

Bind 1; oppgaven

**Zooplanktonsamfunn
i lavlandslokaliteter i et karakteristisk
østnorsk mosaikklandskap:**



**Gradientanalyser av zooplankton og utvalgte
abiotiske og biotiske miljøfaktorer.**



**Skrevet av;
Frithjof Bård Andersen**

Forord

Denne oppgaven kom i stand i samarbeid med mine veiledere professor Dag Klaveness (Biologisk institutt, UiO) og seniorforsker Jens Petter Nilssen (Naturhistorisk Museum, Tøyen, UiO). Feltarbeidet ble utført sommeren 2009. Analysearbeid, bearbeiding og skriving er utført i nært samarbeid med veiledere, Universitetet i Oslo.

Jeg vil personlig få utdype stor takk til mine to veiledere for stor hjelp gjennom hele prosessen. Uten deres store både faglige kvalifikasjoner og felterfaring hadde det vært vanskelig å få gjennomført feltarbeidet innen forsvarlig tid.

Jens Petter Nilssens enestående aktive engasjement har vært avgjørende for fremdriften i hele prosessen med denne undersøkelsen.

Dag Klaveness takkes spesielt for å ha lagt de andministrative forholdene til rette og vært en god samtalepartner om oppgaven.

Denne oppgaven har ikke vært mulig uten god hjelp og støtte fra professor Rune Halvorsen (Naturhistorisk Museum, Tøyen, UiO) i forbindelse med gradientanalysene.

I tillegg må nevnes ansatte ved både MatNat- og Biologisk bibliotek, som har vist stor hjelp og forståelse i forbindelse med faglig veiledning og innlån fra eksterne biblioteker og fiskeforvalter Terje Wivestad ved miljøvernavdelingen, fylkesmannen i Oslo/Akershus for økonomisk støtte til kjemiske analyser i lokalitetene.

Oslo, 1. november 2010.

Frithjof Bård Andersen

Innholdsfortegnelse

	Side	
0	Sammendrag	6
1	Innledning	8
1.1	Zooplankton – strukturell sammensetning	8
1.2	Funksjonelle grupper, atferd ved næringsopptak og gruppeinndeling	9
2	Habitat, nisjer og miljøgradienter	12
2.1	Interaksjoner mellom dyreplankton og miljøvariabler	14
2.2	Dyreplanktonsamfunn som bio-indikator	16
3	Problemområde	18
3.1	Problemstilling	19
4	Materiale og metoder	19
4.1	Forskningsdesign, validitet og reliabilitet	19
4.2	Valg av prøveperiode	20
4.3	Feltmetoder	20
4.3.1	Håvtrekk og valg av prosedyrer	20
4.3.2	Vertikalfordeling av temperatur og konduktivitet	22
4.3.3	Bestemmelse av Secchidyp og vannfarge mot Secchiskiven	22
4.4	Laboratoriemetoder	22
4.4.1	Vannkjemiske prøver	22
4.5	Forklarings- og responsvariabler	24
4.5.1	Miljøfaktorer som forklaringsvariabler	24
4.5.1.1	pH	24
4.5.1.2	Alkalitet	24
4.5.1.3	Konduktivitet	24
4.5.1.4	Turbiditet	25
4.5.1.5	Fargetall	25
4.5.1.6	Totalt organisk karbon	25
4.5.1.7	Fargen mot Secchiskiva	25
4.5.1.8	Secchidyp	25
4.5.1.9	Kalsium	25
4.5.1.10	Total nitrogen	26
4.5.1.11	Total fosfor	26
4.5.1.12	Forholdet mellom N og P	26
4.5.1.13	Vanntemperaturen	27
4.5.1.14	Diversitet i lokalitetenes fiskesamfunn	27
4.5.1.15	Diversitet i zoopl., krepsdyr, vannlopper og hjuldy	27
4.5.1.16	Størrelse på lokalitetenes største dafnie	28
4.5.1.17	Størrelse på lokalitetenes minste hunn-dafnie med egg	28

	4.5.1.18 Makrofiltratorer	28
	4.5.1.19 Mikrofiltratorer	28
	4.5.1.20 Predatorer	28
	4.5.1.21 Dafnier	29
	4.5.1.22 Totalt zooplankton	29
	4.5.2 Zooplanktonarter som responsvariabler	29
	4.5.3 Zooplanktonprøver – arbeidsmetoder	29
	4.5.4 Systematiske kommentarer til dyreplanktonet	30
	4.5.5 Statistikk	36
	4.5.5.1 Statistisk fordeling	36
	4.5.5.2 Transformasjon av variabler	36
	4.5.5.3 Korrelasjonsanalyse – Kendall`s tau	39
	4.5.5.4 Gradientanalyser	39
	4.5.5.4.1 PCA-ordinasjon	39
	4.5.5.4.2 DCA – ordinasjon	40
	4.5.5.4.3 GNMDS	40
4.6	Programvare	40
4.7	Undersøkelsesområdet	40
	4.7.1 Utvalgsriterier for valg av undersøkelsesområde og lokaliteter	40
	4.7.2 Beskrivelse av undersøkelsesområdet med lokaliteter	41
4.8	Geologi	44
	4.8.1 Det sør-øst norske ”mosaikk”-landskap	44
	4.8.2 Berggrunn	44
	4.8.3 Kvartære avsetninger – marine	45
	4.8.4 Kvartære avsetninger – morene og breelvasetninger	46
	4.8.5 Forvittringsmateriale	47
	4.8.6 Torv og myrdannelser	47
	4.8.7 Fluviale avsetninger	47
4.9	Vær og klima i undersøkelsesområdet	47
	4.9.1 Været under prøveperioden	48
	4.9.1.1 Prøveperiode 1	48
	4.9.1.2 Prøveperiode 2	50
	4.9.1.3 Prøveperiode 3	51
5	Resultater	52
	5.1 Korrelasjonsanalyser	52
	5.2 Gradientanalyser	54
	5.2.1 PCA-ordinasjon	54
	5.2.2 GNMDS	58
	5.2.3 DCA-ordinasjon	60
	5.2.3.1 DCA1-aksen	65
	5.2.3.2 DCA2-aksen	65
6	Diskusjon	68
	6.1 Materiale og metoder	68
	6.2 Funksjonelle grupper – respons på endringer langs miljøgradienter	77

6.2.1	PCA	77
6.3	Artsinventar – respons på endringer langs miljøgradienter	80
6.3.1	DCA-ordinasjon, lokaliteter	80
6.3.1.1	DCA1-aksen	80
6.3.1.2	DCA2-aksen	81
6.3.2	DCA-ordinasjon, artsinventar	81
6.3.2.1	DCA1-aksen	81
6.3.2.2	DCA2-aksen	83
6.4	Diskusjon av lokaliteter med helt spesielle miljøforhold og artsinventar	84
6.4.1	PCA-ordinasjon av miljøfaktorer	84
6.4.1.1	Sæbyvann vs. Ulvenvann	84
6.4.1.2	Østensjøvann i Ås vs. Tyrifj./Holsfjorden	85
6.4.2	DCA-ordinasjon av artsinventar	87
6.4.2.1	Trollvann vs. Bondivann	87
6.4.2.2	Østensjøvann i Oslo vs. Østensjøvann i Ås	88
7	Konklusjon	89
8	Referanser	92

0 Sammendrag

I denne undersøkelsen har hensikten vært å undersøke sørøst-norske lavlandslokaliteter som ligger i et typisk mosaikk-landskap rundt Oslofjorden fra Askervannene i vest, via Jarenavann og Mæna på Hadeland i nord til Morsavassdraget og Vansjø i sør og øst.

Problemstillingen har fokusert på hvordan abiotiske og biotiske miljøfaktorer, som forklaringsvariabler, påvirker dyreplanktonssamfunnets arter og funksjonelle grupper, som responsvariabler, i ulike lokaliteter i undersøkelsesområdet. Undersøkelsesområdet er karakterisert av høy biodiversitet av pelagiske arter i et historisk godt undersøkt felt, med arter som er representative for nordlige deler av Europa.

Gjennom arbeidet med undersøkelsen har det vært lagt vekt på dyp taksonomisk inndeling av de pelagiske arter og bruk av moderne taksonomi, samt funksjonell inndeling basert på fødeinntak og -metode.

For å hente inn representative prøver er det benyttet vertikale håvtrekk med ulike maskestørrelser. Bruk av ulike maskestørrelser gjorde det mulig å kunne vurdere informasjoninnholdet i håvtrekkene med basis i hvordan ulike maskestørrelser selektivt fanger dyreplankton.

Prøveperiodene ble forsøkt lagt slik at det var mulig å hente representative prøver fra dyreplanktonssamfunnets naturlige suksesjon fra begynnende termal stratifisering etter vårsirkulasjonen, til mer homogene temperaturforhold i vannmassene etter høstsirkulasjonen. I alt ble 34 lokaliteter og en rekke abiotiske og biotiske forklaringsvariabler valgt.

Det er hentet inn informasjon om lokalitetenes fiskesammfunn, tatt vannkjemiske prøver og tatt vertikale temperatur og konduktivitetsprofiler i sirkulerende sjikt gjennom hele prøveperioden fra juni til oktober 2009. I tillegg er det lagt vekt på å lese av innsjøens farge etter Strøms (1943) fargeskale mot Secchiskiva, for å vurdere fargen i relasjon til trofegrad og humuspåvirkning.

Denne undersøkelsen har også lagt vekt på å identifisere og studere dyreplanktonssamfunnets struktur, diversitet og innhold av indikatorarter, som forklaringsvariabler, for å diskutere lokalitetenes miljøforhold/miljøgradienter.

På grunn av at undersøkelsesområdet har en naturlig edafisk og antropogen ”mosaikkstruktur” var det å anta at ulike miljøfaktorer kunne gjenspeile lokalitetenes dyreplanktonssamfunn og artsinventar.

For å undersøke dette ble det valgt å benytte gradientanalyseteknikker og korrelasjonsanalyser for å finne og analysere signifikante sammenhenger og mulige forklaringsmønstre mellom forklaringsvariabler og responsvariabler.

PCA-analyser er benyttet for å studere lokalitetenes komplekse underliggende miljøgradienter. PCA-ordinasjon gjorde det mulig å undersøke strukturen i slike komplekse miljøgradienter, og se hvordan ulike lokaliteter plasserer seg i forhold til disse.

DCA-ordinasjon er benyttet for å undersøke hvordan artene utvikler optima langs de underliggende komplekse miljøgradientene, og var å anta kunne beskrive arts sammensetningsgradienten i relasjon til eller respons på miljøgradienten.

Resultatene fra undersøkelsen viser bl.a at flere miljøfaktorer grupper signifikant sammen og bidrar signifikant til PCA-aksene. Analysene viser videre at lokalitetenes trofegrad og edafiske plassering i landskapet synes å samvariere med disse miljøfaktorene.

DCA-analysene viser at artssammensetnings-gradientene synes å samvarierte med de komplekse underliggende miljøgradientene. Dette illustreres gjennom hvordan ulike indikatorarter fordeler sine optima langs DCA-aksene, på en slik måte at det er mulig å studere endringer i miljøfaktorer.

PCA- og DCA-analysene synes å vise at det er to hovedgradienter i materialet, som gjenspeiler artssammensetnings-gradienter og hvordan lokalitetene plasserer seg i aksediagrammene.

Hovedgradienten (hovedaksen) synes å være en kompleks miljøgradient som går fra elektrolyttrike forhold med høye verdier for pH på den ene aksesiden, og mot mer elektrolyttfattige, sure og humøse forhold, som ser ut til å stimulere artsdiversitet i dyreplanktonsamfunnet, langs den andre aksesiden.

Den andre gradienten (langs andreaksen) er mer uklar å tolke, men ser ut til å bestå av miljøfaktorer som bestemmer trofigrad. Aksen går fra økologiske forhold med stort sikteyp på den ene aksesiden og mot høyere verdier for Tot-P, Turbiditet og Vanntemperatur på den andre aksesiden.

DCA-analysene viser i stor grad at indikatorarter på trofigrad, responderer på disse gradientene med å vise optima langs DCA-aksene, og dette synes å være forenlig med de komplekse miljøgradientene.

Undersøkelsen viser at lokaliteter som har samme trofigrad er mer like enn lokaliteter med ulik trofigrad, og generelt at lokaliteter som ligger nær hverandre er mer like. Materialet inneholder også lokaliteter som selv om de har ganske lik trofigrad, viser seg svært ulik langs både PCA- og DCA-aksene. Eksempler på dette er Østensjøvann i Oslo og Østensjøvann i Ås. Slike store ulikheter med hensyn til artsinventar i relasjon til miljøgradienter, gir interessante muligheter for økologiske tolkninger og videre studier som kan generere ny viten.

1. Innledning

1.1 Zooplanktonsamfunn – strukturell sammensetning

Zooplankton i ferskvann består av protister (en-cellede organismer) og metazoer (flere-cellede organismer) (Hutchinson 1967). Zooplankton (dyreplankton) som er sekundærprodusenter (eller primærkonsumenter), representerer et avgjørende trofisk ledd mellom fytoplankton (primærprodusenter) og tertiærprodusenter (eller sekundærkonsumenter) som fisk (Rawson 1939, Lindemann 1942, Hutchinson 1967, Brönmark & Hansson 2005, Lampert & Sommer 2007). Ved lav fiskepredasjon dominerer ofte Entomostraca (småkrepsdyrene) dyreplanktonet med gruppene cladocerer (vannlopper) og cyclopoide og calanoide Copepoder (hoppekreps). I tillegg er arter innen rotatorier (hjuldyr) vanlige i mange innsjøer, spesielt der hvor fiskepredasjonen er intens. Dette gjelder framfor alt hvor det er pelagiske karpefisk som for eksempel mort (Brönmark & Hansson 2005, Lampert & Sommer 2007).

De fleste artene i et dyreplanktonsamfunn har en maksimal kroppsstørrelse fra ca. 0,1 (mange vanlige hjuldyr) til 3,0 mm. (Porter 1977, Økland 1983). Innen vannloppene reproducerer vannlopper for det meste parthenogenetisk (aseksuelt) gjennom det meste av året. Når forholdene ligger til rette for det med hensyn til temperatur, næringstilgang og lys, gir en slik reproduksjonsstrategi stort potensial for rask populasjonsvekst på grunn av kort generasjonstid. Planktoniske hjuldyr reproducerer også aseksuelt, har kort livssyklus og et enda større potensiale for rask populasjonsvekst (Allan 1976). Hos hjuldyrene tar utviklingen av egget (aseksuelt) fram til klekking om lag tre dager ved 10° C, men bare en dag ved 25° C (Hutchinson 1967). Under optimale forhold utvikles (aseksuell) modenhet i løpet av dager og en ny generasjon, på opp til 25 nye individer, er født i løpet av en til tre uker (Kalff 2003). Hoppekrepsene har derimot lavere vekstpotensial fordi de har seksuell reproduksjon, vokser saktere enn dafniene og har lengre generasjonstid (Allan 1976).

Selv om mange vannlevende organismer har høy spredningskapasitet, fungerer likevel innsjøer som ”øyer” omgitt av spredningsbarrierer. Slike avgrensede økosystemer egner seg godt til økologiske studier og statistiske analyser. Studier av dyreplanktonsamfunn kan derfor bl.a. gi informasjon om miljøtilstanden i vann og vassdrag. Gjennom fokusering på dyreplanktonsamfunnets sammensetning av indikatorarter (Sladeček 1973), deres relative frekvens i forhold til andre arter, den totale artsdiversitet og størrelsen på individene, er det mulig å oppdage miljøendringer og/eller spredning og lokal utdøing av arter. På kortere sikt bestemmer abiotiske miljøvariabler, næringstilgang og predasjon dyreplanktonsamfunnets utvikling.

I studiet av dyreplanktonsamfunn, som i denne oppgaven, er det naturlig å velge innsjøen som avgrensning (Kling et al. 2000, Soranno et al. 2009). Artenes geografiske utbredelse er bestemt av spredningsveier, geografiske barrierer og spredningsmekanismer (Ekman 1904, Hutchinson 1967). Viktig er også de respektive artenes miljøkrav (tåleransgrenser), som kan hindre nyetablering i lokaliteter.

Det synes i hovedsak å være tre faktorer som kan endre sammensetningen og dominansen innen dyreplanktonsamfunn. Dette er forsuring/kalking, eutrofiering og fiskepredasjon (Aagaard et al. 2002, Brönmark & Hansson 2005). Både fytoplankton (planteplankton)- og

dyreplanktonsamfunn viser kraftige sesongvariasjoner gjennom året (Hutchinson 1967). Mange larvestadier og kompliserte livssyklus hos flere arter hoppekreps, gjør kartleggingsarbeid av samfunnets struktur og sammensetning vanskelig når denne gruppen skal inkluderes (Økland 1983, Brandrud 2002). Studier viser imidlertid at sammensetningen i dyreplanktonsamfunn er stabile over tid, med mindre det ikke blir utsatt for betydelige endringer i miljøvariabler knyttet til langvarige klimaendringer eller økologisk stress (Pejler 1975). Videre viser studier at krepsdyrsamfunn varierer mer mellom lokaliteter, enn innen lokaliteten gjennom året. Hjuldyr-populasjonene er derimot mer variable over tid (Kratz et al. 1987).

Normalt er det få arter til stede samtidig i det limniske området (de øvre frie vannmasser med unntak av littoralsonen). Et tilfeldig dyreplanktonsamfunn består gjerne av 1-3 arter hoppekreps, 3-5 arter vannlopper og minst 2-4 arter hjuldyr (Pennak 1957). Mengden (biomassen) på et gitt tidspunkt viser som regel sterk dominans av en art, middels forekomst av en annen, mens resten av artene viser lav forekomst (f.eks. MacArthur 1960). Forekomsten av dyreplankton og den horisontale fordelingen bestemmes i stor grad av innsjøens gjennomstrømningsforhold, som ofte fører til en ujevn fordeling (Huitfeldt-Kaas 1906). Den vertikale fordelingen bestemmes derimot av flere faktorer som; termal stratifisering, strømningsforhold, fødetilgang, lysforhold og en mer eller mindre regelmessig døgnbevegelse (migrasjon) i vertikalretningen (Hutchinson 1967). I dype sjøer med klart vann og lite fytoplankton (oligotrofe innsjøer), styres dyreplanktonets døgnbevegelser i vertikalretningen hovedsaklig av lyset. Enkelte dyreplanktonarter tilbakelegger inntil 20-50 m to ganger i døgnet. I uklare sjøer er vandringenes amplitude mindre. Slike vertikale døgnvandring er påvist hos vannlopper, hoppekreps, hjuldyr og hos svevemygglarven *Chaoborus* spp. (Økland 1983).

1.2 Funksjonelle grupper, atferd ved næringsopptak og gruppeinndeling

Uttrykk som biologisk mangfold eller biodiversitet blir ofte brukt synonymt med artsmangfold eller artsdiversitet. Det er vanlig å skille mellom tre nivåer av biologisk mangfold eller diversitet: innen arter (genetisk diversitet), mellom arter (artsdiversitet) og mellom økosystemer (økosystemdiversitet). Det finnes også andre tilnærminger, som funksjonell diversitet, som tar hensyn til artenes økologiske funksjoner og interaksjoner mellom arter (konkurranse, predasjon m.v.) for å karakterisere næringsnett, nøkkelarter, indikatorarter og funksjonelle grupper (grupper av funksjonelt nærstående arter) (Schartau et al. 1997). Det foreligger flere tilnærminger til inndeling av dyreplanktonsamfunn i funksjonelle grupper (Gliwicz 1969, 1974, Nilssen 1976, Porter 1977, Geller & Müller 1981, Økland 1983, Schartau et al. 1997, Monakov 2003). Felles for tilnærmingene er at oppdelingen tar utgangspunkt gruppenes/artenes preferanse for fødepartikkelens størrelse og deres kapasitet til å håndtere disse.

Schartau et al. (1997) deler zooplanktonplanktonsamfunnet opp i funksjonelle grupper med bakgrunn artenes preferanse for valg av fødepartikkelstørrelse, som angitt i tabell 1. Her skilles det mellom mikrofiltratorene, makrofiltratorene, omnivore gripere og carnivore gripere (rovformer/predatorer).

Tabell 1. Tabellen viser inndelingen av zooplankton i funksjonelle grupper med bakgrunn i størrelse på fødepartikkel/byttedyr som kan håndteres (Gliwicz 1969, Nilssen 1976, Schartau et al.1997).

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

Data fra 21 innsjøer i Oslo og Akershus (Lyche 1984) viste at i et naturlig og relativt upåvirket dyreplanktonsamfunn er alle funksjonelle grupper til stede samtidig, men med en relativt større andel makrofiltratorer og omnivore gripere enn av mikrofiltratorer og carnivore gripere/rovformer/predatorer. Undersøkelsen viste videre at ved økende grad av eutrofiering og fiskepredasjon, økte andelen av mikrofiltratorer, samtidig som andelen store makrofiltratorer og rovformer/predatorer gikk ned/tilbake (Lyche 1984, Schartau et al.1997).

