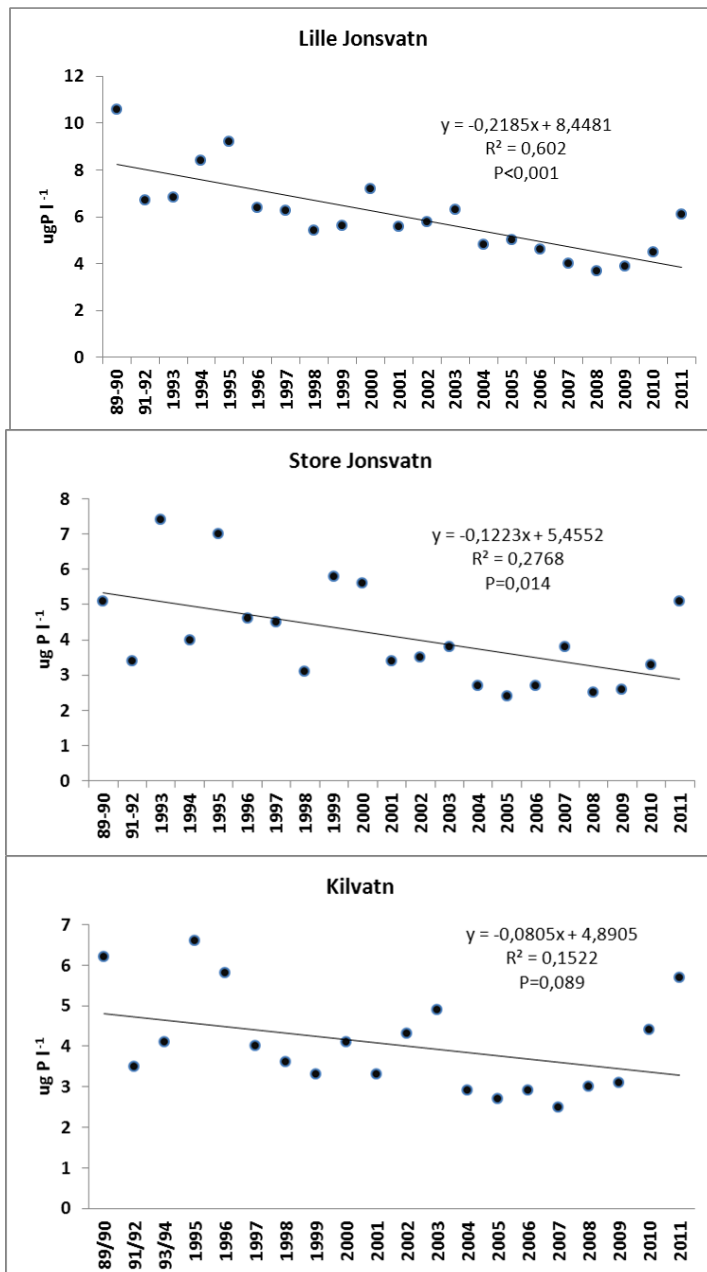
LOKALITETSBEKRIVELSE

Jonsvatnet (63°22'N, 10°37'E) ligger 150 m o.h., ca. 10 km sørøst for Trondheim sentrum (figur 3). Det er en oligotrof sjø som tjener som drikkevannskilde for Trondheim (175 000 innbyggere). Overflateareal er 15 km², største dyp 97 m og gjennomsnittsdyp 37 m. I tillegg til hovedbassenget Store Jonsvatn (12,4 km²) har sjøen to nærmest avsnørte basseng, Lille Jonsvatn (1,6 km²) og Kilvatn (0,8 km²). Det er smale sund med dyp på 1 – 3 m mellom bassengene. Største dyp i Lille Jonsvatn er 37 m og i Kilvatn 34 m.



Figur 3. Jonsvatnet med angivelse av prøvetakingsstasjoner.

Kjemiske data for perioden 1989 - 2011 i de tre delene av Jonsvatnet viser karakteristiske verdier for oligotrofe sjøer og tilnærmet lik pH og ledningsevne (tabell 1), men både total P-innhold og total N-innhold (gjennomsnitt for prøver fra 5 m gjennom året) var signifikant høyere i Lille Jonsvatn enn i Store Jonsvatn (Mann-Whitney U -test, $p < 0,001$ for P-innhold, og $p = 0,004$ for N-innhold) og Kilvatn ($p < 0,001$ for P-innhold, og $p = 0,002$ for N-innhold). Store Jonsvatn og Kilvatn var ikke signifikant forskjellig, verken for P-innhold eller N-innhold. P-innholdet har i løpet av undersøkelsesperioden gått signifikant ned i Lille Jonsvatn ($p < 0,001$) og Store Jonsvatn ($p = 0,014$), men ikke i Kilvatn ($p > 0,05$) (figur 4). I Lille Jonsvatn har også N-innholdet gått signifikant ned ($p = 0,045$).



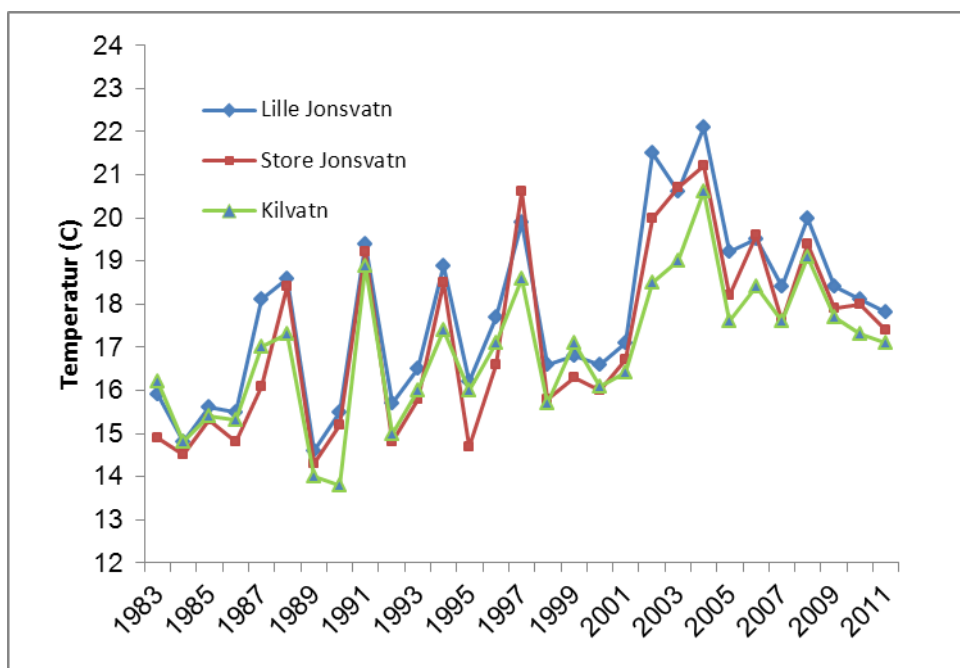
Figur 4. Utvikling av total fosforinnhold (tot P) på 5 meters dyp i Lille Jonsvatn, Store Jonsvatn og Kilvatn 1989 – 2011. I starten av seriene eksisterer kun sammenslåtte data for to og to år. Grunnlagsdata er stilt til rådighet av Miljøenheten, Trondheim kommune.

Tabell 1. Variasjon i årlige gjennomsnittsverdier for sentrale fysiske og kjemiske parametre i de tre bassengene i Jonsvatnet 1989 – 2011. Grunnlagsdata er stilt til rådighet av Miljøenheten, Trondheim kommune

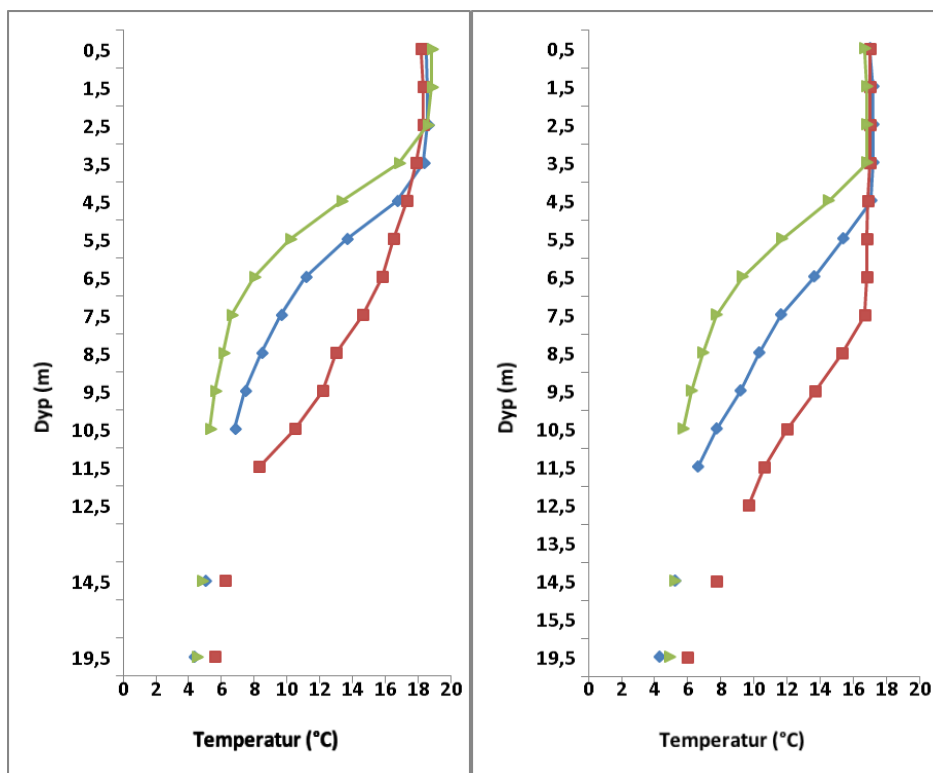
| | Lille Jonsvatn | Store Jonsvatn | Kilvatn |
|--|----------------|----------------|-----------|
| pH | 7,1 - 7,5 | 7,2 - 7,5 | 7,1 - 7,4 |
| Ledningsevne ($\mu\text{S cm}^{-1}$) | 62 - 74 | 50 - 64 | 57 - 69 |
| Total P ($\mu\text{g l}^{-1}$) | 3,7 - 10,6 | 2,4 - 7,4 | 2,5 - 6,6 |
| Total N ($\mu\text{g l}^{-1}$) | 311 - 428 | 287 - 419 | 302 - 394 |

Epilimnetiske sommertemperaturer når normalt 15 – 20 °C i alle bassenger (figur 5). De høyeste temperaturene er de fleste år målt mellom 15. juli og 15. august, og gjennomsnittstemperaturen for dybdesjiktet 0 – 5 m er ofte høyest i Lille Jonsvatn og lavest i Kilvatn. På grunn av større vindeksponering ligger termoklinen (sprangsjiktet) dypere i Store Jonsvatn enn i Lille Jonsvatn og Kilvatn (figur 6). Temperaturene på 20 meters dyp ligger på 5 – 7 °C i alle bassenger og i dypere vannlag er det 4 – 6 °C gjennom hele sommeren.

Siktedypmålinger med Secchi-skive i perioden 2001-2011 (tabell 2) og 1985-1989 (tabell 3) viser i begge perioder størst lysgjennomgang i Store Jonsvatn, men et noe redusert siktedyp i 2001-2011 (gjennomsnitt 6,3 m mot 7,2 m). I Lille Jonsvatn viser dataene en motsatt tendens, med en økning fra 4,4 m i 80-åra til 5,1 m i 2001 – 2011. I Kilvatnet var gjennomsnittlig siktedyp 5,4 m i begge perioder.



Figur 5. Målte maksimumstemperaturer (gjennomsnitt for dyp 0 – 5 m) i ulike deler av Jonsvatnet i perioden 1983 – 2011.



Figur 6. Temperaturprofiler i ulike deler av Jonsvatnet den 10.08.2010 (til venstre) og 11.08.2011 (til høyre). Store Jonsvatn (rød), Lille Jonsvatn (blå) og Kilvatn (grønn kurve).

Tabell 2. Siktedyp (m) i Store Jonsvatn, Lille Jonsvatn og Kilvatn i 2001 – 2011. Gjennomsnitt for perioden juni – september

| År | Store Jonsvatn | Lille Jonsvatn | Kilvatn |
|-----------------|----------------|----------------|-------------|
| 2001 | 5,5 | 4,3 | 4,4 |
| 2002 | 6,7 | 5,5 | 5,3 |
| 2003 | 6,8 | 5,4 | 5,1 |
| 2004 | 6,8 | 5,0 | 5,8 |
| 2005 | 6,9 | 5,3 | 5,3 |
| 2006 | 6,2 | 5,3 | 5,7 |
| 2007 | 7,0 | 5,7 | 5,6 |
| 2008 | 6,7 | 5,1 | 5,7 |
| 2009 | 5,8 | 5,1 | 4,8 |
| 2010 | 5,6 | 4,5 | 5,1 |
| 2011 | 5,7 | 5,0 | 5,3 |
| Gj.snitt | 6,3 | 5,1 | 5,3 |
| SD | 0,58 | 0,41 | 0,42 |
| SE | 0,18 | 0,12 | 0,13 |

Tabell 3. Siktedyp (m) i Store Jonsvatn, Lille Jonsvatn og Kilvatn i 1985–1989. Gjennomsnitt for perioden juni–september

| År | Store Jonsvatn | Lille Jonsvatn | Kilvatn |
|--------------|----------------|----------------|-------------|
| 1985 | 7,5 | 4,1 | 6,1 |
| 1986 | 7,0 | 4,4 | 5,1 |
| 1987 | 6,5 | 4,5 | 5,0 |
| 1988 | 8,0 | 4,9 | 5,0 |
| 1989 | 6,9 | 4,0 | 5,1 |
| Gj.sn | 7,2 | 4,4 | 5,3 |
| SD | 0,58 | 0,36 | 0,47 |
| SE | 0,26 | 0,16 | 0,21 |

Nedbørfeltet består hovedsakelig av barskog og noe dyrket mark, spesielt rundt Lille Jonsvatn. Fra tidlig på 1990-tallet har det vært strenge restriksjoner på landbruket og annen bruk av nedbørfeltet for å begrense avrenning av næringsalter fra menneskelig aktivitet til drikkevannskilden.

