

Jan Ivar Koksvik, Karstein Hårsaker, Helge Reinertsen og
Anette G. Davidsen

Oppsummering av resultater fra langtids-undersøkelsen av plankton i Jonsvatnet, Trondheim kommune, etter introduksjon av *Mysis relicta*. Data for perioden 1980 – 2020

NTNU Vitenskapsmuseet
naturhistorisk rapport 2022-11



NTNU

Vitenskapsmuseet

Jan Ivar Koksvik, Karstein Hårsaker, Helge Reinertsen og
Anette G. Davidsen

**Oppsummering av resultater fra
langtidsundersøkelsen av plankton i
Jonsvatnet, Trondheim kommune, etter
introduksjon av *Mysis relicta*. Data for
perioden 1980 – 2020**

NTNU Vitenskapsmuseet naturhistorisk rapport

Dette er en elektronisk serie fra 2013 som erstatter tidligere Rapport botanisk serie og Rapport zoologisk serie. Serien er ikke periodisk, og antall nummer varierer per år. Rapportserien benyttes ved endelig rapportering fra prosjekter eller utredninger, der det også forutsettes en mer grundig faglig bearbeidelse.

Tidligere utgivelser: <http://www.ntnu.no/web/museum/publikasjoner>

Referanse

Koksvik, J.I., Hårsaker, K., Reinertsen, H. & Davidsen, A.G. 2022. Oppsummering av resultater fra langtidsundersøkelsen av plankton i Jonsvatnet, Trondheim kommune, etter introduksjon av *Mysis relicta*. Data for perioden 1980 – 2020. – NTNU Vitenskapsmuseet naturhistorisk rapport 2022 - 11:1-46.

Trondheim, oktober 2022

Utgiver

NTNU Vitenskapsmuseet
Institutt for naturhistorie
7491 Trondheim
Telefon: 73 59 22 80
e-post: post@vm.ntnu.no

Ansvarlig signatur

Ingrid Ertshus Mathisen (instituttleder)

Kvalitetssikret av

Anders G. Finstad

Publiseringstype

Digitalt dokument (pdf)

Forsidefoto

Lille Jonsvatnet. Foto: J. I. Koksvik

www.ntnu.no/museum

ISBN 978-82-8322-325-5
ISSN 1894-0056

Sammendrag

Koksvik, J.I., Hårsaker, K., Reinertsen, H. & Davidsen, A.G. 2022. Oppsummering av resultater fra langtidsundersøkelsen av plankton i Jonsvatnet, Trondheim kommune, etter introduksjon av *Mysis relicta*. Data for perioden 1980 – 2020. – NTNU Vitenskapsmuseet naturhistorisk rapport 2022 - 11:1-46.

Rapporten oppsummerer resultater fra en pågående langtidsstudie av utviklingen av fytoplankton og zooplankton i Jonsvatnet, Trondheim kommune, etter introduksjon av *Mysis relicta*. Den bygger på data fra perioden 1980 – 2020. Jonsvatnet er en oligotrof innsjø som består av tre nesten atskilte basseng. Disse er Store Jonsvatnet (12,4 km²), Lille Jonsvatnet (1,6 km²) og Kilvatnet (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 ulikt i de tre bassengene, og til dels svært forskjellig fra hva som tidligere er rapportert om utviklingen i sjøer med introdusert *Mysis relicta*. I Lille Jonsvatnet, 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 avtok også betydelig de første årene, men økte igjen senere slik at det for perioden 1985 – 2020 var en signifikant positiv utviklingstrend. Biomasseendringene skyldtes vesentlig *Cyclops scutifer* som i alle år var dominerende art. De andre copepodeartene, *Heterocope appendiculata*, *Arctodiaptomus laticeps* og *Acanthodiaptomus denticornis*, viste ingen bestemt utviklingstrend over tid. Rotatoriebiomassen var relativt stor i Lille Jonsvatnet da prosjektet startet, men avtok kraftig etter 1985. Størst reduksjon hadde *Conochilus* sp., som i de første årene utgjorde 50 – 75 % av biomassen. Alle arter hadde meget lav biomasse i perioden 1997 - 2013. Deretter ble det igjen registrert en biomasseøkning, med *Polyarthra* sp. som viktigste art, etterfulgt av *Conochilus* sp.

I Store Jonsvatnet skjedde ikke et sammenbrudd i zooplanktonet slik som i Lille Jonsvatnet. Det har vært perioder med signifikante endringer i biomasse, men for alle år sett under ett, ble det bare registrert en svakt signifikant negativ utviklingstrend for Cladocera, mens det ikke var noen signifikant endring for Copepoda. Biomassen av Rotatoria var lav fram til 2014, men økte deretter betydelig. *Bosmina longispina* som hadde størst biomasse blant cladocere da undersøkelsen startet, har hatt signifikant tilbakegang, mens det ikke er påvist noen signifikant endringstrend for de to andre vanlige artene *Daphnia galeata* og *Holopedium gibberum*. *Cyclops scutifer* var vanligste copepodeart, etterfulgt av *Heterocope appendiculata* og *Arctodiaptomus laticeps*. Ingen av artene hadde signifikant endring i biomasse over tid. *Conochilus* sp. var dominerende rotatorieart frem til 2014, deretter har *Polyarthra* sp. og *Conochilus* sp. vekselvis hatt størst biomasse.

I Kilvatnet ble det registrert en kraftig reduksjon av Cladocera allerede i 1983, og i årene 1983 – 1989 var biomassen bare 2 – 14 % av tidligere gjennomsnitt. Reduksjonen gjaldt alle de tre vanlige artene *Bosmina longispina*, *Daphnia galeata* og *Holopedium gibberum*. Biomassen av Copepoda avtok gradvis over lengre tid og reduksjonen var sterkt signifikant i perioden 1980 – 2000. Endringene gjaldt i første rekke *Cyclops scutifer* som var dominerende art. De siste 20 årene har det vært en positiv utvikling i biomasse av zooplankton i Kilvatnet. *D. galeata* hadde en signifikant økning i 2002 – 2018 og *C. scutifer* i 2001 – 2020. *B. longispina* som hadde størst biomasse da undersøkelsen startet, har imidlertid ikke tatt seg opp etter sammenbruddet og har hatt årsgjennomsnitt på mindre enn 10 mg m⁻² i hele perioden 1983 - 2020. Biomassen av Rotatoria økte signifikant i perioden 2002 – 2020. *Polyarthra* sp. hadde da størst biomasse, etterfulgt av *Conochilus* sp. De samme artene har vekselvis hatt størst biomasse gjennom hele undersøkelsesperioden.

I Lille Jonsvatnet ble det registrert maksimumsbiomasser av fytoplankton på over 1000 mg m⁻³ alle år t.o.m. 1989. Gjennomsnittlig biomasse for juni – september i undersøkelsesperioden har vist en signifikant nedgang fra et gjennomsnitt på 741 mg m⁻³ for perioden 1980 – 1994 til 170 mg m⁻³ for perioden 2005 – 2020. Kiselalger utgjorde 60 – 90 %, og *Asterionella formosa* og *Synedra* spp. var dominante arter frem til 1989. Kiselalger utgjorde frem til 1994 ca. 40% av gjennomsnittlig biomasse mens de i perioden 1995 – 2020 kun utgjorde 20%. Biomassen av kryptomonader, den vanligste algegruppen etter kiselalger, har også gått tilbake, men gruppens andel av den totale algebiomassen har likevel økt og utgjorde i 1995 – 2020 opptil 60 %. *Rhodomonas lacustris* og *Katablepharis ovalis* var de vanligste artene. Gullalger utgjorde de fleste årene mellom 25 og 27 % av gjennomsnittsbiomassen og dinoflagellater 10 – 13 %. Grønnalger ble de fleste år

registrert i lave antall og har bidratt med under 10% de fleste årene. 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 Jonsvatnet og Kilvatnet ble det registrert en reduksjon i algebiomassen i 1994 – 2020, men det var ingen endring i biomasseforholdet mellom algegruppene i denne perioden. Begge disse innsjødelene hadde i utgangspunktet mye lavere algebiomasse ($200 - 400 \text{ mg m}^{-3}$) enn Lille Jonsvatnet ($1000 - 1100 \text{ mg m}^{-3}$). De vanligste artene var de samme i alle deler av Jonsvatnet.

Mulige årsaker til at planktonsamfunnene utviklet seg så forskjellig i de ulike delene av Jonsvatnet, er diskutert. Undersøkelsen viser hvor viktig lange tidsserier er for å kunne dokumentere varige virkninger av mysisintroduksjoner.

Nøkkelord: Langtidsserie – fytoplankton biomasse – zooplankton biomasse – Cladocera – Copepoda – Rotatoria – Introdusert art – *Mysis relicta*

Koksvik, J.I., Hårsaker, K. & Davidsen, A.G., NTNU Vitenskapsmuseet, Institutt for naturhistorie, NO-7491 Trondheim
Reinertsen, H. Husebyveien 4, NO-7097 Saupstad

Summary

Koksvik, J.I., Hårsaker, K., Reinertsen, H. & Davidsen, A.G. 2022. A summary of results from the long-term study of plankton in Lake Jonsvatnet, Norway, after introduction of *Mysis relicta*. Data for the period 1980 – 2020. – NTNU Vitenskapsmuseet naturhistorisk rapport 2022 - 11:1-46.

This report gives a summary of results from an ongoing long-term study of the development of phytoplankton and zooplankton in Lake Jonsvatnet in central Norway, after the introduction of *Mysis relicta*. It is based on data from 1980 – 2020. Jonsvatnet is an oligotrophic lake that consists of 3 nearly disconnected basins: Store Jonsvatnet (12,4 km²), Lille Jonsvatnet (1,6 km²) and Kilvatnet (0,8 km²). All parts were investigated. It is presumed that *M. relicta* was transported into Lake Jonsvatnet 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 Kilvatnet.

The zooplankton populations have developed quite differently in the three basins, and in many ways also unexpectedly compared to reported results from other lakes after introduction of *M. relicta*. In Lille Jonsvatnet, 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 biomass of Copepoda also declined considerably the first years but later increased again. Biomass development of copepods was significantly positive in the period 1985 – 2020. The changes were mostly due to *Cyclops scutifer*, which was the dominating species all years. The other copepod species *Heterocope appendiculata*, *Arctodiaptomus laticeps* and *Acanthodiaptomus denticornis* did not show any significant trend in biomass development. Rotifer biomasses were relatively large in Lille Jonsvatnet at the beginning of the project but decreased very significantly after 1985. The strongest reduction was registered in *Conochilus* sp., which made up 50 – 75 % of total rotifer biomass before the decline. All species had very low biomasses in the period 1997 – 2013. From 2014, increased biomasses have again been recorded, with *Polyarthra* sp. as dominating species, succeeded by *Conochilus* sp.

In Store Jonsvatnet, the development of zooplankton was quite different from Lille Jonsvatnet as well as from what has been reported as typical for lakes in Scandinavia and North America after mysid introduction. For the entire investigation period, only a weak significant decrease in Cladocera was recorded, whereas Copepoda biomass did not change significantly. Rotatoria biomass was low until 2014 but increased significantly afterwards. *Bosmina longispina*, which had the largest biomass among the cladocerans at the beginning of the investigation, decreased significantly over years, while the other common cladocerans *Daphnia galeata* and *Holopedium gibberum*, did not show any significant trend. *Cyclops scutifer* was the dominant copepod species, succeeded by *Heterocope appendiculata* and *Arctodiaptomus laticeps*. Among the rotifers, *Conochilus* sp. and *Polyarthra* sp. have alternately had the largest biomass after 2014, whereas *Conochilus* sp. dominated in all but one of the previous years.

In Kilvatnet, a very strong reduction of Cladocera biomass was recorded already in 1983, and in the period 1983 – 1989 the biomass was only 2 – 14 % of the earlier average. The reduction concerned all three dominant species: *Bosmina longispina*, *Daphnia galeata* and *Holopedium gibberum*. Copepod biomass declined gradually over years and the trend was highly significant for the period 1980 – 2000. The reduction was mainly caused by *Cyclops scutifer* which was the dominant species. In the last 20 years there has been a positive development of zooplankton biomass in Kilvatnet. *D. galeata* had a significant increase in 2002 – 2018 and *C. scutifer* in 2001- 2020. However, *B. longispina*, which had the largest biomass at the beginning of the investigation, has not recovered after the collapse in the early 1980ies. The yearly mean biomasses of the species have been less than 10 mg m⁻² in the entire period 1983 – 2020. Rotifer biomass increased significantly in the period 2002 – 2020. *Polyarthra* sp. then had the largest biomass, succeeded by *Conochilus* sp. In earlier years, these species alternately had the largest biomass.

In Lille Jonsvatnet, maximum biomasses of phytoplankton were higher than 1000 mg m⁻³ in all years up to 1989. Average biomass for June – September decreased significantly, from 741 mg m⁻³ for the period 1980 – 1994 to 170 mg m⁻³ for the period 2005 – 2020. Diatoms made up 60 – 90 % of the biomass, and *Asterionella formosa* and *Synedra* spp. were the dominant species up to 1989. The share of diatoms then declined to 40 % up to 1994, and in average for the period 1995 – 2020 diatoms constituted only 20 % of the phytoplankton biomass. 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 constituted up to 60 % in

1995 – 2020. *Rhodomonas lacustris* and *Katablepharis ovalis* were the dominant species. Most years Chrysophytes made up 25 – 27 % of average biomass and dinophytes 10 – 13 %. Chlorophytes were recorded in low numbers and made up less than 10 % most years. The biomass of cyanophytes varied, but as a mean for the entire investigation period it accounted for less than 1 % of total algae biomass.

Also, in Store Jonsvatnet and Kilvatnet a reduction in algae biomass was recorded in 1994 – 2020, but no change concerning biomass share of different algae groups was found. Both basins had from the beginning a considerably lower algae biomass (200 – 400 mg m⁻³) than Lille Jonsvatnet (1000 – 1100 mg m⁻³). The most common species were identical in all basins.

Possible reasons for the differences in plankton development in the three basins are discussed. The investigation shows the importance of long-term series to determine lasting effects of mysid introductions.

Key words: Long-term study – phytoplankton biomass – zooplankton biomass – Cladocera – Copepoda – Rotatoria – introduced species – *Mysis relicta*

Koksvik, J.I., Hårsaker, K. & Davidsen, A.G. Norwegian University of Science and Technology, University Museum, Department of natural history, NO-7491 Trondheim
Reinertsen, H. Husebyveien 4, NO-7097 Saupstad

Innhold

Sammendrag	3
Summary	5
Forord	8
1 Innledning	9
2 Lokalitetsbeskrivelse	12
3 Metoder og materiale	17
3.1 Zooplankton.....	17
3.2 Fytoplankton.....	17
3.3 <i>Mysis relicta</i>	18
4 Resultater	19
4.1 Zooplankton.....	19
Lille Jonsvatnet.....	19
Store Jonsvatnet.....	23
Kilvatnet	27
4.2 Fytoplankton.....	31
Lille Jonsvatnet.....	31
Store Jonsvatnet og Kilvatnet.....	33
4.3 Biomasserelasjoner mellom fytoplankton og zooplankton	35
4.4 <i>Mysis relicta</i>	37
5 Diskusjon	39
6 Oppsummering og konklusjon.....	43
7 Referanser	45

Forord

Planktonundersøkelsene i Jonsvatnet startet i 1977 ut fra et ønske om å kartlegge fyto- 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 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 planktonsamfunnene i negativ retning i sjøer hvor den var utsatt, begynte på den tid å bli publisert, 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 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, nå Norges forskningsråd), Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk (nå Miljødirektoratet) 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 40 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. Oppstart av prosjektet i 1977 og 1980 ble utført av Arnfinn Langeland og Helge Reinertsen. I perioden 1983 – 2014 var Jan Ivar Koksvik prosjektansvarlig, og faglig ansvar var delt mellom Helge Reinertsen (fytoplankton) og Jan Ivar Koksvik (zooplankton, mysis). Deretter har Jan Grimsrud Davidsen vært prosjektansvarlig i 2015 - 2020 og fra 2021 har Jan Grimsrud Davidsen og Karstein Hårsaker vært prosjektansvarlige. Fra 2015 har Karstein Hårsaker stått for praktisk gjennomføring. Fra 2017 har Aina M. Aspaas og Anette G. Davidsen hatt ansvar for bearbeidelse av fytoplankton. Vi vil takke Marc Daverdin for grafisk framstilling av kart samt Damaris Matten, Jørgen Skavdal Søraker og Lars Rønning for hjelp med statistikk.

Trondheim, oktober 2022

Jan Ivar Koksvik

1 Innledning

Mysis relicta (figur 1) ble i perioden 1954 – 1975 satt ut i mange sjøer i Skandinavia for å bedre næringsgrunnlaget 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 tunneloverføringer 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).



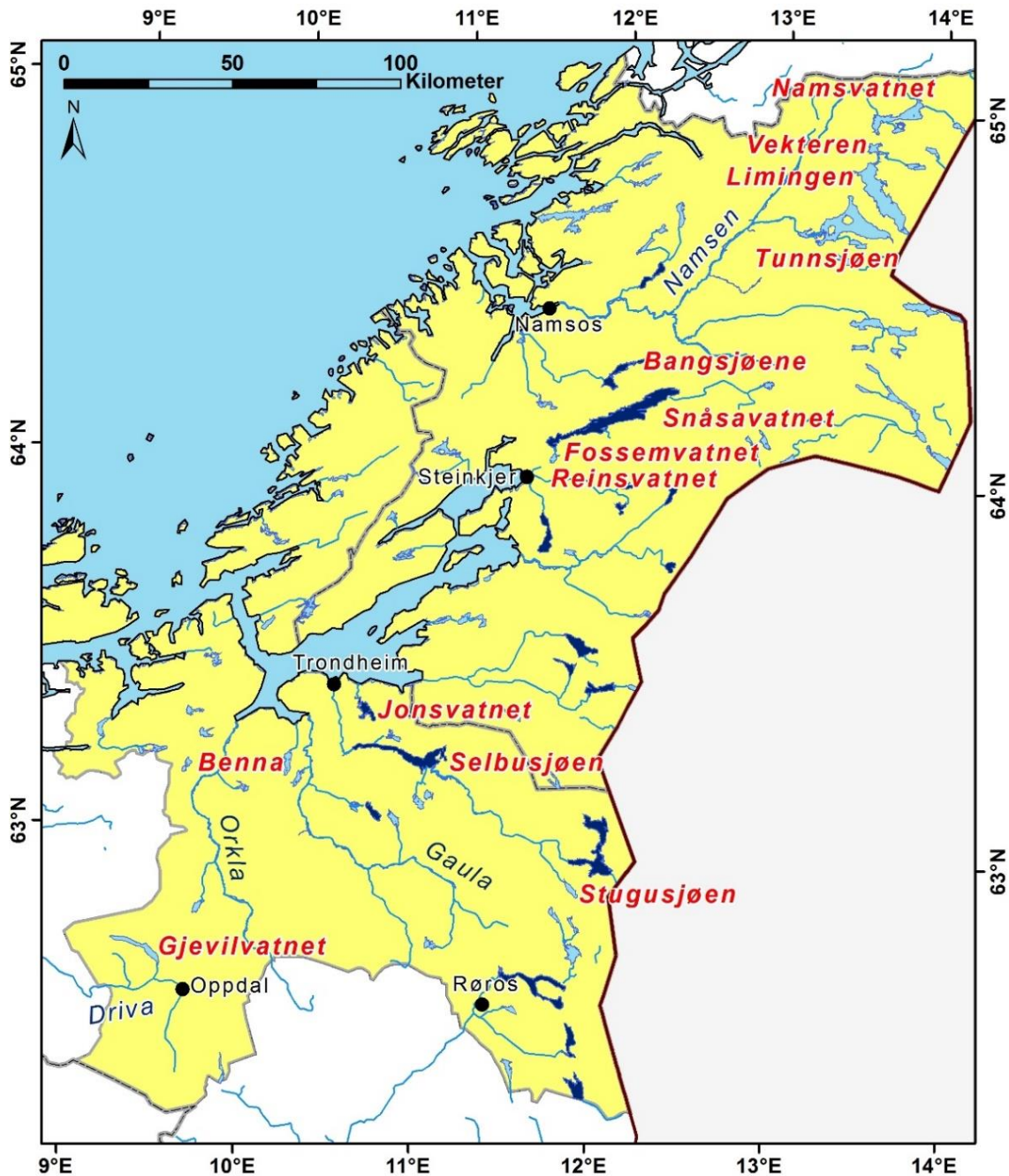
Figur 1. *Mysis relicta* Lovén. Hunner er større enn hanner og kan bli vel to cm lange (foto: J.I. Koksvik/P. Fredriksen).