Dafnier og flere arter hoppekreps samler opp partikulært organisk stoff, alger, bakterier og detritus gjennom et finmasket nett på filtreringsorganet. Generelt skiller ikke filtratorer mellom partikler på bakgrunn av størrelse, form eller tekstur, selv om det finnes en øvre og en nedre håndteringsgrense. De fleste filtratorer kan håndtere partikler fra 0,8 μm og større, noe som betyr at alle små arter av fytoplankton er tilgjengelig som føde (Porter 1977). Den øvre partikkelgrensen er direkte relatert til filtratorens kroppsstørrelse (Burns 1968). Store planktoniske dafnier kan filtrere ut, spise og fordøye runde partikler på opptil 45 μm (Porter 1977, Nadin-Hurley & Duncan 1976). Alger som fester seg ("clogger") på dafniens filtreringsorganer blir avvist av kloa nederst på abdomen. Alger som ikke kan håndteres er gjerne store celler med fast cellevegg og pigger/utvekster som øker den effektive størrelsen. Mindre alger som danner store kolonier er også lite håndterbare (Porter 1977). Studier viser at når filtratorer får rikelig tilgang på ulike typer alger, som alle har håndterbar størrelse og form, velges algene ut på bakgrunn av smak og antall. Det fordøyes flest alger av den størrelsesklassen som er i flertall. Munndelene avviser alger som enten "clogger" eller er giftige (smak) (Poulet 1973, Wilson 1973, Berman & Richman 1974, Friedman & Stricker 1975, Boyd 1976).

Geller & Müller (1981) deler vannloppene opp i effektive bakteriespisere, mindre effektive bakteriespisere og makrofiltratorer, på bakgrunn av morfologiske studier av artenes ulike filtreringsorganer og hvilken kapasitet organet genererer. I dette studiet går det fram at det er et betydelig overlapp mellom ulike artenes kapasitet til å filtrere ut en og samme partikkelstørrelse. Både *D. brachyurum* (effektiv bakteriespiser) og *H. gibberum* (makrofiltrator) kan i prinsippet filtrere ut samme fødepartikkel (størrelse og form) (Geller & Müller 1981).

Gripeatferd benyttes av de fleste hoppekrepsene og noen vannlopper. De angriper og fanger/griper store alger med robuste munnleder (strukturer som er lite effektive til å håndtere små alger/partikler). Noen hoppekreps kan skifte fødestrategi avhengig av fødens tilgjengelighet og størrelse. Store alger fanges/gripes av munnledene, mens små filtreres fra vannmassene gjennom et filtreringsorgan på forlemmene (Mullin 1963, McQueen 1970, Lam & Frost 1976). Noen gripere (hoppekreps) kan også tilpasse store partikler gjennom å dele disse opp i mindre deler (kjeder/ kolonier av diatomeer) (O'Connors et al. 1976). Eutrofe lokaliteter har gjerne et større og mer variert tilbud på fødepartikler enn meso- og oligotrofe lokaliteter. I eutrofe lokaliteter kan filtratorer i større grad velge de minste og best fordøybare fødepartiklene. I næringsfattigere lokaliteter må filtratorene derimot tilpasse seg en strategi som innebærer at alle håndterbare fødepartikler må benyttes for å dekke næringsbehovet. Både mikro- og makrofager (hjuldyr) velger/avviser fødepartikler gjennom bruk av kjemo- og mekanoreseptorer (Monakov 2003). Hovedføden for planktoniske arter innen slektene Daphniidae, Bosminidae, Sididae og Holopediidae er fytoplankton, detritus, bakterier, protozoer og små hjuldyr. Gjennom vår-, sommer- og høstsuksesjonen foregår det en konstant rotasjon innen planteplanktonsamfunnet med hensyn til hvilke arter som til en hver tid er dominante. Denne suksesjonen følges parallelt av toppe i bakteriesamfunnet, endringer i detritus sammensetningen og tilstedeværelsen av protozoer. Det synes derfor å være en adaptiv fordel for planktoniske dyreplanktonarter å være generalister (Monakov 2003). Generelt er det en positiv korrelasjon mellom kroppsstørrelse og størrelse på fødepartiklene som kan fordøyes (Burns 1968).

Organisk detritus spiller en viktig rolle som føde for planktoniske krepsdyr. Detrituspartiklene er derimot av ustabil natur, fordi de til enhver tid er under mikrobiell nedbrytning og endring i trofisk verdi. Monakov (2003) viser til at krepsdyr vokser raskere når føden består av detritus, enn om den består av alger. En viktig næringskomponent ved organiske detrituspartikler er innholdet av bakterier, som mange krepsdyr er i stand til å skille ut selektivt. Dette er arter som *Diaphanosoma brachyurum*, *Chydorus sphaericus* og *Daphnia cucullata* (Geller & Müller 1981). Hvor effektive filtratorer planktoniske krepsdyr er, ser ut til å være avhengig av flere miljøvariabler (temperatur, lys, pH mv.) like mye som filtratorens kroppsstørrelse, konsentrasjonen av tilgjengelige fødepartikler og primærproduksjon (Węglenska 1971, Kibby 1971).

Det er funnet at filtreringsraten (angitt i volummål per tidsenhet) hos krepsdyr er invers proporsjonal med algekonsentrasjonen. Maksimum filtreringsrate observeres når algekonsentrasjonen er minimal. Ved naturlige algekonsentrasjoner, på fra 2 til 7 g/m³, er filtreringsraten for krepsdyr beregnet til fra 4 til 15 ml/individ per dag (Monakov 2003). Det ser ut til at krepsdyr er i stand til å regulere filtreringsraten avhengig av konsentrasjonen av tilgjengelig næring, noe som synes å være en selektiv adaptasjon. Krepsdyrene reduserer filtreringsraten når konsentrasjonen av næringspartikler (alger) er høy, for derigjennom å spare energi (Monakov 2003). Undersøkelser antyder også at krepsdyr som lever i tempererte lokaliteter, reduserer filtreringsraten når vanntemperaturen ligger i intervallet 22-24° C (Lampert 1977, Monakov 2003).

Svevemygglarven *Chaoborus* finnes i de frie vannmassene/pelagialen om natten (står i dypet om dagen), der den jakter på dyreplankton (Sæther 1972). Som en del av innsjøens dyreplanktonsamfunn defineres den som en carnivor griper.

Også hjuldyr kan defineres som predatorer/carnivore gripere. Nandin & Sarma (2005) beskriver hvordan både *Asplanchna priodonta* og *Asplanchnopus multiceps* predaterer på både hjuldyr og vannlopper.

Med bakgrunn i denne gjennomgangen, som antyder at artenes selektive preferanse for ulike fødepartikkelstørrelser er tilpasset økologiske forhold (trofiforhold) i hver enkelt hjemmelokalitet og at det synes å være stor overlapp i filtreringskapasitet mellom ulike arter i et og samme dyreplanktonsamfunn, så er det i denne undersøkelsen valgt å definere funksjonelle grupper, makrofiltratorer, mikrofiltratorer og predatorer som angitt i tabell 2 under (Nilssen 1976, Nilssen pers. medd. 2010).

Tabell 2. Tabellen viser hvordan inndelingen i funksjonelle grupper er definert i denne oppgaven (basert på Nilssen 1976, Nilssen pers. medd. 2010).

Funksjonell gruppe	Familier/Arter
Mikrofiltratorer/+ gripere	Rotatoria spp., Bosmina longirostris, Nauplie larver (calanoide og cyclopoide), Copepodittstadier (I-V) (calanoide og cyclopoide)
Makrofiltratorer/+ omnivore gripere/+ gressere	Daphnia spp., Andre Cladocera spp., Copepoda calanoida spp.
Predatorer/+ carnivore gripere	Leptodora kindti, Bythotrephes longimanus, Heterocope appendiculata, Copepoda cyclopoida, Asplanchna spp., Asplanchnopus multiceps, Chaoborus spp.

Av tabell 2 går det fram at de respektive funksjonelle gruppene består av ulike arter med ulike tålegrenser for abiotiske og biotiske miljøvariabler. En slik inndeling gjør det vanskeligere å forutsi gruppens samlede responser på endringer i miljøvariabler (langs underliggende komplekse miljøgradienter), enn om gruppens arter viste samme respons på endringer.

2 Habitat, nisjer og miljøgradienter

Leveområdet for en organisme kan betegnes som et habitat hvor innenfor hver enkelt art inntar en økologisk nisje. Den økologiske nisjen representerer summen av alle abiotiske og biotiske komponenter som en art er avhengig av for å kunne overleve, vokse og reproducere (Hutchinson 1957, 1967). Ofte er det overlapp mellom nisjer, noe som kan gi rom for sameksistens av mange arter innenfor samme habitat. Arter som defineres som generalister spiser gjerne mange forskjellige byttetyper, har store nisjebredder og kan derfor raskt tilpasse seg en smalere nisje. Alle arter har spesifikke ressursbehov og økologiske tålegrenser. Det er vanlig å skille mellom *fundamentale* og *realiserte* nisjer (Begon et al. 2006), hvor den fundamentale nisjen er det området en art inntar uten påvirkning og konkurranse fra andre arter. Realisert nisje er derimot den nisjen arten inntar når den må konkurrere med andre arter.

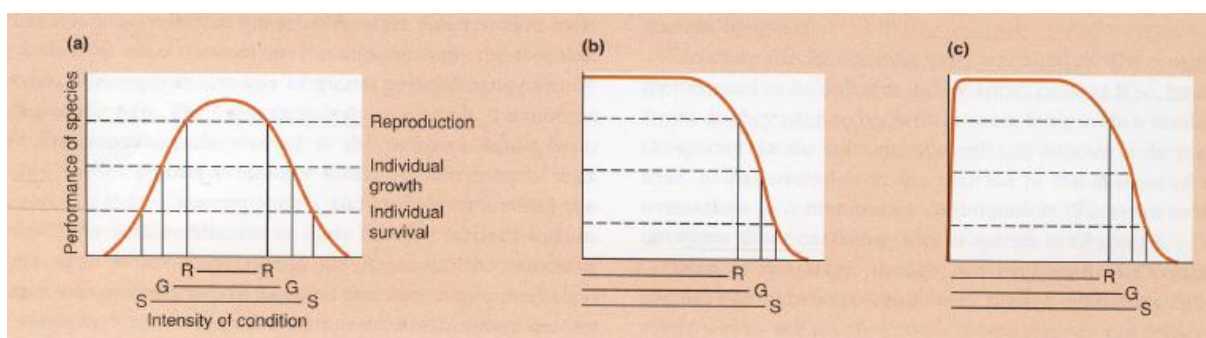
Hvis habitatet inneholder få arter fører dette til mindre konkurranse og større realiserte nisjer for de respektive arter (Begon et al.2006).

Halvorsen et al. (2009) gir et teoretisk grunnlag til en tilnærming mellom miljøfaktorer og analysen av komplekse miljøgradienter. Her vises det til at i naturen er variasjonen i miljøfaktorer delt opp både i diskrete (gradvise) og kontinuerlige faktorer. Miljøfaktorene varierer på ulike skalaer i tid og rom (ulike målestokker/enheter) over hele spektere (fra millimeter- til kontinentsskala) og det finnes ingen klare grenser mellom mikro- og makroskala. Mange enkeltmiljøfaktorer (økologiske gradienter) varierer sammen og danner komplekse miljøgradienter. Betydningen av begrepet ”gradient” innenfor feltet gradientanalyseteknikker henviser til endringer (i tid og rom) i ”noe”. Whittaker (1967) skiller mellom flere typer gradienter. Økologiske gradienter handler om endringer i miljøvariabler/faktorer, som for eksempel pH, temperatur, fosfor, nitrogen mv., langs en miljøgradient, mens ko-økolinier beskriver gradvise endringer i artssammensetning langs miljøgradienter. Underliggende latente komplekse miljøgradienter består av flere enkeltvise miljøgradienter og beskriver parallelle endringer i flere miljøgradienter samtidig. En økoklin beskriver således den parallelle, mer eller mindre, gradvise variasjonen i artssammensetning og miljøfaktorer langs komplekse miljøgradienter. Halvorsen et al. (2009) viser videre til at organismene responderer på det totale miljøet som omgir dem, fordi miljøfaktorer virker på organismene i kombinasjon og ikke som enkeltfaktorer. Det betyr at organismene forholder seg til komplekse miljøgradienter, ikke til enkeltmiljøfaktorer. Tiltross for at mange ulike miljøvariabler kan ”forklare” (i statistisk forstand, det vil si predikere en signifikant andel av variasjonen i en statistisk modell) variasjonen i artssammensetningen i naturen (variasjon langs en artssammensetninggradient), gjør sterk samvariasjon (interkorrelasjon) mellom enkeltvariabler at det meste av denne ”forklarbare” artssammensetningvariasjonen vanligvis kan tilbakeføres til en, to eller et fåtall komplekse miljøgradienter (statistisk forklarbarhet er ikke det samme som en årsak og virkning relasjon). En prediktorvariabel som forklarer en signifikant mengde variasjon i en statistisk forklaringsmodell, kan være korrelert med en årsaksfaktor uten selv å være den egentlige årsaken til variasjonen i responsvariabelen (Halvorsen et al. 2009).

Gjennom evolusjonen har ulike arter tilpasset seg et liv innenfor begrensede toleranseområder langs komplekse miljøgradienter. Artenes respons på/eller forventet forekomstsannsynlighet og antall langs en kompleks miljøgradient (med standard størrelse) følger gjerne en klokkeformet kurve. Kurvens utstrekning viser artens toleranseområde og kurvetoppen hvor arten har sitt optimale miljø innenfor den komplekse miljøgradienten. Artenes respons på viktige komplekse miljøgradienter er i stor grad individualistisk. Noen arter viser likevel samvarisjonsmønstre på avhengighetsforhold mellom arter langs en gradient fra mutualisme, kommensalisme, parasittisme og til amensalisme. Det finnes flere betingelser for at en art skal kunne finnes på et gitt sted. Stedet må ligge innenfor det geografiske utbredelsesområdet, ligge innenfor artens toleranseområde for regionale- (klimatiske) og lokale- miljøfaktorer og i tillegg ikke hindres fra å forekomme på stedet som følge av negative interaksjoner fra andre arter. Variasjonen i artssammensetning kan i naturen være diskontinuerlig (trinnvis) over klare grenser i miljøvariasjon. Oftest er sammensetningen likevel kontinuerlig (gradvis) langs

kontinuerlige miljøgradienter. Nøkkelarter (indikatorarter) kan ha skarpe toleransegrenser og dermed vise store endringer i forekomstsannsynlighet og antall over korte geografiske avstander, forårsake sammenfall av forekomstsgrenser for flere (andre) arter og relativt tydelige diskontinuiteter i artssammensetning, også når miljøvariasjonen er gradvis (Halvorsen et al. 2009).

Denne gjennomgangen viser etter min mening, at økologiske nisjer i stor grad gjenspeiler komplekse miljøgradienter, hvor den enkelte arts/individets suksess bestemmes av dens tålegrenser for abiotiske og biotiske miljøvariabler/faktorer. Figur 1 er hentet fra Begon et al. (2006) og illustrerer organismenes respons ("performance of species") på underliggende miljøvariabler (langs x-aksen), og hvordan tålegrenser langs miljøgradienten kan knyttes til organismenes suksess (overlevelse, vekst og reproduksjon) langs y-aksen.



Figur 1. Figuren viser kurver som illustrerer hvordan effekten av miljøgradienter påvirker arters/individets/organismers overlevelse (survival = S), vekst (growth = G) og reproduksjon (reproduction = R). (a) viser hvordan ekstreme forhold langs miljøgradienten (i begge ender) fører til død, mens mindre ekstreme forhold hindrer vekst. Bare ved optimale forhold er organismen i stand til å reproducere. (b) viser at responsen er dødelig bare ved eksponering for ekstreme høye verdier langs miljøgradienten. Relasjonene mellom overlevelse, vekst og reproduksjon er ellers som i (a). (c) er lik (b), men også at organismen er helt avhengig av at "ressursen" langs miljøgradientaksen er til stede i et minimum, for å kunne eksistere/overleve. (Begon et al. 2006).

2.1 Interaksjoner mellom dyreplankton og miljøvariabler

En lang rekke studier viser at det er mange og komplekse interaksjoner mellom dyreplankton og abiotiske og biotiske miljøvariabler. Gulati et al. (1990) viser til at forekomsten av arter i et dyreplanktonsamfunn er bestemt av både abiotiske miljøvariabler (temperatur og vannkjemi) og biotiske interaksjoner mellom konkurranse og predasjon. En studie av Wærvågen et al. (2002) mener at fire hovedfaktorer i all hovedsak bestemmer fordeling og suksess hos dyreplanktonarter i ferskvann. Dette er abiotiske parametre, innsjøens produktivitet, interspesifikk konkurranse og predasjon. Wærvågen et al. (2002) mener at det finnes et hierarki av faktorer som påvirker ulike arter på ulike måter. "The size-efficiency" - hypotesen forutsier at storvokste dyreplanktonarter vil være overlegne under fravær av invertebrate predatorer (McQueen et al. 1986, Gilwicz 1990, 2005). Ettersom terskelen for energi-inntak knyttet til vedlikehold av populasjonen vanligvis er lavere hos hoppekreps enn hos vannlopper (Lampert & Muck 1995) er det å anta at hoppekreps vil dominere dyreplanktonsamfunn i oligotrofe lokaliteter. Ved eutrofiering vil derimot konkurransemønstrene endre seg mellom herbivore arter. Vanligvis vil slike endringer være til fordel for

vannloppene, samtidig som at antallet av calanoide hoppekreps holdes lavt (McNaught 1975, Lampert & Muck 1995). Wærvågen et al. (2002) har sett på relasjoner mellom Ca og ulike dafniearter. Her ble det funnet at sannsynligheten for at *Daphnia longispina* var til stede, økte når innsjøen hadde høyt Ca-innhold samtidig som predasjonstrykket fra fisk var lavt. Mindre dafniearter, som *D. galeata* og *D. cristata*, så ut til å fylle andre nisjer med hensyn til disse to miljøparametrene. *D. galeata* så ut til å ha større toleransegrense for Ca-gradienten, men forsvant gjerne fra innsjøer med lav pH. Forekomsten av *D. cristata* så derimot ut til å øke ved lave verdier for Ca og pH, samtidig som det var et høyt predasjonstrykk fra fisk. En annen vannloppeart, *Holopedium gibberum*, foretrekker lavproduktive habitater hvor Ca innholdet er lavt (Hamilton 1958, Hessen et al. 1995a, Wærvågen et al. 2002). En annen liten Ca-krevende art, *D. cucullata*, forekommer gjerne i høyproduktive (hypereutrofe) habitater hvor fiskepredasjonen er høy. De fleste hoppekreps ser ut til å stille mindre krav til Ca-innholdet i vannet enn vannloppene (Wærvågen et al. 2002, Nilssen & Wærvågen 2003a).

Pennak (1957) mener at det er uvanlig å finne mer enn en art av samme slekt ("genus") i et limnisk habitat på et gitt tidspunkt. Til tross for at artenes populasjonsstørrelser øker og synker gjennom den årlige suksesjonen, er dyreplanktonsamfunnet likevel til en hver tid, dominert av en art hoppekreps, en art vannloppe og en art hjuldyr. Under forutsetning av adekvate innsamlingsprosedyrer vil resultatene fra en typisk innsjø vise at i gjennomsnitt vil 80% av hoppekreps-, 78% av vannloppe- og 64% av hjuldyr-artene tilhøre en dominant art. Pennak (1957) tolker nisjebegrepet fra et limnisk ståsted, hvor han mener at artene i et dyreplanktonsamfunn ikke bare må tilpasse seg nisjer knyttet til horisontale miljøvariabler, men også vertikale.

Hall & Threlkeld (1976) beskriver vertikale (limniske) miljøgradienter som enkle sett i forhold til terrestre. En limnisk vertikal miljøgradient består gjerne av parametre knyttet til lys, temperatur og vannkjemiske variabler. Hall & Threlkeld (1976) mener at når innsjøen har en stabil termal stratifisering, så består det vertikale rommet fra overflaten og ned til bunnen av fem ulike habitat; øvre og nedre epilimnion, metalimnion, hypolimnion og et bunn-nært habitat hvor hvert habitat er karakterisert av unike temperatur-, lys- og næringsforhold. Aagaard et al. (2002) mener at det er særlig tre miljøvariabler, forsuring/kalking, eutrofiering og fiskepredasjon, som kan endre artssammensetning og artsdominans i et dyreplanktonsamfunn. En rekke dyreplanktonarter viser seg følsomme for lave pH-verdier, og antallet øker med økende grad av forsuring. Blant dafniene finnes de mest følsomme artene. Disse får store problemer ved pH < 5,5 og ved pH = 5,0 er stort sett alle forsvunnet (Nilssen & Wærvågen 2002). Et unntak synes å være i lokaliteter hvor humusinnholdet (TOC) er høyt. I slike miljøer kan enkelte dafniearter tolerere pH < 5,0 (Hessen et al. 1990). Andre vannloppearter som får problemer ved lave pH-verdier er *Bosmina longirostris* (Melo & Hebert 1994) og *Ceriodaphnia* spp. (spesielt *C. pulchella*; Nilssen pers.medd). Blant de cyclopoide hoppekrepsene forsvinner *Cyclops scutifer* og *Mesocyclops leuckarti*, som ellers er både vanlige og dominante, ved pH < 5,0. Blant calanoide hoppekreps ser *Heterocope appendiculata* ut til å vise liten toleranse for lave pH-verdier (Nilssen & Wærvågen 2003a). Videre viser Aagaard et al. (2002) til at artsmangfoldet øker ved moderat eutrofiering, men avtar raskt når forholdene blir ultraeutrofe/saprobe. Effekten av økende eutrofiering blir

særlig synlig på dyreplanktonsamfunnet når effekten kombineres med endringer i beitetrykk fra fisk og invertebrate predatorer (Hessen et al. 1995a). Ved hypereutrofe forhold er det vanlig at oksygenkonsentrasjonen i hypolimnion varierer gjennom sesongen. Ikke sjelden dannes anaerobe forhold i dyplagene, noe som fører til at kaldtvanns tilpassede dyreplanktonarter mister leveområdet. *Cyclops scutifer* og flere dafniearter er følsomme for lave oksygenkonsentrasjoner. Karakteristisk for dyreplanktonsamfunn som er eksponert for eutrofe forhold, oksygenvinn i hypolimnion og med høyt beitetrykk fra fisk, er at mindre dyreplanktonarter overtar for større (følger den såkalte: "Size-Efficiency Hypothesis"; se Hall & Threlkeld (1976). Den relative mengden av hjuldyr øker, *B. longispina* erstattes av *B. longirostris* og arter innen *Ceriodaphnia* spp., øker i antall og dominans. Videre avtar dominansen av *C. scutifer* til fordel for *M. leuckarti*. Ved hypereutrofe forhold overtar ofte *Thermocyclops oithonoides* dominansen i pelagialsonen. Blant dafniene ser *D. cuclata* ut til å tolerere fiskepredasjon og eutrofe forhold best, mens *D. longispina* ofte er den dominerende arten under oligotrofe forhold når beitetrykket fra fisk er lavt (Aagaard et al., 2002).