Følgende fiskearter finnes i Jonsvatnet: Røye (*Salvelinus alpinus*) ørret (*Salmo trutta*) gjedde (*Esox lucius*) og trepigget stingsild (*Gasterosteus aculeatus*). Næsje et al. (1991) fant at ørret, gjedde og trepigget stingsild bare holdt til i littoralsonen i Store Jonsvatn, mens røye utnyttet både littoralsonen og pelagisk sone. En undersøkelse av fiskepopulasjonene i Lille Jonsvatn (Koksvik 2000) ga et ekstremt lavt utbytte av røye og ørret så vel i littoralsonen som langs bunnen i dypere partier og i pelagisk sone, mens gjedde utelukkende ble fanget på bunn garn i littoralsonen. Trepigget stingsild er kun observert på grunt vann nær land. I Store Jonsvatn var utbyttet av røye på flyte garn (CPUE, 24 t fiske, 0 – 10 m dyp) <1 – 5 fisk per 100 m² (Næsje et al. 1991) mens korresponderende utbytte (0 – 6 m) var 0,4 røye og 0,2 ørret i Lille Jonsvatn (Koksvik 2000). I følge personer med lokal kunnskap om fiske, har bestandene av både ørret og røye vært meget små i flere tiår i Lille Jonsvatn.

METODER OG MATERIALE

Zooplankton

Fram til 1988 ble det tatt planktonprøver på 4 faste stasjoner (figur 3). Stasjon 2 og 3 i Store Jonsvatn ga svært like data (Koksvik et al. 1991), og av praktiske og økonomiske grunner ble derfor stasjon 3 kuttet etter 1987. Til prøvetaking av zooplankton ble det benyttet en 1 m lang rørhenter av plexiglass som rommer 5 l. Det ble tatt prøver på hver meters dyp i en vertikal søyle fra 0 til 20 m. Prøver fra 5 meters sjikt ble blandet og senere behandlet som én prøve. Det ble i tillegg tatt vertikale håvtrekk (90 µm maskevidde) for å sikre et tilstrekkelig materiale for lengdemåling og biomasseberegning. Planktonhåven ble trukket fra 20 m dyp til overflata. Det ble også utført vertikaltrekk fra bunnen (30 m) til overflata i Lille Jonsvatn og Kilvatn, og fra 50 m dyp til overflata i Store Jonsvatn for å se hvor stor fraksjon av zooplanktonet som sto dypere enn 20 m som var nedre grense for kvantitative prøver med rørhenter.

Zooplanktonprøvene ble fiksert med Lugol's løsning (fytofix) i felt og senere overført til 70 % etanol for permanent lagring. I 1980 ble det tatt zooplanktonprøver på 3 tidspunkt i perioden juni – september og i 1983 - 1987 månedlige prøver innenfor samme periode. Fra 1988 har det vært 6 innsamlingsrunder av zooplankton hvert år (månedlig prøvetaking i juni og september, og 2 innsamlinger hver måned i juli og august). Prøvetakingen har vært utført samme dato på alle stasjoner.

Zooplanktonmaterialet fra alle rørprøver ble artsbestemt og talt. I prøver med store individantall ble telling utført på et subsample lik 1/10 av hele prøven. For hver innsamlingsdato og stasjon ble det utført lengdemåling på 30 – 50 individer av hver art av Cladocera. Copepoda ble bestemt til stadium (unntatt nauplier) under telling. Biomasseberegning for cladocerer og copepoder (med faste individvekter for ulike stadier av copepoder) ble utført i henhold til lengde/vekt-regresjoner fra Bottrell et al. (1976). Zooplanktonmaterialet er innlemmet i NTNU Vitenskapsmuseets vitenskapelige samlinger og dataene registrert i Vitenskapsmuseets database ZOOTRON.

Phytoplankton

Integrerte phytoplanktonprøver fra 0 til 5 og 5 til 10 m ble tatt på de samme stasjoner, samtidig med zooplanktonprøvene, med en plexiglass vannhenter (volum = 1,6 l). Prøver på 200 ml ble tatt ut av blandeprovne og konserverte med Lugol's løsning. Prøvene ble analysert i henhold til Utermöhls sedimentasjonsteknikk. I hver prøve ble minimum 200 celler eller kolonier talt og bestemt til slekt eller art. Volumet av opptalte celler ble beregnet ved hjelp av enkle geometriske modeller, og biovolumet ble konvertert til våtvekt ved å anta en egenvekt (spesifikk vekt) lik 1,0 mg mm⁻³. Våtvækt for algegrupper og totale algebiomasser er gitt som gjennomsnittlig biomasse for 2 integrerte prøver, dvs. gjennomsnittsbio masse for 0 til 10 m.

Prøver av phytoplankton ble tatt samtidig med zooplankton i Lille Jonsvatn i 1980, 1983, og 1985 – 2011 (unntatt 1988), og i Store Jonsvatn og Kilvatn i 1980, 1983, 1985, 1987, 1994 og 1996 – 2011. Gjennomsnittlig biomasse er beregnet på grunnlag av alle prøver for et bestemt år. Endringer i prøvetakingsfrekvens fra 1988 kan ha gitt en liten økning i gjennomsnittlig biomasse av zooplankton og for enkelte år en tilsvarende reduksjon av gjennomsnittlig biomasse av phytoplankton, men ikke i den grad at det har influert på trendene i utvikling av noen av gruppene.

Mysis relicta

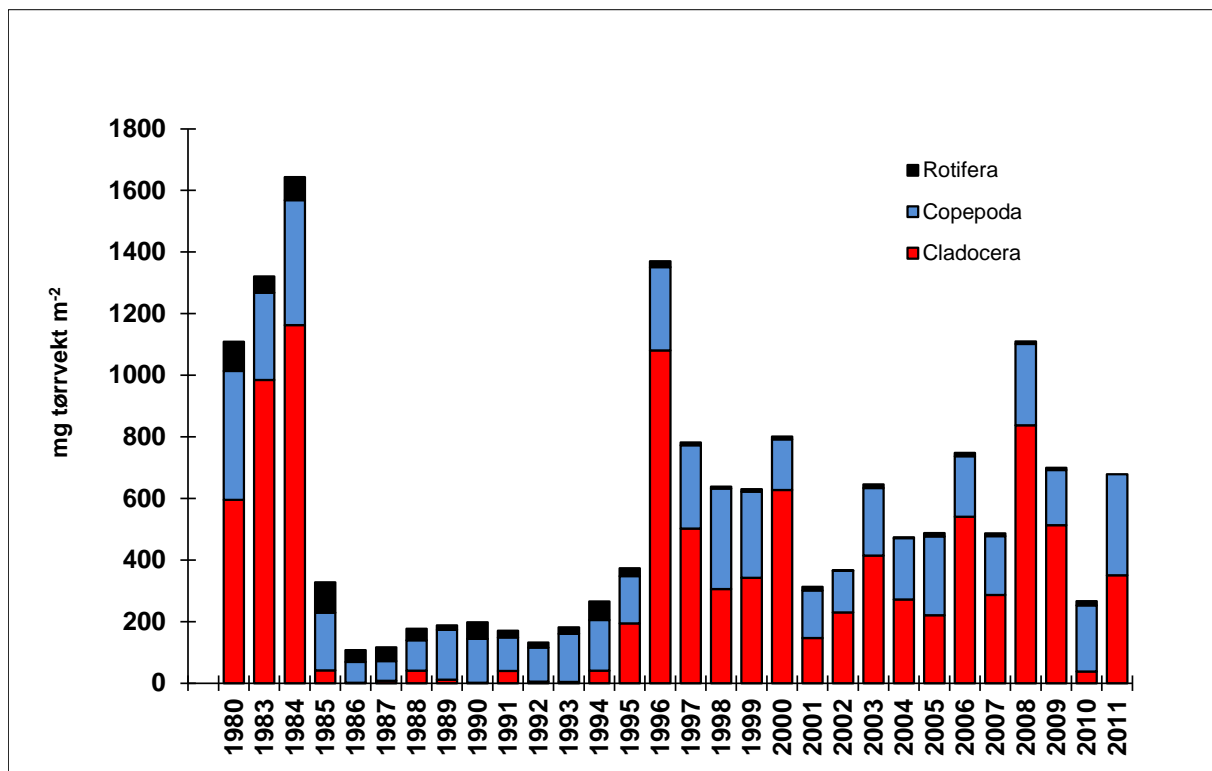
Prøver av *Mysis relicta* ble tatt med vertikale håvtrekk i Lille Jonsvatn i 1996 og 1999 – 2011. Håven hadde åpning på 1 m², maskevidde 500 µm og var utstyrt med blylodd ved snorfestet foran åpningen slik at den kunne senkes med åpningen ned, snues ved å trekke i snora og således fange både på vei ned og opp. Hver prøve består derfor av 2 vertikale trekk mellom overflate og 1 m over bunnen. Prøvene ble tatt på planktonstasjonen i mørket i oktober – november, som er innenfor tidsrommet når mysis er mest tallrik i pelagisk sone i Jonsvatnet (Næsje et al. 1993, 2003). På hver innsamlingsdato ble det tatt 3 parallelle prøver.

RESULTATER

Zooplankton

Lille Jonsvatn

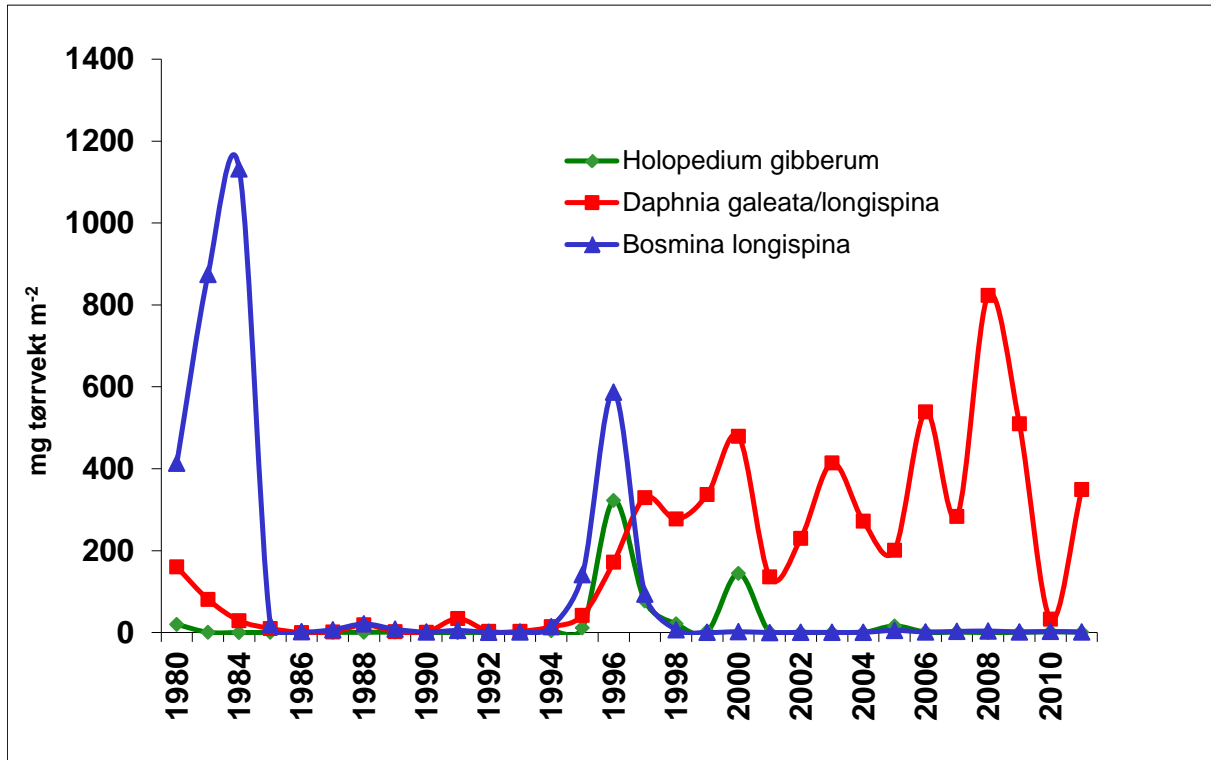
I Lille Jonsvatn var årlig gjennomsnittsbiomasse (juni – september) 1100 – 1650 mg m⁻² (tørrvekt) til 1985 da det skjedde en dramatisk reduksjon (figur 7). Biomassen av Cladocera var redusert til mindre enn 5 % av gjennomsnittet for 1980 - 1984, og i 1986 - 1987 var cladocerene nesten helt fraværende (gjennomsnittlig biomasse var henholdsvis 2 og 9 mg m⁻²). Ekstremt lave biomasser av Cladocera ble registrert i 10 år. Den tidligere så dominante arten *Bosmina longispina* hadde en gjennomsnittlig biomasse i 1985 – 1994 som var mindre enn 1 % av verdiene for årene før 1985, mens de andre vanlige artene, *Daphnia galeata* og *Holopedium gibberum*, bare ble registrert uregelmessig og med meget lav biomasse i samme periode. I 1995 ble det registrert en moderat økning av *B. longispina* (140 mg m⁻²), og i 1996 økte gjennomsnittsbiomassen av *B. longispina* til nesten 600 mg m⁻². Samtidig utviklet *D. galeata* og *H. gibberum* populasjoner som ga en gjennomsnittsbiomasse på henholdsvis 170 og 320 mg m⁻² (figur 8). Total biomasse av Cladocera kom igjen opp på tilsvarende nivå som før sammenbruddet i 1985.



Figur 7. Gjennomsnittlige biomasser av zooplankton (mg tørrvekt m⁻², 0 – 20 m) i Lille Jonsvatn 1980 – 2011.