Mysis var antatt å leve av dødt organisk materiale på bunnen i dypere partier av sjøene, og gjennom utstrakte vertikale døgnavandringer 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 fyttoplankton, 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 & Olsén 1981, Lasenby et al. 1986, Nero & Sprules 1986a, Langeland et al. 1991, Spencer et al. 1999, Koksvik et al. 2009). 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 døgnavdringene 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 Jonsvatnet, som har et høyere næringssaltnivå enn typiske mysissjøer, og derved i mindre grad skulle bli påvirket i negativ retning av den nye arten.



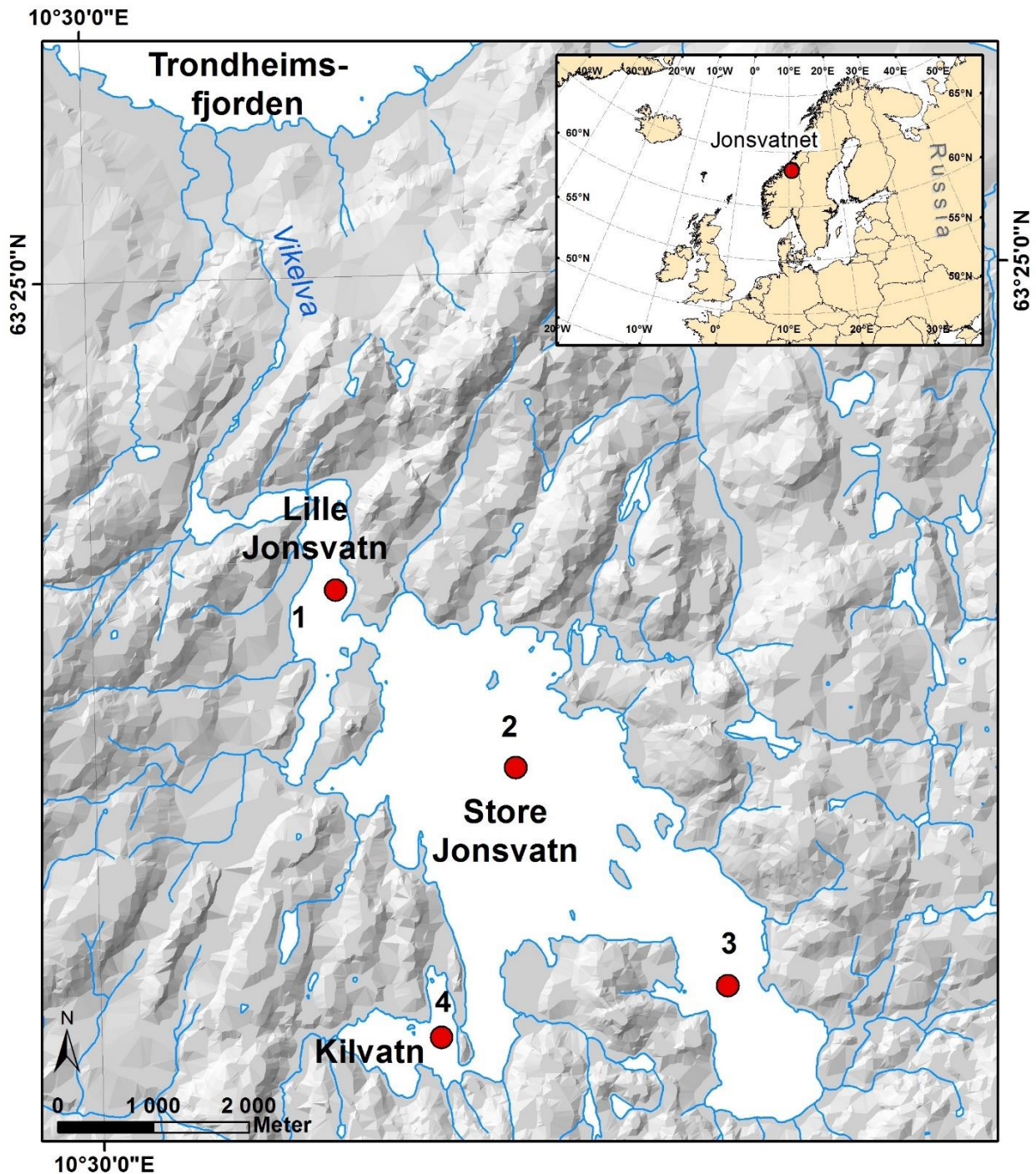
Figur 2. Sjøer i Midt-Norge hvor mysis (*Mysis relicta*) har etablert bestander, enten ved utsettinger, nedstrøms spredning i vassdrag eller tunneloverføring av vann mellom vassdrag.

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 over til Jonsvatnet. Tunnelen holdes normalt lukket. Prøver tatt i Store Jonsvatnet i 1981 viste at mysis da allerede var etablert der. Tunnelen fra Selbusjøen munner i Kilvatnet, og vannstrømmen går fra Kilvatnet gjennom Store Jonsvatnet, Lille Jonsvatnet og ut i Vikelva. Det er sannsynlig at mysis utviklet populasjoner omtrent samtidig i de tre bassengene.

Foreliggende rapport gir en oppdatering av resultater fra langtidsstudien av fyto- og zooplanktonutviklingen i Jonsvatnet etter introduksjon av *Mysis relicta*. Den sammenstiller data fra hele perioden 1980 – 2020. Langtidsserien i Jonsvatnet representerer den lengste uavbrutte serien på utviklingen av planktonsamfunn etter introduksjon av *Mysis relicta* i Skandinavia. Den er klassifisert av Norges forskningsråd som spesielt viktig å videreføre (Norges forskningsråd 2003).

2 Lokalitetsbeskrivelse

Jonsvatnet ($63^{\circ}22'N$, $10^{\circ}37'E$) 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 (182 000 innbyggere). Overflatearealet er 15 km², største dyp 97 m og gjennomsnittsdyp 37 m. I tillegg til hovedbassenget Store Jonsvatnet (12,4 km²) har sjøen to nærmest avsnørte basseng, Lille Jonsvatnet (1,6 km²) og Kilvatnet (0,8 km²). Det er smale sund med dyp på 1 – 3 m mellom bassengene. Største dyp i Lille Jonsvatnet er 37 m og i Kilvatnet 34 m.

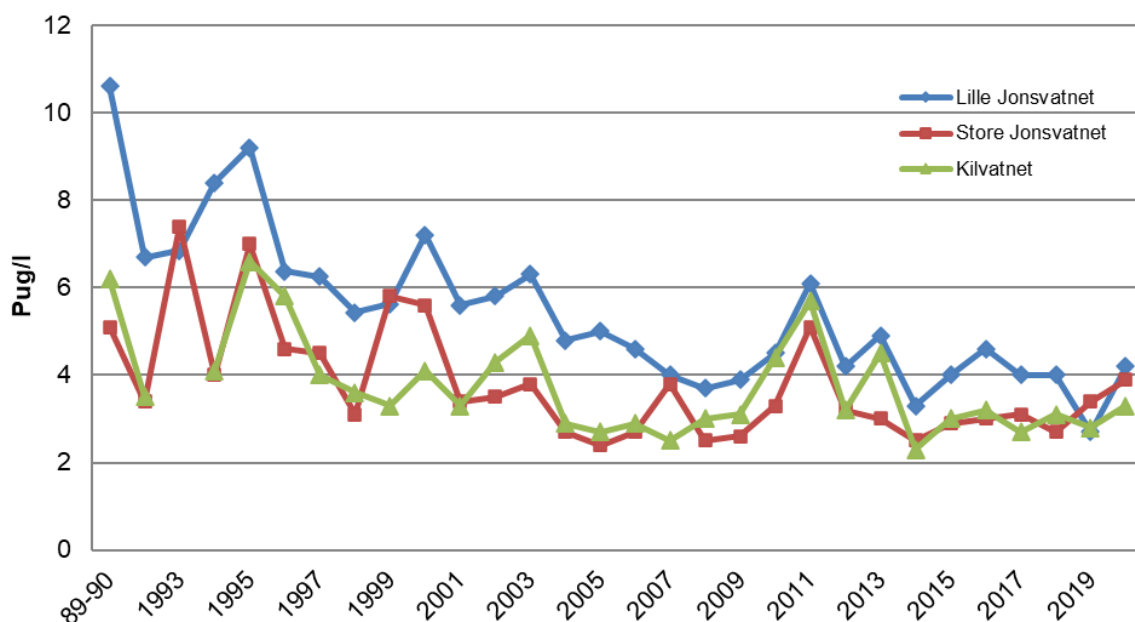


Figur 3. Jonsvatnet med angivelse av 4 prøvetakingsstasjoner for plankton.

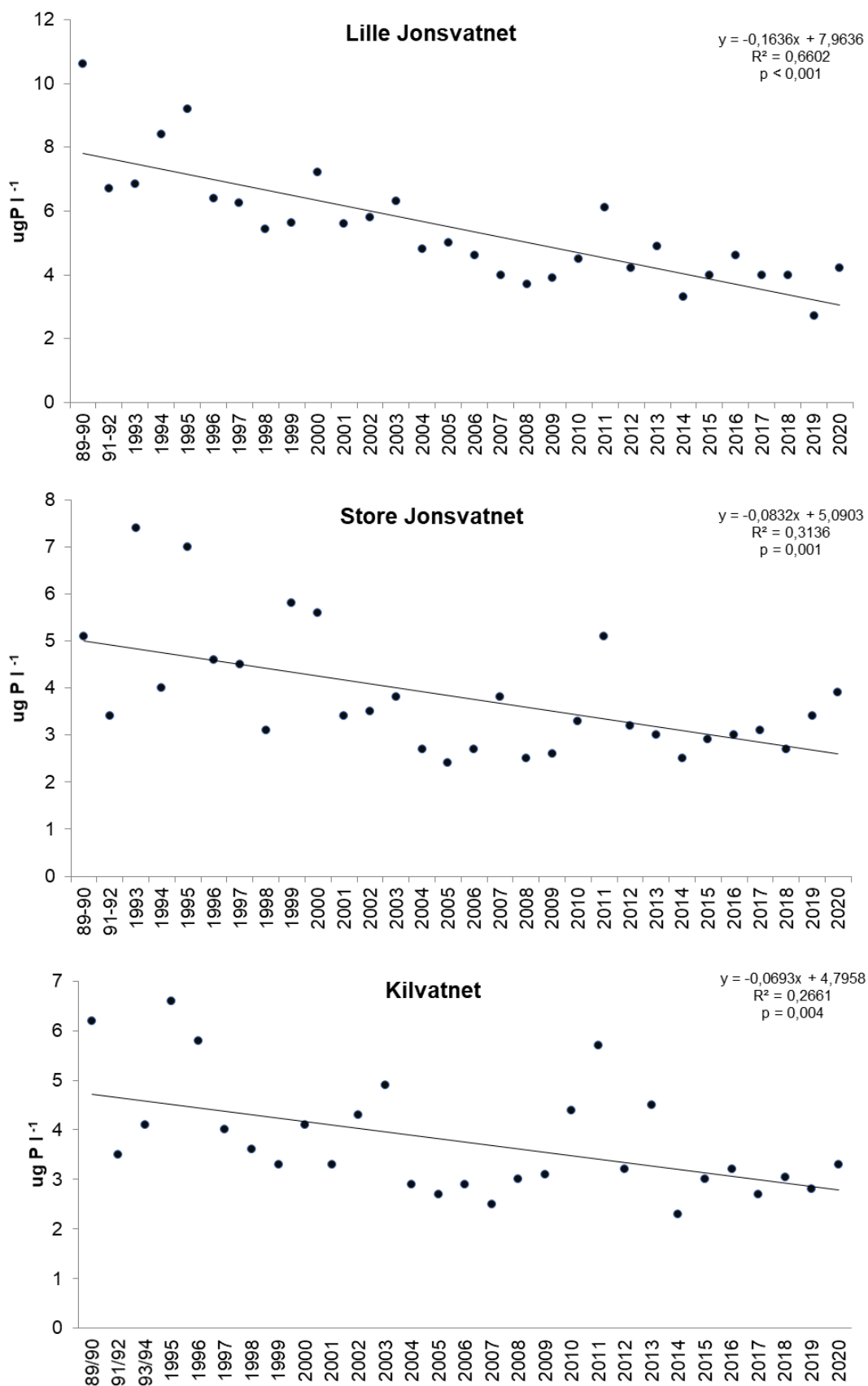
Vannkjemiske og -fysiske data for perioden 1989 - 2020 i de tre delene av Jonsvatnet viser karakteristiske verdier for oligotrofe sjøer, med tilnærmet lik variasjonsbredde for pH, ledningsevne og totalt nitrogeninnhold (tabell 1), mens totalt fosforinnhold (tot. P) var gjennomgående noe høyere i Lille Jonsvatnet enn i Store Jonsvatnet og Kilvatnet (figur 4). P-innholdet har i løpet av undersøkelsesperioden gått signifikant ned både i Lille Jonsvatnet ($p < 0,001$), Store Jonsvatnet ($p = 0,001$), og Kilvatnet ($p = 0,004$) (figur 5). N-innholdet har ikke endret seg signifikant i noen av bassengene. Tilsvarende vannkjemiske data for perioden før 1989 eksisterer ikke.

Tabell 1. Variasjonsbredde i årlige gjennomsnittsverdier for sentrale fysiske og kjemiske parametre i de tre bassengene i Jonsvatnet for perioden 1989 - 2020. Prøver er tatt på 5 m dyp. Grunnlagsdata er stilt til rådighet av Miljøenheten ved Trondheim kommune.

	Lille Jonsvatnet	Store Jonsvatnet	Kilvatnet
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 ($\mu\text{g l}^{-1}$)	3,3 - 10,6	2,4 - 7,4	2,3 - 6,6
Total N ($\mu\text{g l}^{-1}$)	311 - 428	287 - 419	290 - 394

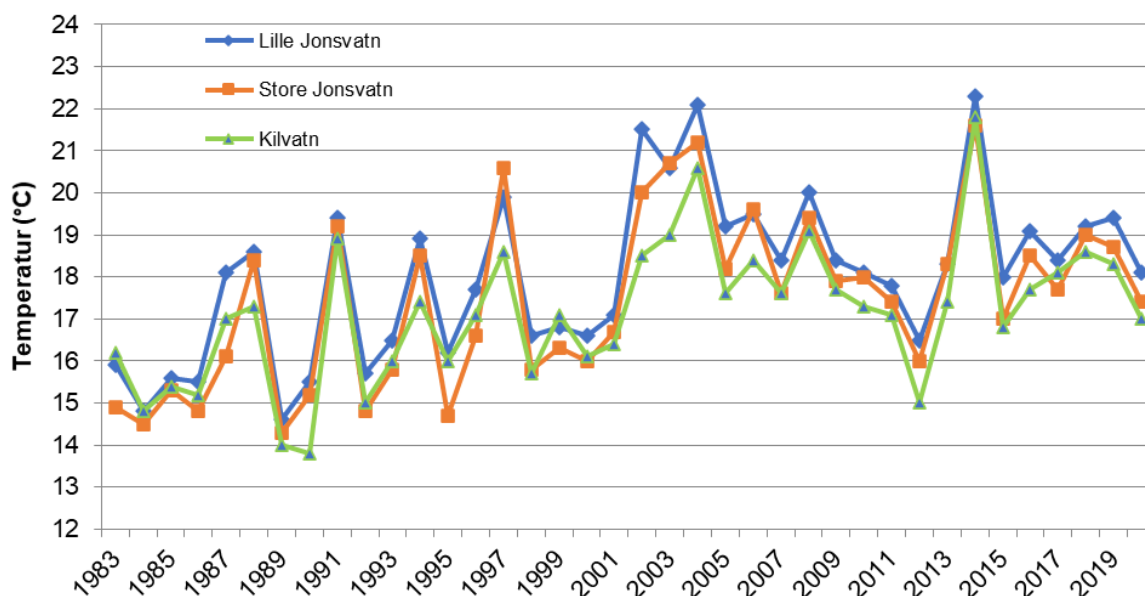


Figur 4. Årsgjennomsnitt for fosforinnhold (tot. P) på 5 m dyp i ulike deler av Jonsvatnet.

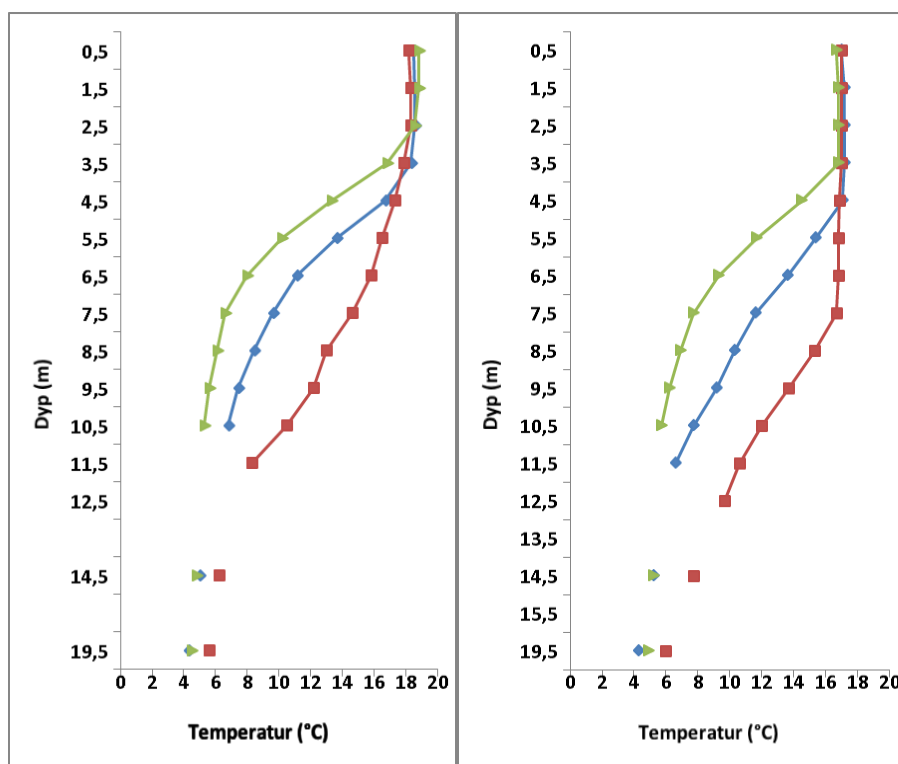


Figur 5. Utvikling av fosforinnhold (tot. P) på 5 meters dyp i Lille Jonsvatnet, Store Jonsvatnet og Kilvatnet gjennom perioden 1989 – 2020 med regresjonslinjer, formler, og statistikk (R^2 og p). I starten av seriene eksisterer kun sammenslåtte data for to og to år. Grunnlagsdata er stilt til rådighet av Miljøenheten, Trondheim kommune.

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



Figur 6. Målte maksimumstemperaturer (gjennomsnitt 0 – 5 m) i ulike deler av Jonsvatnet 1983 - 2020.



Figur 7. Eksempler på temperaturprofiler i ulike deler av Jonsvatnet, Til venstre 10.08.2010 og til høyre 11.08.2011. Store Jonsvatnet (rød) Lille Jonsvatnet (blå) og Kilvatnet (grønn kurve).

Siktedypmålinger med Secchi-skive viste størst lysgjennomgang i Store Jonsvatnet, men et noe redusert gjennomsnittlig siktedyp i senere år (tabell 2). I Lille Jonsvatnet og Kilvatnet viser dataene en motsatt tendens, med en økning i siktedyp. Minst lysgjennomgang har i hele undersøkelsesperioden blitt målt i Lille Jonsvatnet, men økningen i siktedyp har samtidig vært størst her.

Tabell 2. Siktedyp (m $\pm$ SE) i Store Jonsvatnet, Lille Jonsvatnet og Kilvatnet i tre tidsperioder oppgitt som gjennomsnitt for tidsrommet juni - september.