Graden av predasjonsstrykk fra fisk vises gjennom mange studier å være en signifikant prediktor for kroppsstørrelsen til dyreplankton (Hessen et al. 1995a). Ulike innsjøer har ofte ulike fiskesamfunn med hensyn til artssammensetning, aldersfordeling, størrelse og tetthet. Faafeng et al. (1990a, 1990b) har inndelt innsjøer etter fiskebestandsklasser (1-6), avhengig nøkkelarter, for å undersøke og beskrive fiskens betydning for lavere ledd i næringskjeden (planteplankton og dyreplankton). Ett slikt system danner en predasjonsgradient fra fiskebestandsklasse 1, (nøkkelart ørret) som tilsvarer lav predasjon, til fiskebestandsklasse 6 (nøkkelarter karpfisk), som tilsvarer høyt predasjonsstrykk på dyreplanktonsamfunnet. En rekke undersøkelser bekrefter at dyreplanktonspisende fisk, som karpfisk, har en svært strukturereffekt på dyreplanktonssamfunn (Brooks & Dodson 1965, Hall & Threlkeld 1976, Mehner & Thiel 1999, Gliwicz 2005). Størst artsdiversitet i dyreplanktonssamfunn ser ut til å utvikle seg ved moderat fiskepredasjon, noe som kan forklares gjennom økt nisjesegregering (Hessen et al. 1995a).

Gliwicz (2005) mener at det er viktig å være klar over at selv om dyreplanktonssamfunnet består av svært store populasjoner, betyr ikke dette nødvendigvis at miljøforholdene er optimale. Det motsatte kan være tilfelle. Ved at store populasjoner avspeiles tidligere optimale miljøforhold, som nå er endret til det verre.

Denne gjennomgangen viser etter min mening at dyreplanktonssamfunn i ferskvann er følsomme for endringer i flere abiotiske og biotiske miljøvariabler. Dette betyr at sannsynligheten for artenes forekomst langs komplekse miljøgradienter endrer seg langs hovedgradientene.

2.2 Dyreplanktonssamfunn som bio-indikator

I en verden hvor vann og vassdrag er utsatt for et stadig skiftende klima og økende antropogen påvirkning er økologisk overvåking viktig for å sikre utvikling av god vannkvalitet. Flere har gjennom årene overvåket akvatiske miljø for å identifisere gode

indikatorarter som viser responser på miljøendringer. Det viktigste studiet av dette emnet er gjort av Sladeček (1973). Han har beskrevet alle viktige mikrokrepsdyr og rotatorier og deres forhold, spesielt til trofiinnhold, men også andre parametre, som for eksempel forsuring (pH).

Lampert er en av nestorene i zooplankton forskningen, og han har beskrevet hvordan og hvorfor innsjøenes økosystemer er forutsigbare for organismene (Lampert 1987). En av de viktigste hensiktene med økologiske studier er å forutsi antall og fordeling av organismer i tid og rom. I et økosystem kan det være ønskelig å forutsi hvordan struktur og sammensetning endrer seg i tid på endringer (stress) i abiotiske og biotiske variabler. Av flere grunner representerer innsjøer gode objekter for å studere forutsigbare økologiske mønstre. Lampert (1987) mener at en innsjø er et godt definert økosystem og som i stor grad er lukket. Innsjøer med ferskvann representerer vanligvis ikke ekstreme miljøer. Det er aldri vannmangel, temperaturen faller ikke under 0° C, eller stiger sjelden over 30° C. Hvilke effekter stresspåvirkning har på innsjøens økosystem er lettere å forutsi, enn for terrestre systemer på grunn av vannets store varmekapasitet og bufferevne. Når vannmassene er termalt stratifisert, vil endringer i temperaturgradienten skje sakte og på en forutsigbar måte (sesongavhengig). Vertikale gradienter med hensyn til lys, oksygen, tetthet og temperatur, gir både autotrofe- og heterotrofe organismer forutsigbare økologiske leveområder/nisjer. Til tross for at det i eutrofe innsjøer ofte utvikles anoksiske tilstander i hypolimnion, er dette en prosess som skjer både sakte og forutsigbart gjennom sesongen, og som avsluttes årlig av høstsirkulasjonen. På lengre sikt er klimatiske endringer og langvarig eksponering for forurensning (sur nedbør, vegsalt, næringsalter) sentrale endrings/stressfaktorer (Svensson & Lundberg 2004).

Balansen mellom leddene i næringskjeden er avgjørende for vannkvaliteten i næringsrike (eutrofe) innsjøer (Koksvik et al. 2001). Med "selvrensning" menes prosesser som binder opp næringsalter på en slik måte at uønsket algevekst (eutrofiering) og utvikling av dårlig vannkvalitet hindres (Olsen et al. 1989, Faafeng et al. 1990a, 1990b). Ikke alle dyreplanktonarter er like effektive til å beskatte tilgjengelige ressurser av alger, bakterier og partikulært organisk materiale. Det er store filtratorer (makrofiltratorene) innen gruppen vannlopper (dafnier, gelekrepsen og Bosminidene) og hoppekreps (Diatomidae) som er de mest effektive gressere på planteplankton (Larsson & Langeland 1978, Nilssen 1978). Porter (1977) viser til at i perioder (sen vår og sommer) med topper i dyreplanktonpopulasjonen (antall individer), kan samfunnet av gressere være i stand til å filtrere hele innsjøens vannvolum over fire ganger per døgn. Dafnier og andre vannlopper har en høyere filtreringskapasitet enn hoppekreps og står for om lag 80 % av beitekapasiteten. Koksvik et al. (2001) mener at dafniene har en avgjørende rolle for innsjøens biologiske selvrensningsevne. En dafnie kan filtrere 5 ml vann per døgn, og spiser algene i dette vannvolumet. 200 dafnier kan således rense en liter vann for alger per døgn. Ved en tetthet på 200 dafnier per liter vann, som er ikke uvanlig å finne i overflatelagene i eutrofe innsjøer, kan hele innsjøens volum filtreres hvert døgn. Olsen et al. (1989) påpeker at når dyreplanktonet utøver et sterkt beitepress på algene, fører dette til økt tap av biomasse, uten at algefosfor fjernes fra vannet i samme grad. Resultatet blir et høyere P/C-forhold i algene og høyere veksthastighet. Hurtig vekst i algesamfunnet gjennom sommerperioden er ikke mulig uten kraftig beitepress fra dyreplankton, fordi beitingen sørger for en effektiv tilbakeføring av fosfor til vannet og algene

(Olsen et al. 1989). Planktonspisende fisk har en strukturerende effekt på dyreplanktonsamfunn. Høyt predasjons/ beitepress fra fisk fører til at store dyreplanktonarter (dafnier) blir erstattet av mindre arter ("Seize Efficiency Hypothesis"), som ikke er like effektive gressere/beitere på alger (Brooks & Dodson 1965, Hall & Threlkeld 1976, Mehner & Thiel 1999, Gliwicz 2005). I slike lokaliteter kan ikke dyreplanktonet kontrollere primærproduksjonen av alger. Dyreplanktonsamfunn i eutrofe sjøer med høy fiskepredasjon er ofte dominert av små arter (mikrofiltratorer), som er effektive beitere på bakterier og detritus (Larsson & Langeland 1978, Hessen et al. 1995a). Interaksjonene mellom fisk, dyreplankton og alger kan forklares gjennom "top-down"-effekter (Hrbáček 1958, Carpenter et al. 1985,). Ved fravær av fisk vil invertebrate predatorer utøve en strukturerende effekt på samfunnet av marko- og mikrofiltratorer. Selv om hjuldyr har en mye mindre kroppsstørrelse (biomasse) enn krepsdyr, så er de ofte til stede i vannmassene i et større antall (individer) og har en høyere metabolisme per volum. Gliwicz (2005) mener derfor at hjuldyr er like effektive som herbivore krepsdyr til å rense/filtrere vann. Hjuldyrene er derimot mye mer selektive med hensyn til valg av fødepartikler.

Denne gjennomgangen viser etter min mening at både grupper og arter innen et dyreplanktonsamfunn kan fungere som gode bioindikatorer for miljøforholdene (vannkvaliteten) i en lokalitet.

3 Problemområde

Det valgte undersøkelsesområdet har vært undersøkt siden 1860-tallet, hvor G.O. Sars startet systematiske undersøkelser av dammer, tjern og små og større innsjøer i Norge, som en av de første kjente limnologer overhodet (se Sars 1993, for litteraturoversikt; J.P. Nilssen under arbeid). Dette betyr at for en rekke av de artene som finnes innen undersøkelsesområdet foreligger det historiske data, noe som muliggjør en dyp taksonomisk inndeling, hvor også viktige økofenotyper (for eksempel innen slekten *Bosmina*) kan inkluderes.

Norsk limnologi en lang tradisjon for dyp taksonomisk inndeling av pelagiske arter av mikrokrepsdyr (Aagaard & Dolmen 1996), og det arbeides fortsatt i dag med taksonomi og autøkologi for de vanskeligste pelagiske slektene innen *Daphnia* (se Hrbáček 1987, Nilssen et al. 2007, Petrusek et al. 2008, Hobæk & Nilssen under arbeid), *Bosmina* (Faustová et al. 2010, Nilssen under arbeid) og *Cyclops* (Fott, Krajicek, Nilssen under arbeid). I tillegg til dyp taksonomisk inndeling, vil de ulike taksa også inndeles funksjonelt, basert på fødemekanisme, fødeinntak og økologisk funksjon (funksjonelle grupper) i næringsnettet (Nilssen 1976, Nilssen pers. medd. 2010). Funksjonelle grupper består av arter som har det til felles at de har omlag samme preferanse og håndteringskapasitet for gitte fødepartikkelstørrelser på grunn av morfologiske trekk ved munnleder og filtreringsorganer (Gliwicz 1969, 1974, Nilssen 1976, Schartau et al. 1997). Gruppene består derimot av forskjellige arter (se tabell 2), som har ulike tåleransgrenser for endringer i abiotiske og biotiske miljø-variabler. Dette betyr at gruppene som helhet, viser sammensatte responser på miljøendringer langs komplekse miljøgradienter.

På grunn av funksjonelle gruppers ulike økologiske funksjoner (filtrerere, gripere, predatorer) i et økosystem, er det av interesse å studere responsen langs miljøgradientene.

En begrunnelse for dette er at kunnskap om disse prosessene kan gi et bilde av hvilke

miljøvariabler som er viktige for økosystemets balanse og utvikling, samt vannkvalitetsutviklingen innen de respektive lokaliteter i undersøkelsesområdet.

Dette er kunnskap som har generell overføringsverdi for å forvalte vannkvalitetsutviklingen i vann og vassdrag. Denne oppgaven har derfor som et viktig delmål å avklare og kommentere disse prosessene, basert både på arter og funksjonelle grupper i det pelagiske artssamfunnet.

3.1 Problemstilling; Undersøke, analysere og kommentere hvilke responser dyreplankton-samfunnets arter og funksjonelle grupper viser på endringer i miljøfaktorer på bakgrunn av analyser utført i et av Norges mest karakteristiske, smårutete mosaikklandskap, beliggende rundt Oslofjorden i en halvsirkel fra Asker (Ulvenvannet) til Moss (Vansjø).

Gjennomføringen av undersøkelsen er basert på følgende grunnelementer/basisdeler:

- 1) Høy biodiversitet av pelagiske arter i et historisk godt undersøkt område, med arter representative for nordlige deler av Europa.
- 2) Dyp taksonomisk inndeling av de pelagiske artene og bruk av moderne taksonomi, samt funksjonell inndeling basert på fødeinntak- og metode.
- 3) Undersøkelsesområdet er et typisk østnorsk mosaikklandskap hvor de ulike lokalitetene fremstår som ”patches”/øyer i denne mosaikken.
- 4) Det skal benyttes vertikale håvtrekk med ulike maskestørrelser, for å hente inn representative prøver av de ulike lokalitetene.
- 5) Vurdere informasjoninnholdet i håvtrekkene med basis i hvordan ulike maskestørrelser fanger/sampler dyreplankton selektivt.
- 6) Benytte gradientanalyseteknikker og korrelasjonsanalyser for å finne og analysere signifikante sammenhenger og mulige forklaringsmønstre mellom forklaringsvariabler og responsvariabler.

4 Materiale og metoder

4.1 Forskningsdesign, validitet og reliabilitet

For å undersøke denne problemstillingen er det foretatt flere valg med hensyn til undersøkelsesområde, type materiale, systematisk-taksonomisk inndeling og bruk av statistikk og metoder. Valg av forskningsdesign er tatt med utgangspunkt i hvordan hele analyseprosessen skal legges opp for å nærme seg problemområdet og å svare tilfredsstillende på problemstillingen. Spesielt viktig har det vært å kartlegge hvilke typer data som er nødvendige, hvordan disse skal skaffes tilveie og analyseres (Gripsrud et al. 2004). Undersøkelsen er gjennomført som en prosess hvor en kombinasjon av eksplorativt-, deskriptivt- og kausalt design er benyttet. Eksplorativt design er forsøkt benyttet fordi problemområdet omhandler bl.a. definering av funksjonelle grupper og hvordan gruppene responderer på endringer i komplekse miljø-gradienter. Dette er kunnskap som det inntil videre foreligger begrenset kunnskap om. Det har derfor vært nødvendig å foreta grundige litteraturstudier, vurdere valg av analyseteknikker og statistiske metoder, utvikle metoder og rutiner for feltarbeidet, og i noen grad utvikle variabler som er relevante for problem-

stillingen. Deskriptivt design er benyttet i prosessen for å beskrive hvordan kjente økosystemer og miljøvariabler (basert på tidligere studier) samvarierer med flere av variablene i denne undersøkelsen. Kausalt design er forsøkt benyttet for å beskrive forholdet mellom forklaringsvariabler (årsak) og responsvariabler (virkning) på endringer i miljøforhold.

Gripsrud et al. (2004) mener at for å få et best mulig resultat bør ulike design kombineres.

Gripsrud et al. (2004) mener videre at uavhengig av hvilke data som blir benyttet i en undersøkelse, er det viktig å vurdere dataenes validitet og reliabilitet. I denne undersøkelsen er det lagt vekt på å gjøre resultatene så pålitelige og representative som mulig gjennom standardiserte rutiner for feltarbeidet, laboratoriearbeidet og bruken av gradientanalyse-teknikkene. På denne måten er det forsøkt å fjerne systematiske feilkilder, slik at resultatene blir konsistente. Kombinasjonen av ulike forskningsdesign har ført arbeidet med undersøkelsen gjennom en prosess, som i stor grad har tatt hensyn til hvordan gjøre resultatene så valide som mulig i forhold til problemstillingen. I denne sammenheng har valg av lokaliteter, miljøfaktorer, planktonhåvenes maskestørrelser, definering av funksjonelle grupper og valg av analyseteknikker vært sentrale.

4.2 Valg av prøveperiode

Målet for valg av prøvetakingsperioder var å fange opp representative prøver fra de respektive dyreplanktonsamfunnenes suksesjon gjennom prøveperiodene, fra sen vår periode ("clear water") før 0+ fiskepredasjonen er maksimal og til høstsirkulasjonen er ferdig. Med bakgrunn i dette ble følgende tidspunkter valgt;

- periode 1 fra 15/6 til 8/7 (95 % av prøvene er tatt før 24.6)
- periode 2 fra 22/8 til 31/8
- periode 3 fra 4/10 til 12/10

Sesongsuksesjon i dype innsjøer kan derimot være noe faseforskjøvet i forhold til grunnere innsjøer (Hutchinson 1967). Dette vil kunne gi forskjeller i dyreplanktonsamfunnenes sammensetning i samtidige prøver fra dype og grunne innsjøer, under ellers like forhold (Lyche 1984). Til tross for disse betraktningene, er det å anta at de prøvene som er tatt er å anse som representative for dyreplanktonsamfunnets stadium i sesongsuksesjonen.

4.3 Feltmetoder

4.3.1 Håvtrekk og valg av prosedyrer

I utgangspunktet er håvtrekk med planktonhåv en lite egnet prøvetakingsmetode hvis det ønskes kvantitativ informasjon om dyreplanktonsamfunn (Bottrell et al. 1976). En av grunnene til dette er at plankton normalt fordeler seg ujevnt, både horisontalt og vertikalt i vannmassene, noe som lett fører til usystematisk variasjon i prøvene (Heyman 1980). Det ble valgt å ta 3 håvtrekk i hver lokalitet på hver prøvedato, og hvor hvert trekk ble gjort med ulike maskestørrelser. Det er grunn til å anta at gjennom å ta flere trekk på samme lokalitet på samme tid, øker prøvenes representativitet fordi ulike volumenheter med vann filtreres i hvert trekk. En slik prosedyre tar i noen grad hensyn til antagelsen om planktonets flekkvise ("patchy") horisontale og vertikale fordeling i vannmassene. Gjennom valg av planktonhåver med hhv. 90, 250 og 400 µm maskestørrelse (oppgitt av leverandør; se disk. av

metoder), er det i tillegg forsøkt å ta hensyn til at dyreplanktonsamfunnet består av arter med ulik størrelsesfordeling. Det ble derfor valgt å gjennomføre håvtrekk som en del av en semi-kvantitativ undersøkelses-metode. Det antas derfor at prøvene er representative for både lokalitet og prøveperiode, og viser Poisson-fordeling.



Figur 2. Figuren viser planktonhåvene som ble benyttet i undersøkelsen. Håven til venstre har en maskestørrelse på 90 μm , en duklengde på 63 cm og en mansjettlengde på 7 cm. Håven i midten har en maskestørrelse på 250 μm , en duklengde på 103 cm og en mansjettlengde på 23 cm. Håven til høyre har en maskestørrelse på 400 μm , en duklengde på 96 cm og en mansjettlengde på 21 cm. Alle håvene hadde en åpningsdiameter på 29 cm og en oppsamlingskopp distalt med diameter på 2.7 cm., med nylonduk med maskestørrelse tilsvarende håven (Foto; Andersen 2010).

Normalt består et dyreplanktonsamfunn av både krepsdyr og hjuldyr. Hjuldyr er så små at de mest bløte av dem (f.eks. små *Ascomorpha* sp., *Polyarthra* sp.) til dels går igjennom maskestørrelser som er større enn 90 μm . Dette betyr at hvis maskestørrelsen er for stor, kan ikke krepsdyr og hjuldyr sammenlignes kvantitativt i samme prøve. Krepsdyrsamfunnet vil derimot bli selektivt fanget etter individstørrelse i 250 μm og 400 μm håvene, og vil kunne skille mikrofiltratorer (90 μm) fra makrofiltratorer og predatorer. Det er derfor å anta at dyreplanktonprøver tatt i serie med disse planktonhåvene, inneholder ulik informasjon om dyreplanktonsamfunnet med hensyn til fordelingen mellom mikrofiltratorer og makrofiltratorer/predatorer, og antall og fordeling av store, små og småvokste krepsdyrarter.

På alle lokalitene ble det på hver prøvedato tatt 3 vertikale håvtrekk fra kajakk med ulike maskestørrelser. Alle håvene hadde en åpningsdiameter på 29 cm og duken var laget av nylon. Håven med 90 μm maskestørrelse hadde en duklengde på 63 cm (mansjettlengde på 7 cm), mens håvene på 250 μm og 400 μm hadde en duklengde på hhv. 103 (mansjettlengde på 23 cm) og 96 (mansjettlengde på 21 cm) cm. Dette betyr at planktonhåvene med 250 og 400 μm maskestørrelse har større dukoverflate for filtrering, enn håven med 90 μm maskestørrelse.

Håvtrekkene ble gjennomført slik at de ble tatt gjennom termoklinen og opp til overflaten (sirkulerende sjikt). På lokaliteter hvor termoklinen ikke kunne bestemmes ved hjelp av den

bærbare feltlogger YSI-30, ble trukket tatt fra bunnen og opp til overflaten. Ved hvert trekk ble både lengden på trekket og dreggdypet notert. Umiddelbart etter trekket ble dyreplanktonet overført til et 20 ml dramsglass og fiksert på 96 % etanol. Prøvene ble deretter overført og oppbevart mørkt på kjølerom U121 (konstant temperatur på om lag 7°C) ved Biologisk institutt på Blindern. Prøvetakingsstedet for hver lokalitet ble forsøkt lagt over innsjøens dypere områder, og forsøkt benyttet ved samtlige tre prøvetidspunkter. Etter hvert håvtrekk ble håvene vasket i lokalitetens vann, og etter hver prøvedag ble håvene vasket i lunket såpevann og tørket før neste prøvedag.