Etter 1996 har biomassen av Cladocera variert en god del, men for et flertall av årene har verdiene ligget mellom 250 og 500 mg m⁻². Gjennomsnittsverdien for perioden 1997 – 2011 var 375 ± 52 (SE) mg m⁻². To år skiller seg kraftig ut: 2008 med en gjennomsnittsbiomasse av Cladocera på hele 838 mg m⁻² og 2010 med bare 38 mg m⁻². Fra 1998 har *B. longispina* vært så godt som fraværende i prøvene, og *H. gibberum* har vært funnet i meget lave antall, med et lite unntak i 2000. *Daphnia* spp. har fluktuert en del, men over tid kan en se en klar trend i

biomasseøkning fram mot en topp på 823 mg m^{-2} i 2008. Deretter sank gjennomsnittsbio-
massen til 510 mg m^{-2} i 2009 og bare 33 mg m^{-2} i 2010. I og med at den igjen økte til 349 mg m^{-2}
i 2011 kan det virke som om 2010 var et unntaksår. *D. galeata* var eneste daphnie-art i prø-
vene til 1998 da også *Daphnia longispina* dukket opp og ble den sterkt dominerende art fra
1999. Biomassen av *D. galeata* har vært meget lav etter at *D. longispina* etablerte seg (<1 til
 25 mg m^{-2} i perioden 2004 – 2011).

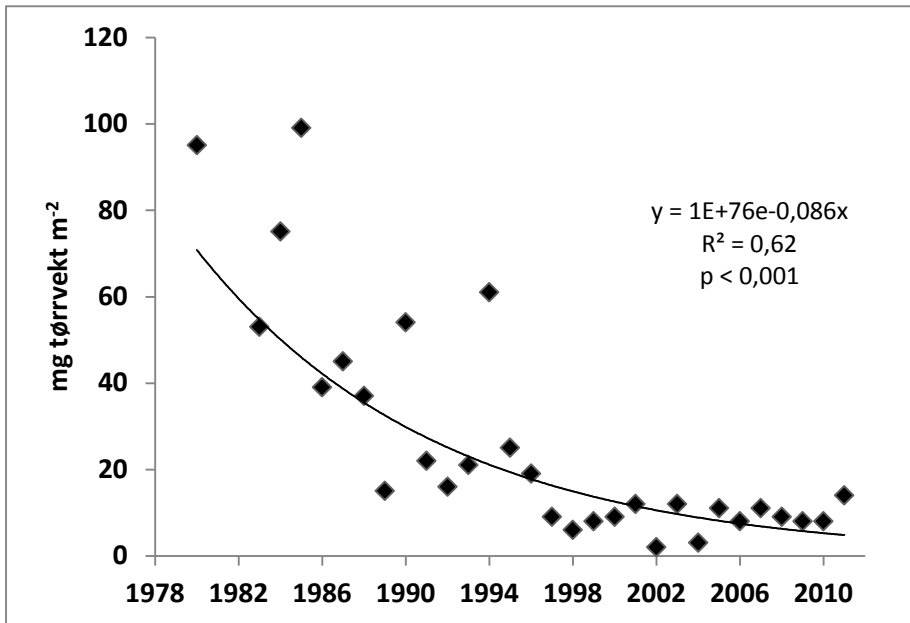


Figur 8. Gjennomsnittlige biomasser av de vanligste artene av Cladocera i Lille Jonsvatn 1980 – 2011.

Total biomasse av Copepoda gikk også tilbake i Lille Jonsvatn etter 1984 (figur 7), men ikke i samme grad som Cladocera. Gjennomsnittlig biomasse av Copepoda for årene 1985 – 1995 var 129 ± 12 (SE) mg m^{-2} , mot $369 \pm 43 \text{ mg m}^{-2}$ for årene før 1985. Biomassen var signifikant forskjellig i de to periodene (Mann-Whitney *U*-test, $p < 0,01$). Biomassereduksjonen hos copepoder skyldtes vesentlig redusert antall av den dominante arten *Cyclops scutifer*. De andre copepodene i systemet, *Heterocope appendiculata*, *Arctodiaptomus laticeps* og *Mesocyclops leuckarti*, viste ingen klar trend med hensyn til biomasseforandring mellom 1985 og 1995. I 1996 utviklet copepodene den største biomassen siden 1984 (270 mg m^{-2}), og gjennomsnittsbio-
masser på $270 - 330 \text{ mg m}^{-2}$ ble registrert fram til år 2000. Deretter varierte verdiene mellom 135 og 255 mg m^{-2} . For perioden 1996 – 2011 var gjennomsnittsbio-
massen $228 \pm 15 \text{ mg m}^{-2}$, hvilket var 77 % høyere enn for 1985 – 1995. Forskjellen mellom de to peri-
odene var sterkt signifikant ($p < 0,001$). *C. scutifer* var dominerende art gjennom hele undersø-
kelsesperioden. *Acanthodiptomus denticornis* kom inn som ny copepodeart i 1999 og ut-
gjorde den nest høyeste biomassen i alle år fram til 2007. Etter det har *A. laticeps* og *H. ap-
pendiculata* vekselvis hatt større biomasse enn *A. denticornis*.

Rotatoriebiomassen var relativt stor ($55 - 95 \text{ mg m}^{-2}$) i 1980 – 1985 og dominert av den ko-
lonidannende *Conochilus* sp. som utgjorde 50 – 75 % av biomassen. *Asplanchna priodonta*,

Polyarthra sp., *Keratella cochlearis* og *Kellicottia longispina* utgjorde også betydelige deler av biomassen. Etter 1985 var *Conochilus* sp. nærmest fraværende i prøvene i en tiårsperiode og har deretter hatt noe varierende, men lave biomasser. *K. longispina* ble også sterkt redusert etter 1985. Fra 1997 har alle arter hatt meget lav biomasse, med gjennomsnittlige årsverdier for Rotatoria totalt på 2 – 14 mg m⁻² og gjennomsnitt for 1997 - 2011 lik 9 ± 0,86 mg m⁻². I denne perioden hadde *K. cochlearis* størst biomasse (<1 – 9 mg m⁻²) de fleste år fram til 2006 da *Polyarthra* sp. tok over med 3,5 - 10 mg m⁻². Utviklingen av rotatoriebiomassen gjennom hele undersøkelsesperioden kan uttrykkes ved en eksponentiell regresjon (figur 9).

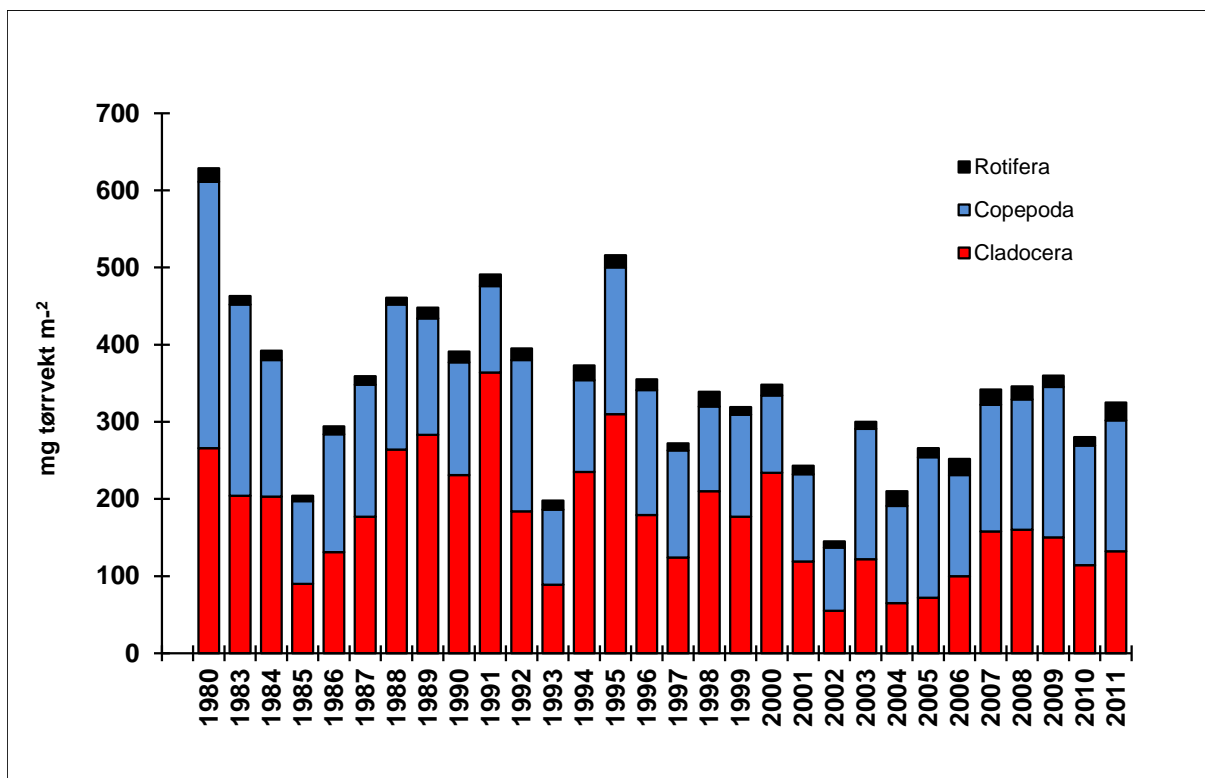


Figur 9. Regresjon for gjennomsnittlige biomasse av Rotatoria (hjuldyr) i Lille Jonsvatn 1980-2011.

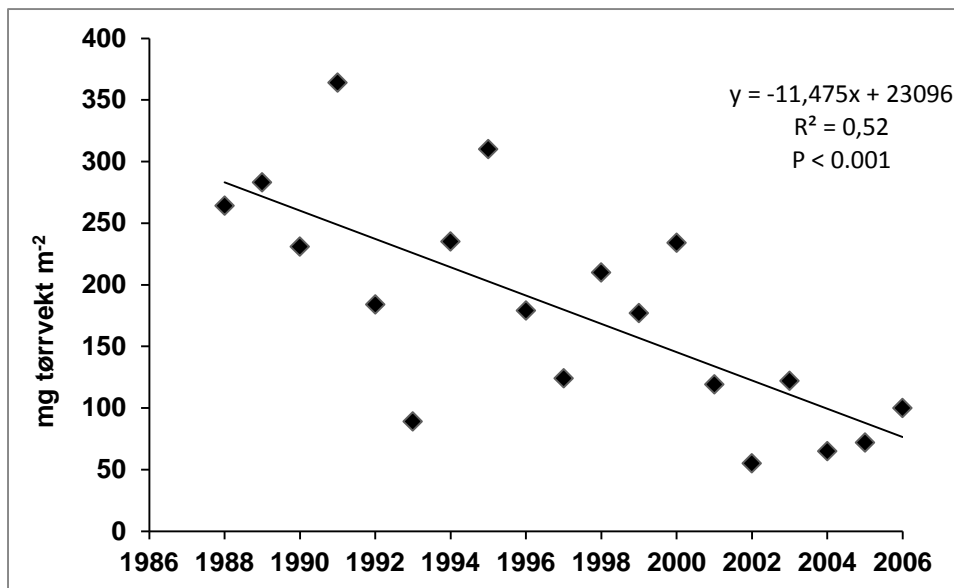
Store Jonsvatn

I Store Jonsvatn avtok biomassen av zooplankton mellom 1980 og 1985, men økte så igjen til 1988 (figur 10). Endringene skyldtes cladocerene *B. longispina* og *D. galeata* og copepodene *C. scutifer* og *H. appendiculata*. Etter 1988 var det en klar trend ($p < 0,001$) til reduksjon av biomasse hos Cladocera fram til 2006 (figur 11). *B. longispina* og *D. galeata* hadde størst tilbakegang i denne perioden. I 10-årsperioden 1988 – 1997 var gjennomsnittlig biomasse av Cladocera 226 ± 27 mg m⁻² mot 128 ± 22 mg m⁻² i 1998 – 2006. Biomasseforskjellen var sterkt signifikant (Mann-Whitney *U*-test, $p < 0,001$). Tilbakegangen av Cladocera synes å ha stoppet etter 2006, og de siste 5 årene (2007 – 2011) har Cladocera hatt en litt større og relativt stabil biomasse med gjennomsnitt på 141 ± 8 mg m⁻².

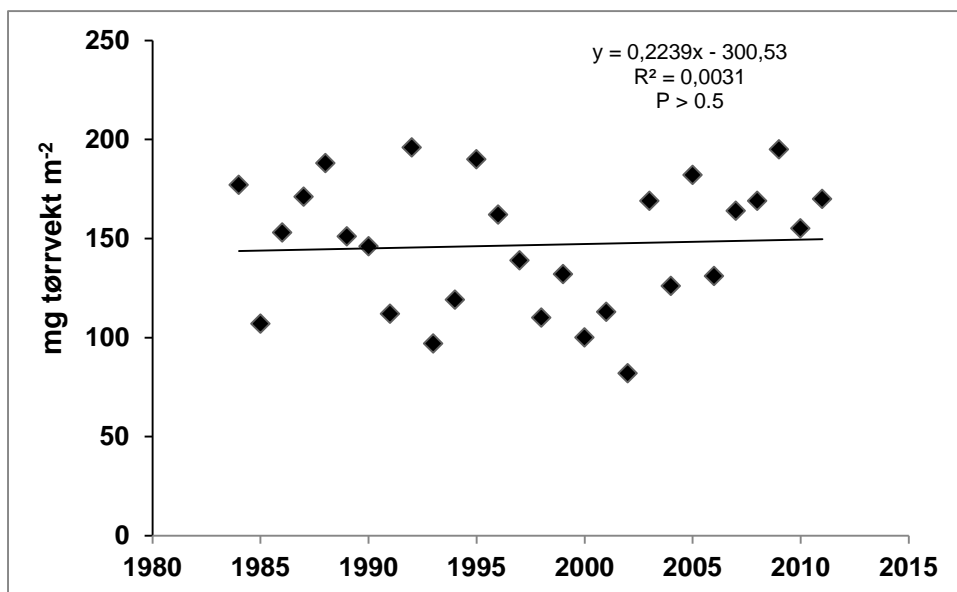
Det ble ikke registrert tilsvarende biomassereduksjon av Copepoda som av Cladocera i Store Jonsvatn etter 1988 (figur 11 og 12). Bortsett fra 1980 og 1983, med verdier på henholdsvis 345 og 248 mg m⁻², varierte årlige gjennomsnittsbiomasser mellom 100 og 200 mg m⁻², med et snitt på 147 ± 6 mg m⁻², og det var ingen utviklingstrend ($p > 0,5$) over tid. *C. scutifer* var dominerende art i de aller fleste år og utgjorde i gjennomsnitt 54 % av total biomasse av Copepoda når en ser hele undersøkelsesperioden under ett. *H. appendiculata* og *A. laticeps* utgjorde henholdsvis 34 % og 12 %, og artene viste ingen signifikant trend til endring i biomasse over tid. *Acanthodiptomus denticornis* dukket opp som ny art i 1999, samme år som i Lille Jonsvatn. Arten er funnet med meget lav biomasse (<1 mg m⁻²) de fleste år deretter.