Periode	Lille Jonsvatnet	Store Jonsvatnet	Kilvatnet
1985 - 1989	4,4 $\pm$ 0,16	7,2 $\pm$ 0,26	5,3 $\pm$ 0,21
2001 - 2010	5,1 $\pm$ 0,14	6,4 $\pm$ 0,18	5,3 $\pm$ 0,14
2013 - 2020	5,4 $\pm$ 0,15	6,6 $\pm$ 0,18	5,7 $\pm$ 0,16

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

Følgende fiskearter finnes i Jonsvatnet: Røye (*Salvelinus alpinus*), ørret (*Salmo trutta*), gjedde (*Esox lucius*) og trepigget stingsild (*Gasterosteus aculeatus*). I 2020 ble det utført et prøvefiske i to perioder med formål å gi en tilstandsbeskrivelse av fiskebestandene i de tre bassengene (Hårsaker et al. 2021). Røye var den mest tallrike arten i fangstene i alle bassengene, og arten oppholdt seg vesentlig ved bunnen i de dypere områdene og i de frie vannmassene. En tidligere undersøkelse i Store Jonsvatnet (Næsje et al. 1991) viste at røya også kan utnytte gruntvannsområdene. Resultatene fra 2020 indikerer at røyebestanden er for stor i forhold til næringstilgangen i Store Jonsvatnet og Kilvatnet. Arten vokser sakte, har lav kondisjonsfaktor og høy infeksjonsgrad av innvollsparasitter. En undersøkelse av røye fanget på gyteplasser (rørkast) i Store Jonsvatnet i 2004 og 2005 ga sammenlignbare bestandsdata (Koksvik 2006). Røye i Lille Jonsvatnet vokser godt, har høyere kondisjonsfaktor og er mindre infisert med innvollsparasitter enn i Store Jonsvatnet og Kilvatnet. Røyebestanden i Lille Jonsvatnet synes å være liten (Hårsaker et al. 2021), men resultatene kan tyde på at den har økt noe når en sammenligner med et prøvefiske fra 1999 (Koksvik 2000). Ørret oppholder seg i de grunnere delene av bassengene og også til en viss grad i de frie vannmassene (Hårsaker et al. 2021). Bestanden synes å være liten i alle tre bassengene. Individene har meget god vekst og jevnt over høy kondisjonsfaktor. Gjedefbestandens størrelse er vanskelig å vurdere da arten ikke så lett lar seg fange i garn. Fangstene besto vesentlig av små individer (<50 cm) tatt utelukkende på bunngarn både i 1999 og 2020 (Koksvik 2000, Hårsaker et al. 2021). Trepigget stingsild ble bare fanget sporadisk på bunngarn ved undersøkelsen i 2020 (Hårsaker et al. 2021) og i 1999 ble arten kun påvist i mageprøver fra fisk (Koksvik 2000). Garnfiske er lite egnet for fangst av stingsild. Data på bestandsstørrelse for arten finnes derfor ikke.

3 Metoder og materiale

3.1 Zooplankton

Fram til 1988 ble det tatt planktonprøver på 4 faste stasjoner i Jonsvatnet (figur 3). Stasjon 2 og 3 i Store Jonsvatnet ga svært like data (Koksvik et al. 1991), og av praktiske og økonomiske grunner ble derfor stasjon 3 kuttet etter 1987. Alle prøver er tatt i perioden juni – september. I 1977 og 1980 ble det tatt prøver på tre tidspunkter gjennom sesongen, i perioden 1983 – 1987 på fire tidspunkter (en gang hver måned), i 1988 – 2016 på seks tidspunkter (en gang i juni, to ganger per måned i juli og august og en gang i september) og i 2017 – 2020 på sju tidspunkter (2 ganger i hver av månedene juni – august og en gang i september).

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 Jonsvatnet og Kilvatnet, og fra 50 m dyp til overflata i Store Jonsvatnet 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 NATRON.

3.2 Fytoplankton

Integrerte fytoplanktonprøver fra 0 til 5 m og fra 5 til 10 m ble tatt på de samme stasjoner som zooplanktonprøvene og samtidig med disse. Det ble brukt en plexiglass vannhenter med volum 1,6 l. Prøver på 200 ml ble tatt ut av blandeprøvene og konserverte med Lugol's løsning. Prøvene ble analysert i henhold til Utermöhl's 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. Våtvekter for algegrupper og totale algebiomasser er gitt som gjennomsnittlig biomasse for 2 integrerte prøver, dvs. gjennomsnittsbiomasse for 0 til 10 m.

Prøver av fytoplankton ble tatt samtidig med zooplankton i Lille Jonsvatnet i 1980, 1983, og 1985 – 2020 (unntatt 1988), og i Store Jonsvatnet og Kilvatnet i 1980, 1983, 1985, 1987 (kun Kilvatnet), 1994 og 1996 – 2020. 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 fytoplankton, men ikke i den grad at det har influert på trendene i utvikling av noen av gruppene.

3.3 *Mysis relicta*

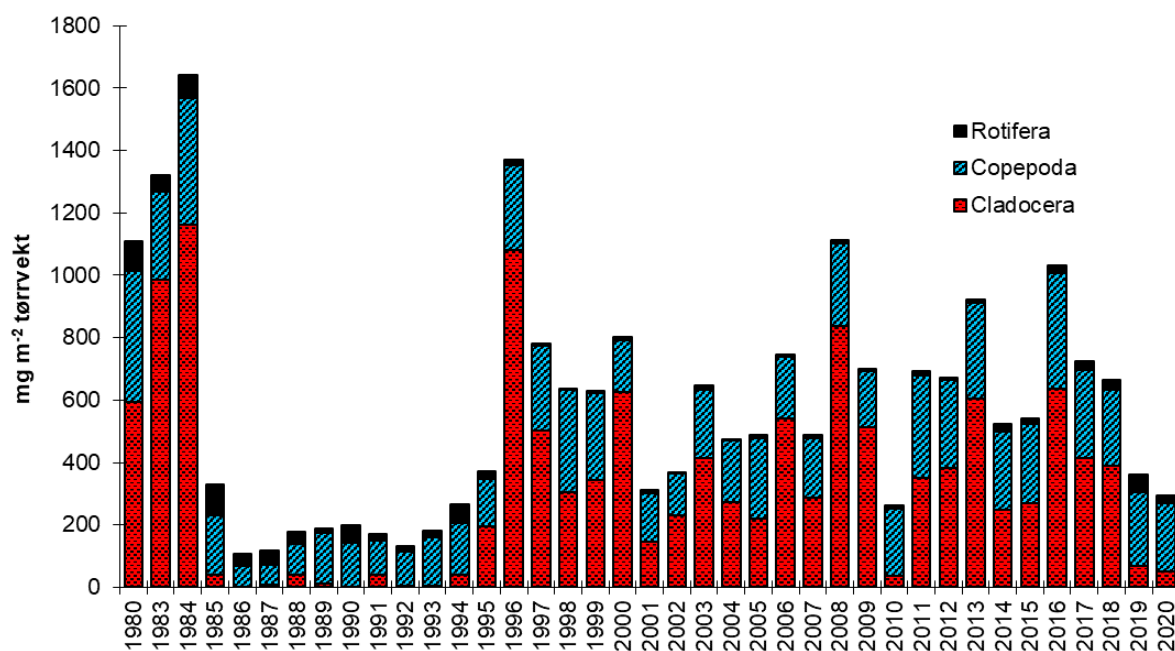
Prøver av *Mysis relicta* ble tatt med vertikale håvtrekk i Lille Jonsvatnet i 1996 og 1999 – 2020. Håven hadde åpning på 1 m², maskevidde 500 µm og var utstyrt med blylodd ved snorfestet foran åpningen slik at den kunne senkes med åpningen ned, snues ved å trekke i snora og dermed fange både på vei 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 månedsskiftet oktober – november, som er innenfor tidsrommet når mysis er mest tallrik i pelagisk sone i Jonsvatnet (Næsje et al. 1991, 2003). På hver innsamlingsdato ble det tatt 3 parallelle prøver.

4 Resultater

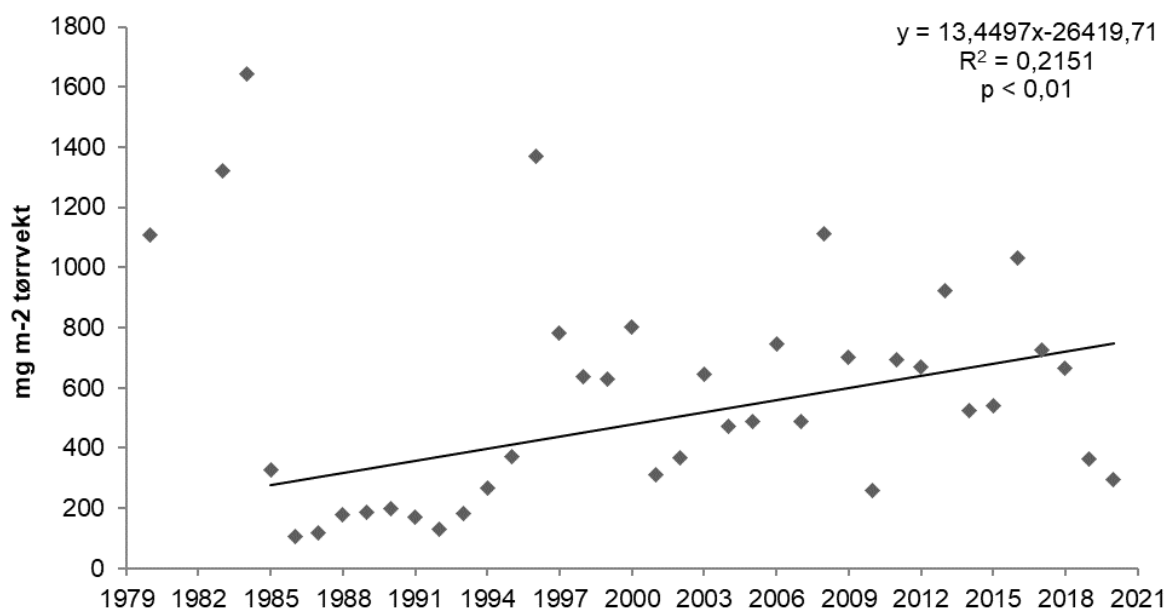
4.1 Zooplankton

Lille Jonsvatnet

I Lille Jonsvatnet varierte årlig gjennomsnittsbiomasse av zooplankton (juni – september) mellom 1100 og 1650 mg m⁻² (tørrvekt) fram til 1985 da det skjedde en dramatisk reduksjon (figur 8). For de påfølgende 10 årene 1985 – 1994 var biomassen av zooplankton svært lav og varierte mellom 108 og 328 mg m⁻². For årene 1995 og fram til og med 2020 har biomassen variert mye (mellom 294 og 1370 mg m⁻²), men har vært høyere enn i perioden 1985 – 1994. Det har vært kortere perioder med økning eller reduksjon i biomasse. For hele perioden 1985 – 2020 sett under ett har det vært en signifikant positiv utviklingstrend (figur 9)

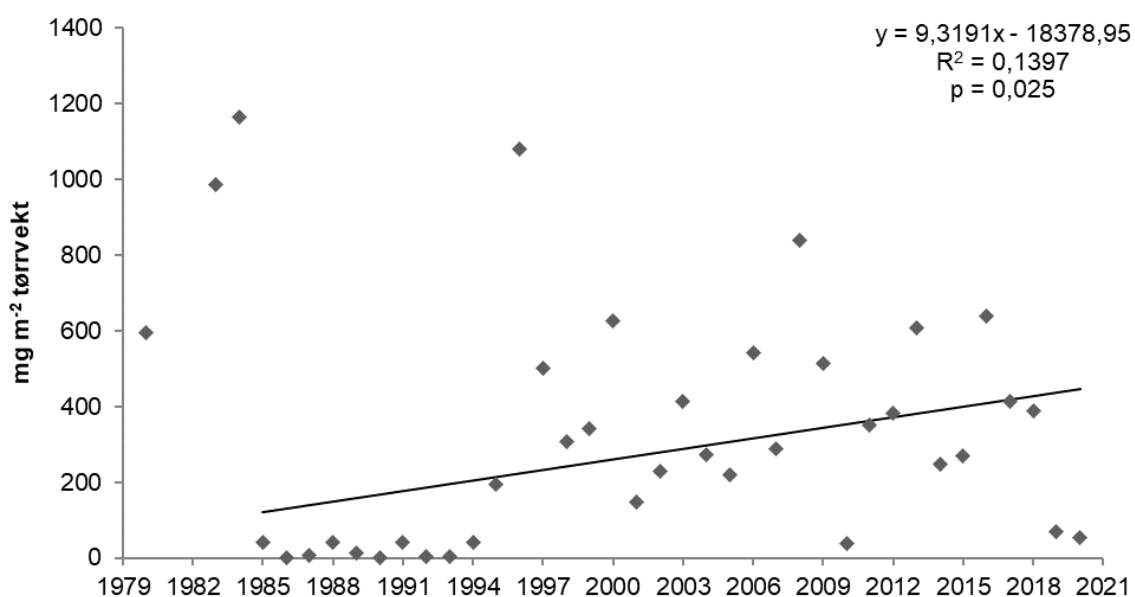


Figur 8. Gjennomsnittlige biomasser av zooplankton (mg tørrvekt m⁻², 0 – 20 m) i Lille Jonsvatnet 1980 – 2020.



Figur 9. Utvikling i gjennomsnittlige biomasser av zooplankton i Lille Jonsvatnet 1980–2020. Trendlinje for perioden 1985 – 2020.

Gjennomsnittsbiomassen av Cladocerer varierte fram til 1985 mellom 595 og 1163 mg m⁻² tørrvekt med en kraftig reduksjon i 1985 (figur 10). For perioden 1985 – 1994 ble det registrert ekstremt lave biomasser av Cladocera (mellom 2 og 42 mg m⁻² tørrvekt). I 1995 økte igjen biomassen av Cladocera (194 mg m⁻²) og var i 1996 oppe på samme høye nivå som før sammenbruddet i 1985 (1081 mg m⁻²). Etter 1996 har den totale biomassen av Cladocera vært noe lavere enn før sammenbruddet i 1985, og med betydelige variasjoner mellom år (mellom 38 og 838 mg m⁻²). De to siste årene, 2019 og 2020, hadde meget lav biomasse av Cladocera med henholdsvis 70 og 52 mg m⁻² som årsgjennomsnitt. 2010 var også et sterkt avvikende år med gjennomsnittsbiomasse av Cladocera på bare 38 mg m⁻². For hele perioden 1980 – 2020 sett under ett er det ingen påviselig trend i biomasse av Cladocera ($R^2 = 0,0002$, $p = 0,92$). For årene etter 1984 har biomassen av Cladocera likevel økt igjen, og for årene 1985 – 2020 har det vært en signifikant positiv utviklingstrend i biomasse av Cladocera (figur 10).



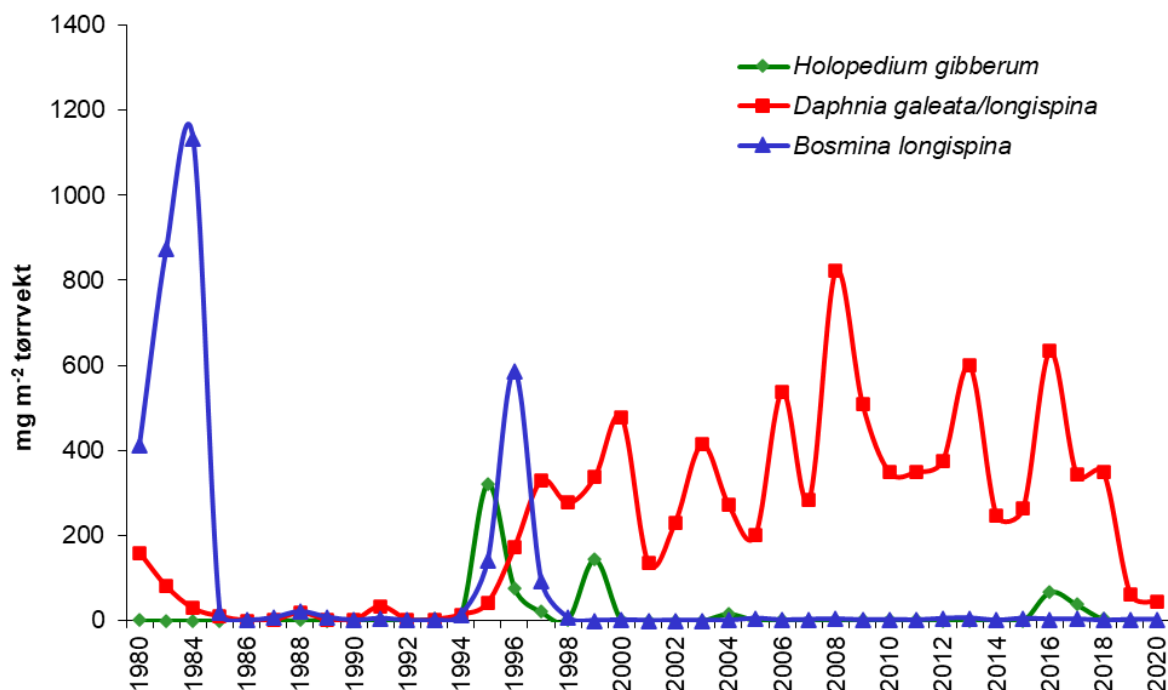
Figur 10. Utvikling i gjennomsnittlige biomasser av Cladocera i Lille Jonsvatnet 1980–2020. Trendlinje for perioden 1985 – 2020.

Biomassen av Cladocera (vannlopper) i 1985 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). Den tidligere så dominante arten *Bosmina longispina* hadde en gjennomsnittlig biomasse i 1985 – 1994 lik 8 mg m⁻², hvilket er 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 (gjennomsnitt henholdsvis 8 og 0,7 mg m⁻²) i samme periode (figur 11).

I 1995 ble det registrert en økning av *B. longispina* til 140 mg m⁻², og i 1996 økte gjennomsnittsbioassen av *B. longispina* til nesten 600 mg m⁻². Samtidig utviklet *D. galeata* og *H. gibberum* populasjoner som ga en gjennomsnittsbioasse på henholdsvis 170 og 320 mg m⁻² (figur 11). Total biomasse av Cladocera var dermed i 1996 igjen oppe på samme nivå som før sammenbruddet i 1985.

Etter 1996 har den totale biomassen av Cladocera vært noe lavere enn før sammenbruddet i 1985. Artene *B. longispina* og *H. gibberum* har med få unntak vært nesten fraværende i prøvene etter 1997. *B. longispina* hadde en gjennomsnittlig biomasse på bare 2,5 mg m⁻² i perioden 1998 - 2020, og *H. gibberum* hadde biomasseverdier på mindre enn 1 mg m⁻² de fleste år i samme periode, med unntak av 2017 og 2018, da gjennomsnittsbioassen var henholdsvis 67 og 38 mg m⁻².

Arter innen slekten *Daphnia* utviklet derimot store populasjoner og er blitt nærmest enerådende innenfor Cladocera. *D. galeata* var eneste dafnie-art i prøvene til 1998, da også *Daphnia longispina* dukket opp og tok over som sterkt dominerende art fra 1999. Samlet biomasse av *D. longispina* og *D. galeata* har variert en god del, men for et flertall av årene har verdiene ligget mellom 250 og 400 mg m⁻². Gjennomsnittsverdien for perioden 1997 – 2020 var 338 ± 39 (SE) mg m⁻². *D. galeata* har bare vært sporadisk og fåtallig representert i prøvene etter at *D. longispina* etablerte seg (< 1 til 30 mg m⁻² i perioden 2004 – 2020).

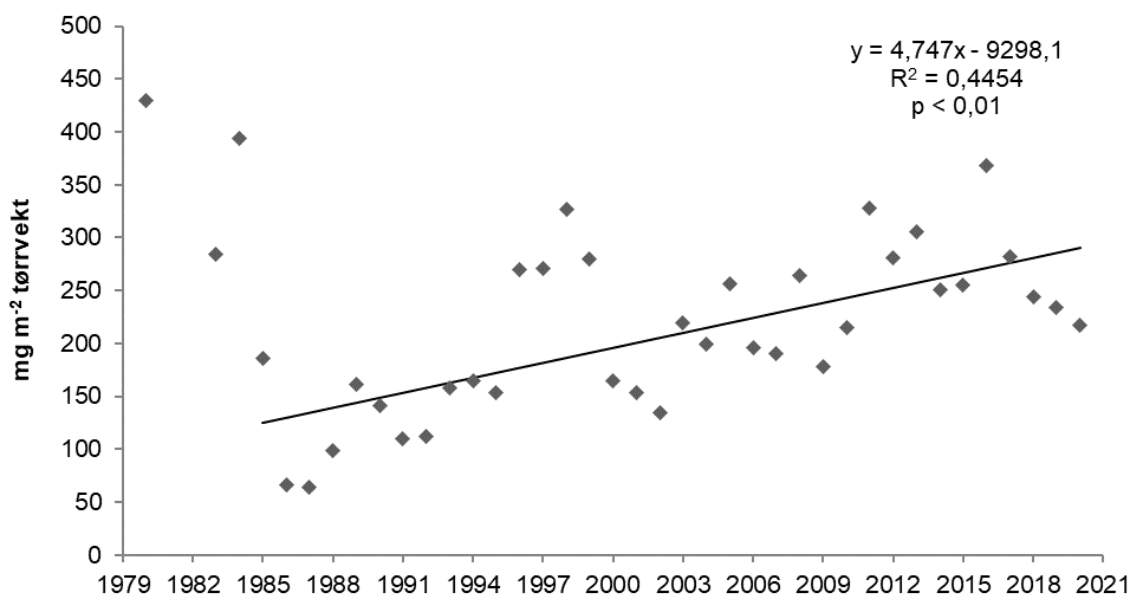


Figur 11. Gjennomsnittlige biomasser av de vanligste artene av Cladocera i Lille Jonsvatnet 1980 – 2020.