4.3.2 Vertikalfordeling av temperatur og konduktivitet

Temperaturen på forskjellige dyp i vannmassene er målt fordi temperaturfordelingen viser graden av termal stratifisering, som innvirker på dyreplanktonets økologi (Økland & Økland 2006). Konduktivitet er en viktig faktor som gir vesentlig informasjon om berggrunn og nedslagsfeltets edafiske kvalitative struktur, og som har blitt brukt i flere analyser for å beregne innsjøers fiskeproduksjon (Rawson 1939, 1952, 1955, Ryder et al 1974). Temperatur i °C og konduktivitet i mS/m, ble målt i en vertikalserie i hver lokalitet, på hver prøvedato, ved hjelp av bærbar feltlogger YSI-30 fra kajakk. Dette ble gjort umiddelbart før håvtrekkene med de respektive planktonhåvene, for å bestemme dybdeposisjonen for termoklinen. Konduktivitet ble også målt gjennom vannkjemisk prøve som ble tatt like under overflaten i hver lokalitet under prøveperiode 3. Disse prøvene ble analysert av Vestfold LAB og resultatene finnes i tabell 3 i kapittelet for resultater.

4.3.3 Bestemmelse av Secchidyp og vannfarge mot Secchiskiven

Secchidyp (siktedyp) og vannfarge er kanskje de kombinerte faktorene som på den enkleste måten gir spesialinformasjon om innsjøer med hensyn til humuspåvirkning (ulike sammensetninger av brun- og guldfarger ofte kombinert med lav ledningsevne) og trofigrad (lavt siktedyp og ulike fargesammensetninger), i tillegg til informasjon om nedslagsfeltets geologi, vegetasjonsstruktur og antropogene påvirkning (Støm 1942, 1943, Nicholls 1984, Økland & Økland 2006). Siktedypet ble målt fra kajakk for hver lokalitet og på hver prøvedato ved hjelp av en Secchi-skive med diameter på 20 cm. Skiven ble senket ned til den forsvant, og så hevet opp til den så vidt kom til syne, og dypet ble notert i meter med 2 desimaler. Secchi-skiven ble så hevet til det halve siktedypet og visuell vannfarge (innsjøens farge) ble bestemt mot den hvite skiven som bakgrunn etter Strøm's (1943) fargeskala (hvor fargen antyder trofi- og humusgraden).

4.4 Laboratoriemetoder

4.4.1 Vannkjemiske prøver

Vannkjemiske prøver ble tatt like under overflaten i en 100 ml polyetylenflaske på hver lokalitet og på de respektive datoer for prøveperiode 3. Flaskene ble oppbevart mørkt på kjølerom U121, ved om lag 7°C, ved Biologisk institutt på Blindern fram til tidspunktet for analyser. Prøvene ble transportert til VestfoldLAB AS i Sem 23. oktober 2009 og analysert i følge prosedyrer som er angitt i appendiks Bind 2.

Tabell 3. Tabellen viser resultatene fra vannkjemiske prøver tatt under prøveperiode 3.

Nr. Lokalitet	pH [H ⁺]	Alkalitet mmol/l	Konduktivitet mS/m	Turbiditet FNU	Fargetall filtrert	Kalsium mgCa/l	Tot-N mgN/l	Tot-P mgP/l	N/P	TOC mgC/l	Secchidyp meter (gj.sn)
1. Årungen	7,62	1,10	20,1	5,10	28	21,41	0,91	0,042	21,67	8,8	1,25
2. Gjersjøen	7,67	0,75	19,0	0,64	21	19,30	1,30	0,008	162,50	8,1	4,25
3. Kolbotnvann	7,61	1,10	22,4	1,80	12	22,10	0,55	0,029	19,00	6,3	4,00
4. Dælivann	7,01	1,60	17,3	15,90	40	36,42	0,65	0,068	9,56	12,3	0,75
5. Ståvivann	7,29	0,76	9,3	1,30	16	16,53	0,18	0,011	16,36	4,8	3,25
6. Sems vann	7,60	0,74	7,9	1,30	24	18,05	0,15	0,007	21,43	5,6	2,75
7. Bondivann	7,75	1,70	18,0	1,40	21	35,92	0,40	0,021	19,05	5,5	2,00
8. Gjellumvann	7,80	1,20	16,2	3,40	9	28,23	0,54	0,012	45,00	6,7	1,50
9. Hogstadvann	7,93	1,80	17,6	1,10	20	38,23	0,27	0,011	24,55	5,3	2,00
10. Værkensk vann	7,80	1,50	16,9	0,60	28	33,66	0,85	0,007	121,43	6,4	3,50
11. Nordvann	7,91	1,70	20,2	0,78	10	39,70	0,39	0,007	55,71	5,3	5,50
12. Ulvenvann	7,88	1,80	19,8	0,85	28	41,88	1,10	0,007	157,14	6,1	3,00
13. Svinesjøen	8,05	2,00	21,5	0,70	20	47,21	0,17	0,010	17,00	5,2	5,50
14. Tyrifj./Holsfjorden	7,19	0,20	3,2	0,56	7	4,72	0,38	0,004	95,00	4,1	6,00
15. Steinsfjorden	7,43	0,78	11,2	1,20	7	15,64	0,20	0,010	20,00	3,9	5,25
16. Østensjøvann/Oslo	7,53	0,67	11,2	2,80	18	15,53	0,44	0,033	13,33	5,5	1,50
17. Pollevann	7,54	1,20	28,3	1,80	28	23,49	0,57	0,011	51,82	8,6	2,25
18. Østensjøvann/Ås	7,63	1,10	20,4	12,10	38	21,8	1,10	0,084	13,10	10,2	0,50
19. Nærevann	7,47	0,70	9,4	5,90	41	15,12	0,63	0,033	19,09	9,5	1,00
20. Midtsjøvann	7,21	0,78	14,4	7,10	59	18,19	0,67	0,042	15,95	11,8	0,75
21. Mjær	6,81	0,17	5,2	5,00	59	5,29	0,53	0,016	33,13	9,8	1,50
22. Langen	7,09	0,17	4,7	2,00	69	4,57	0,34	0,012	28,33	10,9	1,75
23. Bråtetjern	7,14	0,23	5,5	1,30	66	5,20	0,29	0,011	26,36	11,0	1,50
24. Rolandsjøen	7,18	0,19	6,1	0,88	24	4,63	0,21	0,007	30,00	7,0	3,50
25. Bindingsvann	6,86	0,09	3,7	1,00	62	3,16	0,27	0,011	24,55	10,9	1,75
26. Lyseren	6,77	0,18	4,2	1,50	16	4,12	0,22	0,012	18,33	5,8	2,50
27. Vansjø/Vanemfj.	7,15	0,23	6,4	6,20	51	5,75	0,68	0,019	35,79	9,4	0,75
28. Vansjø/Grepperødfj.	7,07	0,26	6,7	4,30	58	5,74	0,54	0,025	21,60	11,1	1,25
29. Vansjø/Storefjorden	7,23	0,21	6,34	4,80	45	5,62	0,76	0,019	40,00	9,0	2,00
30. Sæbyvann	6,66	0,11	4,70	13,40	102	3,53	0,73	0,031	23,55	14,2	0,50
31. Mæna	8,24	2,00	26,1	1,40	10	47,21	0,87	0,010	87,00	6,8	2,25
32. Jarevann	7,91	2,30	21,8	0,76	12	62,38	1,20	0,009	133,33	5,0	3,50
33. Rundvann	6,96	0,091	2,4	2,60	56	3,45	0,24	0,006	40,00	11,6	2,00
34. Trollvann	6,84	0,16	2,9	1,00	53	4,23	0,27	0,006	45,00	10,1	2,00

4.5 Forklarings- og responsvariabler

4.5.1 Miljøfaktorer som forklaringsvariabler

For å belyse problemstillingen er det valgt en rekke abiotiske og biotiske miljøfaktorer som forklaringsvariabler. De fleste abiotiske (vannkjemiske) miljøfaktorene er målt i vannoverflaten i prøveperiode 3 og resultatene foreligger i tabell 3. Biotiske og noen abiotiske miljøfaktorer er målt gjennom hele prøveperioden, og er i undersøkelsen uttrykt som gjennomsnittsverdier. Forklaringsvariablene representerer kontinuerlige målevariabler på ulike måleskalaer. For å kunne sammenligne forklaringsvariablene er det foretatt en transformasjon, slik at hver enkelt variabel befinner seg på en skala fra 0 (laveste måleverdi) til 1 (høyeste måleverdi).

I det følgende vil det være en kort oppklarende definisjon av alle forklaringsvariabler.

4.5.1.1 pH

pH er valgt som forklaringsvariabel fordi $[H^+]$ -ioner i vannet er viktig for biologisk aktivitet (ioneopptak + saltbalanse = osmotisk regulering) og mikrobiell nedbrytning. De fleste dyreplanktonartene har spesifikke tåleranseområder innen pH-området fra 4.5 til 9.5 (Kristiansen 1984, Økland & Økland 2006). Flere fiskearter og akvatiske invertebrater (næringsdyr) dør ut når $pH < 5.0$ (Kristiansen 1984). pH er en nøkkelparameter som benyttes for å klassifisere miljøkvalitet i ferskvann (Andersen et al. 1997).

Det var å forvente at pH-verdien i de respektive lokalitetene ville være forskjellige på grunn av mosaikkfordelingen med hensyn til beggrunn og edafiske kvaliteter.

4.5.1.2 Alkalitet

Dette er en forklaringsvariabel som er invers relatert til pH, fordi alkalitet defineres som vannets evne til å nøytralisere en sterk syre ved en bestemt pH-verdi (bufferkapasitet). Vannets alkalitet (mmol/l) er et mål for innholdet av karbonat (CO_3^{2-}) og hydrogenkarbonat (HCO_3^-). Dette er kjemiske specier som er tilført vannet gjennom oppløsning av bergartsmineraler under påvirkning av bl.a. surt regnvann og humuspåvirkning (Kristiansen 1984, Økland & Økland 2006). Alkalitet er en nøkkelparameter som benyttes for å klassifisere miljøkvalitet i ferskvann (Andersen et al. 1997). Det var å forvente at Alkaliteten ville være forskjellig mellom de respektive lokalitetene på grunn av den fysiske/geografiske mosaikkfordelingen, som spesielt er knyttet til marine avsetninger og kambrosiluriske bergarter hvor det finnes mye karbonat. Innsjøens bufferkapasitet er viktig for akvatiske organismer, fordi høy bufferkapasitet fører til potensielt mindre variasjoner i vannets pH-verdier (Kristiansen 1984).

4.5.1.3 Konduktivitet (Kondukt)

Konduktivitet ble tidligere benevnt som vannets spesifikke ledningsevne og oppgitt i K_{25} -verdier, hvor tallet 25 står en referansetemperatur på $25^\circ C$ (viktig fordi konduktiviteten er temperaturavhengig og øker med om lag 2 % per grad C) (Økland & Økland 2006).

Dette er en forklaringsvariabel som viser vannets evne til å lede strøm og gjenspeiler totalmengden av oppløste ioner. De vanligste ionene i ferskvann er Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , HCO_3^- , Cl^- og SO_4^{2-} . Rent regnvann har generelt en konduktivitet som er < 1 mS/m. I lavlandssjøer er konduktiviteten på om lag 1-5 mS/m. Innsjøer med nedbørsfelt som ligger i tilknytning til avsetninger av marin leire og/eller kambrosiluriske bergarter, kan det være en konduktivitet på fra 20-50 mS/m (Økland & Økland 2006). Flere studier viser at dyreplanktonsamfunn i ferskvann viser større diversitet i innsjøer med høy konduktivitet (Hessen et al. 1995a). En grunn til dette kan være at flere krepsdyrarter har behov for bl.a. kalsium og karbonat for å utvikle normale skall under skallskifte (Hessen et al. 1995a).

4.5.1.4 Turbiditet (Turb)

I følge Nicholls (1984) er turbiditet et uttrykk for mengden partikulært materiale i vann som har evnen til å spre innfallende lys (måles i FNU-enheter). Både suspenderte partikler og plankton påvirker turbiditeten og dermed siktbarheten. Dette er en forklaringsvariabel som bla påvirker predasjonsforholdene i akvatiske økosystemer fordi mange predatorer, spesielt fisk, er avhengig av synet for å finne byttet.

Turbiditet er for øvrig en nøkkelparameter som benyttes for å klassifisere miljøkvalitet i ferskvann (Andersen et al. 1997).

4.5.1.5 Fargetall (Vannets farge)

Vannets fargetall forteller noe om lyset som passer gjennom en vannprøve i forhold til en referanseløsning (platina-kobolt-klorid). Fargen på lyset, som slipper igjennom vannprøven, er avhengig av løst colloid organisk materiale av humøs karakter som absorberer ulike bølgelengder. Fargetallet (filtrert) angis som mg Pt/l og bestemmes gjennom bruk av spektrofotometer (kalles også for Hazen-enheter) (Nicholls 1984, Klaveness pers. medd 2010). En fargeskala for vann "uten synlig farge" til "tydelig brunt" tar gjerne utgangspunkt i vannets humusinnhold. Strøm's fargeskala (1943) tar hensyn til interaksjonene mellom innsjøens primærproduksjon (trofigrad) og innsjøens farge som ikke er tema her. Fargetallet er en forklaringsvariabel som forteller noe om innsjøens humøse påvirkning (vannets farge). Fargetall er en nøkkelparameter som benyttes for å klassifisere miljøkvalitet i ferskvann (Andersen et al. 1997).

4.5.1.6 Totalt organisk karbon (TOC)

Total organisk karbon (TOC) er summen av løst og partikulært organisk karbon i vannet, og måles i mg C/l. I dette tallet inngår således både autoktont og alloktont organisk materiale. TOC er en nøkkelparameter som benyttes for klassifisering av miljøkvalitet i ferskvann (Andersen et al. 1997).

4.5.1.7 Fargen mot Secchi-skiven (Innsjøens farge)

Fargen mot Secchiskiven er målt etter Strøm's fargeskala (1943) i hver lokalitet gjennom alle tre prøveperiodene. I følge Strøm (1943) kan vannfargen mot Secchiskiven gi informasjon om lokalitetens humøsitet og/eller trofigrad. Metoden viser seg å være lite følsom for fargeforandringer som fremkommer ved mindre endringer i partikulært og løst materiale (Nicholls 1984).

4.5.1.8 Secchidyp (siktedyp)

Siktedypet er en nøkkelparameter som benyttes for å klassifisere miljøkvalitet i ferskvann (Andersen et al. 1997). Økland & Økland (2006) mener at siktedypet gir informasjon om vannets innhold av partikler og næringsstoffer, og at et siktedyp på over 7 m indikerer "god vannkvalitet", mens "meget dårlig vannkvalitet" defineres ved siktedyp < 1m. Siktedypet er målt i hver lokalitet gjennom alle tre prøveperiodene og angitt som en gjennomsnittsverdi for hver enkelt lokalitets siktedyp gjennom de tre prøveperiodene. Det er denne gjennomsnittsverdien for siktedypet, som er benyttet som forklaringvariabel i gradientanalysene og i den statistiske bearbeidelsen av data i resultatkapittelet. I denne oppgaven vil uttrykkene siktedyp og Secchidyp kunne bli brukt om hverandre for samme variabel.

4.5.1.9 Kalsium (Ca)

Grunnstoffet Kalsium løses ut i vannet fra nesten alle bergarter, men konsentrasjonen av grunnstoffet blir høyest når innsjøen med nedbørsfelt ligger i tilknytning til kambrium-

siluriske bergarter som er rik på kalk (Hovind 1984). Kalsium er et nødvendig næringsstoff for både makrovegetasjon, alger og invertebrate organismer. Flere krepsdyr har spesielt store krav til kalsiuminnholdet i vannet (Hessen et al. 1995a, Wærvågen et al. 2002, Økland & Økland 2006). Dette er en forklaringsvariabel som er forventet å variere innen undersøkelsesområdet, fordi en del av lokalitetene ligger i tilknytning til kalkrike bergarter, mens andre ligger i tilknytning til sure granittiske og prekambriske bergarter. I denne oppgaven vil begrepene Kalsium og Ca kunne bli brukt om hverandre for samme variabel.

4.5.1.10 Total-nitrogen (Tot-N)

Grunnstoffet nitrogen er et av de viktigste vekst- og biomassebegrensede næringsstoffer for bla primærproduksjonen i vann og vassdrag (Løvstad 1984). Tot-N er også en parameter som benyttes for å klassifisere miljøkvalitet (Andersen et al. 1997) og trofigrad i ferskvann (Løvstad 1984). Vann er vanligvis mettet på $N_2(g)$ som kan bindes biologisk (av prokaryoter) og omdannes til mer allment tilgjengelige forbindelser for å kunne inngå i næringsnettet. Derved finnes også nitrogen i vannet som ammonium (NH_4^+), nitritt (NO_2^-), nitrat (NO_3^-), og som organisk bundet nitrogen til bl.a. organiske partikler og humus. Alle disse nitrogenkildene kan brukes av algene. Nitrogen som forklaringsvariabel er benyttet fordi den sammen med andre variabler gir informasjon om lokalitetens trofigrad. Innen undersøkelsesområdet er det å forvente at Tot-N i vannet vil variere på grunn av bl.a. ulik antropogen påvirkning, mikrobiologiske prosesser og geologi i nedbørsfeltet.

4.5.1.11 Total-fosfor (Tot-P)

Fosfor har ingen naturlig gassfase som kan mobiliseres (som for $N_2(g)$) når tilgangen er begrenset. Mye (orto) fosfat (PO_4^{3-}) i ferskvann bindes til uorganiske substrater, for eksempel leirepartikler og hydroksyder av Fe^{3+} som sedimenteres, og dermed er lite tilgjengelige for primærproduksjonen. Nedbrytere som sopp og bakterier har også behov for fosfor når organisk stoff brytes ned. Dette betyr at det er stor konkurranse om tilgjengelig fosfor, noe som lett fører til at dette næringsemnet kommer i minimum og således begrenser primærproduksjonen (Schindler 1977, Økland & Økland 2006).

Tot-P er en nøkkelparameter som benyttes for å klassifisere miljøkvalitet i ferskvann (Andersen et al. 1997). Fosfor som forklaringsvariabel er benyttet fordi den sammen med andre variabler gir informasjon om lokalitetens trofigrad. Innen undersøkelsesområdet er det å forvente at Tot-P i vannet vil variere på grunn av bl.a. ulik antropogen påvirkning og geologi i nedbørsfeltet.

4.5.1.12 Forholdet mellom N og P (N/P)

Det er vanlig å anta at fosfor er begrensende næringsstoff for produksjon av algebiomasse når atomforholdet (antall atomer) mellom [N] og [P] i vannet blir > 17 . Det betyr at i en slik situasjon fører tilførsel av fosfor til økende primærproduksjon. Hvis atomvektforholdet mellom N og P vurderes, ser det ut til at et forhold mellom N/P på om lag 12, markerer et skille mellom nitrogen- og fosforbegrensning (Økland & Økland 2006). Faafeng et al. (1990a, 1990b) viser til at det ideelle vektforholdet mellom N og P inne i algecellene er på 7:1 i voksende celler. For øvrig kan forholdet mellom C og N sammenlignes med "the Redfield ratio". Dette er et forhold som representerer et tall beregnet fra oseanisk plankton, og er på 106:16:1 (atomforhold) eller på 40:7,2:1 (vektforhold) for C:N:P-forholdet. Avvik i N:P-forholdet regnes for å indikere mangler på det ene eller andre grunnstoffet (Redfield 1934). Her i denne oppgaven representerer forklaringsvariabelen N/P forholdet mellom Tot-N (mg/l)/Tot-P (mg/l), dvs vektforholdet mellom grunnstoffene i mg/l. (For øvrig forekommer miljøfaktoren N/P i flere av PCA- og DCA-diagrammene hvor $N.P = N/P$ på grunn av

kompatibiliteten mellom Excel og R).

4.5.1.13 Vanntemperaturen (Vanntemp.)

Vanntemperaturen i innsjøer varierer med tid og geografisk beliggenhet. På grunn av variasjonen i metrologiske forhold, vil det ofte være både en døgn- og årssyklus i temperaturforholdene (Roen 1984). Den vertikale temperaturfordelingen i vannmassene er svært viktig for det økologiske samspillet mellom akvatiske organismer i en innsjø, på grunn av den til enhver tid bestemmer sirkulasjonsforholdene og derfor kan sette begrensninger for pelagiske organismers habitat.

Vanntemperaturen spiller også en vesentlig rolle for akvatiske organismers metabolisme og for hvor raskt organisk stoff brytes ned og resirkuleres (Økland & Økland 2006).

Forklaringsvariabelen Vanntemperatur, som er benyttet i denne undersøkelsen refererer til gjennomsnittstemperaturen i filtrert vannsøylen/vannvolum (sirkulerende sjikt) i hver lokalitet for alle de tre prøveperiodene.