Figur 10. Gjennomsnittlige biomasser av zooplankton (mg tørrvekt m⁻², 0 – 20 m) i Store Jonsvatn 1980 – 2011.



Figur 11. Regresjon for gjennomsnittlige biomasser av Cladocera i Store Jonsvatn 1988 – 2006.



Figur 12. Plot over gjennomsnittsbiomasser av Copepoda i Store Jonsvatn 1984 – 2011. Regresjonslinjen viser ingen utviklingstrend.

Biomassen av Rotatoria har vært lav gjennom hele undersøkelsesperioden i Store Jonsvatn. Gjennomsnittet for ulike år har variert mellom 7 og 20 mg m⁻², og det har ikke vært noen langtidstrend i biomasseendring. *Conochilus* sp. har vært dominerende art de fleste år med et gjennomsnitt på 60 % av total biomasse. Deretter kommer *Polyarthra* sp. med 22 %, *Asplanchna priodonta* med 8 %, *Kellicottia longispina* med 6 % og *Keratella cochlearis* med 4 % av den totale rotatoriebiomassen.

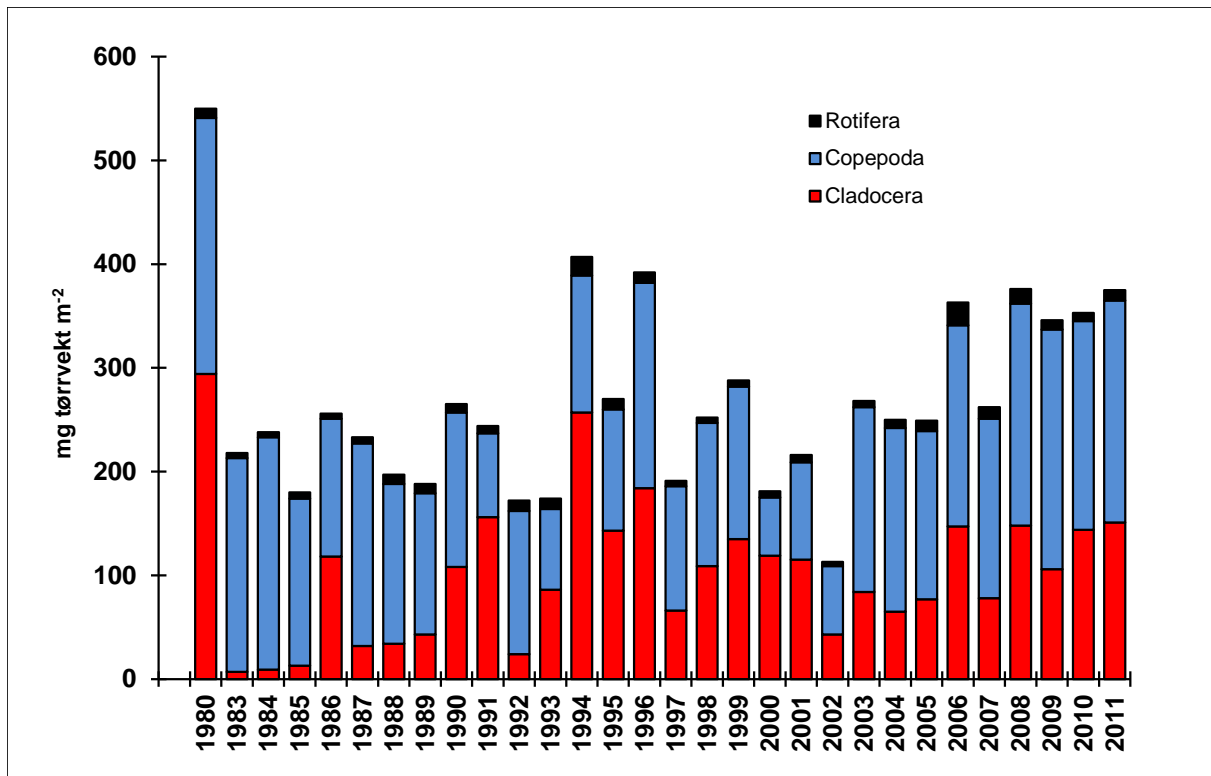
Kilvatn

Fra 1980 til 1983 sank årlig gjennomsnittsbiomasse av zooplankton i Kilvatnet fra 550 til 218 mg m⁻² (figur 13). Cladocereene ble drastisk redusert fra 294 mg m⁻² til 7 mg m⁻². De tre tilstedeværende artene, *D. galeata*, *H. gibberum* og *B. longispina*, som hadde relativt lik forekomst i 1980, var nesten helt fraværende i prøvene i 1983. (Prøver tatt i juli og september 1977 viste at de samme artene da hadde noe større tetthet enn i 1980 (Langeland og Reinertsen 1981)). Også i 1984 og 1985 ble det registrert ekstraordinært lave biomasser av Cladocera, henholdsvis 8 og 13 mg m⁻². *H. gibberum* fikk en liten oppgang i 1986 (108 mg m⁻²), men i de tre neste årene, 1987 – 1989 var gjennomsnittlig biomasse av Cladocera igjen svært lav (32 – 43 mg m⁻²). Fra 1990 har biomassen av Cladocera vært noe større (med unntak for 1992), og de nevnte artene har vekslet på å dominere. Gjennomsnittlig biomasse av Cladocera for årene 1990 – 2011 var 116 ± 11 mg m⁻². Det har ikke vært noen utviklingstrend i denne perioden.

Utviklingen av Copepoda i Kilvatnet har i store trekk vært den samme som i Store Jonsvatn. Etter en betydelig reduksjon i biomasse mellom 1980 og 1986 (fra 250 til 133 mg m⁻²) har verdiene variert mellom ca. 50 og 200 mg m⁻² med et gjennomsnitt for perioden 1988 – 1997 på 130 ± 11 mg m⁻² og 134 ± 17 mg m⁻² for 1998 – 2006. Det var tendens til noe større biomasser de siste 5 årene, 2007 – 2011, med et gjennomsnitt på 207 ± 10 mg m⁻², som er signifikant forskjellig fra de ovenfornevnte periodene (Mann-Whitney *U*-test, *p* < 0,001). *C. scutifer* var dominerende art og svingninger i biomasse hos Copepoda skyldtes i meget høy grad tetthetsvariasjoner hos denne arten. For hele undersøkelsesperioden sett under ett utgjorde *C.*

scutifer 78 % av den totale biomassen av Copepoda, dernest kom *H. appendiculata* med 17 % og *A. laticeps* med 5 %. *A. denticornis* er ikke funnet i Kilvatnet.

Kilvatnet hadde de laveste biomassene av Rotatoria, og det var ingen signifikant endring over tid. Gjennomsnittlige biomasser lå mellom 5 og 10 mg m⁻² i de fleste år, med ytterpunkter på 2 og 22 mg m⁻², mens gjennomsnittet for alle år sett under ett var 8 ± 0,7 mg m⁻². *Polyarthra* sp. og *Conochilus* sp. hadde vekselvis størst biomasse. For alle år sett under ett utgjorde de henholdsvis 44 og 36 %, dernest kom *Kellicottia longispina* med 11 % og *Keratella cochlearis* med 8 %. *Asplanchna priodonta*, *Keratella quadrata* og *Testudinella* sp. utgjorde alle i gjennomsnitt mindre enn 1 % av rotatoriebiomassen.

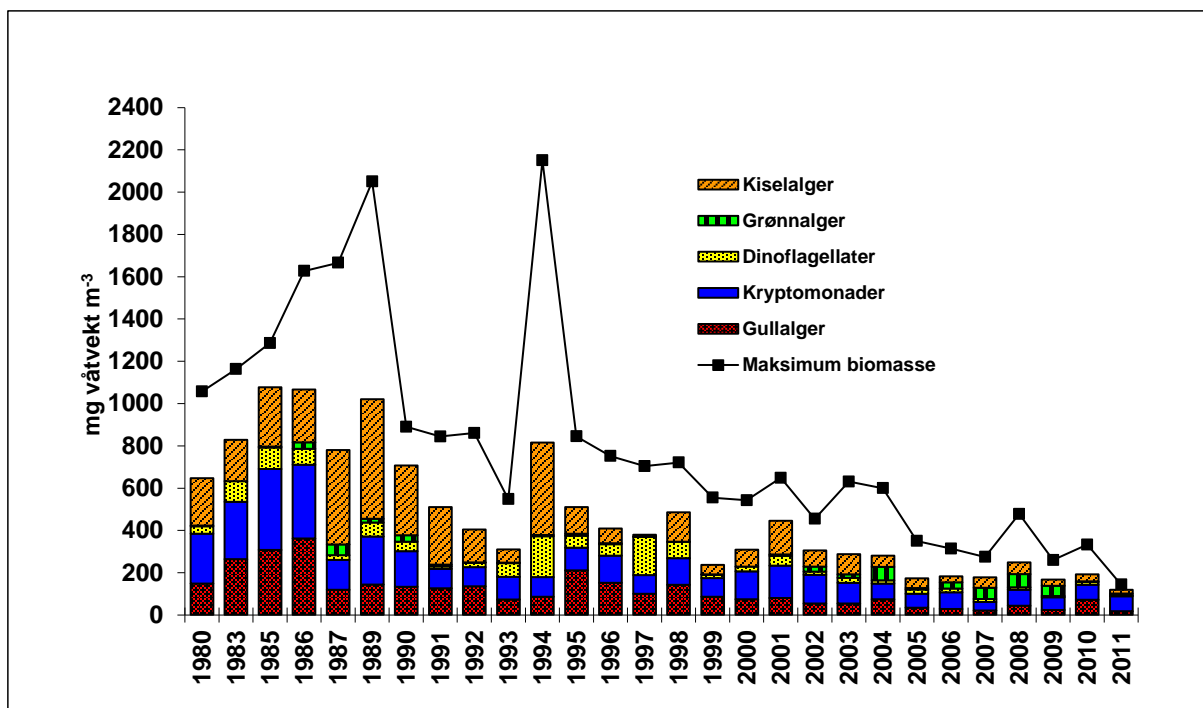


Figur 13. Gjennomsnittlige biomasser av zooplankton (mg tørrvekt m⁻², 0 – 20 m) i Kilvatn 1980 – 2011.

Phytoplankton

Lille Jonsvatn

I Lille Jonsvatn ble den største biomassen i de fleste år registrert i juni, i tilknytning til den såkalte vårtoppen. Høyeste nivå, 2020 og 2150 mg m⁻³ våtvekt, var i henholdsvis 1989 og 1994. Biomasser >1000 mg m⁻³ var imidlertid vanlig i alle år fra 1980 til 1989 (figur 14). Med unntak for 1994 har junibiomassene gradvis minket etter 1989, til verdier i området 280 - 480 mg m⁻³ i 2005 – 2011 (gjennomsnitt 340 mg m⁻³). Diatomeer utgjorde 60 – 90 % av registrert maksimumbiomasse i 1980 - 1990 og 1994, og *Asterionella formosa* og *Synedra* spp. var dominante arter. I de siste 6 år av undersøkelsen, 2005 – 2011, var innslaget av nevnte diatomeer i juniprøvene redusert til nær 50 mg m⁻³, tilsvarende ca. 20 % av totalbiomassen. Også biomassen av gullalgen *D. sociale* var. *americanum* var sterkt redusert i vårperioden i de siste 6 år av undersøkelsen.



Figur 14. Gjennomsnittlig phytoplanktonbiomasse juni – september og maksimal biomasse (0 – 10 m) i Lille Jonsvatn 1980 – 2011.

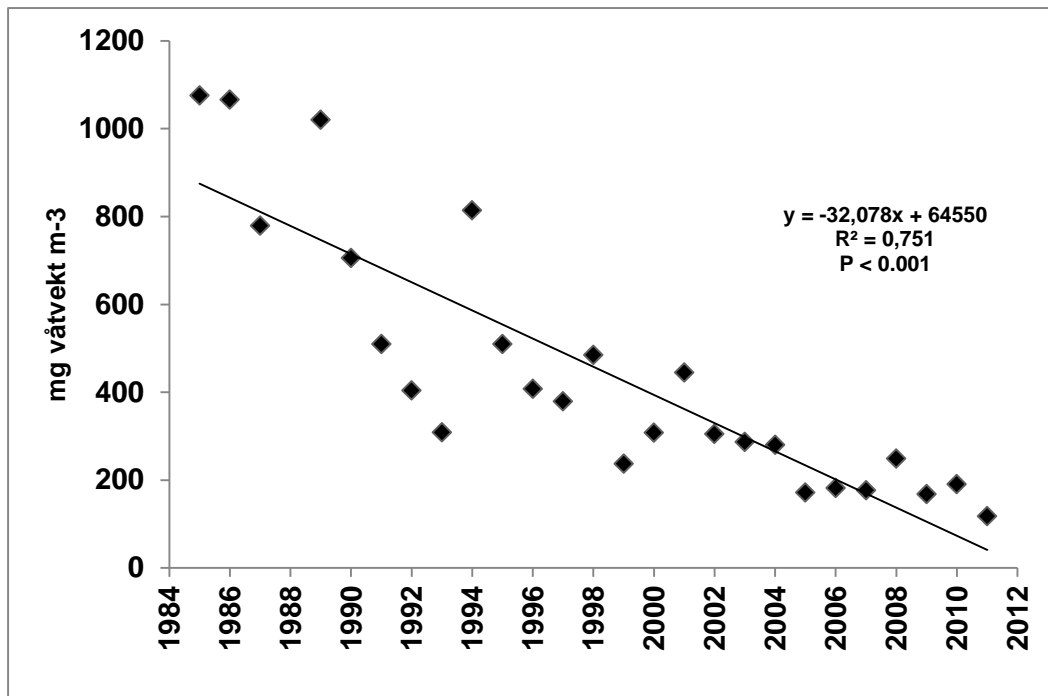
Gjennomsnittlig biomasse for juni – september i undersøkellesperioden viste signifikant nedgang fra 1000 – 1100 mg m⁻³ i 1985, 1986 og 1989 til 120 – 250 mg m⁻³ i 2005-2011 (figur 15). Biomassen av diatomeer sank fra 290 mg m⁻³ og nær 40 % av gjennomsnittsbio­massen i 1985 – 1994 til 40 mg m⁻³ eller 20 % av biomassen i 1995 – 2011, og utgjorde en signifikant lavere andel av den totale algebiomassen i sistnevnte periode (Mann-Whitney *U*-test, *p* < 0,001). *A. formosa* og *Synedra* spp. ble også registrert i sommerprøvene. Mot slutten av undersøkelsen var *Rhizosolenia eriensis*, *R. longiseta* og spesielt en liten *Cyclotella*-art (5 µm diameter) mer vanlige diatomearter.