Det ble også registrert en kraftig reduksjon av Copepoda (hoppekreps) de første årene etter 1984, (figur 12). I gjennomsnitt var total biomasse 369 ± 43 (SE) mg m⁻² for årene før 1985 mot 126 ± 13

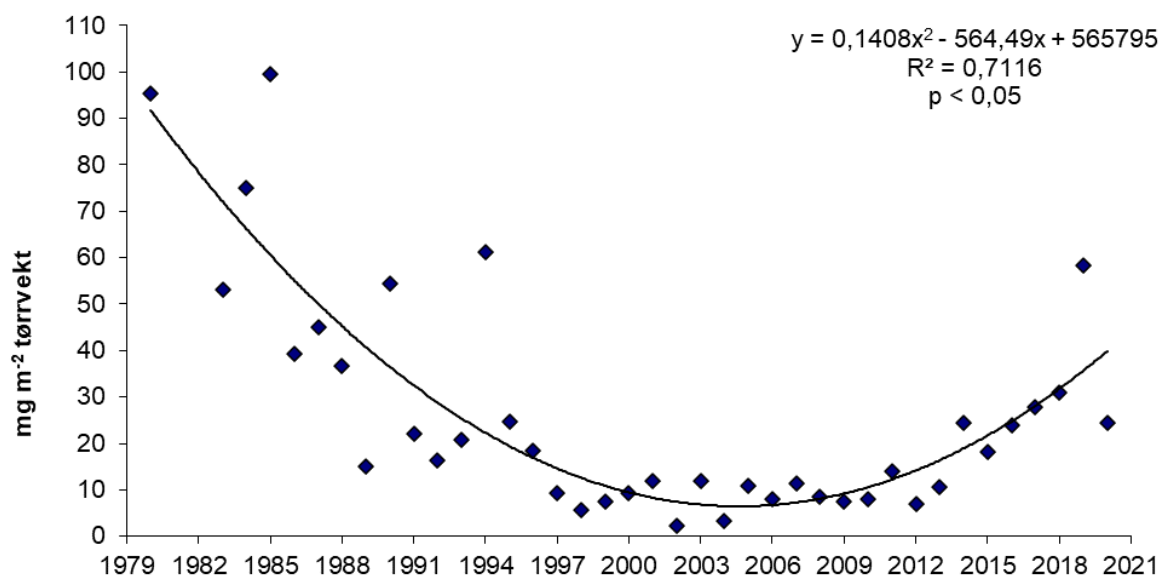
(SE) mg m⁻² de 10 påfølgende år 1985 – 1994. Biomasseendringen skyldtes vesentlig redusert forekomst av *Cyclops scutifer*. Etter 1984 har biomassen av Copepoda likevel økt igjen, og for årene 1985 – 2020 har det vært en signifikant positiv utviklingstrend (figur 12). For hele perioden 1980 – 2020 sett under ett er det ingen påviselig trend i biomasse av Copepoda ($R^2 = 0,062$, $p = 0,13$).

Cyclops scutifer har vært den dominerende arten gjennom hele undersøkelsesperioden med en gjennomsnittlig biomasseandel på 68 % (217 mg m⁻²). *Acanthodiaptomus denticornis* kom inn som ny copepodeart i 1999 og utgjorde den nest høyeste biomassen i alle år fram til 2007 (gjennomsnitt 35 mg m⁻²). Deretter har både *Arctodiaptomus laticeps* og *Heterocope appendiculata* hatt større biomasser enn *A. denticornis*, og det har variert hvilken av de to artene som har hatt størst biomasse. Ingen av disse artene har hatt noen påviselig utviklingstrend. I tillegg til nevnte arter ble *Mesocyclops leuckarti* funnet sporadisk og i svært lave antall i Lille Jonsvatnet.



Figur 12. Utvikling i gjennomsnittlige biomasser av Copepoda i Lille Jonsvatnet 1980–2020. Trendlinje for perioden 1985 – 2020.

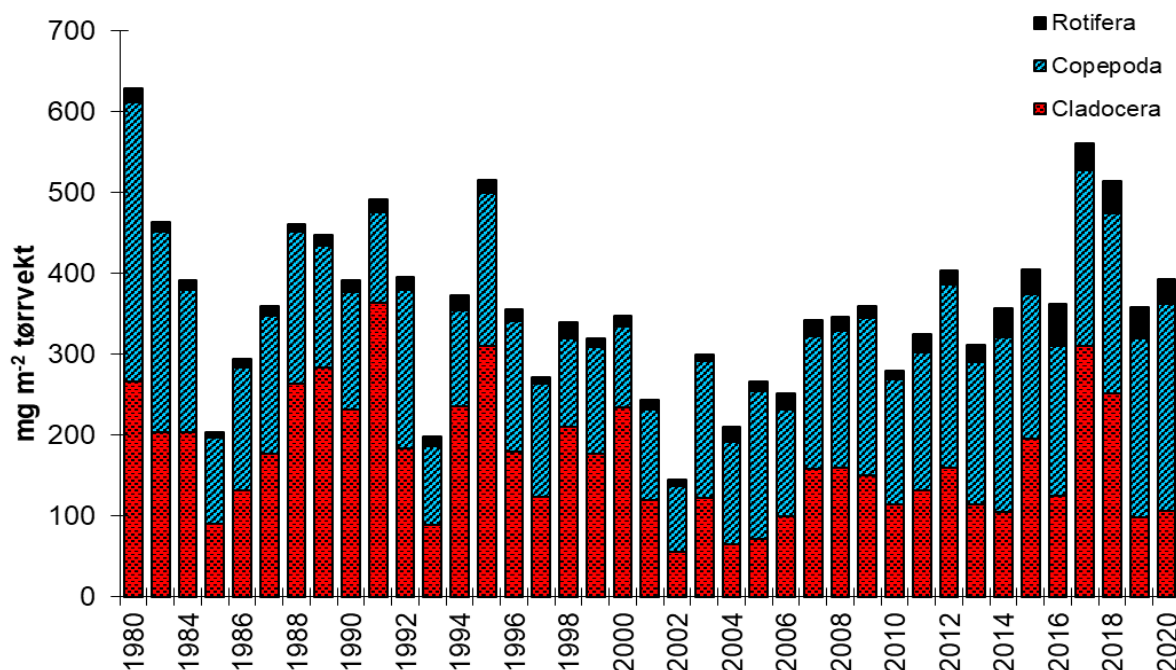
Biomassen av Rotatoria (hjuldyr) i Lille Jonsvatnet var relativt stor i 1980 – 1985 (årgjennomsnitt 55 – 95 mg m⁻²) og var dominert av den kolonidannende *Conochilus* sp., som utgjorde 50 – 75 % av biomassen (23 – 61 mg m⁻²). *Asplanchna priodonta*, *Polyarthra* sp., *Keratella cochlearis* og *Kellicottia longispina* utgjorde også betydelige deler av biomassen. I perioden 1986 – 1996 lå totale biomasser på et atskillig lavere nivå, og det var store variasjoner mellom år (15 – 61 mg m⁻²). Biomassereduksjonen skyldtes i første rekke *Conochilus* sp., som var nærmest fraværende i prøvene i denne perioden. *K. longispina* ble også sterkt redusert etter 1985, med gjennomsnittlig biomasse lik 0,9 mg m⁻² i 1986 – 1996 mot 5,0 mg m⁻² i 1980 - 1985. Fra 1997 til 2014 hadde alle arter meget lav biomasse, med årsverdier for Rotatoria totalt på 2 – 14 mg m⁻² og gjennomsnitt for 1997 - 2013 lik $9 \pm 0,75$ (SE) mg m⁻². I denne perioden vekslet *K. cochlearis* og *Polyarthra* sp. om å ha størst biomasse (<1 – 9 mg m⁻²) fram til 2007, og fra 2008 hadde *Polyarthra* sp. størst biomasse (3 - 10 mg m⁻²). Biomasseutviklingen for Rotatoria i perioden 1980 – 2013 kan uttrykkes med en eksponentiell regresjon ($y = 4E+69e^{-0,079x}$, $R^2=0,6079$, $p<0,001$). Fra 2014 er det igjen registrert en økning i biomasser av Rotatoria (18 – 32 mg m⁻²) med årgjennomsnitt på $26 \pm 2,5$ (SE) mg m⁻². *Polyarthra* sp. hadde størst biomasse (10 – 26 mg m⁻²) alle år i denne perioden. Etter nesten 30 år med meget lav biomasse hadde *Conochilus* sp. en positiv utvikling (2 – 20 mg m⁻²) og arten hadde nest størst biomasse blant rotatorier i 2019 og 2020. Biomasseutviklingen for Rotatoria i hele perioden 1980 – 2020 kan uttrykkes med en regresjon (andre ordens polynom) (figur 13).



Figur 13. Utvikling i gjennomsnittlige biomasser av Rotatoria i Lille Jonsvatnet 1980 – 2020 med trendlinje.

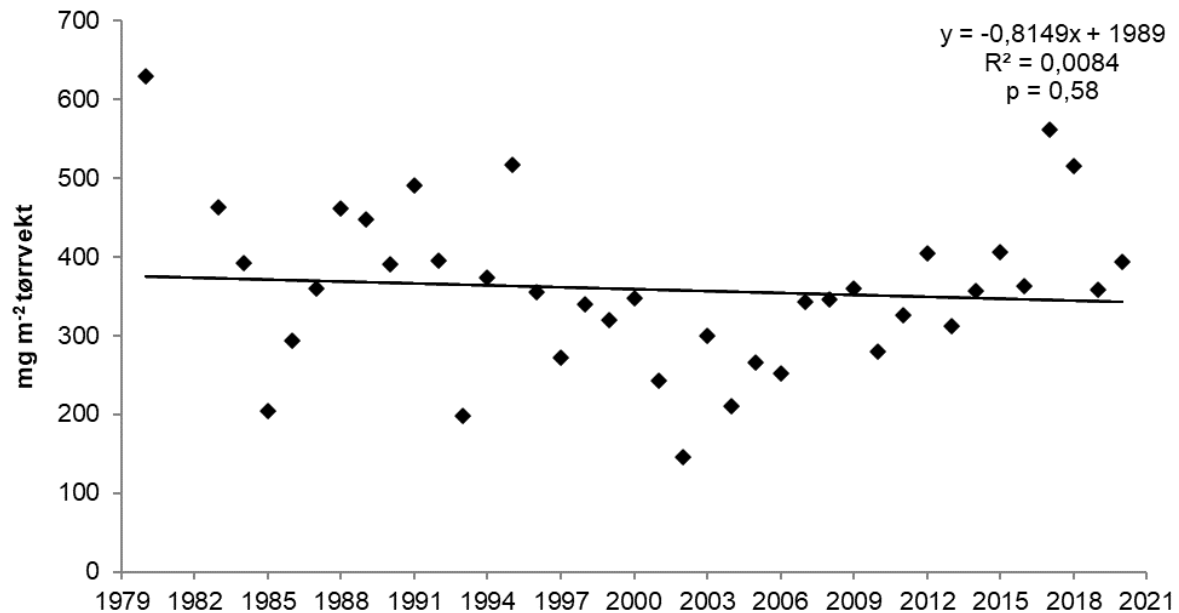
Store Jonsvatnet

I de første årene av undersøkelsen avtok biomassen av zooplankton i Store Jonsvatnet fra 625 mg m⁻² i 1980 til 204 mg m⁻² i 1985 (figur 14), og det kunne tyde på at man ville få en tilsvarende utvikling her som i mange andre mysissjøer, med sterkt redusert biomasse. Dette skjedde imidlertid ikke. Gjennomsnittsbiomassen per år økte igjen raskt og var i 1991 på 490 mg m⁻². Det var deretter betydelige variasjoner i total biomasse mellom år, med laveste verdi i 2002 på 145 mg m⁻² og høyeste i 2017 på 560 mg m⁻². Flertallet av år hadde biomasser mellom 200 og 400 mg m⁻² og i gjennomsnitt 359 ± 16 (SE) mg m⁻².



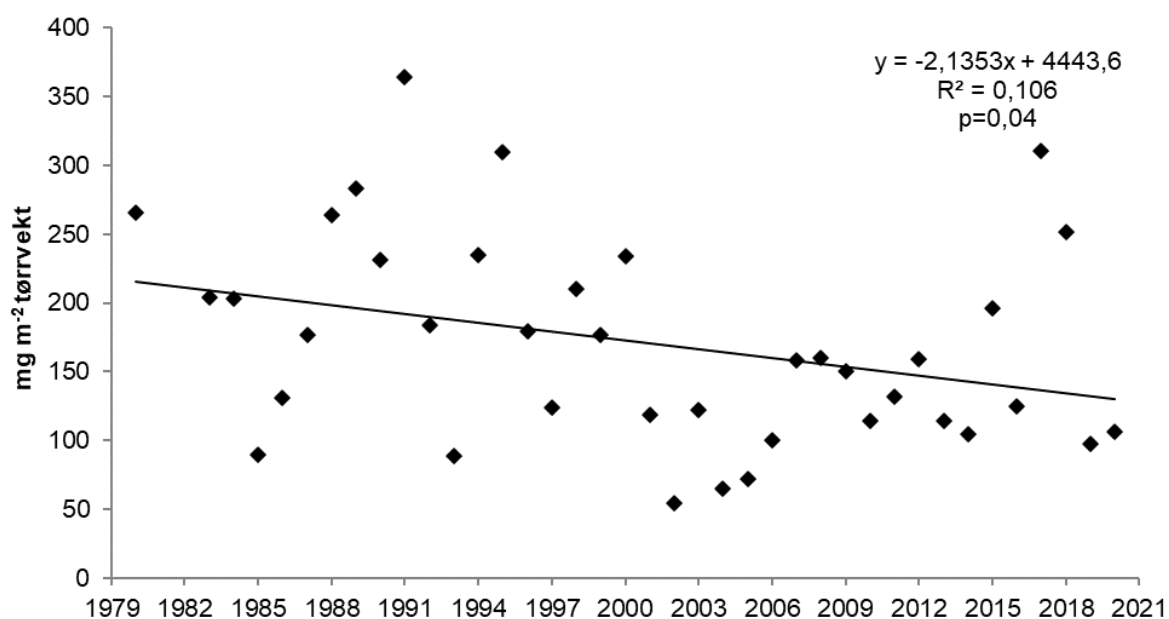
Figur 14. Gjennomsnittlige biomasser av zooplankton (mg tørrvekt m⁻², 0 – 20 m) i Store Jonsvatnet 1980 – 2020.

Innenfor langtidsserien har det vært perioder med signifikant økning eller reduksjon i biomasse. Perioden 1991 – 2002 hadde en avtagende trend (lineær regresjon, $R^2 = 0,34$, $p = 0,048$) og 2003 – 2020 en signifikant økende trend (lineær regresjon, $R^2 = 0,51$, $p < 0,001$). Men for hele undersøkelsesperioden 1980 – 2020 sett under ett, var det ingen signifikant utviklingstrend i biomasse av zooplankton i Store Jonsvatnet (lineær regresjon, $R^2 = 0,0084$, $p = 0,58$) (figur 15).



Figur 15. Utvikling i gjennomsnittlige biomasser av zooplankton i Store Jonsvatnet 1980 – 2020 med trendlinje.

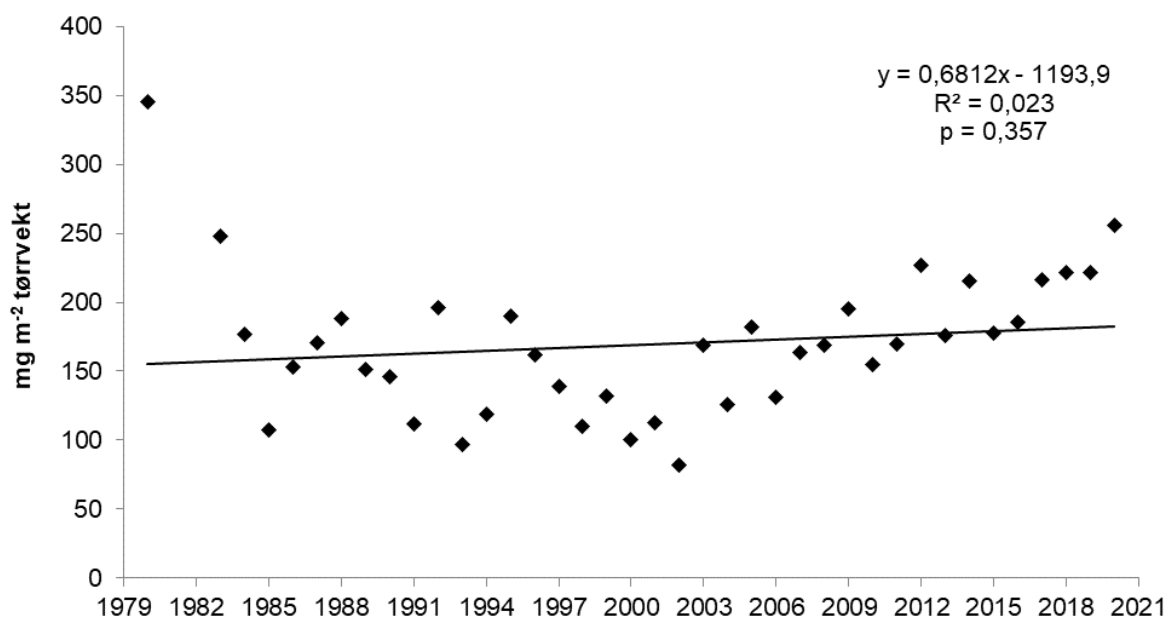
Ser man separat på Cladocera, var det en sterkt signifikant reduksjon av biomasse i perioden 1988 – 2006 (lineær regresjon, $R^2 = 0,5237$, $p < 0,001$). I 10-årsperioden 1988 – 1997 var gjennomsnittlig biomasse av Cladocera 226 ± 27 (SE) mg m^{-2} mot 128 ± 22 mg m^{-2} i 1998 – 2006. Biomassen økte igjen noe etter 2006, og gjennomsnittsbiomassen for 2007 – 2018 var 157 ± 27 (SE) mg m^{-2} . I 2017 og 2018 var gjennomsnittsbiomassen henholdsvis 311 og 252 mg m^{-2} som var de høyeste verdiene etter 1995. I 2019 og 2020 var biomassene igjen blant de lavere i undersøkelsesperioden, med henholdsvis 98 og 106 mg m^{-2} . Gjennomsnitt for alle år var 171 ± 12 (SE) mg m^{-2} . For hele undersøkelsesperioden 1980 – 2020 sett under ett (figur 16), var det en svakt signifikant negativ trend i biomasseutvikling av Cladocera (lineær regresjon, $R^2 = 0,106$, $p = 0,04$).



Figur 16. Utvikling i gjennomsnittlige biomasser av Cladocera i Store Jonsvatnet 1980 – 2020 med trendlinje.