4.5.1.14 Diversitet i lokalitetenes fiskesamfunn (DivFisk)

Flere undersøkelser viser at graden av fiskepredasjon er den faktoren som i størst grad bestemmer strukturen i et dyreplanktonsamfunn (Hrbacek et al. 1961, Brooks & Dodson 1965, Hall & Threlkeld 1976, Lynch 1979, Langeland 1982, Lanestedt 1984, Post & McQueen 1987, Faafeng et al. 1990a, 1990b, Hessen et al. 1995a, Mehner & Thiel 1999, Gliwicz 2005).

For å tolke ulike dyreplanktonprøver er det nødvendig å hente inn oversikt over hvilke fiskearter som er tilstede i de enkelte lokalitetene. I denne undersøkelsen var også ønskelig å få en oversikt over både bestandsstørrelser og aldersfordeling. Informasjon om artssammensetningen i de respektive fiskesamfunn er i hovedsak hentet inn gjennom personlig kommunikasjon (e-post) via ulike jeger- og fiskeforeninger. Kontakt med lokale jeger- og fiskeforeninger, kommunale miljøvernkonsulenter, fylkeskommunale fiskeforvaltere i tillegg til søk i ulike databaser, har vist at det finnes svært lite eksakt informasjon om fiskebestander (populasjonsstørrelser og aldersfordeling) i undersøkte lokaliteter. I denne undersøkelsen representerer forklaringsvariabelen, DivFisk, kun hvor mange fiskearter som er registrert i de respektive lokaliteter.

4.5.1.15 Diversitet i zooplankton (DivZoopl.), krepsdyr (DivKrepsd.), vannlopper (DivVannlop.) og hjuldyr (DivHjuld.)

Undersøkelser viser at diversiteten (antall arter) av henholdsvis zooplankton, krepsdyr, dafnier og hjuldyr varierer mellom lokaliteter avhengig av variasjonen av ulike abiotiske og biotiske miljøfaktorer (Hutchinsen 1967, Lampert & Sommer 2007). På grunn av at undersøkelsesområdet har en mosaikkstruktur (heterogent) med hensyn til en rekke miljøfaktorer, er det å forvente variasjon i diversitet mellom lokalitetene. Forklaringsvariablene, DivZoopl., DivKrepsd., DivVannlop. og DivHjuld., angir hvor mange arter som er observert/identifisert gjennom undersøkelsen i respektive lokaliteter. I denne undersøkelsen vil begrepene zooplankton og dyreplankton kunne bli benyttet om hverandre, men har lik betydning.

4.5.1.16 Størrelsen på lokalitetenes største dafnie (SDA)

En rekke studier viser at lokaliteter med høyt predasjonspress fra fisk på dyreplanktonet, vil store arter bli erstattet av mindre (Brooks & Dodson 1965). Spesielt utøver 0+ fiskeyngel stort predasjonspress på dyreplanktonet (Lampert & Sommer 2007). Et dyreplanktonsamfunn består av ulike arter, men studier viser at fisk ofte foretrekker å beite på store dafnier (-arter) før de går over på copepoder (Lampert & Sommer 2007). Det er derfor ikke uvanlig blant forskere å benytte størrelsen på lokalitetens største dafnie som et mål på grad av predasjonspress som dyre-planktonsamfunnet er utsatt for (Lampert & Sommer 2007). I denne undersøkelsen representerer forklaringsvariabelen SDA (lokalitetens største dafnie) en gjennomsnittsverdi i mm. for de 15 største dafniene i hver lokalitet (5 dafnier x 3 prøveperioder = 15 fra hver lokalitet). Individene ble målt fra spissen på hodet (avrundet uten hjelm) til posterior ende av kroppsskallet (avrundet uten spine), som anvist i følge (Šrámek-Hušek 1962).

4.5.1.17 Størrelsen på lokalitetens minste hunn-dafnie med egg (SFR)

Lokalitetens minste hunn-dafnie med egg (SFR = "Size of First Reproduction") er en forklaringsvariabel som er relatert til dafnienes valg av reproduksjonsstrategi når dafniesamfunnet (og dyreplanktonsamfunnet) er utsatt for høyt predasjonspress (Stibor & Lampert 1993). Fisk er den klart viktigste strukturerende predatoren på dafniesamfunn. Fisk benytter i stor grad synet til finne byttet. Store dafnier med store egg vil derfor være lettere å se og jakte på, enn små dafnier med små egg og da spesielt når siktedypet er stort. Under stort predasjonspress er det også viktig å reprodusere så raskt som mulig, noe som ser ut til å påvirke dafniene til å ta valget om å bli reproduksjonsdyktige tidlig i livsløpet, dvs ved liten individstørrelse (Stibor & Lampert 1993).

I denne undersøkelsen representerer forklaringsvariabelen SFR en gjennomsnittsverdi i mm. for de 15 minste hunn-dafniene med egg i hver lokalitet (5 dafnier x 3 prøveperioder = 15 fra hver lokalitet). Individene ble målt fra spissen på hodet (avrundet uten hjelm) til posterior ende av kroppsskallet (avrundet uten spine), som anvist i følge Šrámek-Hušek (1962).

4.5.1.18 Makrofiltratorer (Makrofilt.)

Den funksjonelle gruppen og forklaringsvariabelen Makrofiltratorer, representerer her i denne undersøkelsen et estimert gjennomsnitt for hvor mange (antall) individer/m³, som ble fanget i hvert håvtrekk (sirkulerende sjikt) i prøveperioden.

4.5.1.19 Mikrofiltratorer (Mikrofilt.)

Den funksjonelle gruppen og forklaringsvariabelen Mikrofiltratorer, representerer her i denne undersøkelsen et estimert gjennomsnitt for hvor mange (antall) individer/m³, som ble fanget i hvert håvtrekk (sirkulerende sjikt) i prøveperioden.

4.5.1.20 Predatorer (Pred.)

Den funksjonelle gruppen og forklaringsvariabelen Predatorer, representerer her i denne undersøkelsen et estimert gjennomsnitt for hvor mange (antall) individer/m³, som ble fanget i hvert håvtrekk (sirkulerende sjikt) i prøveperioden.

4.5.1.21 Dafnier (Dafn)

Forklaringsvariabelen, Dafnier, representerer her i denne undersøkelsen et estimert gjennomsnitt for hvor mange (antall) individer/m³, som ble fanget i hvert håvtrekk (sirkulerende sjikt) i prøveperioden.

4.5.1.22 Totalt zooplankton (TotZoopl)

Forklaringsvariabelen, Totalt zooplankton, representerer her i denne undersøkelsen et estimert gjennomsnitt for hvor mange (antall) individer av krepsdyr og hjuldyr per m³, som ble fanget i hvert håvtrekk (sirkulerende sjikt) i prøveperioden.

4.5.2 Zooplanktonarter som responsvariabler

Responsvariabelen i denne undersøkelsen er arter og artssammensetning i undersøkelsens 34 lokaliteter. Med utgangspunkt i problemstillingen vil undersøkelsen forsøke å beskrive endringer i responsvariabelen relatert til komplekse underliggende miljøgradienter i undersøkelsesområdet.

4.5.3 Zooplanktonprøver - arbeidsmetoder

En Olympus (objektiv 0.7-4x zoom) binokularlupe (stereolupe) med fra 7x (0,7 x 10) til 80x (4 x 20) forstørrelse ble valgt som det viktigste arbeidsredskap til artsbestemmelse, telling av zooplanktonprøvene samt målinger. Lysmikroskop (type; Zeiss standard R A med oppløsning 4x, 10x og 40x, samt 12.2x okular) ble benyttet som supplement for å oppnå høy oppløsning, fordi det i dette studiet er forsøkt å identifisere alle individer til art og/eller varietet. En sikker artsidentifikasjon sammen med den store variasjonsbredden i valg av forsøkslokaliteter, er tenkt å øke verdien av undersøkelsen.

Til hjelp for artsbestemmelse ble følgende litteratur benyttet: Sars (1903, 1918), Flössner (1972), Blomqvist et al. (1976), og Nilssen (upubliserte data for identifisering).

I tillegg ble deler av artbestemmelsen foretatt ved å ta bilder av usikre arter gjennom okkullet på stereolupen med et Nikon Coolpix (3.6 x zoom) digitalt kamera. Bildene ble forelagt veileder for artsbestemmelse (Nilssen pers. medd. 2010). Alle bilder av dyreplanktonarter som er gjengitt i denne oppgaven, er tatt med dette kameraet gjennom okkullet i binokularlupen av forfatteren.

Før tellingen startet, ble det kontrollert at hvert 20 ml dramsglass inneholdt 20 ml prøve-konsentrat. Etter homogenisering av prøve-konsentratet ble et volum prøve overført til en telleslede med 4 spor, og fordelt tilfeldig i tellesporet ved hjelp av plastpipette med stor åpning (Elgmork 1959). Gjennom homogenisering (risting av dramsglasset og blanding ved hjelp av pipetten) var målet å få tatt ut en så representativ delprøve som mulig fra prøve-konsentratet.

Opptellingen av 90 µm-prøvene ble gjort gjennom uttak av 3 representative del-prøver, som ble telt opp i sin helhet, summert og relativ frekvens beregnet for hhv. vår-, sommer- og høstprøvene. I tillegg ble antall individer summert og relativ frekvens beregnet for hele

sesongen. Ved lav planktontetthet ble hele prøven telt opp. Resultatene finnes i appendiks Bind 2.

Opptellingen av 400 μm -prøvene ble gjort gjennom uttak av 3 x 1 ml del-prøver som ble talt opp i sin helhet, summert, dividert på 3 (finne gjennomsnittet i hver telleprøve à 1 ml) og multiplisert med 20 (totalt 20 ml prøvekonsentrat), for å finne et representativt anslag over hvor mange individer prøven (på 20 ml) inneholdt. Ved lav planktontetthet ble hele prøven telt opp. For finne ut hvor mange individer dette tilsvarer pr. m^3 , ble antall individer i prøven dividert på antall m^3 vann som ble filtrert i de respektive håvtrekkene. Resultatene finnes i appendiks Bind 2.

250 μm prøven er ikke i sin helhet telt opp, men kun benyttet som kontroll og reserveprøve. For å beregne størrelsen (i mm) på lokalitetens største dafnie, ble det tatt utgangspunkt i 400 μm prøven. Hvis prøven ikke inneholdt noen dafnie, ble 250 μm prøven undersøkt. De fem største individene i hver prøve ble målt fra spissen på hodet (avrundet uten hjelm) til posterior ende av kroppsskallet (avrundet uten spine) (Šrámek-Hušek 1962) i binokularlupen ved hjelp av måleokkulet som på forhand var kalibrert med måleskala. Gjennomsnittslengden ble beregnet, og er rapportert som forklaringsvariabelen SDA (lokalitetens største dafnie) for hhv. prøveperiode 1, 2, 3 og gjennomsnitt. Samme prosedyre ble benyttet for å beregne forklaringsvariabelen SFR ("Size of First Reproduction") (Stibor & Lampert 1993).

For å beregne antallet individer/ m^3 innen de funksjonelle gruppene makrofiltratorer og predatorer, er det tatt utgangspunkt i 400 μm håvtrekkene. For å beregne antallet mikrofiltratorer er det derimot tatt utgangspunkt i antall dafnier i 90 μm prøven. Gjennom å finne antall mikrofiltratorer per dafnie i 90 μm prøven, og så multiplisere dette tallet med antall dafnier i 400 μm prøven, så er det å anta at dette tallet gjenspeiler et representativt antall mikrofiltratorer relativt til dafnier (makrofiltratorer). Dette under forutsetning av 400 μm prøven filtrerer alt vannet i søylen og filtrerer ut alle daphniene (Nilssen, pers. medd. 2010),

4.5.4 Systematiske kommentarer til dyreplanktonet

I dette studiet er det lagt vekt på stor taksonomisk oppløsning av artssamfunnet.

Norge har lang tradisjon i dette, som startet allerede med den betydningsfulle krepsdyrforsker G.O. Sars (1861, 1903, 1918).

De siste 10-årene har taksonomien til pelagiske småkreps (Entomostraca) i Holarktisk (Nordlige Halvkule) blitt relativt kraftig forandret, spesielt gjelder dette innen viktige slekter som *Daphnia*, *Bosmina*, *Holopedium* (bare Neoarktisk og Grønland) og *Diaphanosoma*, mens det innenfor andre slekter ikke er igangsatt vesentlig revisjon av artene, som f.eks. med slekten *Ceriodaphnia*. Dette har hatt viktige følger for biogeografien til den viktige slekten *Daphnia* (og *Bosmina*) i Akershus og Østfold. Morsavassdraget har eksempelvis de fleste arter og økologiske formtyper, samt hybrider (se figurene: 3 A-a, 5 C-a, 5 C-c, 10 H-a) av den viktige slekten *Daphnia* (Nilssen unpubl.data). Disse hybridene er identifisert etter illustrasjoner i arbeidene til Flössner (1972, 1993, 2000, Flössner & Kraus 1986). Flössner baserer seg på morfologiske kjennetegn, men resultatene stemmer relativt godt overens med

molekylærbiologiske analyser (se Petrusek et al. 2008).

Den kompliserte slekten *Bosmina* (se figur: 3 A-b, 3 A-c) er fortsatt uavklart i Holarktisk (Haney & Taylor 2003, Faustová et al. 2010), men det er enighet om at den skal deles i to hovedgrupper, *longirostris* og *coregoni* (se figurene: 3 A-b, 3 A-c, 8 F-a).

Taksonomien er basert på Linder (1996), som siden 1959-tallet har arbeidet med denne gruppen. Inndelingen (i slekter og grupper) er imidlertid svært uheldig, siden de ulike formene av f.eks. *Bosmina* (*Eubosmina*) har svært ulike krav til miljøet, og er således viktige økologiske indikatorer (Patalas & Patalas 1966, Nilssen unpubl.data).

Akershus og Østfold er de rikeste områdene i landet med former av *Bosmina* (Nilssen unpubl.data), og da særlig i de litt mer eutrofe lokaliteter som undersøkt i dette studiet.

I mer næringsrike (eutrofe) lokaliteter er *B. coregoni* den vanligste formen, som f.eks. i de mer eutrofe delene av Vansjø (Bjørndalen & Warendorph 1982, Nilssen unpubl.data), særlig formene *B. coregoni* m. *gibbera* og *B. coregoni* m. *kessleri* er funnet her. I andre innsjøer, som Gjersjøen, Årungen, Kolbotnvann finnes andre former (se appendiks Bind 2).

Den siste pelagiske cladocer-slekten *Ceriodaphnia* (se figur 11.I) er også vanlig i littoralsonen og i dammer i hele undersøkelsesområdet. De viktigste artene i vårt område er *C. pulchella* og *C. quadrangula* (Nilssen unpubl.data).

Den viktigste diaptomiden, spesielt under ca. 5-600 moh er den ekstremt vanlige *Eudiaptomus gracilis*. Arter som *Acanthodiptomus denticornis* (boreale innsjøer, tjern og dammer) er spesielt vanlig i Akershus (Nilssen 2009b), og den kommer inn helt vest i undersøkelsesområdet, dvs i Askervannene (se figurene 4 B-a, 6 D-b).

En av de vanligste cyclopoide copepodene er som ellers i Norge, *Cyclops scutifer* (se figur x) (ikke vanlig i grunne lokaliteter < 5 m). Den kan også finnes i eutrofe lokaliteter med forhøyet predasjonstrykk av fisk, som Gjersjøen (Faafeng & Nilssen 1981).

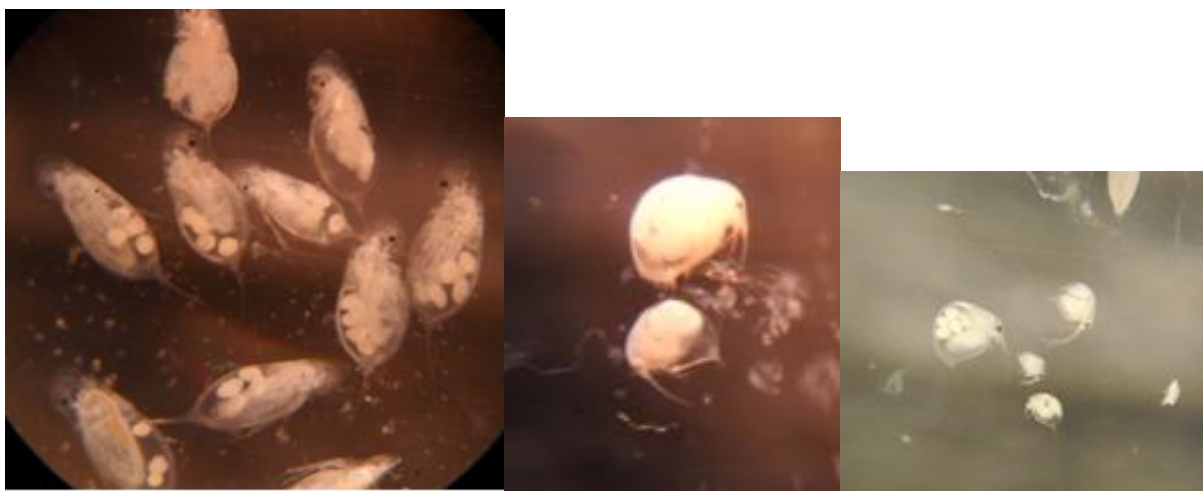
Andre svært vanlige arter i lavlandet i denne undersøkelsen er tvillingartene *Mesocyclops leuckarti* og *Thermocyclops oithonoides* (se figur E-a), men habitatet de foretrekker er ulikt. *M. leuckarti* finnes vanligvis i øvre vannlag i mindre meget eutrofe og/eller i littoralsonen, mens *T. oithonoides* er en ekte pelagisk art (Nilssen & Wærvågen 2000) med hovedutbredelse under epilimnion (Nilssen & Wærvågen 2000).

T. oithonoides tåler imidlertid betydelig kraftigere fiskepredasjon enn *M. leuckarti*, og er vanlig i høypredasjonslokalitetene i Morsavassdraget (Nilssen unpubl.data).

En sjelden cyclopoide copepode er den relativt store arten *Cyclops abyssorum*, som dominerer i "rock-pools"/tidevannsdammer langs kysten over hele Norge (Nilssen unpubl.data), men finnes også i store mengder i Akervannene (se figur 4 B-a). Tvillingarten *C. strenuus* (Nilssen 1979) er ganske vanlig i mer næringsrike (eutrofe) lokaliteter, som i Østensjøvann i Oslo (Figur 8 F-b) og Vansjø (Bjørndalen & Warendorph 1982), men fordi den er vinteraktiv, blir den ofte oversett i mange lokaliteter.