Biomassen av kryptomonader, den nest vanligste algegruppen, gikk tilbake fra et sesonggjennomsnitt på 170 mg m⁻³ i 1985 – 1994 til 70 mg m⁻³ i 1995 – 2011. Kryptomonadenes andel av den totale algebiomassen økte likevel signifikant i sistnevnte periode (Mann-Whitney *U*-test, *p* = 0,007), fra 23 til 37 %, og kryptomonader utgjorde i 1995 – 2011 opptil 60 % av biomassen i sommer- og høstprøver. *Rhodomonas lacustris* var den dominante arten. Også *Katablepharis ovalis* og i mindre grad *Cryptomonas* cf. *ovata* var vanlig arter i prøvene.

Innslaget av gullalger utgjorde i alle år nær 25 % av gjennomsnittsbio­massen. *D. sociale* var. *americanum* var dominerende art i vårprøvene, og arten ble også registrert sommer og høst sammen med andre *Dinobryon* - arter og individer av *Bitrichia chodati*, *Pseudocheephyrion entzii*, *Chrysolykos skujai*, *Mallomonas crassisquama*, *M. akrokomos* og *Chrysochromulina parva*.

Tre dinoflagellatarter, *Gymnodinium lacustris*, *Ceratium hirundinella* og *Peridinium inconspicuum* utgjorde omtrent 10 % av den totale biomassen frem til 2005, i etterfølgende periode nær 7 %. Det skyldes i stor grad mindre innslag av *C. hirundinella*. Grønnalger, vanligvis *Scenedesmus* sp., *Monoraphidium dybowskii* og *M. griffithii* ble registrert i lave

antall. Fra 2002 ble gelatinøse grønnalger som *Sphaerocystis Schroeteri* og *Willea irregularis* inkludert i biomasseberegningene, og største biomasse ble registrert i august 2004, da gelatinøse grønnalger utgjorde 22 % av den totale biomassen. Den kolonidannende blågrønnalgen *Coelosphaerium kuetzingianum* ble funnet i sensommerprøver fra 1996, og arten var tilstrekkelig tallrik til å bli inkludert i biomasseberegningene fra og med 2003. I 2004 utgjorde arten nesten 60 % av biomassen i augustprøvene. På årsbasis (juni – september) utgjorde likevel arten aldri mer enn 12 % av biomassen, og for hele undersøkelsesperioden sett under ett, kom blågrønnalger ikke over 1 % av total algebiomasse. I 2010 og 2011 ble det registrert for få innslag av kolonidannende grønn- og blågrønnalger i prøvene til at artene ble inkludert i biomasseberegningene.



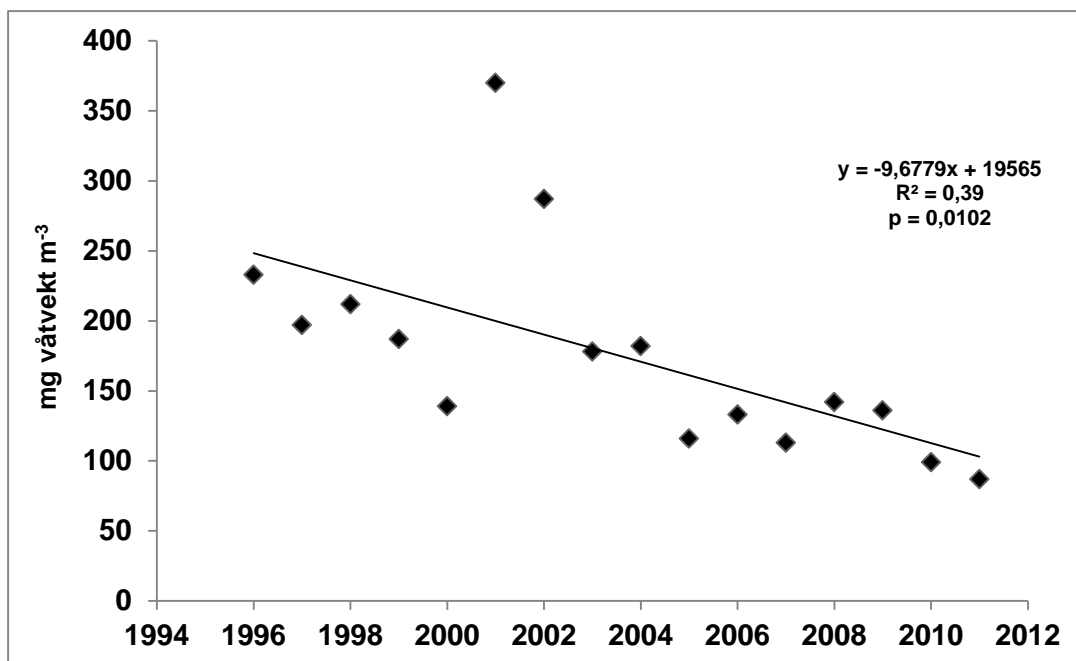
Figur 15. Regresjon for gjennomsnittlig phytoplanktonbiomasse (0 – 10 m) i Lille Jonsvatn 1985 – 2011.

Store Jonsvatn og Kilvatn

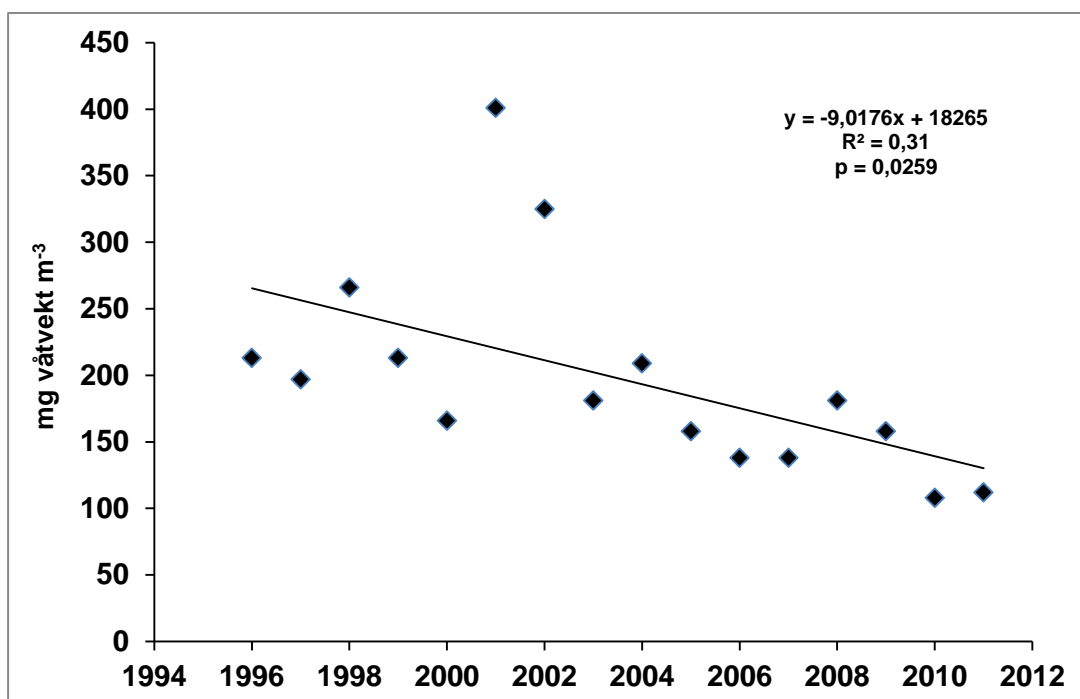
Også i Store Jonsvatn og Kilvatn ble det registrert en nedgang i algebiomassen i perioden 1996 - 2011, mest signifikant i førstnevnte innsjødel (figur 16 og 17), men det var ingen endring i biomasseforholdet mellom algegruppene i nevnte periode. I begge innsjødelene var det lave biomassegjennomsnitt, nær 100 mg m⁻³, i 2010 og 2011.

I Store Jonsvatn ble maksimumsbiomasser av phytoplankton, 450 og 500 mg m⁻³, registrert i henholdsvis juni 2001 og 2002, og diatomeer utgjorde 30 og 45 % av biomassen i de 2 årene. De største gjennomsnittsbiomasser, 370 og 290 mg m⁻³, ble registrert i de samme år. Øvrige år varierte gjennomsnittet for sesongen mellom 90 og 230 mg m⁻³, med et gjennomsnitt på 176 mg m⁻³, eller nær 65 % av tilsvarende biomassegjennomsnitt for Lille Jonsvatn.

De høyeste sesonggjennomsnitt i Kilvatn, 450 og 400 mg m⁻³, ble registrert i henholdsvis 1983 og 2001. Biomasseutviklingen i Kilvatn i undersøkelsesperioden var ellers meget lik Store Jonsvatn, med et gjennomsnitt for 1996 – 2011 på 200 mg m⁻³.



Figur 16. Regresjon for gjennomsnittlig phytoplanktonbiomasse (0 – 10 m) i Store Jonsvatn 1985 – 2011.



Figur 17. Regresjon for gjennomsnittlig phytoplanktonbiomasse (0 – 10 m) i Kilvatn 1985 – 2011.

Kryptomonader og gullalger utgjorde henholdsvis 39 og 31 % av gjennomsnittsbiomassen i Store Jonsvatn i 1996 - 2011. Tilsvarende tall for Kilvatn var henholdsvis 34 og 48 %. Diatomeandelen var 36 % i Kilvatn og 15 % i Store Jonsvatn, mens andelen dinoflagellater var nær 10 % i begge innsjødelene.

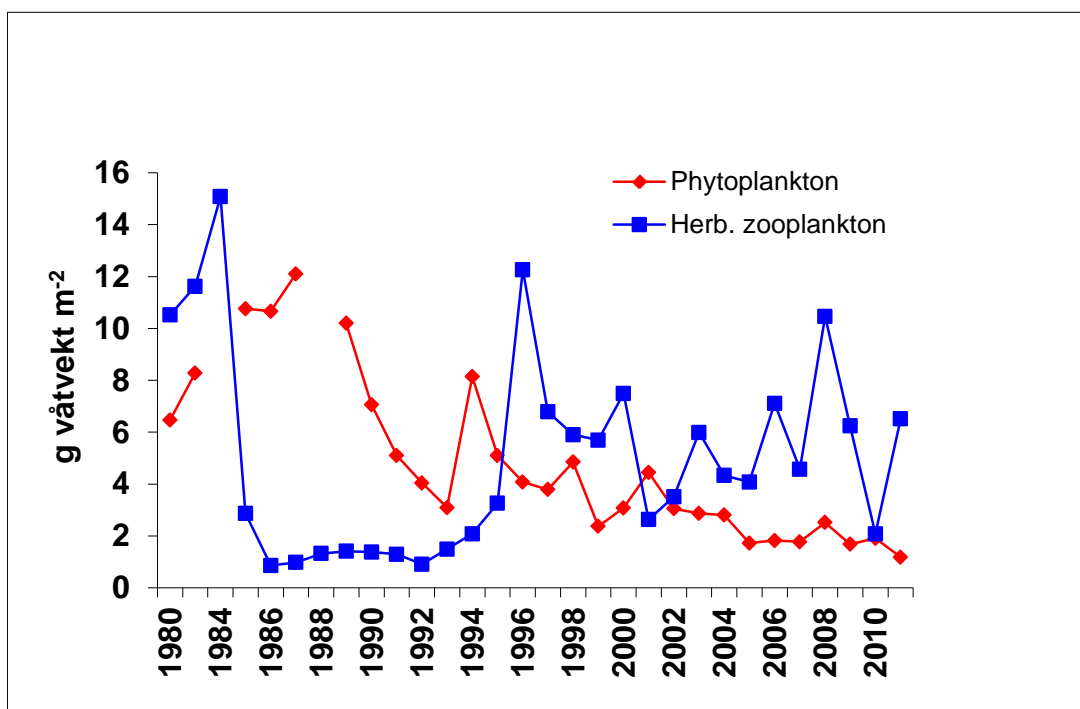
Artene som er nevnt for Lille Jonsvatn var også vanlige i Store Jonsvatn og Kilvatnet. Gelatinøse grønnalger og blågrønnalger ble registrert i begge innsjødelene, men kun inkludert i biomasseberegninger i 2006 for Kilvatn.

Vanligste kryptomonader var *R. lacustris* og *K. ovalis*, mens *Dinobryon*-arter, med størst innslag av *D. sociale* var. *americanum*, og mindre encellede flagellatformer, var dominerende gullalger.