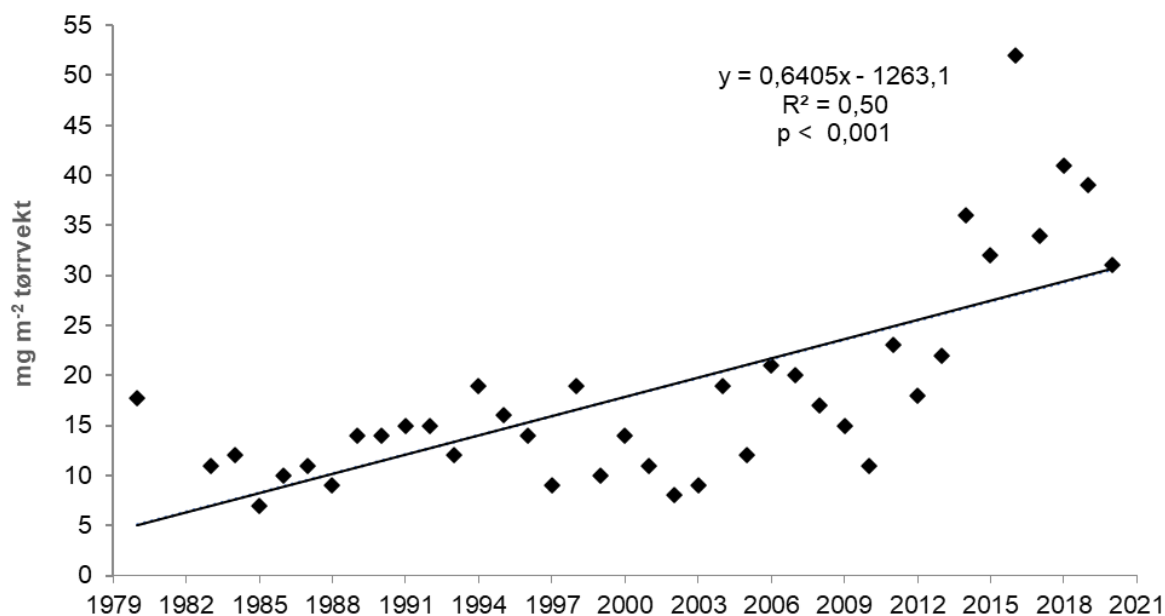
Dominerende arter av Cladocera har vært *Bosmina longispina*, *Daphnia galeata* og *Holopedium gibberum* gjennom hele undersøkelsesperioden. *B. longispina* hadde størst biomasse da undersøkelsen startet. Arten hadde store biomasseforskjeller mellom år de første 20 årene (gjennomsnitt 82 ± 12 (SE) mg m⁻²), mens biomassen de siste 20 årene har hatt langt mindre svingninger og på et lavere nivå (gjennomsnitt 38 ± 4 (SE) mg m⁻²). For hele undersøkelsesperioden sett under ett hadde *B. longispina* en signifikant negativ utviklingstrend (lineær regresjon, $R^2 = 0,2987$, $p < 0,001$). Det kunne ikke påvises noen signifikant endring over tid for de to andre artene. For hele perioden 1980 – 2020 var gjennomsnittsbiomassen av *D. galeata* 47 ± 5 (SE) mg m⁻² og *H. gibberum* 61 ± 8 (SE) mg m⁻². *Daphnia longispina*, som var den mest dominerende arten i Lille Jonsvatnet, ble bare funnet uregelmessig og i svært små mengder i Store Jonsvatnet. I tillegg til nevnte arter ble *Bythotrephes longimanus* og *Polyphemus pediculus* funnet sporadisk og fåtallig i Store Jonsvatnet.

Biomassen av Copepoda varierte betydelig mellom år i Store Jonsvatnet, men det var ingen signifikant trend i endring over tid i perioden 1980 – 2020 sett under ett (Lineær regresjon, $R^2 = 0,023$, $p = 0,357$). De aller fleste år lå gjennomsnittlig biomasse mellom 100 og 220 mg m⁻² (figur 17). De største biomassene ble registrert de første årene av undersøkelsen med henholdsvis 345 og 248 mg m⁻² i 1980 og 1983 og siste år, 2020, med 256 mg m⁻². For hele undersøkelsesperioden 1980 - 2020 sett under ett, var gjennomsnittlig årsbiomasse 169 ± 8 (SE) mg m⁻².



Figur 17. Utvikling i gjennomsnittlige biomasser av Copepoda i Store Jonsvatnet 1980 – 2020 med trendlinje.

Cyclops scutifer var dominerende art i de aller fleste år med et gjennomsnitt på 95 ± 7 (SE) mg m^{-2} , noe som var 56 % av total biomasse av Copepoda. *Heterocope appendiculata* og *Arctodiaptomus laticeps* utgjorde henholdsvis 56 ± 6 (SE) mg m^{-2} (33 %) og 18 ± 2 (SE) mg m^{-2} (10 %). Artene viste ingen signifikant trend til endring i biomasse over tid. *Acanthodiaptomus denticornis* dukket opp som ny art i 1999, samme år som i Lille Jonsvatnet. Arten er funnet fåtallig (biomasse $<1 \text{ mg m}^{-2}$) de fleste år deretter.



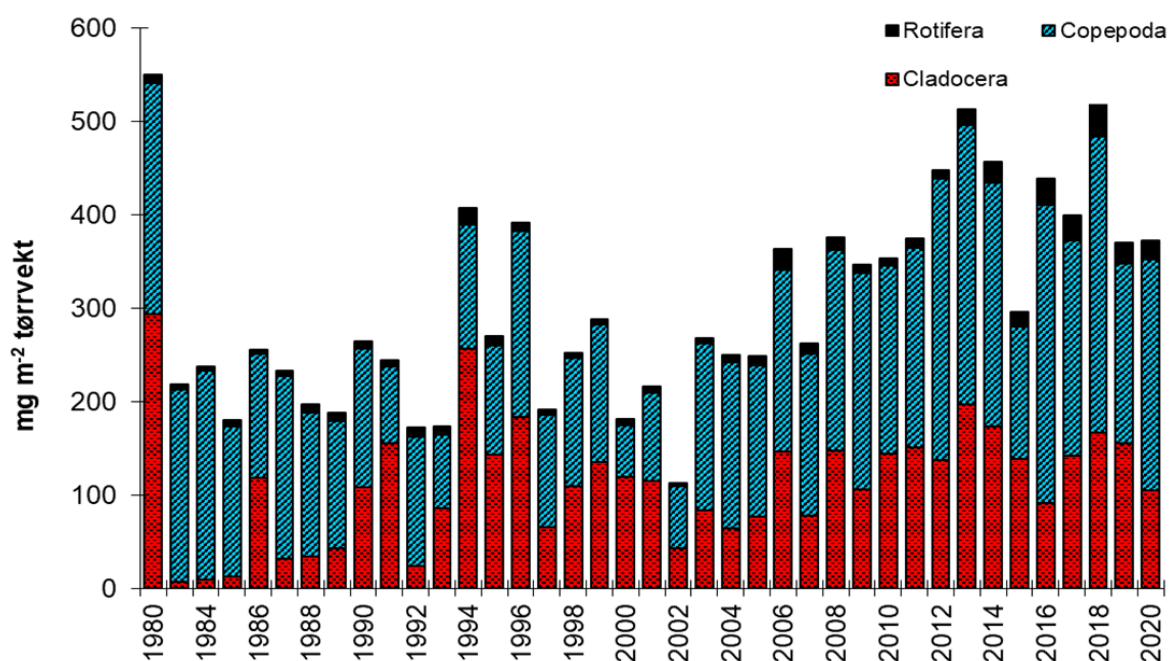
Figur 18. Utvikling i gjennomsnittlige biomasser av Rotatoria i Store Jonsvatnet 1980 – 2020 med trendlinje.

I perioden 1980 – 2013 var biomassen av Rotatoria lav i Store Jonsvatnet og lå mellom 7 og 23 mg m^{-2} tørrvekt i årsgjennomsnitt. Fra og med 2014 har gjennomsnittsbiomassene vært betydelig større og ligget mellom 31 og 52 mg m^{-2} . For hele undersøkelsesperioden sett under ett, var det en sterkt signifikant biomasseøkning (lineær regresjon, $R^2 = 0,50$, $p < 0,001$) (figur 18). *Conochilus* sp. var dominerende art de fleste år med et gjennomsnitt på 53 % av total biomasse. Deretter kom

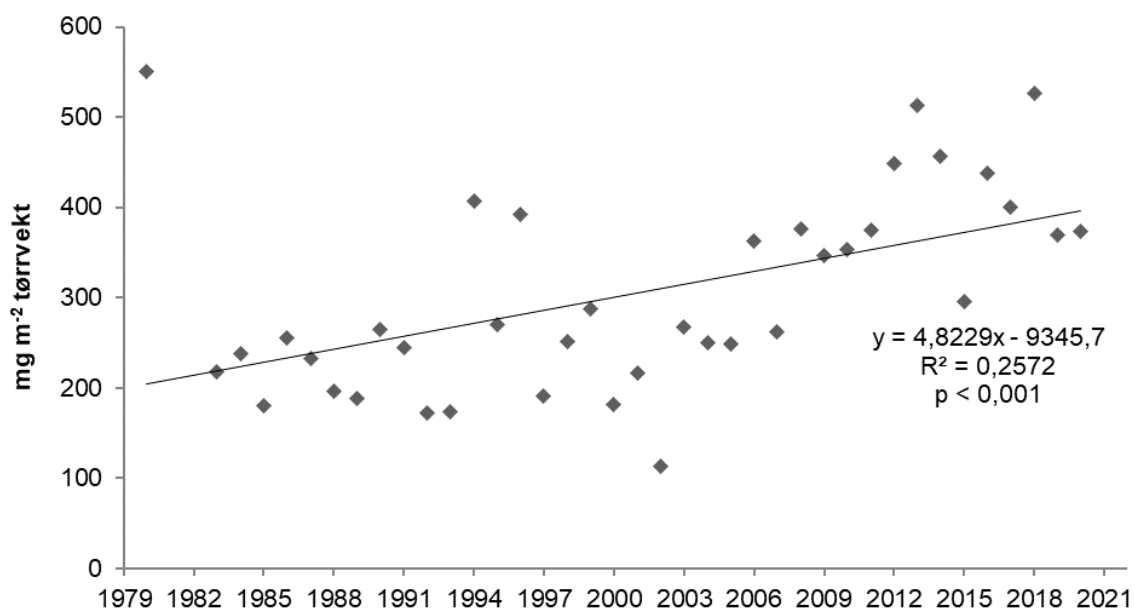
Polyarthra sp. med 31 %, *Asplanchna priodonta* 6 %, *Kellicottia longispina* 6 % og *Keratella cochlearis* med 4 % av den totale rotatoriebiomassen. *Keratella quadrata*, *Brachionus* spp. og *Testudinella* sp. har vært sporadisk representert i prøvene, alltid i meget små mengder.

Kilvatnet

Fra 1980 til 1983 sank årlig gjennomsnittsbiomasse av zooplankton i Kilvatnet fra 550 til 218 mg m⁻². Reduksjonen skyldtes i all hovedsak Cladocera som avtok fra 294 mg m⁻² til 7 mg m⁻² (figur 19). I perioden 1983 – 2001 holdt biomassen av zooplankton seg lav (mellom 172 og 288 mg m⁻²) med unntak av høyere biomasser i årene 1994 og 1996 (henholdsvis 407 og 392 mg m⁻²). I 2002 var biomassen av zooplankton den laveste som er funnet for hele undersøkelsesperioden (113 mg m⁻²). Biomassen økte igjen fra 2003 og hadde årsgjennomsnitt mellom 247 og 527 mg m⁻² i perioden 2003 – 2020. For hele perioden 1980 - 2020 sett under ett var det en signifikant positiv trend i utviklingen av zooplanktonbiomasse (figur 20).

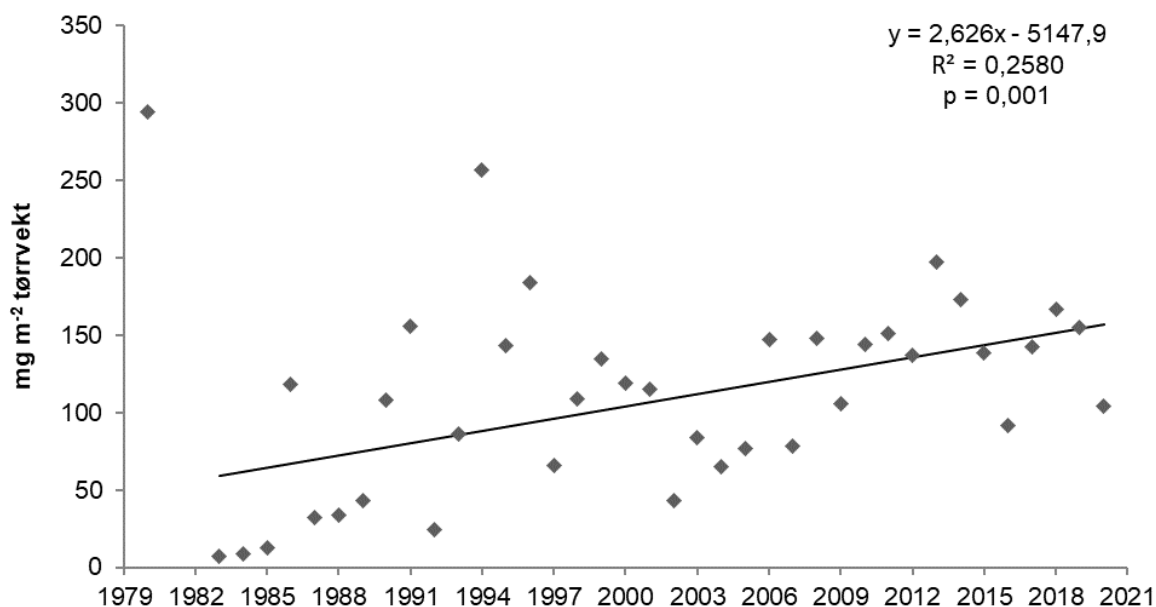


Figur 19. Gjennomsnittlige biomasser av zooplankton (mg tørrvekt m⁻², 0 – 20 m) i Kilvatnet 1980 – 2020.



Figur 20. Utvikling i gjennomsnittlige biomasser av zooplankton i Kilvatnet 1980 – 2020 med trendlinje.

Biomassen av Cladocera avtok drastisk fra 1980 til 1983 (fra 294 mg m⁻² til 7 mg m⁻²). For hele perioden 1980 – 2020 er det ingen signifikant utviklingstrend (lineær regresjon, R² = 0,0321, p = 0,45). Om man derimot ser på perioden etter den store nedgangen i Cladocera i 1983 er det en positiv signifikant utviklingstrend (figur 21).

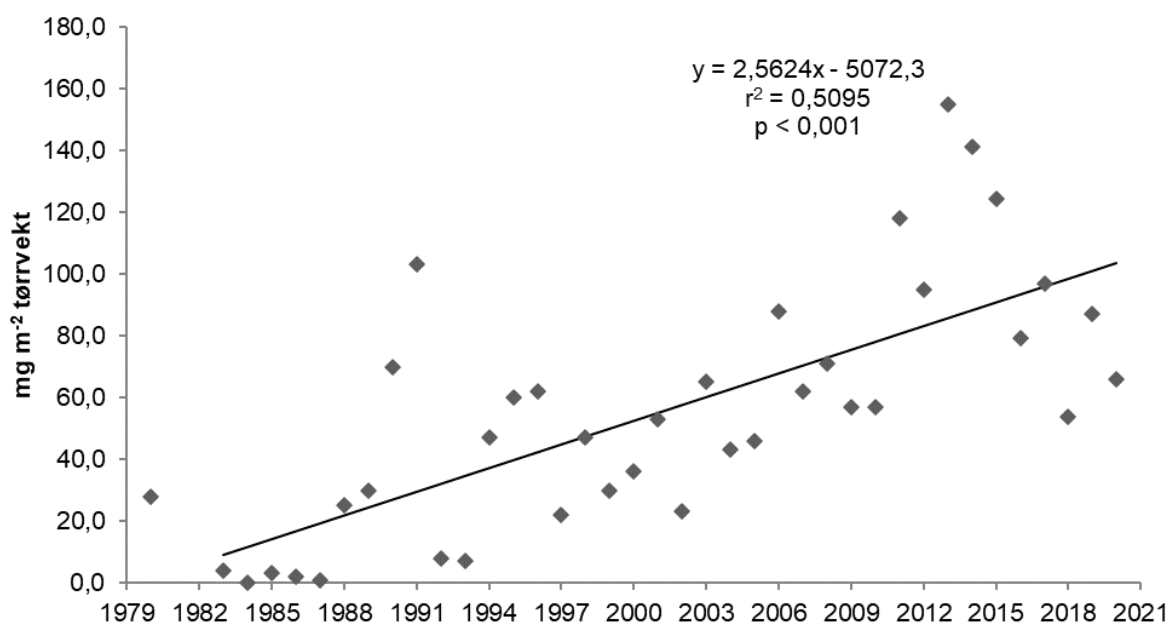


Figur 21. Utvikling i gjennomsnittlige biomasser av Cladocera i Kilvatnet 1980 – 2020. Trendlinje for perioden 1983 – 2020.

De tre vanligste cladocerartene, *Bosmina longispina*, *Daphnia galeata* og *Holopedium gibberum*, som hadde relativt lik biomasse i 1980, var nesten helt fraværende i prøvene i 1983. (Prøver tatt i juli og september 1977 viste at de samme artene da hadde enda større tetthet enn i 1980 (427 mg m⁻² i 1977 mot 294 mg m⁻² i 1980) (Langeland og Reinertsen 1981)). Med unntak av en liten topp i 1986 som skyldtes en kortvarig oppblomstring av *H. gibberum*, var biomassen av Cladocera svært lav til 1990 (32 – 43 mg m⁻²). Deretter hadde biomassen av Cladocera store variasjoner mellom år

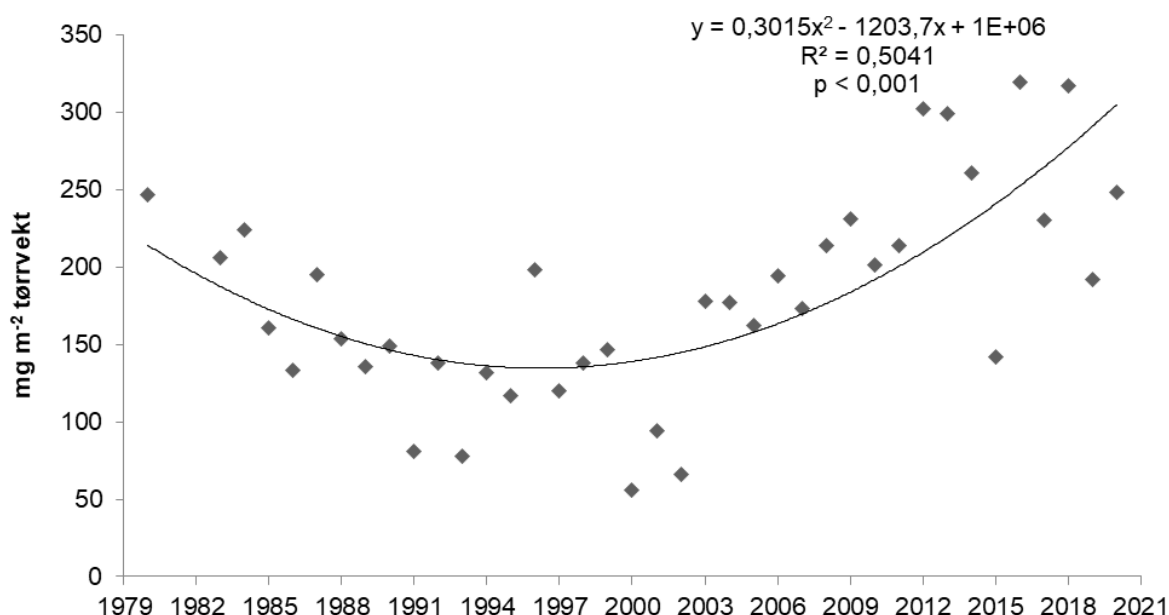
frem til 2002 ($25 - 258 \text{ mg m}^{-2}$) uten noen signifikant utviklingstrend for hele perioden 1980 – 2001 (lineær regresjon, $R^2 = 0,0321$, $p = 0,45$). For perioden 2002 – 2020 var det derimot en klar positiv trend i biomasse av Cladocera (lineær regresjon, $R^2 = 0,3348$, $p < 0,01$).

Blant cladocerene har *D. galeata* og *H. gibberum* hatt størst biomasse i hele perioden 1983 – 2020 med henholdsvis 56 ± 6 (SE) mg m^{-2} og 40 ± 6 (SE) mg m^{-2} i årsgjennomsnitt. *D. galeata* har hatt en positiv utvikling i biomasse for hele denne perioden sett under ett, men med store variasjoner mellom år (figur 22). F.eks. var det en økning i biomasse for perioden 2002 – 2013 og deretter en reduksjon fram til 2020. *B. longispina* som var vanligste art i prøvene fra 1977 og 1980 med henholdsvis 188 og 149 mg m^{-2} , hadde årsgjennomsnitt på mindre enn 10 mg m^{-2} i hele perioden 1983 - 2020. *H. gibberum* hadde større variasjoner mellom år uten noen påviselig trend. *Bythotrephes longimanus*, *Diaphanosoma brachyurum* og *Polyphemus pediculus* ble funnet sporadisk og meget fåtallig.