Andre vanlige arter som ble funnet i denne undersøkelsen (se detaljer Bind 2 primærdata), er

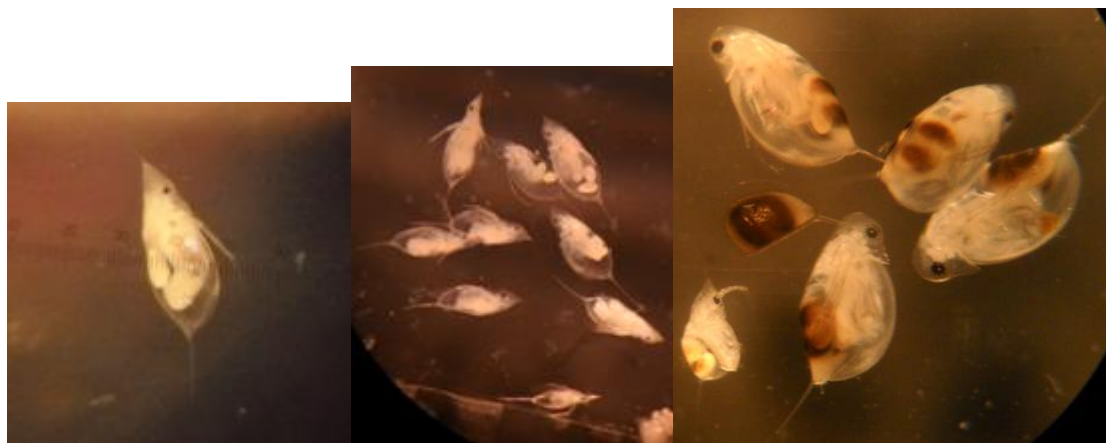
vist i figurene 3A - 11 I under. *D. pulex* er meget sjelden pelagisk i innsjøer i Norge, i motsetning til Nord Amerika (Hutchinson 1967), se figur G-a; også *C. vicinus* (figur 4 B-b) og *K. bostoniensis* er sjelden (figur 9 G-c) i Norge (Nilssen pers. medd. 2010).



a) b) c)
 Figur 3. A. a) *Daphnia cucullata* med hybrider fra Østensjøvan i Ås 24/6-2009. b) To ulike *Bosmina* underst *Bosmina coregoni* var. *longicornis* og øverst *Bosmina longispina*. Disse artene finnes ofte sammen i innsjøer i undersøkelsesområdet. Bildet fra Pollevann 12/10-2009. c) *Bosmina coregoni* kessleri. Bildet fra Langen 24/6-2009.



a) b)
 Figur 4.B. a) *Cyclops abyssorum*, *Heterocope appendiculata*, *Acanthodiaptomus denticornis* (med eggsekker). Bildet fra Vækrensvann 6/10-2009. b) *Cyclops vicinus* fra Årungen 15/6-2009.



a)

b)

c)

Figur 5.C. a) I Lyseren finnes denne daphnia-hybriden mellom *D.cucull.* og *D.gal.* Eksistert siden G.O. Sars' tid. Han kalte den *D. oxycephala* (Sars 1890). Bildet fra Lyseren 25/6-2009. b) *D.galeata* fra Steinsfjorden 23/6-2009. c) Daphnia med hvileegg (ephippier) fra Værkensvann 6/10-2009. De store *Daphnia longispina* har sannsynligvis gener fra *Daphnia galeata*, nederst til venstre *Daphnia cucullata*.



a)

b)

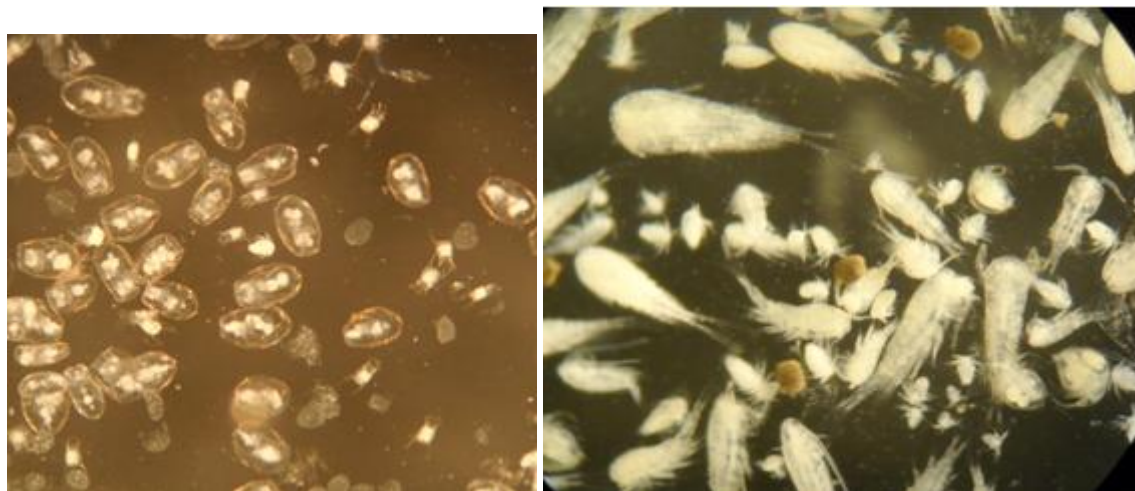
Figur 6.D. a) Store mengder oljedråper i *Cyclops* scutifer og *Acanthodiaptomus denticornis*. Bildet fra Svinesjøen 21/6-2009. b) *Acanthodiaptomus denticornis* fra Svinesjøen 21/6-2009.



a)

b)

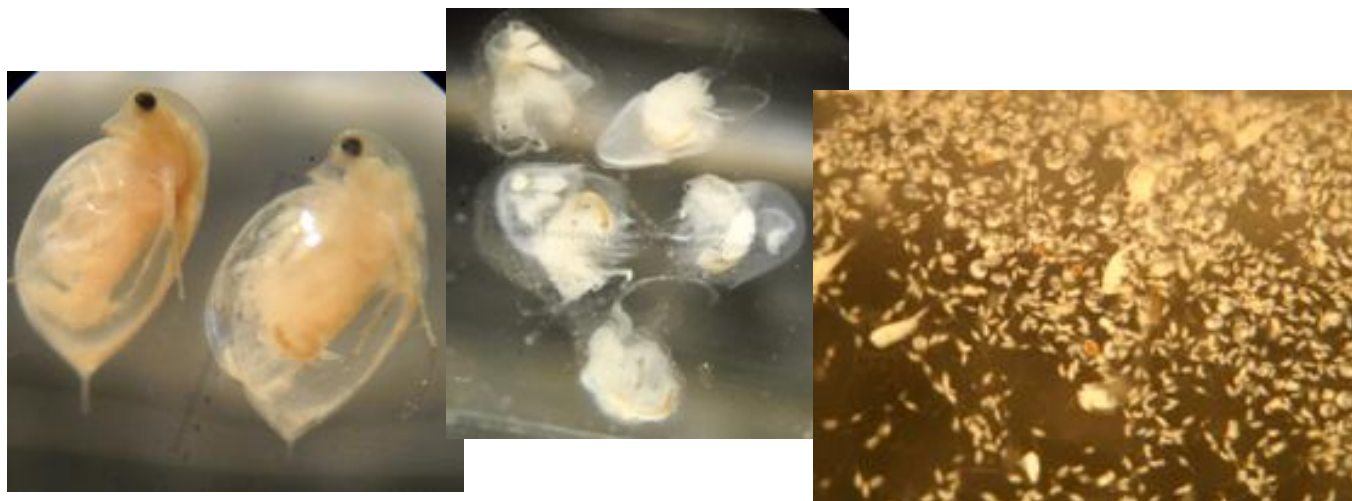
Figur 7.E. a) Typisk høypredasjonssamfunn: *Daphnia cucullata*, *Daphnia cristata* og *Termocyclops oithonoides* fra Nærevnann 24/6-2009. b) Siste instar av *Chaoborus flavicans* med *Daphniacucullata* og *Daphnia cristata*, som demonstrerer størrelsesforholdene mellom artene. *Chaoborus flavicans* er en av de viktigste pelagiske predatorer, spesielt i hypolimnion. Bildet fra Langen 25/8-2009.



a)

b)

Figur 8. F. a) Masseoppblomstring av rotatorier; predatorer: *Asplanchna priodonta*, mikrofiltrator: *Keratella quadrata* og nauplier. Bildet fra Dælivn 17/6-2009. b) Bl.a. *Bosmina longirostris* og *Cyclops strenuus* fra Østensjøvann i Oslo 31/8-2009.

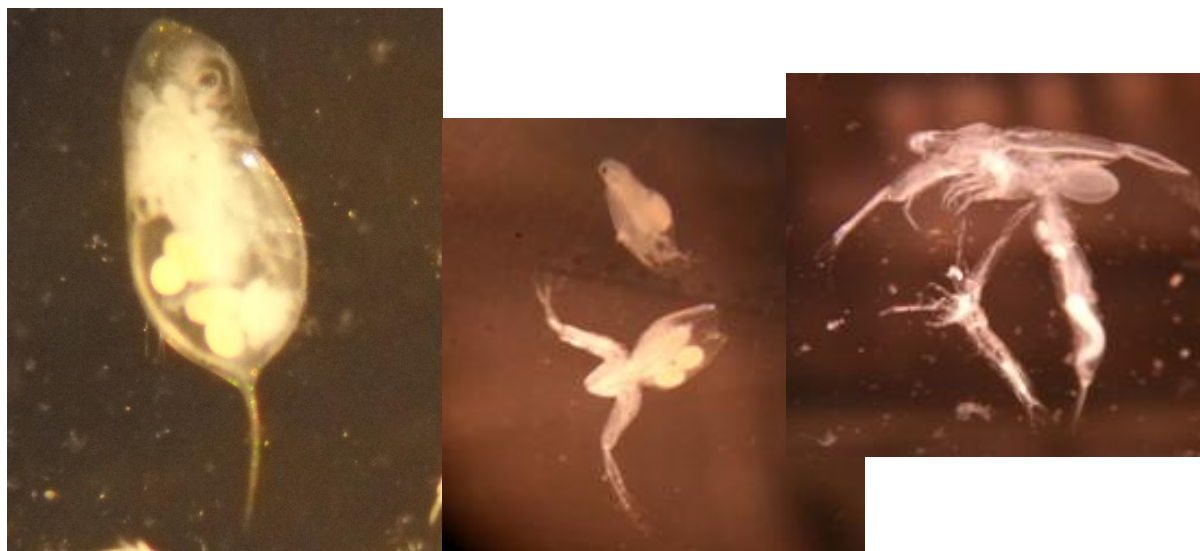


a)

b)

c)

Figur 9. G. a) *Daphnia pulex* fra Rundvann 30/8-2009. b) *Holopedium gibberum* (med hvileegg) fra Rundvann 8/7-2009. c) Oppblomstring av *Kellicottia bostoniensis*, *Synchaeta* og *Keratella quadrata* i Bondivann 6/10- 2009.



a)

b)

c)

Figur 10. H. a) Bildet fra Østensjøvann i Ås 24/6-2009. b) Bildet fra Tyrifj./Holsfjorden 22/6-2009. c) Bildet fra Østensjøvann i Ås 24/6-2009



Figur 11.I. Bildet fra Årungen, 12/10-2009

4.5.5 Statistikk

4.5.5.1 Statistisk fordeling

I en dyreplanktonundersøkelse hvor arter og individer representerer undersøkelsens responsvariabler, er disse å betrakte som telledata og Poisson-fordelt. Dette er en type fordeling hvor sannsynligheten, p , er svært liten da $p \rightarrow 0$ når $n \rightarrow$ uendelig. Dette er en statistisk fordeling som tar utgangspunkt i at individer eller hendelser telles. Forutsetningene er at hver hendelse (individ) forekommer tilfeldig og uavhengig av hverandre i utfallsrommet. I tillegg må telletallet finnes gjennom å telle antallet hendelser av samme type som er tilstede i et gitt enhetsareal/pr. tidsenhet (utfallsrommet). Når disse kravene er oppfylt, representerer data stokastiske hendelser. I en Poisson-fordeling er middeltallet lik variansen, noe som betyr at standardavviket er +/- kvadratroten til telletallet. Hvis variansen er større enn middeltallet forekommer klumping/ujevnheter/pachiness i fordelingen av observerte hendelser (Sokal & Rohlf 1995, Ludwig & Reynolds 1988, Bhattacharyya & Johnson 1977). Miljøvariablene (forklaringsvariablene) i denne undersøkelsen representerer derimot kontinuerlige målevariabler, som følger en kontinuerlig sannsynlighetsfordeling. Hvis data i en slik kontinuerlig fordeling ikke viser normalfordeling, på grunn av skjevhet eller kurtosis, kan data normaliseres gjennom transformasjoner (Sokal & Rohlf 1995, Ludwig & Reynolds 1988). Det antas derfor at data $f(x)$ som er sentrert, standardisert og null-skjevhet (zero-skewness) transformert, er normalfordelte (μ, σ).

4.5.5.2 Transformasjon av variabler

Alle forklaringsvariabler (miljøvariabler) er skjevhet og kurtose standardisert gjennom divisjon av deres respektive standard avik $(6/n)^{0.5}$ eller $(24/n)^{0.5}$ (Sokal & Rohlf, 1995). Homogen varians (homoscedastisk) er oppnådd gjennom transformering av alle variabler til null skjevhet (zero skewness). Tre ulike formler er brukt til transformeringen (Økland et al. 2001):

$$Y_{kj}^{\wedge} = e^{c_k x_{kj}} \quad (1)$$

$$Y_{kj}^{\wedge} = \ln(c_k + x_{kj}) \quad (2)$$

hvor x_{kj} er den orginale verdien for variabelen k i lokalitet j , og c_k er en variabel-spesifikk parameter som gir den transformerte variabelen $Y^{\wedge} = \{y_{kj}^{\wedge}\}$ som viser null skjevhet (zero-skewness).

Ligning (1) er benyttet når data viste venstre skjevhet (standardisert skjevhet < 0), ligning (2) er benyttet ved tilsvarende høyre skjeve variabler. Transformering til "zero-skewness" gir ikke nødvendigvis normalfordelte data. Det viktige er at skjevheten i data reduseres til 0, noe som er gunstig i forhold til kravet om homogen variansfordeling i parametriske statistiske tester.

Etter transformering, er alle variablene Y^{\wedge} omregnet og rangert til nye variabler $Y = \{y_{kj}\}$ på en skala fra 0 – 1 ved hjelp av ligning (3):

$$y_{kj} = (y_{kj}^{\wedge} - \min(y_{kj}^{\wedge})) / (\max(y_{kj}^{\wedge}) - \min(y_{kj}^{\wedge})) \quad (3)$$

Deskriptiv statistikk for både uttransformerte og transformerte variabler finnes i tabell 4.

Data som viser antall arter i hver enkelt lokalitet er vektet (w) og omformet gjennom bruk av formelen (4):

$$y_{ij}^{\wedge} = f(y) = aY_{ij}^w \quad (4)$$

hvor y_{ij} er den uvektede verdien for antallet av arten i , i lokalitet j . a er en skalar og w er vekt parameteren. Vekting er benyttet for å balansere kvantitativ vs. kvalitativ variasjon.

$$w = \ln(10)/\ln(y \text{ maks}) \quad (5)$$

hvor y er antall individer av art i , i lokalitet j . Skalaren $a = 1$ når $Y_{\min}=1$. $y_{\text{maks}}=10 \times y_{\min}$ (Sokal & Rohlf 1995, Økland et al. 2001).

Tabell 4. Oversikt over forklaringsvariabler, måleenheter, statistiske egenskaper, transformasjon benyttet for å oppnå 0-skjevhet. S.S. – standardisert skjevhet, S.K. – standardisert kurtose og S.D. – standard avvik.

Miljø/forklaringsvariabel	Måleenhet	Deskriptiv statistikk for untransformerte data			Transformasjon		Deskriptiv statistikk for transformerte data		
		Range	S.S.	S.K.	Type	c-verdi	Gj.sn	S.D.	S.K.
pH	[H ⁺]-ioner	6.66 - 8.20	0.0467	-1.1435	ln(c + x)	25.25	0.477	0.262	-1.150
Alkalitet	mmol/l	0.09 - 2.3	1.1718	-1.2525	ln(c + x)	0.4465	0.465	0.333	-1.804
Konduktivitet	mS/m	2.4 - 28.3	0.6486	-1.5136	ln(c + x)	12.86	0.474	0.307	-1.779
Turbiditet	FNU	0.56 – 15.9	4.9471	4.7607	ln(c + x)	-0.48606	0.526	0.259	-0.812
Fargetall	filtrert	7 – 102	2.2624	0.8076	ln(c + x)	5.925	0.459	0.271	-1.193
Ca	mg Ca/l	3.16 – 62.4	2.3087	0.4308	ln(c + x)	1.025	0.448	0.316	-1.803
Tot-N	mg N/l	0.15 – 1.3	1.7997	-0.2935	ln(c + x)	0.07775	0.490	0.288	-1.297
Tot-P	mg P/l	0.00 – 0.1	5.2832	6.3184	ln(c + x)	-0.0033203	0.555	0.214	0.269
N/P	ratio	9.56 – 162.5	4.3507	2.8214	ln(c + x)	-8.3194	0.585	0.222	0.269
TOC	mg C/l	3.9 – 14.2	0.8145	-1.1754	ln(c + x)	1.888	0.489	0.273	-1.454
Secchidyp	m	0.5 – 6.0	2.1249	0.00546	ln(c + x)	0.573	0.506	0.276	-0.790
Vanntemperatur	°C	8.5 – 17.0	0.8412	-1.3335	ln(c + x)	-4.648	0.530	0.270	-1.486
Diversitet Fisk	arter	1 – 14	0.429	-0.492	ln(c + x)	35.73	0.521	0.263	-0.483
Diversitet Zooplankton	arter	11 – 26	-1.2493	-0.6633	e^cx	0.07362	0.526	0.263	-0.785
Diversitet Vannlopper	arter	3 – 11	-0.4377	-0.1894	e^cx	0.037	0.464	0.248	-0.287
Diversitet Krepsdyr	arter	7 – 17	-0.1695	-0.4297	e^cx	0.01337	0.488	0.227	-0.437
Diversitet Hjuldyr	arter	2 – 11	-1.0979	-0.3885	e^cx	0.09481	0.471	0.261	-0.609
SDA	mm	0.7 – 2.4	2.5216	1.1337	ln(c + x)	-0.46955	0.515	0.225	-0.354
SFR	mm	0.6 – 1.9	4.0332	3.4583	ln(c + x)	-0.52915	0.514	0.259	-0.291
Makrofiltratorer	individer	86 – 16 851	6.5571	9.82	ln(c + x)	98.3	0.458	0.231	0.119
Mikrofiltratorer	individer	565 – 132 498	7.864	13.96	ln(c + x)	-22.6	0.461	0.244	-0.332
Predatorer	individer	73 – 13 460	5.8981	6.2722	ln(c + x)	-66.29	0.542	0.264	-0.407
Dafnier	individer	54 – 14 818	7.06	10.959	ln(c + x)	67.82	0.490	0.248	-0.064
Zooplankton	individer	787 – 162 809	8.1447	15.6623	ln(c + x)	-292.5	0.498	0.216	0.015

4.5.5.3 Korrelasjonsanalyse - Kendall`s tau

Korrelasjon er et mål på samvariasjon mellom parvise (x og y) observasjoner i de samme observasjonspunktene. Samvariasjonen angis med en koeffisient med indeks -1 ved perfekt negativ samvariasjon, og +1 ved perfekt positiv samvariasjon mellom variablene. Ved perfekt usystematisk samvariasjon mellom variablene er koeffisienten 0, og det foreligger uavhengighet (Halvorsen et al. 2009).

En ikke-parametrisk korrelasjonsanalyse benytter observasjonenes rangorden for å rapportere Kendall`s tau. Bakgrunnen for å benytte Kendall`s tau er at denne koeffisienten ikke inneholder noe forbehold om fordelingssegenskaper og derfor er uavhengig av transformasjoner av data mv. (Kendall 1938, Halvorsen et al. 2009).

I denne undersøkelsen vil det som en start på dataanalysene bli foretatt en ikke-parametrisk korrelasjonsanalyse av forklaringsvariablene (miljøfaktorene), fordi dette innledningsvis vil gi informasjon om hvordan miljøfaktorene signifikant samvarierer og eventuelt danner grupper som viser signifikant interkorrelasjon. Dette er forhold som er viktige for å tolke gradientanalysene.

4.5.5.4 Gradientanalyser

4.5.5.4.1 PCA-ordinasjon

PCA (Principal Component Analysis) er et nyttig verktøy for å konsentrere variasjonen i store datasett til færre dimensjoner (Pearson 1901, ter Braak & Prentice 1988).

PCA analyse antar lineær sammenheng mellom variabler og latente underliggende variabler og normalfordelte feil og samme varians. Med hensyn til kontinuerlige miljøvariabler på ulike måleskalaer, så må disse standardiseres før PCA-ordinasjon slik;

- til samme skala gjennom centering og standardisering
- optimalisere variansens homogenitet og sikre normalfordelte feil gjennom standardisering til null-skjevhet (Økland et al. 2001, Halvorsen et.al 2009);

PCA-ordinasjon av miljøvariabler, gjennom programmet CANOCO Versjon 4.0 (ter Braak & Smilauer 1998), viser hvordan enkle miljøgradienter korrelerer og danner komplekse grader. Vektorene indikerer retningen for maksimal økning for hver variabel, og lengden på pilen angir hvor sterkt variabelen øker i retningen. PCA-ordinasjonen sorterer miljøvariasjonen slik at mest mulig variasjon fanges opp (forklares) av akse 1, mest mulig av restvariasjonen fanges opp av akse 2, mest mulig av gjenværende restvariasjon av akse 3 osv. (antall mulige akser = antall miljøvariabler). Vektorer som peker i motsatt retning av hverandre i diagrammet, viser variabler som er nær negativt korrelerte og derfor hører til samme gruppe. Vektorer som representerer variabler som ligger i mellomretninger viser jevne overganger og viser affinitet til flere grupper. Generelt oppsummerer PCA-ordinasjon de viktigste korrelasjonene i en datamatrikse. Den fanger derimot ikke opp andre mønstre enn de som reflekteres i korrelasjonen mellom flere variabler. Hvor mye en akse fanger opp (forklarer) av variasjonen i data kommer til uttrykk ved aksens egenverdi. Aksens andel av totalvariasjonen er lik aksens egenverdi divider på summen av egenverdiene for alle aksene (Halvorsen et al. 2009).

4.5.5.4.2 DCA-ordinasjon

DCA (Detrended Correspondence Analysis) (Hill 1979, Hill & Gauch 1980) er en modifikasjon av CA (Correspondence Analysis), hvor det dannes ordinasjoner som skaper akser som reflekterer variasjonen i artenes sammensetning relatert til underliggende komplekse hovedgradienter, gjennom bruk av programmet CANOCO Versjon 4.0 (ter Braak & Smilauer 1998).

Generelt er korrespondanseanalyse en statistisk teknikk for å hente fram eventuelle strukturer som måtte finnes i komplekse datamatiser, og å presentere disse i et punktdiagram. I en CA-analyse kan det derimot være ulike effekter (bue-, tunge- eller kant-effekter) på grunn av polyminale effekter i data. Det vil si ikke-lineære sammenhenger mellom variablene (artenes respons) og de underliggende gradientene (komplekse miljøgradienter). Dette kan forekomme når arter viser flere optima langs gradientene (Halvorsen pers. medd. 2010).

Gjennom ”detrending by segments, non-linear rescaling and proportional down-weighting of species with a frequency lower than the median frequency” (Økland et al. 2001 side 27) tar DCA-ordinasjon hensyn til slike forstyrrende effekter. Det forekommer derimot også problemer i DCA-ordinasjoner ved at ”tunge-effekter” forekommer. For å kontrollere dette kjøres bla. DCA og GNMDS parallelt (Halvorsen pers. medd. 2010).

DCA-artsplottene viser de estimerte optima for artene langs DCA1- og DCA2-aksene (Halvorsen pers. medd. 2010). Metoden uttrykker derfor at arter med samme optima, har samme plassering langs de underliggende komplekse artssammensetningsgradientene. Fordi det ikke finnes gode mål for å beskrive variasjonen i artssammensetning i ei artsobservasjonsmatrise (Økland 1999), er det ikke mulig å tolke DCA-egenverdiene på samme presise måte som i PCA. Egenverdiene i DCA gir likevel en indikasjon på hvor viktige DCA-ordinasjonsaksene er relativt til hverandre (Halvorsen et al. 2009). Metoden sier derimot ikke noe om artenes toleransegrenser i forhold til hverandre (Halvorsen pers. medd. 2010).