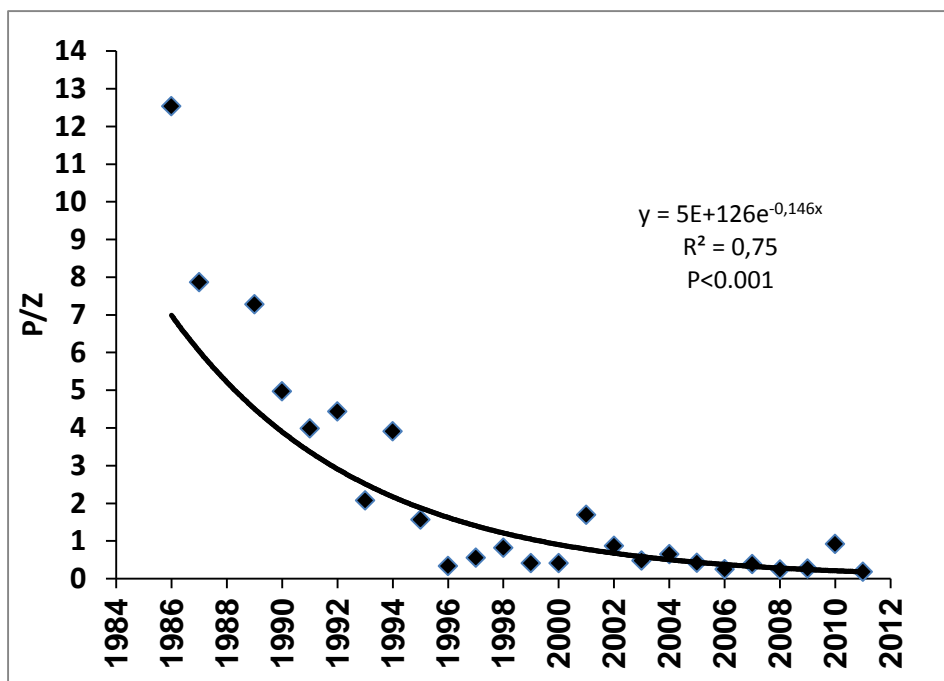
Alle diatomeer, som *A. formosa*, *Synedra* spp., *R. eriensis*, *R. longiseta* og en liten *Cyclotella*-art (5 µm diameter) ble også registrert i prøver i Kilvatn og Store Jonsvatn, men førstnevnte art i så lave antall at den sjelden ble inkludert i biomasseberegningene. *G. lacustris* og *C. hirundinella* utgjorde hovedandelen av dinoflagellater.

Biomasserelasjoner mellom phytoplankton og zooplankton

Biomasseforholdet mellom phytoplankton (0 – 10 m) og herbivore zooplankton (0 – 20 m) har endret seg signifikant i Lille Jonsvatn (figur 18). I de først årene av undersøkelsen, 1980 og 1983, var gjennomsnittlig biomasse av herbivore zooplankton (Z) større enn av phytoplankton (P) (P/Z-forhold henholdsvis 0,61 og 0,71). Dette forandret seg til et omvendt forhold etter 1984, med en biomasse av phytoplankton som var 4 til 12 ganger så stor som biomassen av zooplankton i 1985 – 1990 (P/Z = 3,8–12,5) og opptil over 4 ganger så stor i 1991 – 1995 (P/Z = 1,6–4,4). Fra og med 1996 endret forholdet seg igjen slik at biomassen av herbivore zooplankton ble størst. Med unntak av 2001 har hele perioden 1996 – 2011 hatt størst biomasse av herbivore zooplankton, i gjennomsnitt 2,6 ganger så stor som phytoplankton (P/Z = 0,2–0,9). Utviklingen etter 1985 kan beskrives ved en eksponensiell regresjon (figur 19).



Figur 18. Gjennomsnittlige biomasser av phytoplankton (0 – 10 m) og herbivore zooplanktonarter (0 – 20 m) i Lille Jonsvatn 1980–2011.

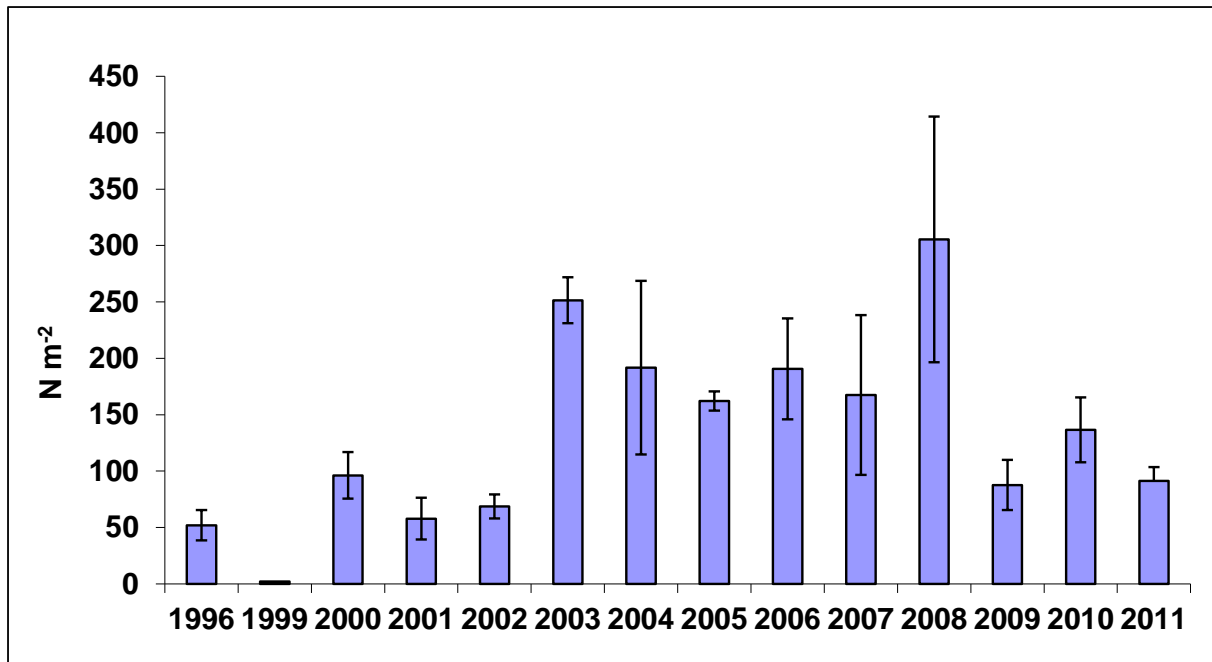


Figur 19. Utvikling av forholdet mellom biomasse av phytoplankton og zooplankton (P/Z-forholdet) i Lille Jonsvatn 1986–2011.

I Store Jonsvatn har biomassen av herbivore zooplankton gjennomgående vært større enn av phytoplankton, med unntak av 2001, 2002 og 2004. Årene 2001 og 2002 skilte seg ut med de største phytoplanktonbiomassene (P) i undersøkelsesperioden, og samtidig var zooplanktonbiomassene (Z) blant de laveste. I gjennomsnitt var forholdet P/Z for nevnte år lik 1,9 (variasjon 1,3 – 2,4). I de øvrige årene var zooplanktonbiomassen i gjennomsnitt 1,8 ganger så stor som phytoplanktonbiomassen (gjennomsnitt P/Z = 0,6 , variasjon 0,3–0,9). I Kilvatnet har biomassen av phytoplankton de aller fleste år vært større enn av zooplankton. I gjennomsnitt for alle år var P/Z lik 2,0. Perioden 1983 – 1987 skilte seg ut med stor biomasse av phytoplankton og liten biomasse av herbivore zooplankton (P/Z lik 5,2). I de siste årene av undersøkelsen, 2007 – 2011, har det vært tendens til noe større biomasser av herbivore zooplankton enn av phytoplankton (P/Z lik 0,8 i gjennomsnitt).

Mysis relicta

Prøver av mysis fra Lille Jonsvatn i perioden 1996 – 2011 (unntatt 1997 og 1998) indikerer store svingninger i bestanden mellom år. Størst tetthet ble registrert i årene 2003 – 2008 (figur 20) med et gjennomsnitt på 212 ± 13 (SE) ind. m^{-2} overflate, hvilket tilsvarer $7 \pm 0,8$ ind. m^{-3} . De tre siste årene, 2009 - 2011, var tettheten atskillig lavere med et gjennomsnitt på 105 ± 9 ind. m^{-2} ($3,5 \pm 0,5$ ind. m^{-3}). De laveste tetthetene av mysis ble registrert de første årene av undersøkelsen, med et gjennomsnitt på 55 ± 9 ind. m^{-2} ($2 \pm 0,5$ ind. m^{-3}) for 1996 - 2002. Prøvene fra 1999 indikerer at det da var meget lav tetthet av mysis i Lille Jonsvatn, beregnet bare 3 ind. m^{-2} , mens toppåret 2008 hadde 306 ind. m^{-2} .



Figur 20. Gjennomsnittlig tetthet (\pm SD) av *Mysis relicta* i Lille Jonsvatn i 1996 og 1999 – 2011.

Første forsøk på å samle mysis i Store Jonsvatn var i november 1981. Det ble da registrert 2,7 ind. m⁻² i vertikale håvtrekk fra 50 til 0 m (Koksvik et al. 1991). Næsje et al. (1991) registrerte 50 – 110 ind. m⁻² (0,6 – 1,4 ind. m⁻³) i Store Jonsvatn i 1986 – 1987 (prøver fra august – desember), og i november 2000, som gjennomsnitt for 3 vertikale håvtrekk (50 – 0 m), ble det registrert 31 ind. m⁻² (Koksvik unpubl. data). Dette tilsvarer 0,6 ind. m⁻³ og indikerer at mengden av mysis har vært langt mindre i Store Jonsvatn enn i Lille Jonsvatn. Det ble ikke tatt prøver av mysis i Kilvatnet.

DISKUSJON

Resultatene fra denne langtidsundersøkelsen viser store forskjeller i utvikling av planktonsamfunnet i de tre bassengene i Jonsvatnet etter introduksjon av *Mysis relicta*. I Lille Jonsvatn kollapset populasjonene av Cladocera ca. 7 år etter antatt tidspunkt for første overføring av mysis fra Selbusjøen. Denne overføringen skjedde sannsynligvis i 1987 til Kilvatnet som ligger ca 6 km fra Lille Jonsvatn. *Bosmina longispina* var den sterkt dominerende art av Cladocera i Lille Jonsvatn før sammenbruddet, etterfulgt av *Daphnia galeata*. Preferanse for Cladocera i dietten hos *Mysis* spp. er godt dokumentert (Lasenby & Langford 1973, Richards et al. 1975, Kinsten & Olsén 1981, Langeland 1981, 1988, Bowers & Vanderploeg 1982). I Lake Tahoe (på grensen mellom California og Nevada, USA) forsvant *Bosmina* og 2 arter av *Daphnia* nesten fullstendig etter introduksjon av *M. relicta* (Richards et al. 1975), og *Bosmina* og *Daphnia* var foretrukne byttedyr i Flathead Lake (Montana, USA) (Spencer et al. 1999). I Selbusjøen var biomassen av Cladocera sterkt redusert 5 til 6 år etter utsetting av mysis i 1973. Mysis hadde da utviklet en tetthet på 200 – 600 ind. m⁻². *Bosmina longispina*, *Holopedium gibberum* og *Daphnia longispina* var de sterkest desimerte artene (Langeland 1981, Langeland et al. 1991).

Stugusjøen, som ligger høyere opp i Neavassdraget, fikk en tilsvarende utvikling (Langeland 1981, 1988). *Mysis relicta* ble her satt ut i 1973, og etter 1978 var de 3 vanligste planktonartene av Cladocera, *Bosmina longispina*, *Daphnia galeata* og *Holopedium gibberum*, nesten helt fraværende i prøvene. Fra 1980 viste vertikale håvtrekk etter mysis en tetthet på 30 til 100 ind. m⁻². I to nærliggende sjøer uten mysis, Møsjøen og Grønsjøen, ble det ikke påvist noen signifikant tilbakegang i zooplanktonpopulasjonene i samme periode. Disse sjøene ligger i liknende omgivelser som Stugusjøen, og eneste fiskearter i alle tre sjøer var røye og ørret (ørekyte er senere påvist i Stugusjøen).

I Lille Jonsvatn var biomassen av Cladocera sterkt redusert i en periode på 10 år, og de lave verdiene syntes å bli permanente inntil de overraskende begynte å øke i 1995. I 1996 var gjennomsnittlig biomasse av Cladocera på samme nivå som før sammenbruddet. *Bosmina longispina* var igjen den dominerende arten, etterfulgt av *Holopedium gibberum* og *Daphnia galeata*. Årsaken til den plutselige reetableringen av Cladocera er uklar. Threlkeld et al. (1980) rapporterte at *Bosmina* kom tilbake i Lake Tahoe i en kort periode da tettheten av mysis var mindre. I Lille Jonsvatn var tettheten av mysis lav i 1996, og i gjennomsnitt for perioden 1996 – 2002 var biomassen bare en fjerdedel av gjennomsnittet for 2003 – 2008. Det ble ikke tatt prøver av mysis i Lille Jonsvatn før 1996, men det var godt kjent at arten var tilstede da den jevnlig ble funnet i planktonprøvene.

Det nye sammenbruddet i populasjonene av *Bosmina longispina* og *Holopedium gibberum* i 1998 – 1999 var ikke sammenfallende med økning i tetthet av mysis. Det ble registrert meget lav tetthet av mysis i 1999. Interspesifikk konkurranse med de raskt voksende populasjonene av *Daphnia* kan ha spilt en viktig rolle for tilbakegangen av *Bosmina longispina* og *Holopedium gibberum*. *Daphnia* - populasjonene fortsatte å øke til år 2000; deretter varierte tettheten betraktelig, men likevel med en økning over tid mot toppåret 2008, da det også ble registrert størst tetthet av mysis. Den ekstremt lave biomassen av *Daphnia* gjennom hele sesongen 2010 er vanskelig å forklare. Den hadde ingen parallell i de andre delene av Jonsvatnet. I 2011 var biomassen av *Daphnia* igjen på et gjennomsnittsnivå for årene 1996 – 2009.

Det har ikke vært gjort noen samtidig langtidsstudie av planktonspisende fisk i Jonsvatnet. I 1999 ble det utført en tilstandsundersøkelse av fiskebestandene i Lille Jonsvatn med serier av

flytegarn og bunn garn (10 – 45 mm) i to perioder (juni og august). Denne undersøkelsen viste at både ørret- og røyebestandene var meget små (Koksvik, J. 2000). Mageanalyser av røye, som er den mest aktuelle planktonpredatoren, viste at mysis, *Daphnia galeata* og *Daphnia longispina* var de viktigste byttedyrene. Røye er også funnet å ernære seg i utstrakt grad av mysis i Store Jonsvatn (Næsje et al. 1991). Personer med god kunnskap om fisket i Lille Jonsvatn har uttalt at røye i lang tid har vært fåtallig i Lille Jonsvatn, også før mysis etablerte seg. Det er lite trolig at røye har vært av stor betydning for utviklingen av zooplankton-populasjonene i Lille Jonsvatn.