Figur 22. Utvikling i gjennomsnittlige biomasser av *Daphnia galeata* i Kilvatnet 1980 – 2020 med trendlinje for perioden 1983 - 2020.

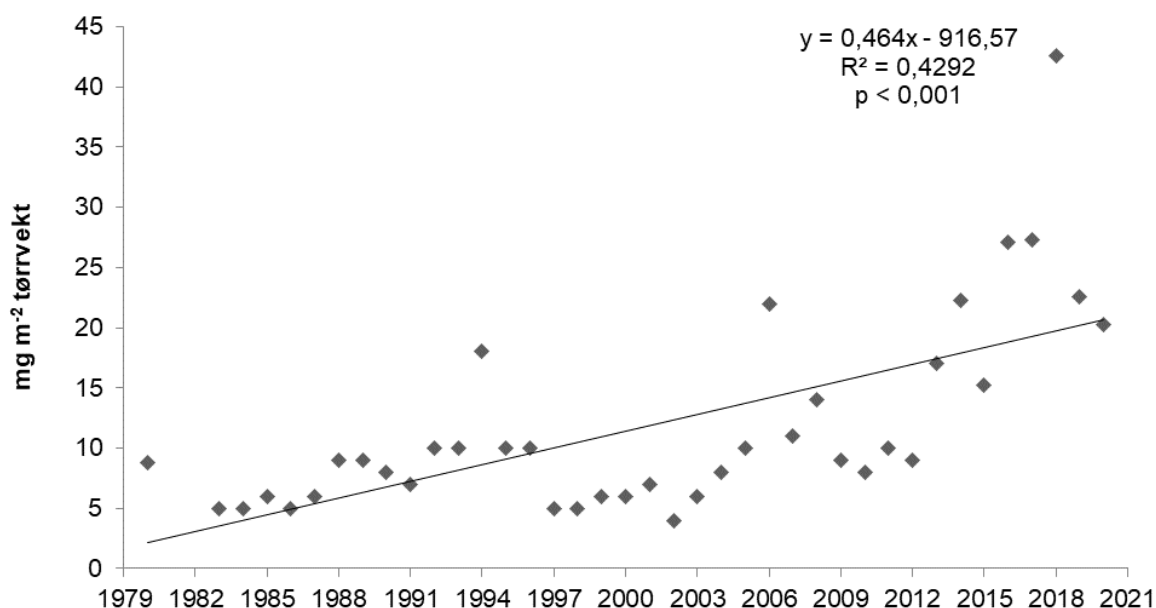
Det ble ikke påvist samme kraftige reduksjon i biomasse av Copepoda på 1980-tallet som av Cladocera (figur 23). Gjennomsnittlig årsbiomasse sank gradvis over lengre tid og nedgangen var sterkt signifikant i perioden 1980 – 2000 (lineær regresjon, $R^2 = 0,43$, $p = 0,002$). Deretter skjedde en biomasseøkning som var sterkt signifikant i perioden 2001 – 2020 (lineær regresjon, $R^2 = 0,45$, $p = 0,001$). Gjennomsnittlig biomasse av Copepoda i 1980 – 2000 var 148 ± 11 (SE) mg m^{-2} , mot 211 ± 15 (SE) mg m^{-2} i 2001 – 2020.



Figur 23. Utvikling i gjennomsnittlige biomasser av Copepoda i Kilvatnet 1980 – 2020 med trendlinje.

Copepoda var i hele perioden 1980 – 2020 representert med artene *Cyclops scutifer*, *Heterocope appendiculata* og *Arctodiaptomus laticeps*. I tillegg ble det enkelte år registrert et fåtall *Mesocyclops leuckarti*. *C. scutifer* var dominerende art alle år med et gjennomsnitt på 141 ± 10 (SE) mg m^{-2} (79 % av total biomasse). Der nest kom *H. appendiculata* med 28 ± 3 (SE) mg m^{-2} (16 %) og *A. laticeps* med 8 ± 10 (SE) mg m^{-2} (5 %). I perioden 1980 – 2001 hadde *C. scutifer* en signifikant biomassereduksjon (lineær regresjon, $R^2 = 0,372$, $p = 0,004$), mens arten deretter hadde en signifikant positiv utvikling i perioden 2002 - 2020 (lineær regresjon, $R^2 = 0,325$, $p = 0,011$).

Kilvatnet hadde de laveste biomassene av Rotatoria, med verdier mellom 5 og 10 mg m^{-2} tørrvekt i hele perioden 1980 – 2004 med unntak av året 1994 (18 mg m^{-2}) (figur 24). Fra 2002 begynte gjennomsnittlig årsbiomasse å øke, og i perioden 2002 – 2020 var det en sterkt signifikant økning (lineær regresjon, $R^2 = 0,53$, $p < 0,001$). I årene 2013 – 2020 lå biomasseverdiene for Rotatoria mellom 20 og 45 mg m^{-2} . For hele perioden 1980 – 2020 sett under ett var det en signifikant positiv trend i biomasse av Rotatoria (figur 25). *Polyarthra* sp. hadde størst gjennomsnittsbiomasse i denne perioden med 14 ± 5 (SE) mg m^{-2} (58 %) etterfulgt av *Conochilus* sp. med 7 ± 2 (SE) mg m^{-2} (28 %). Tidligere hadde de samme artene vekselvis størst biomasse. For alle år sett under ett utgjorde *Polyarthra* sp. 51 % og *Conochilus* sp. 33 % av total biomasse, der nest kom *Kellicottia longispina* med 9 % og *Keratella cochlearis* med 7 %. *Asplanchna priodonta*, *Keratella quadrata*, *Filinia* sp. og *Testudinella* sp. utgjorde alle i gjennomsnitt mindre enn 1 % av den totale rotatoriebiomassen.

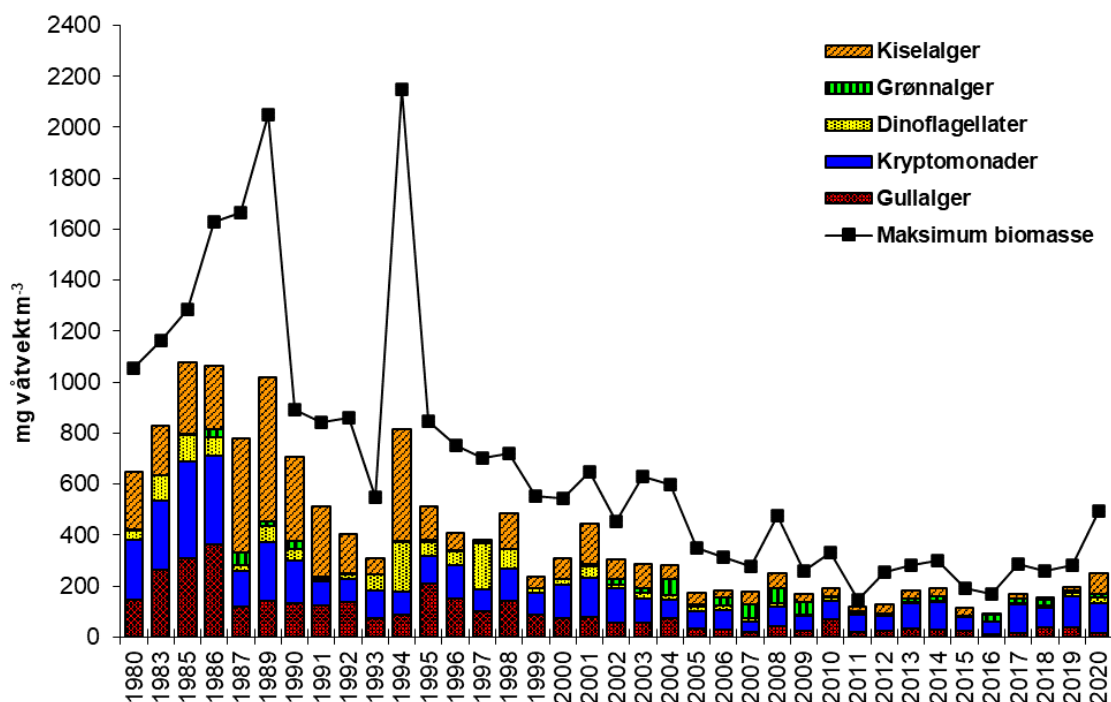


Figur 24. Utvikling i gjennomsnittlige biomasser av Rotatoria i Kilvatnet 1980 – 2020 med trendlinje.

4.2 Fytoplankton

Lille Jonsvatnet

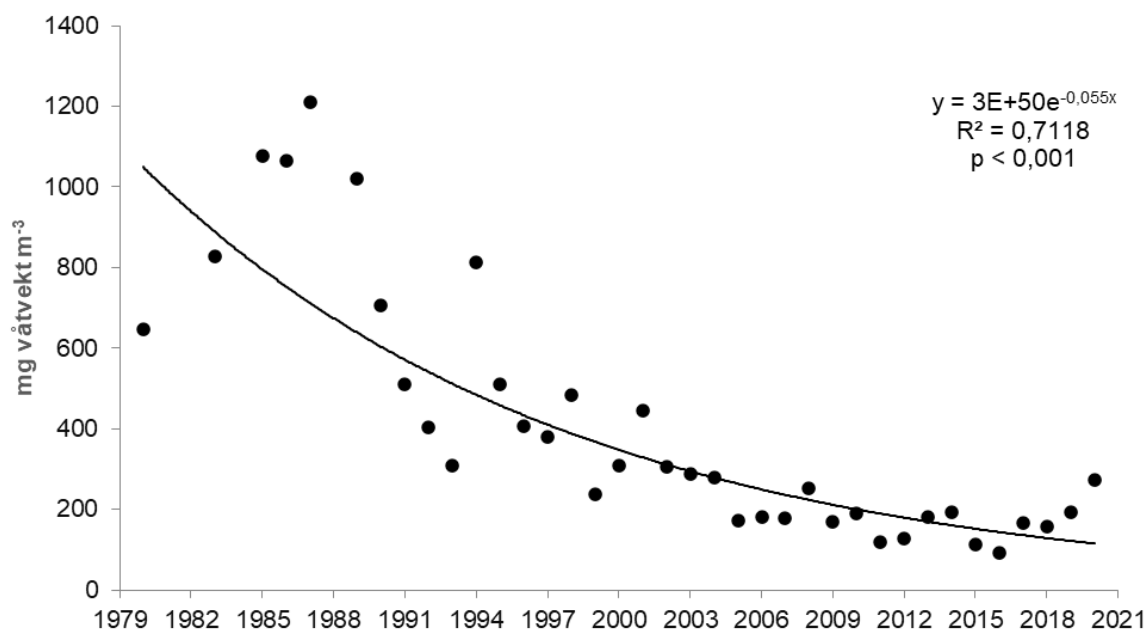
I Lille Jonsvatnet ble den største biomassen i de fleste år registrert i juni i tilknytning til den såkalte vårtoppen. De høyeste nivåene ble funnet i 1989 og 1994 med henholdsvis 2020 og 2150 mg m⁻³ våtvekt. Maksimumsbiomasser >1000 mg m⁻³ var imidlertid vanlig i alle år fra 1983 til 1989 (figur 25). Med unntak for 1994 har maksimumsbiomassene gradvis minket etter 1989 til verdier i området 170 - 890 mg m⁻³. Om man deler opp denne perioden i før og etter 2005 ser man at fra 1989 til 2004 ligger verdiene mellom 455 og 890 mg m⁻³ med unntaksåret 1994 med den høyeste målte maksimumsverdien i denne undersøkelsen på 2150 mg m⁻³. I tidsrommet 2005 og frem til 2020 har verdiene variert mellom 170 - 495 mg m⁻³. Alle år i perioden 2005 - 2020, med unntak av 2008 og 2020, hadde lavere maksimal biomasse enn den laveste maksimale biomassen i perioden 1980 – 2004, med unntak av 2002.



Figur 25. Gjennomsnittlig fytoplanktonbiomasse juni – september og maksimal biomasse (0-10 m) i Lille Jonsvatnet for perioden 1980 – 2020.

Gjennomsnittlig biomasse for juni – september i undersøkelsesperioden har hatt vist en signifikant nedgang fra et gjennomsnitt på 741 mg m⁻³ for perioden 1980 – 1994 til 170 mg m⁻³ for perioden 2005 – 2020 (figur 26). For hele perioden etter 1994 (1995 – 2020) ligger gjennom snittet på 245 mg m⁻³.

I perioden 1980 – 1994 utgjorde kiselalgene nesten 40% av den årlige biomassen mens for perioden 1995 – 2020 utgjorde de bare 20%. *Asterionella formosa* (bilde 1) og *Synedra* spp. var vanlige arter igjennom hele undersøkelsesperioden og slutten av undersøkelsen var *Tabellaria flocculosa* (bilde 2) og flere *Cyclotella*-arter mer vanlige diatomearter.



Figur 26. Utvikling i gjennomsnittlig fytoplanktonbiomasse (0 – 10 m) i Lille Jonsvatnet for perioden 1980 – 2020 med trendlinje.



Bilde 1. *Asterionella formosa*

Både kiselalger og kryptomonader avtok i biomasse, men kryptomonader i mindre grad enn kiselalger. Fra 1980 til 1994 hadde kryptomonadene en gjennomsnittlig biomasse på 26% mens i perioden 1995 – 2020 økte de til 41% og ble dermed den algegruppa som utgjorde den største andelen av biomassen. Fra 1999 har gjennomsnittlig biomasse vært større for kryptomonadene enn for kiselalgene. *Rhodomonas lacustris* var den dominante arten. Også *Katablepharis ovalis* og i mindre grad *Cryptomonas* cf. *ovata* var vanlige arter i prøvene.

Med unntak av årene 1995, 1996, 1999 og 2010 har gullalgene utgjort under 35% av den gjennomsnittlige biomassen av planteplankton, henholdsvis 41%, 37%, 36% og 37%. I perioden 1980 – 1994 utgjorde de 23% mens de i perioden 1995 – 2004 utgjorde 27% av den gjennomsnittlige biomassen. I perioden 2005 – 2020 utgjorde gullalgene 17% av den gjennomsnittlige biomassen. *Dinobryon sociale* (bilde 2) var dominerende art i vårprøvene, og arten ble også registrert sommer og høst sammen med andre *Dinobryon* - arter og individer av *Bitrichia chodati*, *Mallomonas akrokomos* og *Chrysochromulina parva*.

Tre dinoflagellatarter, *Gymnodinium lacustre*, *Ceratium hirundinella* og *Peridinium inconspicuum* utgjorde 9 % av den totale biomassen frem til 1994, mens det i etterfølgende periode (1995 – 2005) var 13 %. Fra 2005 og til 2020 har dinoflagellatene kun utgjort 5 % av den gjennomsnittlige biomassen. 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. 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 2010 og 2011 ble det registrert for få innslag av kolonidannende grønn- og blågrønnalger i prøvene til at artene ble inkludert i biomasseberegningene. Dermed er det vanskelig å regne ut gjennomsnitt på biomasse, men man kan si at grønnalgene generelt bidro lite til den totale biomassen de fleste årene (under 10%). Noen unntak er det, og det er årene 2004, 2007, 2008, 2009 og 2016 da verdiene var høyere enn vanlig (22% til 30% av den gjennomsnittlige biomassen).

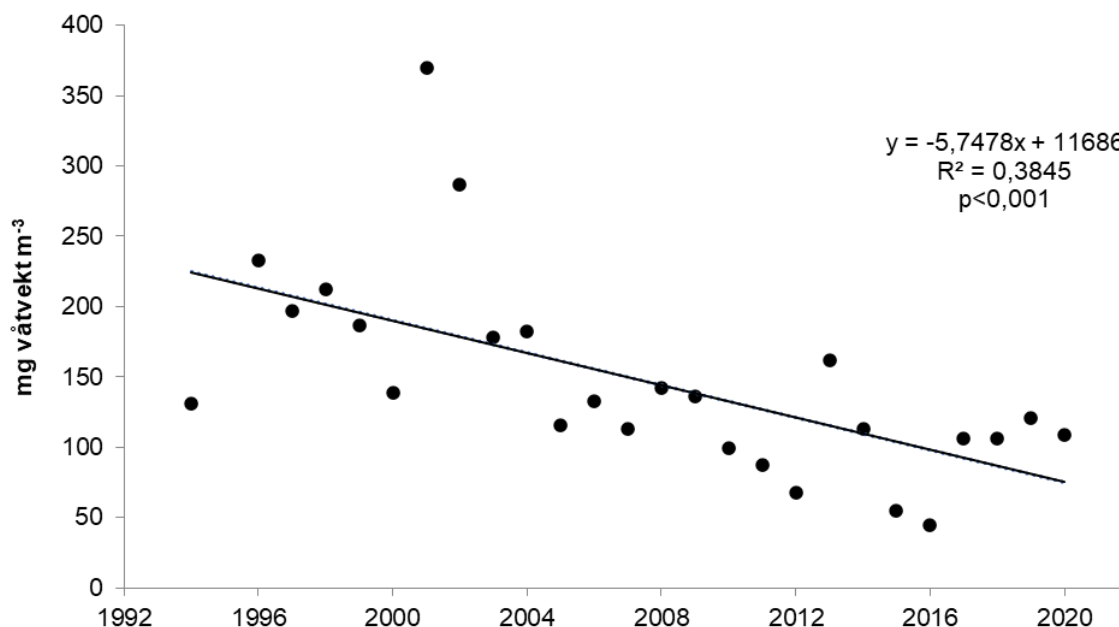
Store Jonsvatnet og Kilvatnet

Fra 1980 til 1994 var det bare sporadiske innsamlinger i Store Jonsvatnet og Kilvatnet, så de få innsamlingene fra denne perioden er ikke tatt med i utregninger nedenfor. Det gjelder årene 1980, 1983, 1985 og 1987, hvor gjennomsnittlige årsbiomasser var 133 – 170 mg m⁻³ i Store Jonsvatnet og 167 – 433 mg m⁻³ i Kilvatnet.

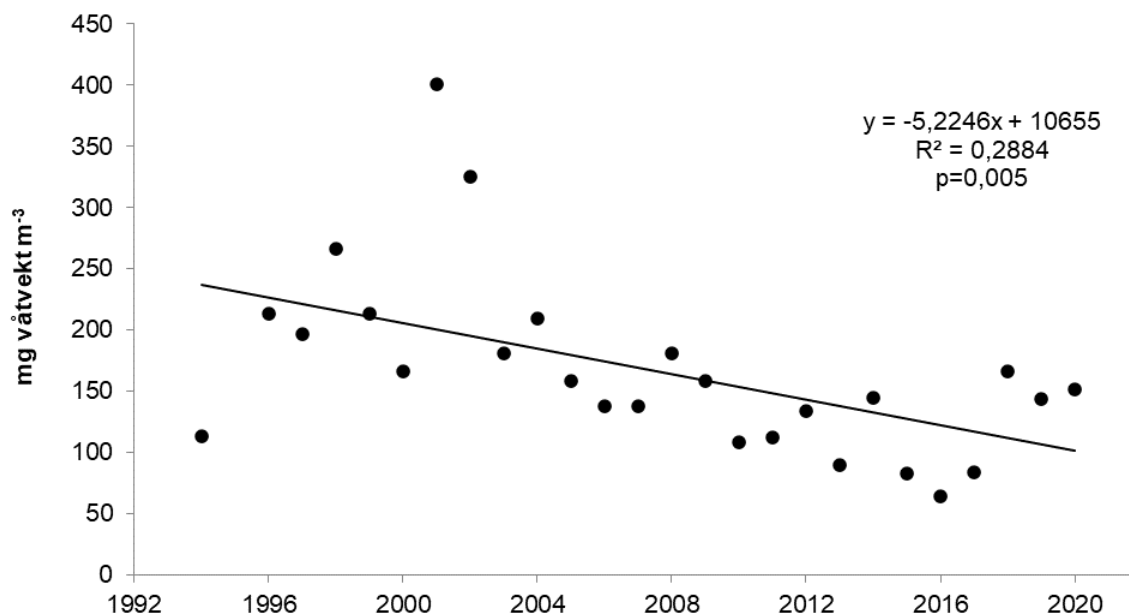
Som i Lille Jonsvatnet ble det også i Store Jonsvatnet og Kilvatnet registrert en nedgang i algebiomassen i perioden 1994 - 2020, mest signifikant i førstnevnte innsjødel (figur 27 og 28), men det var ingen endring i biomasseforholdet mellom algegruppene i nevnte periode. Gjennomsnittlig biomasse i Store Jonsvatnet for perioden 1994 – 2004 var 212 mg m⁻³ mens den for perioden 2005 – 2020 sank til 107 mg m⁻³. Flere år i denne perioden hadde verdier godt under 100 mg m⁻³. De største gjennomsnittsbiomasser, 370 og 290 mg m⁻³, ble registrert i 2001 og 2002

(figur 27). Øvrige år (1994 – 2020) varierte gjennomsnittet for sesongen mellom 45 og 230 mg m⁻³, med et gjennomsnitt på 148 mg m⁻³, eller 63 % av tilsvarende biomassegjennomsnitt for Lille Jonsvatnet i samme periode (1996 – 2020).