4.5.5.4.3 GNMDS

GNMDS (”global nonmetric multidimensional scaling”) vil bli benyttet for å sjekke om det foreligger parallellitet/samvariasjon mellom DCA- og GNMDS-ordinasjonen av artsobservasjonsmatrisen som ligger til grunn for denne undersøkelsen. Hvis disse to ordinasjonene gir om lag samme resultat, viser dette god overensstemmelse mellom aksene i de to ordinasjonene, og det er sannsynlig at de viktigste artssammensetningsgradientene i artsobservasjonsmatrisa er identifisert i DCA-ordinasjonen (Halvorsen et al. 2009).

4.6 Programvare

I denne undersøkelsen er følgende programvare benyttet; Microsoft Office Word 2007 til tekstbehandling, Microsoft Office Excel til regneark, transformasjoner og grafikk og R versjon 2.11.1 til statistikk, gradient analyser og grafikk.

4.7 Undersøkellesområdet

4.7.1 Utvalgsriterier for valg av undersøkelsesområde og lokaliteter innenfor området.

Undersøkellesområdet fremstår som en ”mosaikk” fordi de ulike lokalitetene med respektive

nedbørsområder ligger i et svært heterogent fysisk miljø med hensyn til geologi (berggrunn og kvartære avsetninger), vegetasjon, menneskelig påvirkning gjennom diffus avrenning av næringsalter fra landbruk og punktutslipp av kloakk fra lokal bebyggelse (Kling et al. 2000, Soranno et al. 2009). I tillegg vil det være mindre lokale variasjoner i klima med hensyn til temperaturer og nedbørsintensiteter, og da spesielt bygenedbør om sommeren (Gottschalk et al. 1979).

Dyreplanktonsamfunnene i ulike innsjøer er ofte forskjellige både med hensyn til både artsdiversitet og fordeling av antall individer mellom artene (Huitfeldt-Kaas 1906, Rutner 1963, Sommer 1989). Flere undersøkelser viser at både artsdiversitet og artsfordeling viser samvariasjon med ulike miljøparametre (Hessen et al. 1995a, Schartau et al. 1997, Aagaard et al. 2002). Samvariasjon mellom flere miljøparametre danner underliggende komplekse miljøgradienter, som gjennom interaksjon med organismene i habitatet setter begrensninger (tåleransegrens) for deres levekår (Halvorsen et al. 2009). Hvilke miljøparametre som inngår i de respektive innsjøenes miljøgradienter er avhengig av en rekke lokale fysiske og biologiske forhold i tilknytning til både innsjøbasseng og nedbørsfelt. Miljøgradienter er dynamiske sammensatte enheter som er i stadig endring avhengig av vær, klima, økologiske endringer og menneskelig påvirkning. Den økologiske responsen på endringer i miljøet, som ved utslipp av giftige kjemikalier i akvatiske miljø, kan være rask i et dyreplanktonsamfunn. For å studere sammenhengen mellom ulike dyreplanktonsamfunn og hvilke miljøparametre som bestemmer artsdiversitet og fordelingen innen og mellom artene, er det nødvendig å velge innsjøer med ulike miljøparametre og miljøgradienter. Skal en regional undersøkelse gi valide resultater må ulike typer miljøer være representert for at bredden i artsmangfoldet skal fanges opp (Baumann 2002). Med bakgrunn i dette resonnementet ble følgende kriterier lagt til grunn for valg av innsjøer;

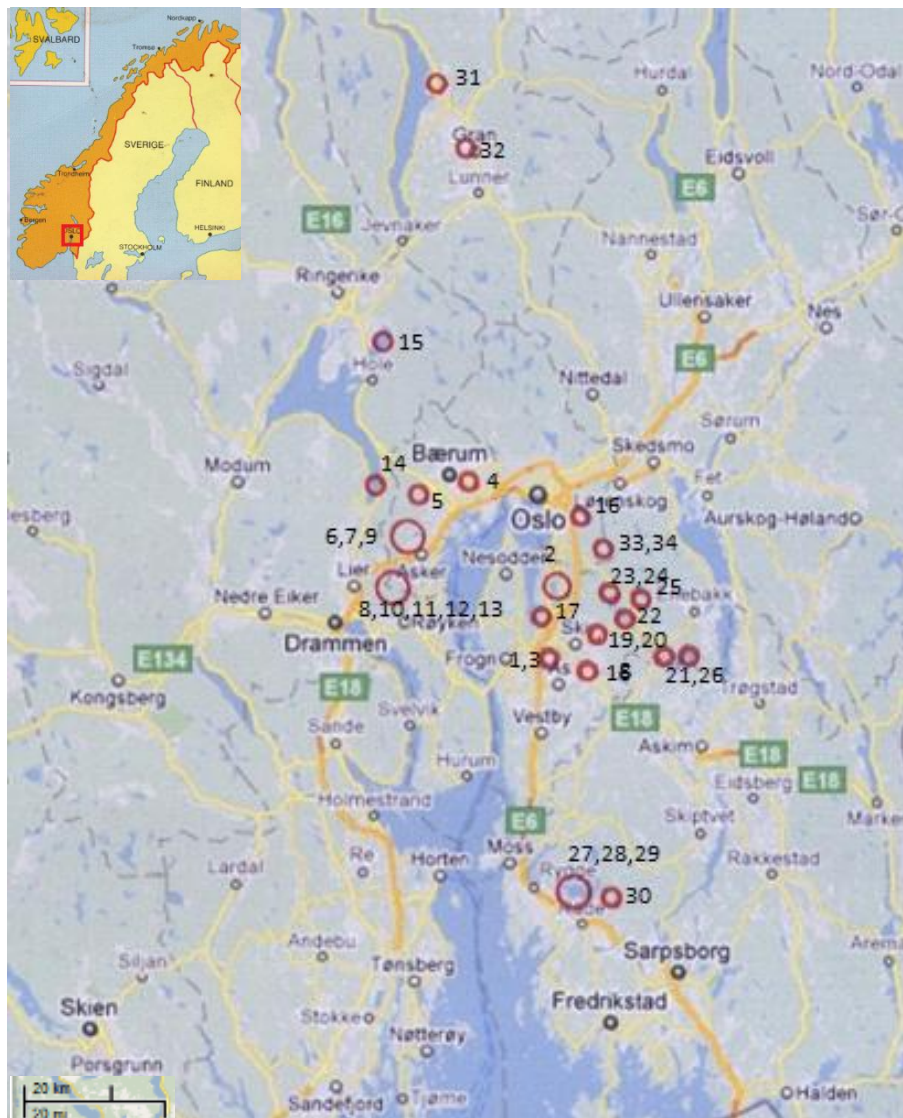
- variasjon i trofigrad
- ulike fiskesamfunn
- ulik berggrunn og løsmasser i nedbørsfeltet
- ulik vegetasjon og humøs påvirkning
- ulik antropogen påvirkning
- ulikt biologisk mangfold, kjent gjennom historiske data
- tilgjengelighet

Selv om en rekke miljøparametre varierer lokalt fra innsjø til innsjø, vil likevel noen være mer eller mindre felles for hele eller deler av undersøkelsesområdet, som for eksempel vær, klima og geologi. I tillegg er det vanligvis stor grad av samvariasjon mellom mellom miljøvariablene og artenes responser på de samme, oftest få komplekse miljøgradientene (Halvorsen et al. 2009).

4.7.2 Beskrivelse av undersøkelsesområdet med lokaliteter

Beskrivelsen av undersøkelsesområdet og de enkelte lokalitetene er delt opp av hensyn til plass og oversikt. Undersøkelsesområdet er i figur 12 presentert gjennom en oversiktsfigur hvor de enkelte lokalitetene er avmerket og gitt nummer fra 1 til 34. Dette er en nummerering som følger lokalitetene gjennom hele oppgaven. I tabell 5 er noen geografiske og fysiske forhold som er relevante bakgrunnsparametre for en limnologisk undersøkelse presentert.

I tillegg er alle lokalitetene representert gjennom faktaark/oppsummering (se Bind 2 primærdata) av viktige lokale fysiske og økologiske forhold (både nyere og historiske data), som er viktige for både forståelsen av og utgangspunkt for en diskusjon av dagens økologiske situasjon.



Figur 12. Kartskisse over undersøkelsesområdet hvor lokalitetene er nummerert fra 1 til 34 som angitt under. Tegnet o angir en innsjø, mens O angir flere. Kartet er hentet fra: (<http://maps.google.com/2010>).

- | | | |
|-----------------|-----------------------------|-----------------------------|
| 1. Årungen | 12. Ulvenvann | 23. Bråtetjern |
| 2. Gjersjøen | 13. Svinesjøen | 24. Rolandsjøen |
| 3. Kolbotnvann | 14. Tyrifjorden/Holsfjorden | 25. Bindingsvann |
| 4. Dælivann | 15. Steinsfjorden | 26. Lyseren |
| 5. Stovivann | 16. Østensjøvann i Oslo | 27. Vansjø/Vannemfjorden |
| 6. Sems vann | 17. Pollevann | 28. Vansjø/Grepperødfjorden |
| 7. Bondivann | 18. Østensjøvann i Ås | 29. Vansjø/Storefjorden |
| 8. Gjellumvann | 19. Nærevann | 30. Sæbyvann |
| 9. Hogstadvann | 20. Midtsjøvann | 31. Mæna |
| 10. Værkensvann | 21. Mjær | 32. Jarevann |
| 11. Nordvann | 22. Langen | 33. Rundvann |
| | | 34. Trollvann |

Tabell 5. Tabellen viser en kort presentasjon av valgte lokaliteter med hensyn til noen viktige limnologiske parametere.

Nr.	Lokalitet	Kartreferanse(*)	Kommune(r)	Fylke(r)	m.o.h.	Vind utsatt	Sirkulasjons- forhold	Trofigrad ^(**)	Farge- tall (Filt)	Innsjøens farge (periode 3)
1	Årungen	32VNM978195	Ås/Frogn	Akershus	34	Høy	Dimiktisk	Eutrof	28	Brun
2	Gjersjøen	32VNM997315	Oppegård/Ås	Akershus	40	Moderat	Dimiktisk	Oligotrof	21	Gulig brun
3	Kolbotnvann	32VPM009310	Oppegård	Akershus	95	Lav	Dimiktisk	Eutrof	12	Blålig grønn
4	Dælivann	32VNM860438	Bærum	Akershus	99	Lav	Dimiktisk	Hypereutrof	40	Gulig brun
5	Ståvivann	32VNM815425	Bærum	Akershus	109	Høy	Dimiktisk	Oligotrof	16	Blålig grønn
6	Semsvann	32VNM793361	Asker	Akershus	146	Moderat	Dimiktisk	Oligotrof	24	Gulig brun
7	Bondivann	32VNM806319	Asker	Akershus	99	Lav	Di/Polymiktisk	Eutrof	21	Gulig brun
8	Gjellumvann	32VNM804287	Asker	Akershus	98	Moderat	Dimiktisk	Mesotrof	9	Mørk brun
9	Hogstadvann	32VNM788337	Asker	Akershus	158	Lav	Dimiktisk	Oligotrof	20	Gulig grønn
10	Værkensvann	32VNM769304	Asker	Akershus	181	Moderat	Dimiktisk	Oligotrof	28	Gulig brun
11	Nordvann	32VNM767310	Asker	Akershus	181	Moderat	Dimiktisk	Oligotrof	10	Blålig grønn
12	Ulvenvann	32VNM764309	Asker/Lier	Akershus/ Buskerud	181	Høy	Dimiktisk	Oligotrof	28	Mørk brun
13	Svinesjøen	32VNM769319	Asker	Akershus	181	Lav	Meromiktisk (biogen)	Oligotrof	20	Blålig grønn
14	Tyri fj./Holsfjorden	32VNM610560	Modum/Ringrike/Hole	Buskerud	63	Høy	Dimiktisk	Oligotrof	7	Gulig brun
15	Steinsfjorden	32VNM725592	Hole	Buskerud	63	Høy	Dimiktisk	Oligotrof	7	Gulig grønn
16	Østensjøvann/Oslo	32VPM024415	Oslo	Oslo	105	Høy	Polymiktisk	Eutrof	18	Gulig brun
17	Pollevann	32VNM982234	Ås	Akershus	0,6	Moderat	Meromiktisk (ektogen)	Oligotrof	28	Gulig grønn
18	Østensjøvann/Ås	32VPM025182	Ås	Akershus	89	Høy	Di/Polymiktisk	Hypereutrof	38	Gulig brun
19	Nærevann	32VPM065233	Ski	Akershus	130	Høy	Di/Polymiktisk	Eutrof	41	Brunlig gul
20	Midtsjøvann	32VPM054232	Ski	Akershus	129	Høy	Di/Polymiktisk	Eutrof	59	Mørk brun
21	Mjær	32VPM149183	Enebakk/Hobøl	Akershus/Østfold	109,6	Høy	Dimiktisk	Mesotrof	59	Mørk brun
22	Langen	32VPM127226	Enebakk/Ski	Akershus	126	Lav	Dimiktisk	Mesotrof	69	Mørk brun
23	Bråtetjern	32VPM057307	Ski	Akershus	136	Lav	Dimiktisk	Oligotrof	66	Mørk brun
24	Rolandsjøen	32VPM074318	Ski	Akershus	141	Moderat	Dimiktisk	Oligotrof	24	Gulig brun
25	Bindingsvann	32VPM097296	Ski/Enebakk	Akershus	172	Lav	Dimiktisk	Oligotrof	62	Mørk brun
26	Lyseren	32VPM198174	Enebakk/Spydeberg	Akershus/Østfold	162	Høy	Dimiktisk	Mesotrof	16	Grønlig gul
27	Vanemfj.	32VNL990900	Våler/Moss/Rygge	Østfold	24,5	Høy	Polymiktisk	Mesotrof	51	Brun
28	Grepperødfj.	32VPL025877	Våler	Østfold	24,5	Moderat	Dimiktisk	Eutrof	58	Brun
29	Storefjorden	32VPL032856	Våler/Råde	Østfold	24,5	Høy	Dimiktisk	Mesotrof	45	Brun
30	Sæbyvann	32VPL119895	Våler	Østfold	45	Høy	Dimiktisk	Eutrof	102	Mørk brun
31	Mæna	32VNN807017	Gran	Oppland	146	Moderat	Meromiktisk (biogen)	Oligotrof	10	Blålig grønn
32	Jarenvann	32VNM853962	Gran	Oppland	201	Moderat	Dimiktisk	Oligotrof	12	Grønlig gul
33	Rundvann	32VPM053364	Oslo	Oslo	242	Lav	Dimiktisk	Oligotrof	56	Mørk brun
34	Trollvann	32VPM057359	Oslo	Oslo	204	Lav	Dimiktisk	Oligotrof	53	Mørk brun

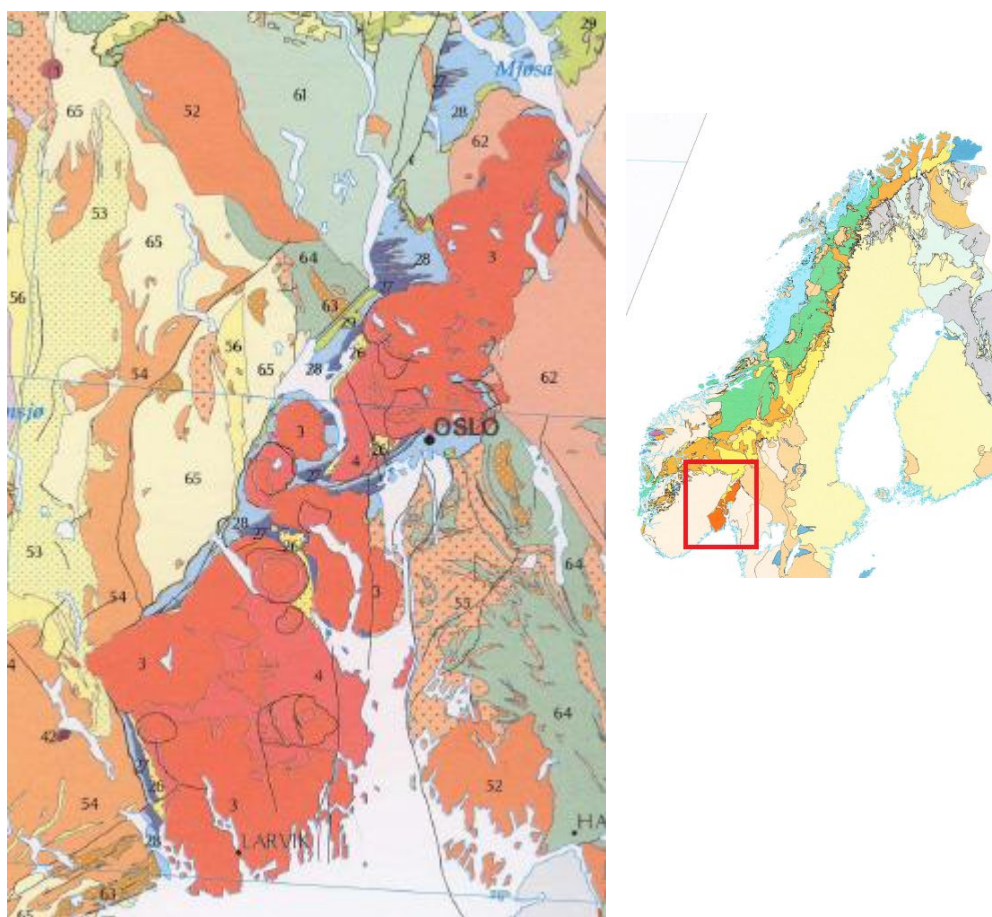
* Kartreferansen (UTM) angir lokalitetens utløp. Hvis flere prøvesteder i samme lokalitet angis kartreferansen for anslått sentrum av lokaliteten.

**Trofigraden er bestemt med bakgrunn i grenseverdier for parameteren Tot-P ($\mu\text{g P/l}$) for å beskrive; "Tilstandsklasser med hensyn til klassifisering av miljøkvalitet i ferskvann" (Andersen et al. 1997).

4.8 Geologi

4.8.1 Det sørøstnorske ”mosaikk”- landskap

Av figurene 13, 14 og 15 går det fram at det sørøstnorske landskapet synes som en mosaikk bestående av ulike berggrunnsdannene bergarter, kværtære avsetninger, skog og jordbruksområder, veier og tettbebyggelse og vann og vassdrag, og dette er alle faktorer som påvirker akvatiske miljø både direkte og indirekte gjennom kvalitative edafiske faktorer (Kling et al. 2000, Soranno et al. 2009).



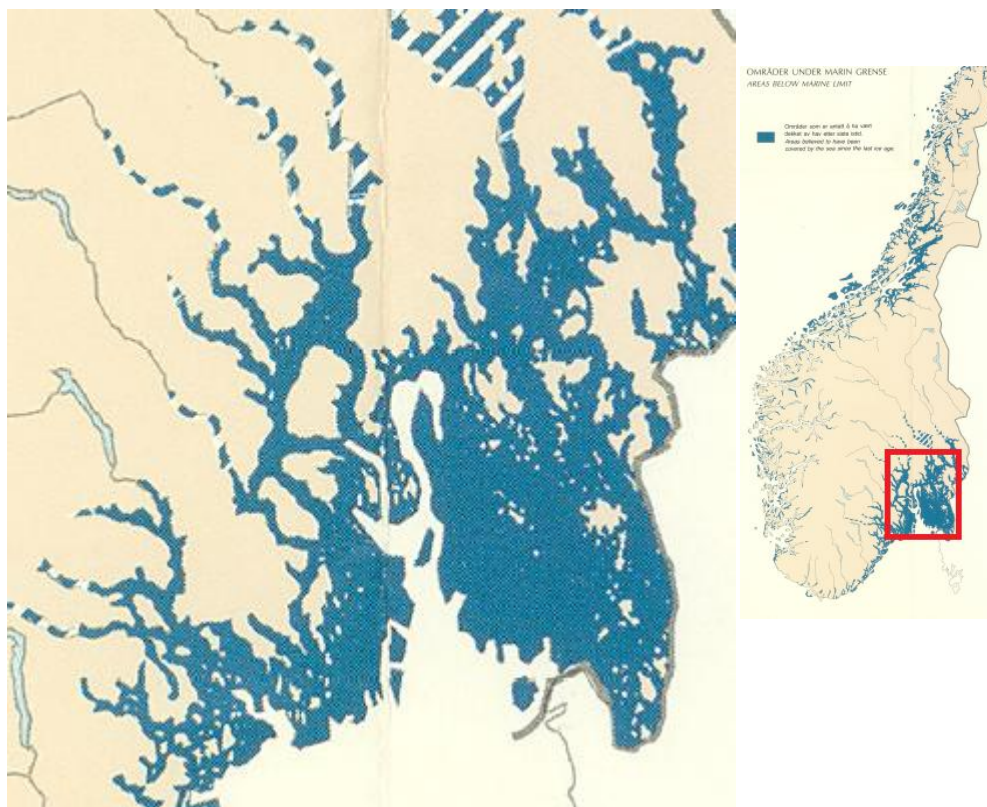
Figur 13. Figuren viser Berggrunnskart over Norge og kaledonidene i Sverige og Finland. Figuren viser hvordan Oslofeltet fordeler seg fra Larvik i sør, gjennom Oslo-regionen og nordover mot Mjøsa (Solli & Nordgulen 2007).