I 1998 – 1999 ble *Daphnia galeata* erstattet av *Daphnia longispina* som dominerende cladocerart i Lille Jonsvatn. Dette er en motsatt utvikling av hva Rieman & Falter (1981) rapporterte fra en studie i Pend Oreille Lake i Idaho, hvor den rundhodete *D. thorata* fantes før introduksjon av mysis, mens den spiss-hjelmte formen *D. galeata mendotae* etter hvert ble antallsmessig dominerende etter introduksjonen. Sommerformen av *D. galeata* i Jonsvatnet har typisk spiss hjelm mens *D. longispina* er rundhodet. Morfologiske trekk som pigger og spisse hjelmer kan virke preventivt i forhold til predasjon fra andre invertebrater og ble diskutert som et forsvar mot mysis i Pend Oreille Lake.

At *D. longispina* var i stand til å utvikle og opprettholde en populasjon på et relativt høyt biomassenivå i Lille Jonsvatn i nærvær av en stor mysispopulasjon, særlig i 2003 – 2008, var svært uventet og avvikende fra kjent dokumentasjon om utvikling av *Daphnia*-populasjoner mysissjøer. Både *D. longispina* og *D. galeata* oppholdt seg vesentlig i de øverste vannlagene ned til 10 m og størrelsen på de to artene var omtrent lik. Det er vanskelig å skjønne hvilke antipredatorstrategier *D. longispina* kan ha utviklet som gjorde den mer konkurransedyktig enn *D. galeata*, og hvorfor hverken Store Jonsvatn, Kilvatn eller andre mysissjøer i området har hatt samme utviklingsforløp. Både i Store Jonsvatn og Kilvatn var *D. galeata* den sterkt dominerende dafnie gjennom hele undersøkelsesperioden. (I Kilvatnet er *D. longispina* bare så vidt påvist). I Selbusjøen ble *D. longispina* sterkere påvirket i negativ retning enn *D. galeata* (Langeland et al. 1991). I Stugusjøen var *D. galeata* i utgangspunktet eneste dafnie-art, og den forsvant totalt 5 år etter introduksjon av mysis (Langeland 1981).

I løpet av 10-årsperioden med ekstremt lav biomasse av Cladocera i Lille Jonsvatn ble også den dominerende arten av Copepoda, *Cyclops scutifer*, påvirket med signifikant reduksjon i biomasse. Det er rimelig å anta at predasjonstrykket fra mysis ble større på copepodene når cladocerene var så godt som fraværende. Når biomassen av cladocerer igjen økte fra 1995 – 1996, skjedde også dette hos *C. scutifer*. Antakelsen om at tilbakegangen av *C. scutifer* skyldtes mysispredasjon støttes av en undersøkelse av kanadiske sjøer (Nero & Sprules 1986b) hvor det ble funnet at forekomsten av *C. scutifer* var mye mindre i to mysissjøer enn i to tilsvarende sjøer uten mysis. *Heterocope appendiculata* og *Arctodiaptomus laticeps* avtok i tetthet etter introduksjon av mysis i Selbusjøen (Langeland et al. 1991) og Stugusjøen (Langeland 1988). Dette skjedde også de første årene av undersøkelsen i Jonsvatnet, men senere har biomassene variert uten noen bestemt langtidstrend. Rybock (1978) rapporterte at mysis utviste en konsekvent negativ seleksjon av *Diaptomus* i Lake Tahoe.

Blant rotatoriene (hjuldyrene) hadde *Conochilus* sp. sterk biomassedominans i Lille Jonsvatn de første årene av undersøkelsen, men den fikk et sammenbrudd samtidig med cladocerene og tok seg senere ikke opp igjen. En tilsvarende utvikling skjedde ikke i Store Jonsvatn og Kilvatn hvor *Conochilus* sp. også var dominerende rotatorie. Det er nærliggende å tro at *Conochilus* sp. ble desimert av mysis i Lille Jonsvatn, selv om den kan være et vanskelig bytte ved at den danner kolonier av betydelig størrelse. Rotatorier har i de fleste undersøkelser fått

mindre oppmerksomhet enn cladocerer og copepoder, men i noen arbeider er gruppen rapportert å være del av ernæringen til mysis (Lasenby & Langford 1973, Bowers & Grossnickle 1978, Johannsson et al. 2001, Ikonen et al. 2005). Lasenby & Langford (1973) fant at *Kellicottia* var et viktig byttedyr for mysis i Stony Lake, Ontario. Etter at *Daphnia* og *Bosmina* var forsvunnet fra Lake Tahoe i 1970 – 1971, varierte tettheten av *Kellicottia longispina* motsatt av mysis, og ernæringsanalyser viste at mysis i utstrakt grad predaterte *Kellicottia* (Threlkeld et al 1980). Rybock (1978) fant at *Kellicottia* ble positivt selektert i Lake Tahoe og viste eksperimentelt at *Mysis diluviana* (= *Mysis relicta*) var i stand til å fortære 3,5 *K. longispina* i timen. Basert på disse studiene er det rimelig å anta at nedgangen i tetthet av *K. longispina* i Lille Jonsvatn etter 1984 også var et resultat av økt predasjonstrykk fra mysis etter sammenbruddet av Cladocera. Den svært lave biomassen av Rotatoria i Lille Jonsvatn etter 1995 - 1996 kan skyldes en kombinert effekt av predasjon fra mysis og interspesifikk konkurranse mellom herbivore zooplanktonformer. En økning i mengden av store dafnier har ført til nedgang i mengden av rotatorier i andre sjøer i regionen (Reinertsen et al. 1990, 1997). En slik utvikling er overensstemmende med den kjente og mye debaterte "Size Efficiency Hypothesis" (Brooks & Dodson 1965).

Det registrerte sammenbruddet av cladocerer i Lille Jonsvatn i 1985 ble ikke entydig gjen speilet i utviklingen av algebiomasse og sammensetning gjennom perioden med svært lavt beitetrykk i 1985 – 1994. Stor maksimums- og gjennomsnittsbiomasse av alger ble registrert de første årene etter 1985, men en nedgang i maksimumsbiomasser startet fra 1989, og gjennomsnittsbiomassene viste signifikant reduksjon fra slutten på 1980-tallet; dvs. før cladocereene kom tilbake i 1995 – 1996. Selv om phytoplankton kan være en viktig del av dietten til *Mysis* spp. (Grossnickle 1982, Johannsson et al. 2001), er det ikke vist at *M. relicta* ved sine herbivore næringsvaner har påvirket biomassen av phytoplankton i sjøer. I Lille Jonsvatn ble det målt en gradvis og signifikant nedgang i P-innhold, fra ca 11 mg l⁻¹ i 1989 – 1990 til 4,4 mg l⁻¹ i gjennomsnitt for 2007 – 2011. Dette kan ha vært en hovedårsak til nedgangen i biomasse av phytoplankton og et sterkt redusert innslag av diatomeer i de senere år av undersøkelsen.

Ved å sammenlikne data fra et stort antall nordlige tempererte sjøer fant Mazumder (1994) en sterk positiv sammenheng mellom algebiomasse og total fosfor (tot P) i økosystem hvor konsumentene av phytoplankton kontrolleres av predatorer. Den ekstremt lave forekomsten av store cladocerer (som er de viktigste algekonsumentene i Lille Jonsvatn) i 1985 -1995, indikerer et system med sterk predator kontroll av phytoplanktonkonsumentene. Det er også naturlig at en forandring i beitetrykket etter 1995, slik det er indikert ved svært lavt P/Z-forhold (dvs mye større zooplankton- enn phytoplanktonbiomasse) (figur 18), må ha påvirket utviklingen av phytoplankton i Lille Jonsvatn de siste 15 årene av denne langtidsundersøkelsen.

Biomasseforholdet mellom phytoplankton og herbivore zooplankton gir uttrykk for et intenst beitetrykk i Lille Jonsvatn i de fleste år etter 1995, noe som også gjenspeiles i at rasktvoksende kryptomonader som *Rhodomonas lacustris* (Fott 1975, Cronberg 1980, Reinertsen et al. 1990) utgjorde en signifikant større andel av algebiomassen. På grunn av en raskere turnover rate i phytoplanktonet produseres også mindre biomasse per enhet av P, da P:C-forholdet i alger øker med økende vekstrate (Olsen et al. 1983). Forekomsten av gelatinøse grønnalger og blågrønnalger bekrefter et høyt beitetrykk (Porter 1977, Reinertsen 1982). En reduksjon av total P ble også målt i Store Jonsvatn og Kilvatn i 1989 – 2011, riktignok med verdier på et lavere nivå enn i Lille Jonsvatn. I disse delene av innsjøen har det vært en gradvis reduksjon i algebiomasse etter 1996, men ikke i samme grad som i Lille Jonsvatn i 1985 – 2011. Reduk-

sjon i P-tilgang må vurderes som en vesentlig årsak til nedgangen i phytoplanktonbiomassen i Store og Lille Jonsvatn.

Det plutselige sammenbruddet i populasjonene av Cladocera som ble registrert i Lille Jonsvatn og Kilvatn hadde ingen parallell i Store Jonsvatn, hvor attraktive byttedyr og mysis har eksistert sammen i hele undersøkelsesperioden. Over tid ble det likevel registrert en gradvis reduksjon i biomasse av de mest attraktive cladocerer. Reduksjonen i Store Jonsvatn har vært langt mindre dramatisk og tatt mye lengre tid enn i andre mysissjøer i landsdelen. I Selbusjøen fant man f.eks at populasjonene av Cladocera var kraftig redusert 5 til 6 år etter introduksjonen av mysis (Langeland 1988, Langeland et al. 1991). Ingen langtidstrender i biomas-seendring hos Copepoda eller Rotatoria ble påvist i Store Jonsvatn.

De store forskjellene i utvikling av zooplankton i Lille Jonsvatn og delvis Kilvatn, sammenliknet med Store Jonsvatn kan kanskje forklares ut fra forskjeller i temperatur- og lysforhold. I kontrollerte laboratorieforsøk fant Boscarino et al. (2007) at *Mysis diluviana* (= *M. relicta*) foretrakk temperaturer mellom 6 og 8 °C, og at arten i liten grad beveger seg inn i vannmasser hvor temperaturen er 12 °C eller høyere. Martinez & Bergersen (1991) fant at temperaturer over 15 °C ekskluderte mysis fra epilimnion i Lake Granby, Colorado, og Rudstam et al. (1999) slo fast at mysis sjelden er å finne i temperaturer over 15 °C. Sommertemperaturene i epilimnion ligger normalt over 15 °C i alle deler av Jonsvatnet. På grunn av høyere grad av vindeksponering ligger termoklinen (sprangsjiktet) ofte 1 – 2 m og noen ganger opptil flere meter dypere i Store Jonsvatn enn i Lille Jonsvatn og Kilvatn. Dette kan gi zooplanktonet et større vertikalt refugium for populasjonsutvikling enn i de andre delene av vatnet. Utviklingstiden for egg hos Daphniidae er 5 til 7 dager ved 15 °C (Bottrell et al. 1976), og tiden det tar fra eggene klekker og til den nye generasjonen blir kjønnsmoden, ble målt til 6 dager ved 13 °C i et *in situ* eksperiment i Haugatjern i Brekken (Langeland et al. 1885). Perioden med tilstrekkelig høye temperaturer til å gi refugier for zooplanktonet mot predasjon fra mysis vil normalt vare 1 til 2 måneder i Jonsvatnet og gi nok tid til utvikling av flere generasjoner av sentrale arter av Cladocera. At det er et tykkere vannlag som kan tjene som refugium i Store Jonsvatn enn i de andre bassengene, kan være en viktig faktor for å forklare forskjellene i utvikling av zooplanktonet.

Forskjellene i siktedyp på 1 til nesten 3 meter viser at lysgjennomgangen i Lille Jonsvatn og Kilvatn er mindre enn i Store Jonsvatn. Dette kan bety at lysforholdene gir mysis muligheter for å oppholde seg og jakte i lengre tid i de øvre vannlag i Lille Jonsvatn og Kilvatn enn i Store Jonsvatn når temperaturene er akseptable (lavere enn 14 – 15 °C), og i Store Jonsvatn vil den større lysgjennomgangen bidra til å skjerme zooplanktonet fra mysispredasjon. Basert på data fra Snåsavatnet, Selbusjøen og Benna konkluderte Langeland & Moen (1992) med at sterk lysgjennomgang bidrar til å isolere mysis til dyplagene og beskytte zooplanktonet i overflatelagene mot predasjon om sommeren. Næsje et al. (2003) fant at 90 % av adulte *M. relicta* oppholdt seg dypere enn 49 – 53 m i den lyse delen av døgnet i mai – september i Store Jonsvatn i en kjølig sommer (maksimumstemperatur 15 °C på 1 m dyp). Noen juvenile (<8 mm) oppholdt seg 10 – 20 m høyere opp i vannlagene. I den mørke delen av døgnet foretok både adulte og juvenile vertikale vandring og ble da registrert i alle vannlag helt opp til overflata. Men fra medio mai til medio juli er nettene korte på Jonsvatnets breddegrad, og perioden av døgnet hvor lyset er svakt nok til at mysis vil beite nær overflata, er svært begrenset. Den kortere distansen som mysis har for å svømme opp til overflatelagene i Lille Jonsvatn og Kilvatn (maks. dyp 37 m og store arealer med dyp < 30 m) kan også bidra til at mysis får lettere tilgang til zooplanktonet i disse delene av sjøen enn i Store Jonsvatn.