Gjennomsnittlig biomasse i Kilvatnet for perioden 1994 – 2004 var 228 mg m⁻³ mot 128 mg m⁻³ i perioden 2005 – 2020. De høyeste sesonggjennomsnitt i Kilvatnet, 401 og 325 mg m⁻³, ble registrert i henholdsvis 2001 og 2002 (figur 28). Biomasseutviklingen i Kilvatnet i undersøkelsesperioden var ellers meget lik Store Jonsvatnet, med et gjennomsnitt for 1996 – 2020 på 169 mg m⁻³.



Figur 27. Utvikling i gjennomsnittlig fytoplanktonbiomasse (0 – 10 m) i Store Jonsvatnet 1994 – 2020 med trendlinje.

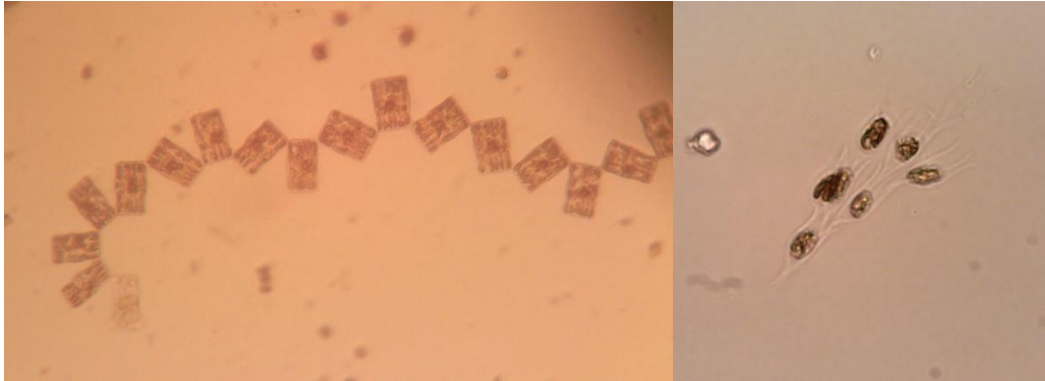


Figur 28. Utvikling i gjennomsnittlig fytoplanktonbiomasse (0 – 10 m) i Kilvatnet 1994 – 2020 med trendlinje.

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

Alle diatomeer, som *T. flocculosa* og *Synedra* spp ble også registrert i prøver i Kilvatnet og Store Jonsvatnet, men førstnevnte art i så lave antall at den sjelden ble inkludert i biomasseberegningene.

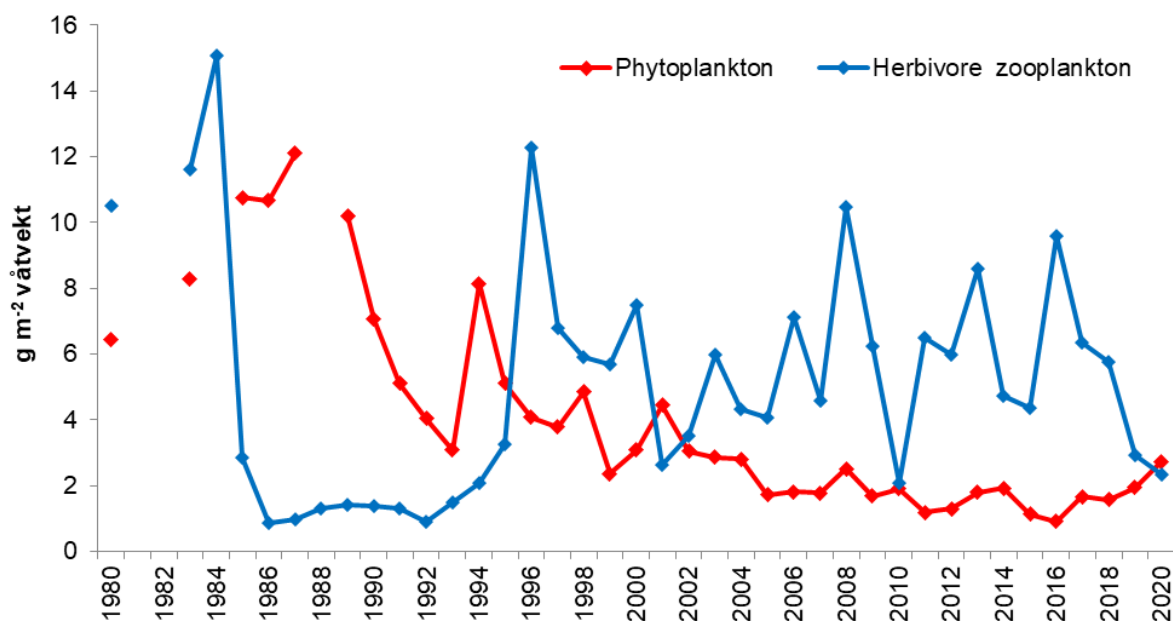
Dinoflagellatene var fåtallig både i antall og i arter og hovedandelen utgjøres av *Gymnodinium lacustre* og *Ceratium hirundinella*.



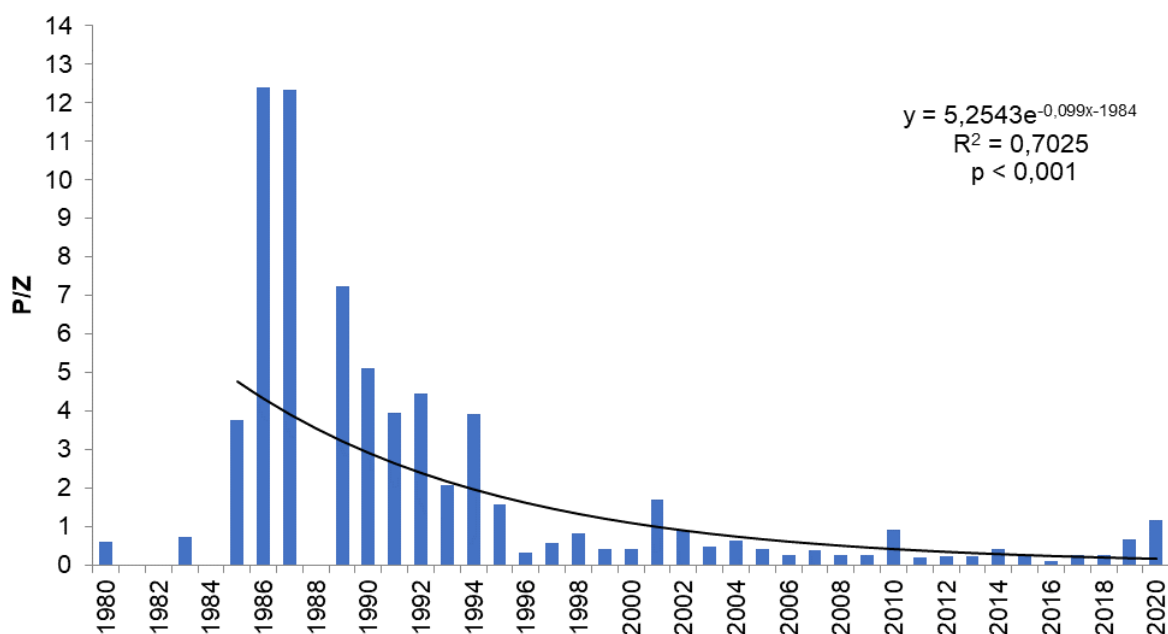
Bilde 2. *Tabellaria flocculosa* (t.v.) og *Dinobryon sociale* (t.h.)

4.3 Biomasserelasjoner mellom fytoplankton og zooplankton

Biomasseforholdet mellom fytoplankton (planktonalger) og herbivore (algespisende) zooplankton gir indikasjoner på effektiviteten i energioverføring mellom leddene (adulte *C. scutifer* og *Bythotrephes longimanus* er ikke regnet som herbivore og dermed ikke tatt med i beregningene). Et system med større biomasse av herbivore zooplankton enn av fytoplankton over tid, indikerer rask produksjon av fytoplankton og effektiv energioverføring fra produsent- til konsumentleddet (sterkt beitetrykk fra zooplankton). Dette gir en positiv effekt på vannkvaliteten. I Lille Jonsvatnet var gjennomsnittlig biomasse av herbivore zooplankton (Z) større enn av fytoplankton (P) (P/Z-forhold henholdsvis 0,61 og 0,71) i de første årene av undersøkelsen, 1980 og 1983 (figur 29). Dette forandret seg til et omvendt forhold etter 1984, med en biomasse av fytoplankton som var 4 til hele 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 slik at biomassen av herbivore zooplankton igjen ble størst. Med unntak av 2001 hadde alle år fram til 2019 størst biomasse av herbivore zooplankton, i gjennomsnitt 2,4 ganger så stor som fytoplankton ($P/Z = 0,2-0,9$). I 2019 og 2020 ble det registrert avvikende lave biomasser av herbivore zooplankton, og samtidig hadde fytoplanktonbiomassene økt noe og var i 2020 større enn zooplanktonbiomassen. Om dette biomasseforholdet indikerer starten på en uønsket utvikling, gjenstår å se. Utviklingen av biomasseforholdet (P/Z) for perioden 1985 - 2020 kan beskrives ved en eksponentiell regresjon (figur 30).



Figur 29. Gjennomsnittlige biomasser av fytoplankton (0 – 10 m) og herbivore zooplanktonarter (0 – 20 m) i Lille Jonsvatnet 1980 – 2020.

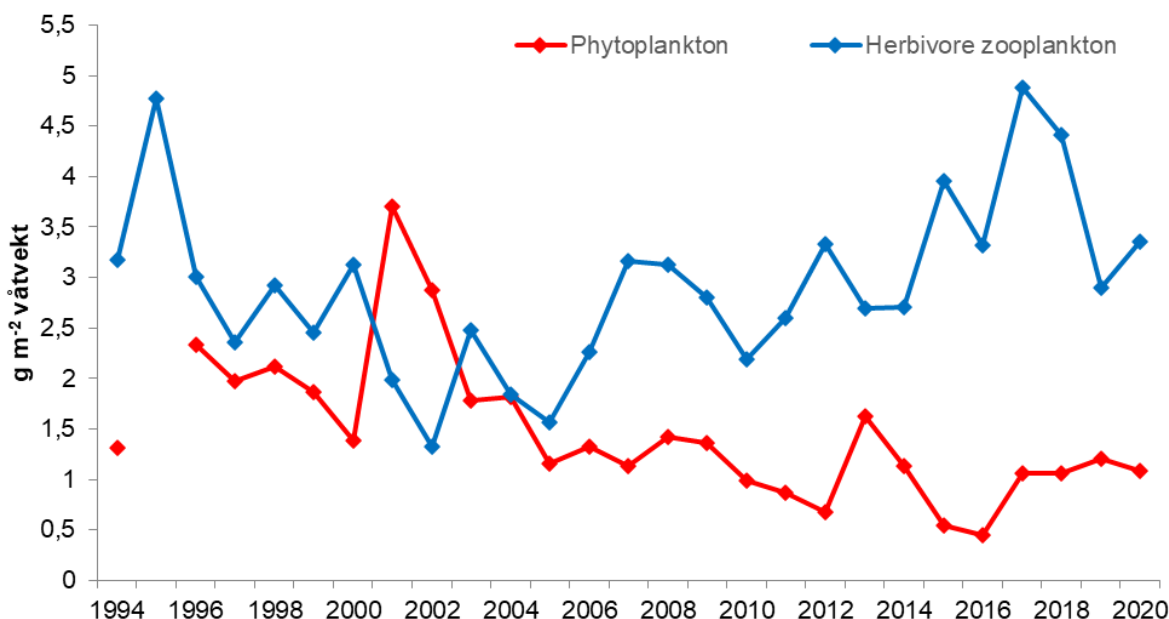


Figur 30. Utvikling av forholdet mellom biomasse av fytoplankton og herbivore zooplankton (P/Z – forholdet) i Lille Jonsvatnet 1980 – 2020. Trendlinje for perioden 1985 – 2020.

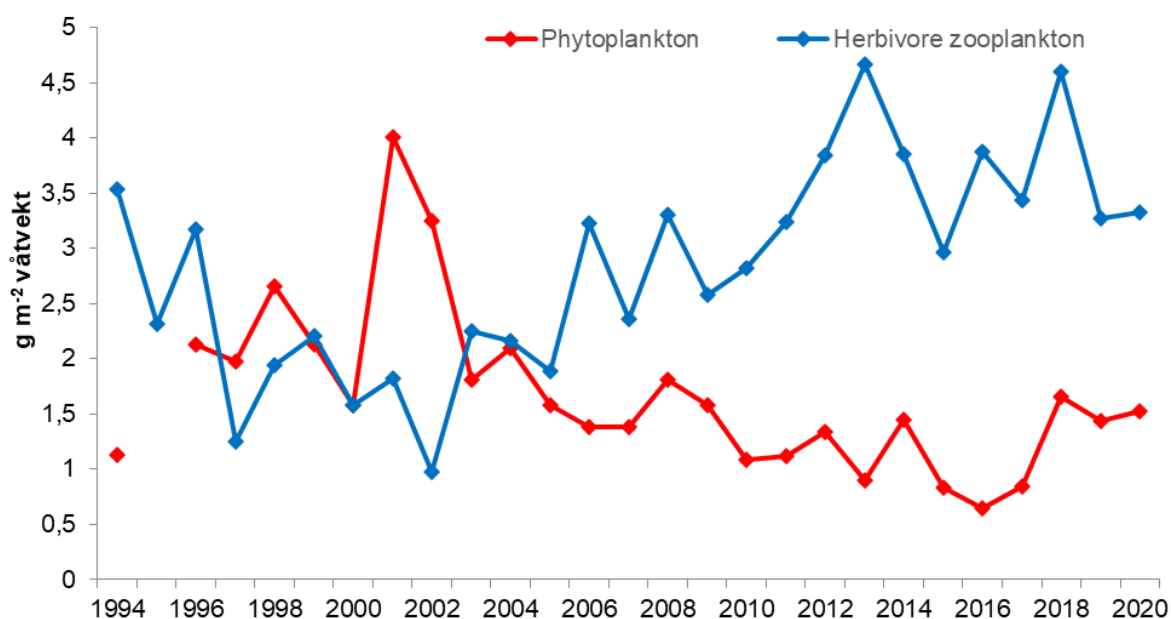
I Store Jonsvatnet har biomassen av herbivore zooplankton gjennomgående vært større enn av fytoplankton, med unntak av 2001 og 2002. Disse årene skilte seg ut med de største fytoplanktonbiomassene (P) i undersøkelsesperioden, og samtidig var zooplanktonbiomassene (Z) blant de laveste (figur 31). Fra 2005 har biomassen av herbivore zooplankton vært stabilt størst, og i gjennomsnitt 2,9 ganger så stor som fytoplanktonbiomassen ($P/Z = 0,1 - 0,7$).

I Kilvatnet vekslet fytoplankton og herbivore zooplankton om å ha størst biomasse fram til 2005 (figur 32). Årene 2001 og 2002 skilte seg ut med spesielt stor biomasse av fytoplankton og lav biomasse av herbivore zooplankton (P/Z henholdsvis 2,2 og 3,3). Fra 2005 har biomassen av

herbivore zooplankton vært stabilt størst og i gjennomsnitt 2,6 ganger så stor som fytoplanktonbiomassen ($P/Z = 0,2 - 0,8$).



Figur 31. Gjennomsnittlige biomasser av fytoplankton (0 – 10 m) og herbivore zooplanktonarter (0 – 20 m) i Store Jonsvatnet 1994 – 2020



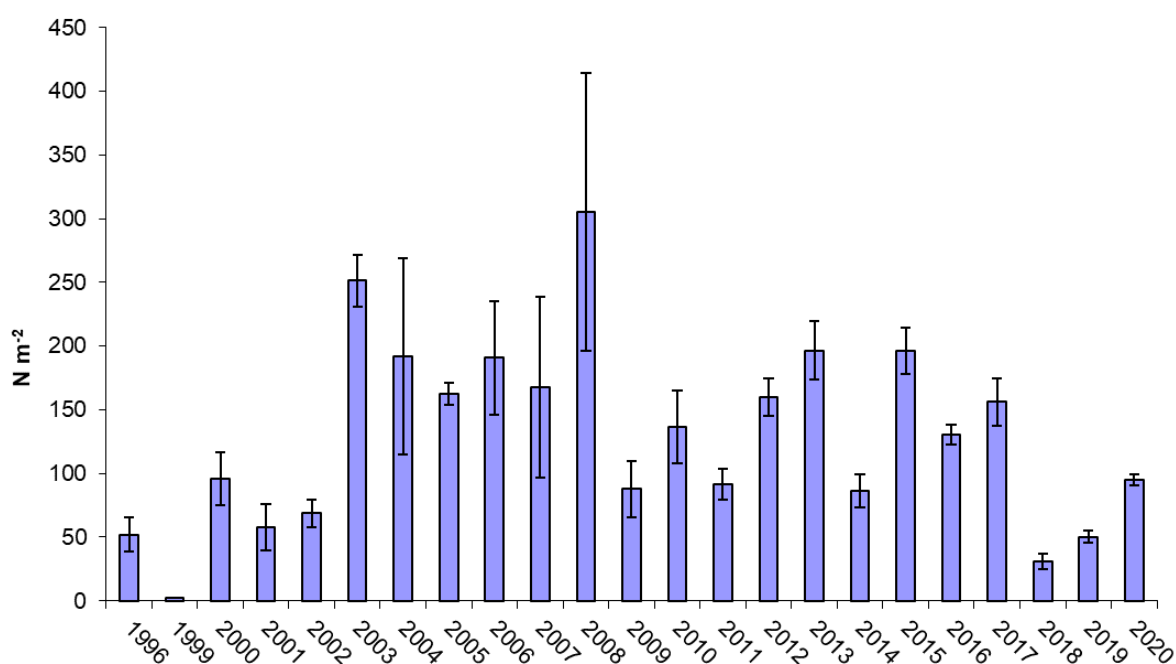
Figur 32. Gjennomsnittlige biomasser av fytoplankton (0 – 10 m) og herbivore zooplanktonarter (0 – 20 m) i Kilvatnet 1994 – 2020.

4.4 *Mysis relicta*

Prøver av mysis fra Lille Jonsvatnet i perioden 1996 – 2020 (unntatt 1997 og 1998) ga store variasjoner mellom år. De laveste tetthetene ble registrert de første årene av undersøkelsen, med et gjennomsnitt for 1996 – 2002 på 55 ± 15 (SE) ind. m^{-2} (hvilket tilsvarer $2 \pm 0,5$ ind. m^{-3}). I 1999

ble det registrert en tetthet på bare 3 ind. m⁻². Perioden 2003 – 2008 hadde meget stor tetthet (figur 33) med et gjennomsnitt på 212 ± 23 (SE) ind. m⁻² overflate ($7 \pm 0,7$ ind. m⁻³). Etter 2008 varierte tettheten mye. Gjennomsnittet for 2009 – 2020 var 118 ± 2 (SE) ind. m⁻² ($4 \pm 0,5$ ind. m⁻³). De tre siste årene, 2018 – 2020, hadde blant de laveste tetthetene i hele undersøkelsesperioden, med et gjennomsnitt på 59 ± 19 (SE) ind. m⁻² ($2 \pm 0,6$ ind. m⁻³). Den gjennomsnittlige tettheten for hele undersøkelsesperioden på 4,3 individer m⁻³, er høy sammenliknet med andre mysis-sjøer i Trøndelag. Det er bl.a. målt tettheter av *M. relicta* i Snåsavatnet på 0,2 - 2,1 individer m⁻³ og Selbusjøen på 0,4 - 2,8 individer m⁻³.