Langtidsserien i Jonsvatnet har gitt uventede data mht utvikling av zooplankton i de tre bassengene i sjøen. I Store Jonsvatn var populasjonene av zooplankton upåvirket i en lengre periode enn i andre undersøkte mysissjøer i landsdelen, og tilbakegangen av cladocerer har vært mindre. I Lille Jonsvatn skjedde etter få år et totalt sammenbrudd av cladocerer til tross for at det var forventet at mysis der ville gi mindre negative effekter på grunn av høyere nærings-saltnivå enn i de andre delene. I Kilvatn skjedde også en kraftig reduksjon av cladocerer, men etter noen år utviklet de samme artene som hadde vært der før sammenbruddet, relativt stabile populasjoner, om enn på et lavere biomassenivå enn før mysisintroduksjonen. Det mest avvikende resultatet fra tidligere undersøkelser i mysissjøer var utviklingen av *Daphnia longispina* i Lille Jonsvatn etter 10 år hvor Cladocera hadde vært nesten fullstendig utradert. Dokumentasjonen av at en stor cladocerart som er kjent som et meget attraktivt byttedyr for mysis, kan utvikle og opprettholde en høy populasjonstetthet i en årrekke i en lokalitet med stor tetthet av mysis, har bidratt med ny kunnskap om interaksjoner i mysissjøer og understreker verdien av langtidsundersøkelser.

REFERANSER

- Boscarino, B.T., Rudstam, L.G., Mata, S., Gal, G., Johannsson, O.E. & Mills, E.L. 2007. The effects of temperature and predator-prey interactions on the migration behaviour and vertical distribution of *Mysis relicta*. – Limnol. Oceanogr. 52: 1599-1613.
- Bottrell, H.H., Duncan, A., Gliwicz, Z.M., Grygierek, E., Herzig, A., Hillbricht-Ilkowska, A., Kurasawa, H., Larsson, P. & Weglenska, T. 1976. Review of some problems in zooplankton production studies. – Norw. J. Zool. 24: 419-456.
- Bowers, J.A. & Grossnickle, N.E. 1978. The herbivorous habits of *Mysis relicta* in Lake Michigan. – Limnol. Oceanogr. 23: 767-776.
- Branstrator, D.K., Cabana, G., Mazumder, A. & Rasmussen, J.B. 2000. Measuring life-history omnivory in the opossum shrimp, *Mysis relicta*, with stable nitrogen isotopes. – Limnol. Oceanogr. 45: 463-467.
- Brooks, J.L. & Dodson, S.I. 1965. Predation body size and composition of plankton. – Science 150: 28-35.
- Cronberg, G. 1980. Phytoplankton changes in Lake Trummen induced by restoration. Long-term whole-lake studies and experimental biomanipulations. – Thesis, University of Lund, Sweden.
- Fott, J. 1975. Seasonal succession of phytoplankton in the fish pond Smyslow near Blatná, Czechoslovakia. – Arch. Hydrobiol. Suppl. 46: 259-279.
- Fürst, M., Hammar, J., Hill, C., Boström, U. & Kinsten, B. 1984. Effekter av introduktion av *Mysis relicta* i reglerade sjöar i Sverige. – Information från Sötvattenslaboratoriet 1: 1-84.
- Grossnickle, N.E. 1982. Feeding habits of *Mysis relicta* - an overview. – Hydrobiologia 93: 101-107.
- Ikonen, S., Hakala, I. & Ojala, A. 2005. Seasonal and ontogenetic changes in food utilization of *Mysis relicta*. – Verh. Internat. Verein Limnol. 29: 764-767.
- Johannsson, O.E., Leggett, M.F., Rudstam, L.G., Servos, M.R., Mohammadian, M.A., Gal, G., Dermott, R. & Hesslein, R.H. 2001. Diet of *Mysis relicta* in Lake Ontario as revealed by stable isotope and gut content analysis. – Can. J. Fish. Aquat. Sci. 58: 1975-1986.
- Kinsten, B. & Olsen, P. 1981. Impact of *Mysis relicta* Løven introduction on the plankton of two mountain lakes, Sweden. – Institute of Freshwater Research Drottningholm Report: 64-74.
- Koksvik, J. 1999. Prøvefiske i Lille Jonsvatn, Trondheim kommune. – Vitenskapsmuseet Rapp. Zool. Ser. 2000-1: 1-21.
- Koksvik, J.I., Reinertsen, H. & Langeland, A. 1991. Changes in plankton biomass and species composition in Lake Jonsvatn, Norway, following the establishment of *Mysis relicta*. – American Fisheries Society Symposium 9: 115-125.
- Langeland, A. & Reinertsen, H. 1981. Phyto- og zooplanktonundersøkelser i Jonsvatnet i 1977 og 1980. – K. norske Vidensk. Selsk. Mus. Rapport Zool. Ser. 1981-26: 1-19.
- Langeland, A. 1982. Interactions between zooplankton and fish in a fertilized lake. – Holarctic Ecology 5: 273-310.
- 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.
- Langeland, A., Koksvik, J.I. & Nydal, J. 1991. Impact of the introduction of *Mysis relicta* on the zooplankton and fish populations in a Norwegian Lake. – American Fisheries Society Symposium 9: 98-114.
- Langeland, A. & Moen, V. 1992. Røyas tilstand og framtid I mysissjøer I Norge. – NINA Forskningsrapport 22: 1-21.

- Lasenby, D. & Shi, Y.Q. 2004. Changes in the elemental composition of the stomach contents of the opossum shrimp *Mysis relicta* during diel vertical migration. – *Can. J. Zool.* 82: 525-528.
- Lasenby, D.C. & Langford, R.R. 1973. Feeding and assimilation of *Mysis relicta*. – *Limnol. Oceanogr.* 18: 280-285.
- Lasenby, D.C., Northcote, T.G. & Fürst, M. 1986. Theory, practice and effects of *Mysis relicta* introductions to North American and Scandinavian lakes. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1277-1284.
- Martinez, P.J. & Bergersen, E.P. 1991. Interactions of zooplankton, *Mysis relicta*, and Kokanees in Lake Granby, Colorado. – *American Fisheries Society Symposium* 9: 49-64.
- Næsje, T.F., Jensen, A.J., Moen, V. & Saksgård, R. 1991. Habitat use by zooplankton, *Mysis relicta*, and Arctic char in Lake Jonsvatn, Norway. – *American Fisheries Society Symposium* 9: 75-87.
- Næsje, T.F., Saksgard, R., Jensen, A.J. & Sandlund, O.T. 2003. Life history, habitat utilisation, and biomass of introduced *Mysis relicta*. – *Limnologica* 33: 244-257.
- Nero, R.W. & Sprules, W.G. 1986. Predation by three glacial opportunists on natural zooplankton communities. – *Can. J. Zool.* 64: 57-64.
- Nesler, T.P. & Bergersen, E.P. 1991. Mysids and their impacts on fisheries: an introduction to the 1998 mysid - fisheries symposium. – *American Fisheries Society Symposium* 9: 1-4.
- Norges forskningsråd 2003. Lange tidsserier for miljøovervåking og forskning. – Viktige terrestriske og limniske dataserier. – Rapport nr. 2: 66 s.
- Olsen, Y., Jensen, A., Reinertsen, H. & Rugstad, B. 1983. Comparison of different algal carbon estimates by use of the droop-model for nutrient limited growth. – *J. Plankton Res.* 5: 43-51.
- Porter, K.G. 1977. The plant-animal interface in freshwater ecosystems. – *Am. Sci.* 65: 159-170.
- Reinertsen, H. 1982. The effect of nutrient addition on the phytoplankton community of an oligotrophic lake. – *Holarctic Ecology* 5: 225-252.
- Reinertsen, H., Jensen, A., Koksvik, J.I., Langeland, A. & Olsen, Y. 1990. Effects of fish removal on the limnetic ecosystem of a eutrophic lake. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 166-173.
- Reinertsen, H., Koksvik, J.I. & Haug, A. 1997. Effects of fish elimination on the phytoplankton and zooplankton in a small eutrophic lake. – *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 593-598.
- Richards, R.C., Goldman, C.R., Frantz, T.C. & Wickwire, R. 1975. Where have all the *Daphnia* gone? The decline of a major cladoceran in Lake Tahoe, California-Nevada. – *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19: 835-842.
- Rieman, B.E. & Falter, C.M. 1981. Effects of the establishment of *Mysis relicta* on the macrozooplankton of a large lake. – *Trans. Am. Fish. Soc.* 110: 613-620.
- Rudstam, L.G., Hetherington, A.L. & Mohammadian, A.M. 1999. Effect of temperature on feeding and survival of *Mysis relicta*. – *J. Gt. Lakes Res.* 25: 363-371.
- Rybock, J.T. 1978. *Mysis relicta* Løven in Lake Tahoe: vertical distribution and nocturnal predation. – PhD dissertation, University of California, Davis, CA.
- Scharf, J. & Koschel, R. 2005. Food composition and selectivity of *Mysis relicta* (Løven) in Lake Breiter Luzin. – *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 29: 208-211.
- Spencer, C.N., Potter, D.S., Bukantis, R.T. & Stanford, J.A. 1999. Impact of predation by *Mysis relicta* on zooplankton in Flathead Lake, Montana, USA. – *J. Plankton Res.* 21: 51-64.

Threlkeld, S.T., Rybock, J.T., Morgan, M.D., Folt, C.L. & Goldman, C.R. 1980. The effects of an introduced invertebrate predator and food resource variation on zooplankton dynamics in an ultraoligotrophic lake. In: Kerfoot, W.C. (ed). Evolution and ecology of zooplankton dynamics in an ultraoligotrophic lake. – University Press of New England, Hanover, New Hampshire, pp. 555-568.

Rapportserien

«Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet, Vitenskapsmuseet Rapport zoologisk serie» er en videreføring av «Vitenskapsmuseet Rapport Zoologisk Serie» og presenterer stoff fra de zoologiske fagområdene ved Vitenskapsmuseet. Serien bringer i hovedsak arbeider fra oppdragsprosjekter og andre undersøkelser og forskning ved Seksjon for Naturhistorie. Serien er ikke periodisk og antall numre varierer pr. år. Serien startet i 1974 og det finnes parallelle botaniske og arkeologiske rapportserier ved Vitenskapsmuseet. Mindre arbeider og utredninger som av ulike grunner trenger en rask publisering og distribusjon presenteres i en egen notatserie: «Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet, Vitenskapsmuseet Zoologisk notat».

Til forfatterne

Manuskripter

Manuskripter bør leveres som papirutskrift og som tekstfil i Word. Vitenskapelige slekts- og artsnavn kursiveres. Manuskripter til rapportserien skal skrives på norsk, unntatt abstract (se nedenfor). Unntaksvis, og etter avtale med redaktøren, kan manuskripter på engelsk bli tatt inn i serien. Tekstfilen(e) skal inneholde en ren «brødtekst», dvs. med færrest mulig formateringskoder. Hovedoverskrifter skal skrives med store bokstaver, de øvrige overskrifter med små bokstaver. Manuskriptet skal omfatte:

1. Eget ark med manuskriptets tittel og forfatterens/forfatterens navn. Tittelen bør være kort og inneholde viktige henvisningsord.
2. Et referat på norsk på maksimum 200 ord. Referatet innledes med bibliografisk referanse og avsluttes med forfatterens/forfatterens navn og adresse(r).
3. Et abstract på engelsk som er en oversettelse av det norske referatet.

Manuskriptet bør for øvrig inneholde:

4. Et forord som ikke overstiger en trykkside. Forordet kan gi bakgrunnen for arbeidet det rapporteres fra, opplysninger om eventuell oppdragsgiver og prosjekt- og programtilknytning, økonomisk og annen støtte, institusjoner og enkeltpersoner som bør takkes osv.
5. En innledning som gjør rede for den faglige problemstillingen og arbeidsgangen i undersøkelsen.
6. En innholdsfortegnelse som viser stoffets inndeling i kapitler og underkapitler.
7. Et sammendrag av innholdet. Sammendraget bør ikke overstige 3 % av det øvrige manuskriptet. I spesielle tilfeller kan det i tillegg også tas med et «summary» på engelsk.
8. Tabeller og figurer leveres på separate ark og skrives i egne filer. I teksten henvises de til som «Tabell 1», «Figur 1» osv.

Litteraturhenvisninger

En oversikt over litteratur som det er henvist til i manuskriptteksten samles bakerst i manuskriptet under overskriften «Litteratur». Henvisninger i teksten gis som Haftorn (1971), Arnekleiv & Haug (1996) eller, dersom det er flere enn to forfattere, som Sæther *et al.* (1981). Om det blir vist til flere arbeider, angis det som «som flere forfattere rapporterer (Haftorn 1971, Thingstad *et al.* 1995, Arnekleiv & Haug 1996,»), dvs. forfatterne nevnes i kronologisk orden, uten komma mellom navn og årstall. Litteraturlisten ordnes i alfabetisk rekkefølge: det norske alfabetet følges: aa = å (utenom for nederlandske, finske og etniske navn), ö = ø osv. Flere arbeid av samme forfatter i samme år angis ved a, b, osv. (Elven 1978a, b). Ved lik alfabetisk prioritet går to forfattere foran tre eller flere («*et al.*»).

Eksempler:

Tidsskrift/serie

Slagsvold, T. 1977. Bird song activity in relation to breeding cycle, spring weather, and environmental phenology. – *Ornis Scand.* 8: 197-222.

Arnekleiv, J.V. & Haug, A. 1996. Fiskebiologiske undersøkelser i Holmvatnet og Rundtuvatnet, Rana kommune, Nordland, 1995. – *Vitenskapsmuseet Rapp. Zool. Ser.* 1996, 3: 1-22.

Kapittel

Nilsson, S.G. & Ericson, L. 1992. Conservation of plants and animal populations in theory and practice. s. 71-112 i Hansson, L. (red.). *Ecological principles of nature conservation.* – Elsevier Appl. Sci., London.

Monografi/bok

Urke, H. A. 2001. Utvikling av sjøtoleranse og vandringsåtfærd hos Atlantisk laks (*Salmo salar* L.) med og utan oppdrettsbakgrunn. – Cand.scient. oppgave i akvakultur. Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet, Zoologisk institutt. 79 s. Upubl.

Haftorn, S. 1971. *Norges Fugler.* – Universitetsforlaget, Oslo. 862 s.

Illustrasjoner

Figurer (i form av fotografier, tegninger osv.) leveres separat, på egne ark, dvs. de skal ikke inkluderes eller monteres i brødteksten. På papirutskriften av manuskriptet skal det i venstre marg angis hvor i teksten figurene ønskes plassert. Strekfigurer, kartutsnitt o.l. figurer skal være trykkeferdige fra forfatterens hånd. Skal rapporten inneholde fargebilder, bør også disse leveres som jpg-filer.

ISBN 978-82-7126-960-9
ISSN 0802-0833