Første forsøk på å samle mysis i Store Jonsvatnet 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 Jonsvatnet 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 upubl. data). Dette tilsvarer 0,6 ind. m⁻³ og indikerer at mengden av mysis har vært langt mindre i Store Jonsvatnet enn i Lille Jonsvatnet. Det ble ikke tatt prøver av mysis i Kilvatnet.



Figur 33. Gjennomsnittlig tetthet (antall individer per m² overflateareal $\pm$ SD) av *Mysis relicta* i Lille Jonsvatnet i 1996 og 1999 – 2020.

5 Diskusjon

Utviklingen av planktonsamfunnet i de tre bassengene i Jonsvatnet ble svært forskjellig etter introduksjon av *Mysis relicta*. I Lille Jonsvatnet kollapset populasjonene av Cladocera ca. 7 år etter antatt tidspunkt for første overføring av mysis fra Selbusjøen. Denne overføringen skjedde sannsynligvis i 1978 til Kilvatnet som ligger ca. 6 km fra Lille Jonsvatnet. *Bosmina longispina* var den sterkt dominerende arten av Cladocera i Lille Jonsvatnet 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 ble 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 Jonsvatnet var biomassen av Cladocera sterkt redusert i en periode på 10 år, og de lave verdiene syntes å bli permanente. Men i 1995 begynte biomassene overraskende å øke igjen, og 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 Jonsvatnet var tettheten av mysis lav i 1996, og i gjennomsnitt for perioden 1996 – 2002 var biomassen bare en firedel av gjennomsnittet for 2003 – 2008. Det ble ikke tatt prøver av mysis i Lille Jonsvatnet før 1996, men det var godt kjent at arten var til stede 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 den nye tilbakegangen av *Bosmina longispina* og *Holopedium gibberum*. Førstnevnte har vært nesten helt fraværende i prøvene etter 1998 - 1999. *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. Tetthet av både *Daphnia* og mysis har variert en god del etter 2008, men dataene viser ikke at år med stor tetthet av mysis er korrelert med lav tetthet av *Daphnia* og omvendt. De to siste årene, 2019 og 2020, skilte seg ut med svært lav zooplanktonbiomasse. Samtidig var tetthetene av mysis blant de lavest registrerte.

Betydningen av predasjon fra fisk har ikke vært undersøkt ved langtidsstudier i Lille Jonsvatnet. En tilstandsundersøkelse av fiskebestandene i 1999 viste at både ørret- og røyebestandene da var meget små (Koksvik 2000). Mageanalyser av røye, som er den mest aktuelle planktonpredatoren, viste at mysis og *Daphnia* spp. var de viktigste byttedyrene. En ny tilstandsundersøkelse i 2020 konkluderte med at både ørret- og røyebestandene i Lille Jonsvatnet fortsatt syntes å være små (Hårsaker et al. 2021), men resultatene kunne tyde på at røyebestanden har økt noe. Mysis og zooplankton var fremdeles de viktigste byttedyrene for røye. Det kan ikke utelukkes at den reduserte zooplanktonbiomassen og mysistettheten de siste årene kan skyldes økt beitetrykk fra en større fiskebestand, men det finnes ikke god nok dokumentasjon på at det er tilfelle.

I 1998 – 1999 ble *Daphnia galeata* erstattet av *Daphnia longispina* som dominerende cladocerart i Lille Jonsvatnet. Dette er en motsatt utvikling av hva Rieman & Falter (1981) rapporterte fra en studie i Pend Oreille Lake i Idaho, hvor den rundhodete *Daphnia thorata* fantes før introduksjon av mysis, mens den spissjelmete 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 Jonsvatnet i nærvær av en stor mysispopulasjon, var svært uventet og avvikende fra kjent dokumentasjon om utvikling av *Daphnia*- populasjoner i 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 verken Store Jonsvatnet, Kilvatnet eller andre mysissjøer i området har hatt samme utviklingsforløp. Både i Store Jonsvatnet og Kilvatnet var *D. galeata* den sterkt dominerende dafnie gjennom hele undersøkelsesperioden. 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). Det er interessant å merke seg at *D. galeata* hadde en signifikant tetthetsøkning i Kilvatnet i perioden 2002 – 2018. Vi har dessverre ikke mysisdata fra Kilvatnet, men en må regne som sikkert at arten finnes der hvor overføringstunellen fra Selbusjøen munner og hvor mysis etter all sannsynlighet først ble introdusert til Jonsvatnet. I Store Jonsvatnet var det ingen signifikant trend til endring i tetthet av *D. galeata* i løpet av undersøkelsesperioden.

I løpet av 10-årsperioden med ekstremt lav biomasse av Cladocera i Lille Jonsvatnet 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 nesten 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 sjøer med introdusert mysis 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 til en viss grad de første årene av undersøkelsen i Jonsvatnet, men senere har biomassene av disse artene variert uten noen bestemt langtidstrend.

Den reduserte biomassen av *Cyclops scutifer* ble ikke varig i Lille Jonsvatnet. Over tid ble det registrert en positiv utvikling, og de siste åtte årene har biomassene ligget på et nivå like under det man hadde de første årene av langtidsserien. Et lignende forløp ble også registrert i Kilvatnet hvor Copepoda etter en lengre nedgangsperiode frem mot år 2000 deretter økte signifikant mot 2020. De siste årene har hatt biomasser på nivå med de første årene av undersøkelsen. Også her var *C. scutifer* sterkt dominerende art. I Store Jonsvatnet viste ingen arter av Copepoda signifikante endringer over tid.

Blant rotatoriene (hjuldyrene) hadde *Conochilus* sp. sterk biomassedominans i Lille Jonsvatnet de første årene av undersøkelsen, men den fikk et sammenbrudd samtidig med cladocerene og hadde meget lav biomasse i nesten 30 år. Fra 2014 hadde arten igjen en positiv utvikling og i 2019 og 2020 hadde den nest størst biomasse blant rotatoriene. Det er mulig at *Conochilus* sp. ble desimert av mysis i Lille Jonsvatnet, 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 *Kellicottia longispina* i timen. Basert på disse studiene er det rimelig å anta at nedgangen i tetthet av *K. longispina* i Lille Jonsvatnet etter 1984 også kan ha vært et resultat av økt predasjonstrykk fra mysis etter sammenbruddet av Cladocera. Den svært lave biomassen av Rotatoria i Lille Jonsvatnet 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). Økningen i rotatoriebiomasse de siste årene skjedde parallelt med biomassereduksjon hos den store og dominerende *Daphnia longispina*. Slike sammenhenger er overensstemmende med den velkjente "Size Efficiency Hypothesis" (Brooks & Dodson 1965).

Store Jonsvatnet og Kilvatnet hadde lave biomasser av rotatorier fra starten av undersøkelsen og fram til etter årtusenskiftet hvor en økning fant sted i begge lokaliteter. De samme rotatorieartene dominerte Store Jonsvatnet og Kilvatnet som i Lille Jonsvatnet, men økningen kan ikke forklares med endringer i konkurranseforhold med andre herbivore arter, slik som i Lille Jonsvatnet. Undersøkelsen gir ikke grunnlag for å vurdere endringer i predasjonstrykk fra mysis eller effekter av temperaturøkninger. Selv om algebiomassen har avtatt, kan det være at arter som er gunstige næringsobjekter for rotatoriene ha økt, men eventuelle sammenhenger her er ikke utredet.

Det registrerte sammenbruddet av cladocerer i Lille Jonsvatnet i 1985 ble ikke entydig gjenspeilet 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 cladocerene kom tilbake i 1995 – 1996. Selv om fytoplankton 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 fytoplankton i sjøer.

I Lille Jonsvatnet ble det målt en gradvis og signifikant nedgang av totalt fosfor, fra ca. 11 mg l⁻¹ i 1989 – 1990 til 3,5 mg l⁻¹ i gjennomsnitt for 2019 – 2020. Redusert næringssaltinnhold kan ha vært en hovedårsak til nedgangen i biomasse av fytoplankton gjennom undersøkelsesperioden. Ved å sammenlikne data fra et stort antall nordlige tempererte sjøer fant Mazumder (1994) en sterk positiv sammenheng mellom algebiomasse og totalt fosfor i økosystem hvor konsumentene av alger kontrolleres av predatorer. Den ekstremt lave forekomsten av store cladocerer (som er de viktigste algekonsumenterne i Lille Jonsvatnet) i 1985 -1995, indikerer et system med sterk predator kontroll av algekonsumenterne. 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 fytoplanktonbiomasse), må ha påvirket utviklingen av fytoplankton i Lille Jonsvatnet de siste 20 årene av denne langtidsundersøkelsen.

Biomasseforholdet mellom fytoplankton og herbivore zooplankton gir uttrykk for et intenst beitetrykk i Lille Jonsvatnet 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 fytoplanktonet 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 også et høyt beitetrykk (Porter 1977, Reinertsen 1982). En reduksjon av totalt fosfor ble også målt i Store Jonsvatnet og Kilvatnet i 1989 – 2020, riktignok med verdier på et lavere nivå enn i Lille Jonsvatnet. I disse delene av innsjøen har det vært en gradvis reduksjon i algebiomasse etter 1996, men ikke i samme grad som i Lille Jonsvatnet.

De store forskjellene i utvikling av zooplankton i Lille Jonsvatnet og delvis Kilvatnet, sammenliknet med Store Jonsvatnet 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 i temperatur) ofte 1 – 2 m og noen ganger opptil flere meter dypere i Store Jonsvatnet enn i Lille Jonsvatnet og Kilvatnet. Dette kan gi zooplanktonet et større vertikalt refugium for populasjonsutvikling i Store Jonsvatnet enn i de andre delene av vatnet. Utviklingstida 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. 1985). 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 Jonsvatnet 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 Jonsvatnet og Kilvatnet er mindre enn i Store Jonsvatnet. Dette kan bety at lysforholdene gir mysis muligheter for å oppholde seg og jakte i lengre tid i de øvre vannlag i Lille Jonsvatnet og Kilvatnet enn i Store Jonsvatnet når temperaturene er akseptable (lavere enn 14 – 15 °C), og i Store Jonsvatnet 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 Jonsvatnet i en kjølig sommer (maksimumstemperatur 15 °C på 1 m dyp). I den mørke delen av døgnet foretok både adulte og juvenile vertikale vandringer 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 Jonsvatnet og Kilvatnet (maks. dyp 37 m og store arealer med dyp < 30 m) kan også bidra til at mysis får enklere tilgang til zooplanktonet i disse bassengene enn i Store Jonsvatnet. Den registrerte økningen i siktedyp i Lille Jonsvatnet og Kilvatnet de senere årene kan ha virket positivt på zooplanktonets muligheter til å unngå predasjon fra mysis og hatt betydning for enkelte arters positive utvikling.

6 Oppsummering og konklusjon

I Lille Jonsvatnet skjedde et sammenbrudd av Cladocera ca. 7 år etter antatt introduksjon av mysis. Dette var ikke overraskende ut fra erfaringer fra andre sjøer i Midt-Norge så vel som fra Sverige og Nord-Amerika, men sammenbruddet var spesielt kraftig. Tilstanden med sterkt redusert biomasse ble imidlertid ikke varig. Etter 10 år med nesten totalt fravær av Cladocera, begynte artene overraskende å komme tilbake, men bare *Daphnia longispina* utviklet en permanent og relativt stor populasjon over tid. Dette er bemerkelsesverdig da *Daphnia* spp. er kjent som meget attraktive byttedyr for mysis og er dermed sterkt utsatt for nedbeiting. At Lille Jonsvatnet hadde større tetthet av mysis enn andre undersøkte lokaliteter i Midt-Norge, gjorde derfor også tilfellet meget spesielt. *Bosmina longispina* som var vanligste art før sammenbruddet av Cladocera, er fremdeles så godt som fraværende i prøvene. Biomassen av Copepoda avtok de første årene, men økte igjen signifikant, slik at biomassen de senere årene har vært omtrent på samme nivå som ved starten av undersøkelsen. *Cyclops scutifer* har hele tida vært dominerende art. Rotatoria hadde relativt stor biomasse de første årene av undersøkelsen, med *Conochilus* sp. som dominerende art. Biomassen avtok kraftig over tid og i perioden 1997 – 2013 hadde alle arter meget lav biomasse. Fra 2014 er det igjen registrert en biomasseøkning av Rotatoria.

Biomassen av fytoplankton i juni – september har gått signifikant tilbake i Lille Jonsvatnet og var i gjennomsnitt for siste 15-årsperiode 23 % av første 15-årsperiode (170 mg m^{-3} mot 741 mg m^{-3}). Kiselalger var viktigste algegruppe og utgjorde i snitt 40 % av total biomasse i 1980 – 1994 mot 20 % i 1995 – 2020. Biomassen av kryptomonader, den nest vanligste algegruppen, har også gått tilbake, men i mindre grad, og gruppen hadde i gjennomsnitt størst andel av totalbiomassen med opptil 60 % i 1995 – 2020. Gullalger, grønnalger, dinoflagellater og blågrønnalger har ikke hatt noen klar utviklingstrend. Biomasseforholdet mellom fytoplankton og herbivore zooplankton gir uttrykk for et intenst beitetrykk i Lille Jonsvatnet i de fleste år etter 1995. Verdier for totalt fosfor (tot P) har vært høyest i Lille Jonsvatnet, men alle innsjødeler har hatt en signifikant reduksjon i løpet av undersøkelsesperioden. Reduksjonen har vært størst i Lille Jonsvatnet. Totalt nitrogen (tot N) har ikke endret seg signifikant i noen av bassengene.

I Store Jonsvatnet skjedde ikke det typiske sammenbruddet i zooplanktonsamfunnet slik det er rapportert fra en rekke mysissjøer. Det har vært perioder med signifikante trender i biomasseendring, men for hele langtidsserien sett under ett, ble det kun registrert en svakt signifikant negativ utviklingstrend for Cladocera og ingen signifikant endring for Copepoda. Eneste cladocerart med signifikant negativ biomasseutvikling var *Bosmina longispina*. De aller fleste år hadde *Cyclops scutifer* størst biomasse blant copepodene. Rotatoria hadde lav biomasse i alle år fram til 2014. Deretter har det vært en betydelig økning, slik at rotatoriene har hatt en signifikant positiv utviklingstrend når en ser hele undersøkelsesperioden under ett. De fleste år har *Conochilus* sp. vært dominerende art. Det ble registrert en signifikant reduksjon i biomasse av fytoplankton både i Store Jonsvatnet og Kilvatnet i perioden med kontinuerlige data (1994 – 2020). Sammensetningen av alger var meget lik i begge innsjødeler og endret seg ikke i perioden. Kryptomonader og gullalger var gjennomgående de viktigste algegruppene. Fra 2005 har biomassen av herbivore zooplankton vært stabilt større enn av fytoplankton i både Store Jonsvatnet og Kilvatnet.

I Kilvatnet ble det registrert en kraftig biomassereduksjon av Cladocera allerede fem år etter at overføringstunellen fra Selbusjøen ble åpnet første gang. Dette gjaldt alle de tre vanligste artene *Bosmina longispina*, *Daphnia galeata* og *Holopedium gibberum*, og samlet cladocerbiomasse var i en syvårsperiode bare 2 – 14 % av tidligere gjennomsnitt. Denne tilstanden ble ikke varig. *H. gibberum* kom tilbake med variable og til dels betydelige biomasser, og de siste 20 årene er det igjen registrert økte biomasser av *D. galeata*. Men også her er *B. longispina*, som var den vanligste arten ved starten av undersøkelsen, fremdeles sterkt redusert. *B. longispina* er uten tvil taperen blant cladocerene når det gjelder biomasseutvikling i alle innsjødelene etter introduksjon av mysis. Copepoda hadde en signifikant biomassereduksjon de første 20 årene, men i perioden 2000 – 2020 økte biomassen igjen slik at den kom opp på samme nivå som da undersøkelsen startet. *Cyclops scutifer* var dominerende art alle år. Kilvatnet hadde stabilt lave biomasser av Rotatoria de første 20 årene, deretter skjedde en økning som var sterkt signifikant for perioden 2002 – 2020. *Polyarthra* sp. og *Conochilus* sp. hadde vekselvis størst biomasse.

Det ble registrert store forskjeller i planktonutviklingen i de tre bassengene i Jonsvatnet etter etablering av mysis som ny art. Noe av det som skjedde var sterkt avvikende fra tidligere publiserte funn. Mye av kunnskapen om effekter på planktonsamfunnene har vært basert på undersøkelser utført i relativt få år etter introduksjon av mysis. Den unikt lange tidsserien i Jonsvatnet har gitt interessante eksempler på langtidsendringer av planktonsamfunnene og dokumentert overraskende utviklingstrekk over tid. Resultatene viser nødvendigheten av lange tidsserier for å kunne dokumentere varige effekter av mysisintroduksjoner.

7 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.
- Bowers, J.A. & Vanderploeg, H.A. 1982. In situ predatory behavior of *Mysis relicta* in Lake Michigan. – Hydrobiologia 93: 121-131.
- 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. Longterm 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 regulerade sjöar i Sverige. – Information från Sötvattenslaboratoriet 1: 1-84.
- Grossnickle, N.E. 1982. Feeding habits of *Mysis relicta* - an overview. – Hydrobiologia 93: 101-107.
- Hårsaker, K., Davidsen, A.G., Kielland, Ø.N., Kjærstad, K., Rønning, L., Sjørnsen, A.D. & Davidsen, J.G. Ferskvannsbioologiske undersøkelser i Jonsvanet 2020. - NTNU Vitenskapsmuseet naturhistorisk rapport 2021-8: 1-91.
- 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* Loven introduction on the plankton of two mountain lakes, Sweden. – Institute of Freshwater Research Drottningholm Report: 64-74.
- Koksvik, J. 2000. Prøvefiske i Lille Jonsvatnet, Trondheim kommune. – Vitenskapsmuseet Rapp. Zool. Ser. 2000-1: 1-21.
- Koksvik, J.I. 2006. Undersøkelser av gytebestanden av røye i Jonsvatnet 2004 – 2005. – TOFA Årbok 2005 – 2006: 40-43.
- Koksvik, J.I., Reinertsen, H. & Langeland, A. 1991. Changes in plankton biomass and species composition in Lake Jonsvatnet, Norway, following the establishment of *Mysis relicta*. – American Fisheries Society Symposium 9: 115-125.
- Koksvik, J.I., Reinertsen, H. & Koksvik, J. 2009. Plankton development I Lake Jonsvatnet, Norway, after introduction of *Mysis relicta*: a long-term study. – Aquatic Biology 5: 293-304.
- 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. & 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., Koksvik, J.I. & Olsen, Y. 1985 Post-embryonic development and growth rates of *Daphnia pulex* De Geer and *Daphnia galeata* Sars under natural food conditions. – Verh. Internat. Verein. Limnol. 22: 3124-3130.
- 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.
- Mazumder, A. 1994. Patterns of Algal Biomass in Dominant Odd- vs. Even-Link Lake Ecosystems. – Ecology 75: 1141-1149.
- Næsje, T.F., Jensen, A.J., Moen, V. & Saksgård, R. 1991. Habitat use by zooplankton, *Mysis relicta*, and Arctic char in Lake Jonsvatnet, 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*. – Limnologia 33: 244-257.
- Nero, R.W. & Sprules, W.G. 1986a. Predation by three glacial opportunists on natural zooplankton communities. – Can. J. Zool. 64: 57-64.
- Nero, R.W. & Sprules, W.G. 1986b. Zooplankton Species Abundance and Biomass in Relation to Occurrence of *Mysis relicta* (Malacostraca: Mysidacea). – Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 420-434.
- 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.

NTNU Vitenskapsmuseet er en enhet ved Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet, NTNU.

NTNU Vitenskapsmuseet skal utvikle og formidle kunnskap om natur og kultur, samt sikre, bevare og gjøre de vitenskapelige samlingene tilgjengelige for forskning, forvaltning og formidling.

Institutt for naturhistorie driver forskning innenfor biogeografi, biosystematikk og økologi med vekt på bevaringsbiologi. Instituttet påtar seg forsknings- og utredningsoppgaver innen miljøproblematikk for ulike offentlige myndigheter innen stat, fylker, fylkeskommuner, kommuner og fra private bedrifter. Dette kan være forskningsoppgaver innen våre fagfelt, konsekvensutredninger ved planlagte naturinngrep, for- og etterundersøkelser ved naturinngrep, fauna- og florakartlegging, biologisk overvåking og oppgaver innen biologisk mangfold.

ISBN 978-82-8322-325-5
ISSN 1894-0056

© NTNU Vitenskapsmuseet
Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

www.ntnu.no/museum