Fargekoder for bergarter som er relevant for undersøkelsesområdet er; 3= syenitt, granitt, 4= rombeporfyr, basalt, 26= sandstein, 27= leirskifer og kalkstein fra tidligsilur, 28= leirskifer og kalkstein fra mellom og seinordovicium, 29= leirskifer og fyllit fra kambrium og tidlig ordovicium, 52, 55= granitt og granodioritt av ulik alder, 64= glimmerskifer og amfibolitt (Solli & Nordgulen 2007).

4.8.2 Berggrunn

Innen undersøkelsesområdet finnes et mangfold av ulike berggrunnsdannende bergarter (Bonin & Sørensen 2003, Lutro & Nordgulen 2008). Det klart største skille er mellom innsjøer som ligger innenfor Oslofeltet og de som ligger utenfor i det prekambriske

grunnfjellsområdet. Oslofeltet er en graben, dvs. et innsunket geologisk område, som er fra 45 til 75 km bredt og som strekker seg fra Langesund i sør til Brumundal i nord. De høyereliggende strøkene i Oslofeltet består av permiske dagbergarter som basalt og rombeporfyr i tillegg til dyp- og gangbergarter som granitter, syenitter og gabro. Områdene i og omkring Oslofjorden består i dag av avsetningsbergarter fra paleozoikum. Disse var lenge beskyttet av et ovenpå liggende lag av lavabergarter, men erosjon har i dag blottlagt disse kambro-siluriske bergartene. En stor del av lokalitetene i den vestre og nordlige delen av undersøkelsesområdet ligger innen Oslofeltet i tilknytning til bløte erosjonssvake kalkrike kambro-siluriske bergarter. Hovedtyngden av lokalitetene i den østlige delen av undersøkelsesområdet ligger derimot innenfor det sørøst norske grunnfjellsområdet, som består av ulike harde erosjonsbestandige prekambriske gneiser (Lutro & Nordgulen 2008).

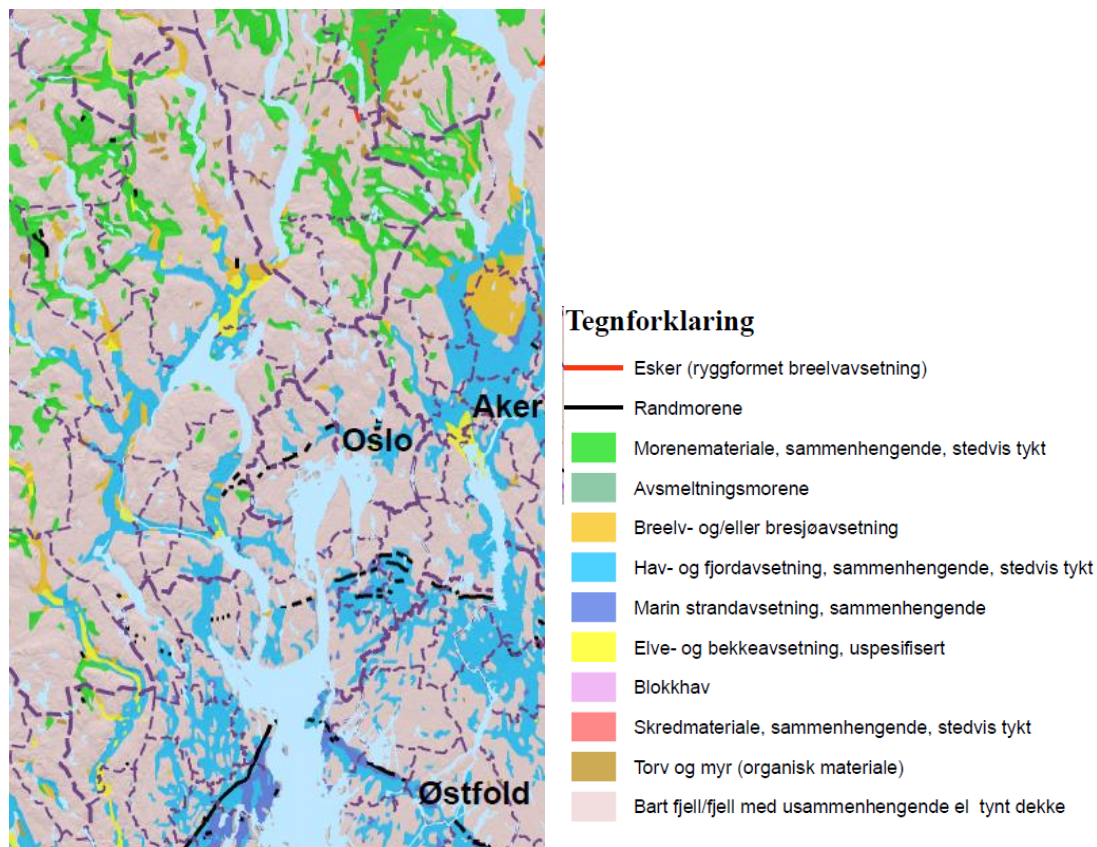


Figur 14. Figuren viser områder i Sørøst-Norge under marin grense (blått). Marin grense i Oslo-området er på om lag 221 m.o.h., og landhevingen er fortsatt i dag på om lag 2 mm./år (Sørensen et al. 1987).

4.8.3 Kvartære avsetninger - Marine

Under istidene i kvartær lå store kapper av innslandsis over Skandinavia, og tyngden av isen førte til at landet under ble tynget ned (Sørensen et al. 1987). Da isen smeltet ned så trengte havet inn og oversvømmet mye at det som i dag er tørt land. Smeltevannsstrømmene førte med seg mye erosjonsmateriale i suspensjon, silt og leir, som ble bunnfelt i fjordene under rolige strømforhold. I dag betegnes disse avsetningene som marine hav- og fjordavsetninger og kan ha mektigheter på mer enn 30 m i Oslo-området. I tillegg ble det også avsatt spredte områder med marine strandavsetninger. Dette er avsetninger som består av løsmateriale, mest sand og grus, som er utvasket og avsatt ved bølge- og strømkraftigheter i strandsonen. I Oslo-

området finnes det mektigheter på opptil 5-6 m av slike strandavsetninger. Marin grense defineres av hvor langt inn over land havet trengte i denne første tiden før landhevingen for alvor tok til. Etter innlandsisens nedsmelting har landet hevet seg sakte, og i ulik hastighet, avhengig av hvor tykk iskappen var. Marin grense innenfor undersøkelsesområdet ligger i dag på 221 m, se figur 5. Landhevingen er for øvrig antatt å fortsette i flere tusen år og er i dag på 4 mm./år i Oslo-området (Sørensen et al. 1987). Selv om en innsjø med nedbørsfelt ligger under marin grense, så betyr ikke dette nødvendigvis at det finnes marine avsetninger i nærområdet. Kart utarbeidet av NGU, se figur 6, viser at slike avsetninger har ulik mektighet og ligger flekkvis og spredt i hele undersøkelsesområdet (NGU 2009).



Figur 15. Figuren viser fordelingen av kvartære løsmasser i Sørøst-Norge (NGU 2009).

4.8.4 Kvartære avsetninger - morene og breelvavsetninger (glasifluviale avsetninger)

Morenemateriale består av løsmasser som er plukket opp, transportert og avsatt direkte av en isbre (Nordahl-Olsen 1987a) Dette materialet kan være transportert enten under-, inne i eller på overflaten av isen. Materialets transportmåte, umiddelbart før det ble avsatt, gjenspeiles av formen (landformen) til moreneavsetningene. Karakteristiske landformer for ulike transportmåter er randmorener, bunmorener og ablasjonsmorener. Morenemateriale bærer i stor grad preg av å være usortert og rundingsgraden på større partikler er oftest kantet eller kantrundet. Under isavsmeltingen ble store vannmengder frigjort. Mektige smeltevannsstrømmer har fraktet store mengder erosjonsmateriale bort fra breene og avsatte dette som glasifluviale avsetninger i ulik avstand fra brefronten. Eksempler på denne typen avsetninger er breelvasetninger, bresjøavsetninger, deltaavsetninger og avsetninger under isen som i dag

kan observeres som eskere. Dette er som oftest godt sorterte avsetninger bestående av ulike fraksjoner, leir, silt, sand og grus, og har en rundingsgrad avhengig av transporten. Innen undersøkelsesområdet finnes ulike morene og glasifluviale avsetninger bestående av ulike kornfraksjoner og med ulik mektighet (Nordahl-Olsen 1987a).

4.8.5 Forvittringsmateriale

Forvittringsmateriale er dannet ved kjemisk eller mekanisk nedbrytning av fast fjell (Nordahl-Olsen 1987a). Denne typen materiale er kjennetegnet ved at bergartsinnholdet er det samme som i den underliggende berggrunnen. Kornpartiklene er skarpkantete og en ser gjerne en gradvis overgang fra løsmasser til det faste fjellet under. Dannelsen av forvittringsmateriale er sterkt avhengig av bergartstypen. Innenfor undersøkelsesområdet er det spesielt områdene med kambro-silurisk berggrunn som er dekket med denne typen løsmasser. Oftest observeres disse løsmassene som et tynt dekke som finnes spredt og usammenhengende, gjerne i sprekker og lommer. Generelt forvittrer leirskiferen lett, mens kalken, som vanligvis danner ryggene ofte er uten dekke av forvittringsmateriale. Forvittringsproduktene fra de kambro-siluriske bergartene varierer fra stein til silt og leir. Innen undersøkelsesområdet kan forvittringsmaterialet komme opp i en mektighet på 2-3 m (Nordahl-Olsen 1987a).

4.8.6 Torv og myrdannelser

Organisk jord i torv- og myravsetninger dannes når døde planterester hopper seg opp raskere enn nedbrytningen skjer, spesielt i forsenkninger i berggrunnen og i sumpområder på flate partier med dårlig drenert leirjord (Nordahl-Olsen 1987a). Når nye lag avsettes på toppen, vil de eldre lagene etter hvert omvandles til torvjord. Torv og myr inneholder derfor mye organisk materiale som humusstoffer (humuspartikler). Dette er partikler som lekker ut og farger vannet brunt når det kommer vann til jordsmonnet. Den gule eller brune fargen skyldes store og komplekse karbonforbindelser fra det nedbrytende plante- og dyrematerialet. Humus er viktig for transport og biotilgjengelighet av både organiske og uorganiske plantenæringsstoffer. Humusens evne til å danne komplekser med mange giftige forbindelser påvirker giftigheten av tungmetaller og organiske miljøgifter. Humusens syre-base egenskaper er spesielt viktig for pH i overflatevann (humuspåvirket overflatevann er naturlig surt med $\text{pH} < 6$) på grunn av humussyrer. Innen undersøkelsesområdet finnes flere vann og vassdrag som er humuspåvirket (Nordahl-Olsen 1987a).

4.8.7 Fluviale avsetninger

Fluviale avsetninger (elve- og bekkeavsetninger) er avsetninger hvor sand er den dominerende kornstørrelsen (Nordahl-Olsen 1987a). Under landhevingen grov elver og bekker seg ned i tidligere avsatte løsmasser og transporterte dette materialet nedover dalførene før det på nytt ble avsatt som elvesletter, vifter eller delta i innsjøer/fjorder. Elveavsetningene innen undersøkelsesområdet er små og spredte (Nordahl-Olsen 1987a).

4.9 Vær og klima i undersøkelsesområdet

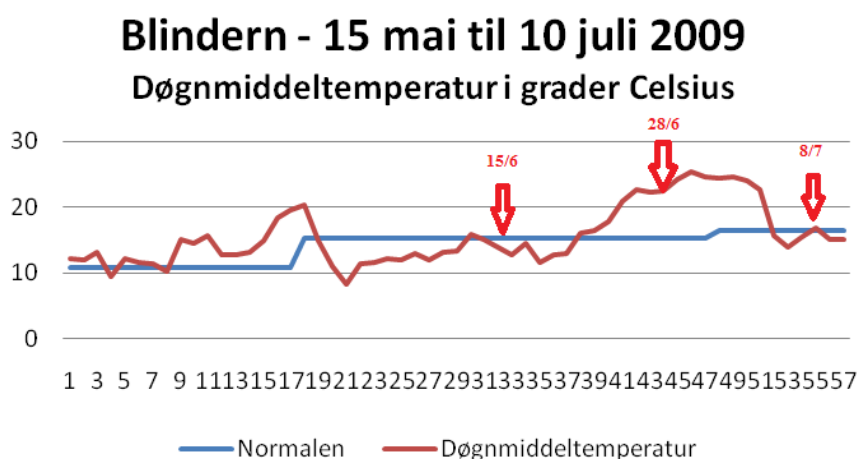
Norge ligger i vestavindsbeltet hvor den dominerende vindretningen er fra vest hvor nedbørsområdene følger lavtrykkene langs polarfronten (Gottschalk et al. 1979). Viktig for klima i Norge er også at landet ligger på østsiden av et stort havområde (Atlanterhavet) med en stor,

varm og stabil havstrøm (Golfstrømmen), som strømmer nordover langs norske-kysten. Dette betyr at nedbøren hovedsakelig kommer som frontnedbør med lavtrykk fra vest, og på grunn av den orografiske forsterkningen får vestlandet langt høyere årsnedbør (mm år^{-1}) enn østlandsområdet som ligger på lesiden (regnskyggen) av langfjellene. Over Østlandet har konvektiv bygenedbør størst effekt for nedbørklimaet om sommeren, og som er årsak til flommer i mindre vassdrag. En nordisk hydrologisk regioninndeling viser at Østlandsområdet ligger på grensen mellom et innlands- og et overgangsregime. Dette betyr at Østlandsområdet domineres av to årlige flomperioder, som består av en snøsmeltningsflom om våren og en sekundær regnflom om høsten. Lavvannsperioden domineres enten av en periode med vinterlavvann på grunn av snøakkumulasjon (februar – mars), eller av to perioder med lavvann en om vinteren (februar) og en midt på sommeren (juli) på grunn av høy evotranspirasjon. Lokalt påvirkes avløpsregimene sterkt av innsjøene. Nedbørsfelt med høy innsjøprosent jevner ut flomtopper, og flomkulminasjonen inntreffer senere enn i nedbørsfelter med færre og mindre innsjøer (Gottschalk et al. 1979). Det valgte undersøkelsesområdet ligger i Østlandsområdet som normalt har et innlandsklima med varme somre og kalde vintre, hvor temperaturen er direkte avhengig av solinnstrålingen (reduseres av skydekke).

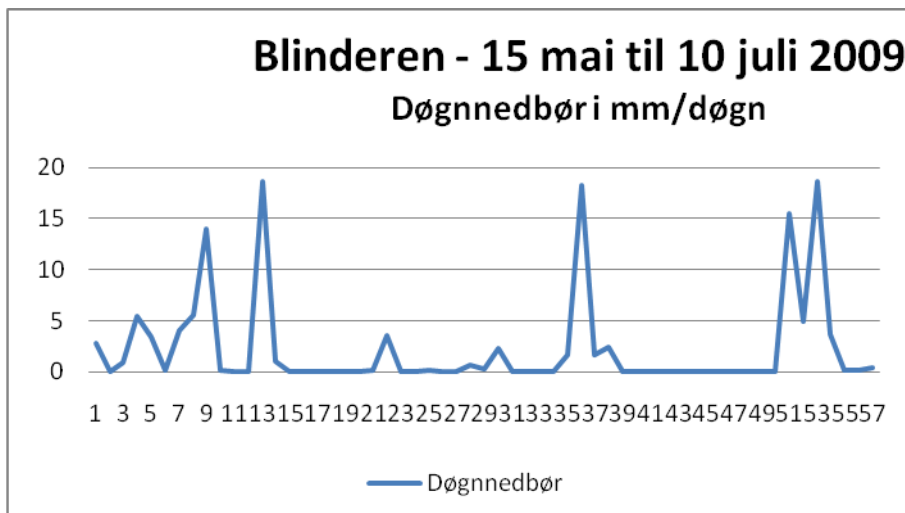
4.9.1 Været under prøveperiodene

Værforholdene varierte en god del gjennom hele feltperioden. Klima/vær-parametre som lufttemperatur, solinnstråling (skydekke) og nedbør er alle variabler som påvirker lokalitetenes miljøparametre på både kort og lang sikt (Vennerød 1984). Med bakgrunn i statistiske data fra Meteorologisk Institutt på Blindern i Oslo for lufttemperatur, nedbør og skydekke vil det ble presentert en oversikt over hvordan disse værparametrene varierte under feltperioden (eKlima@met.no 2010). Værdata fra den meteorologiske målestasjonen på Blindern i Oslo er valgt som representativ for hele undersøkelsesområdet under feltperioden, fordi den ligger relativt sentralt innenfor undersøkelsesområdet og bygger statistisk på lange tidsserier.

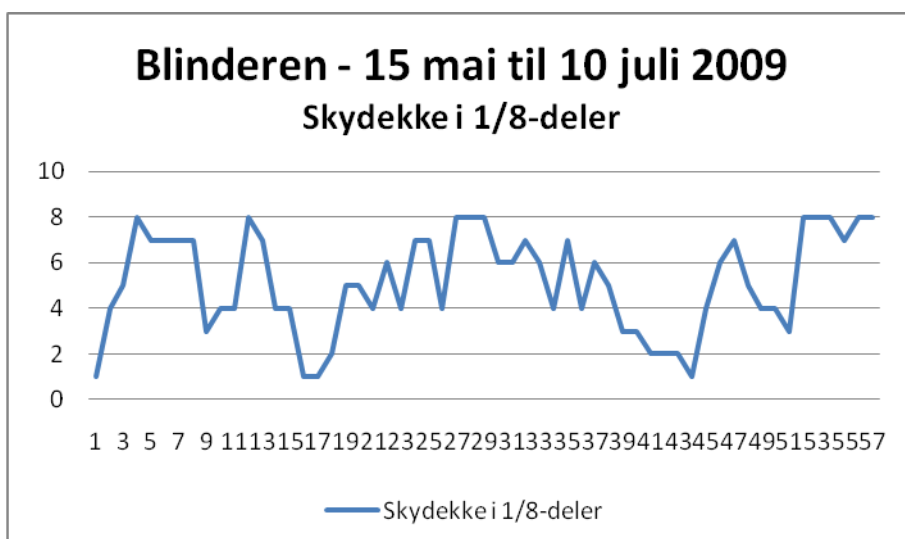
4.9.1.1 Prøveperiode 1.



Figur 16. Prøvene i periode 1 ble tatt fra 15/6 til 8/7 (fra 32 til 55 på skalaen). Middelttemperaturen i mai var på 12,0, mot normalt 10,8. I juni var middeltemperaturen på 15,8, mot normalt 15,2, mens for juli var middeltemperaturen på 17,3, mot normalt 16,4 (eKlima@met.no 2010). De fleste prøvene ble tatt i tidsrommet 15/6 – 28/6 (13 dager), bare Rundvann (8/7) og Trollvann (8/7) ble tatt senere.



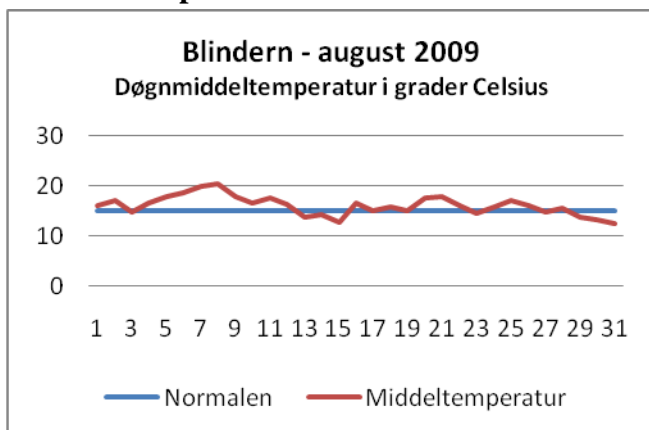
Figur 17. Prøvene i periode 1 ble tatt fra 15/6 til 8/7 (fra 32 til 55 på skalaen). Månedsnedbøren i mai var på 74,9 mm. mot normalt 53,0 mm.. I juni var månedsnedbøren på 31 mm. mot normalt 65 mm.. I juli var månedsnedbøren på 162,3 mm., mot normalt 81 mm.. (eKlima@met.no 2010).



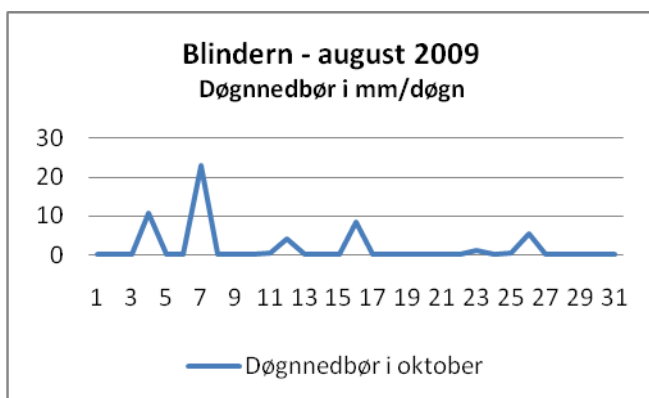
Figur 18. Viser graden av skydekke i 1/8-deler, hvor 8 på skalaen står for 8/8 og angir helt overskyet og 1 skyfritt. Verdiene representerer gjennomsnitt for 4 daglige måleperioder (kl 01,07, 13 og 19) (eKlima@met.no 2010). Prøvene i periode 1 ble tatt fra 15/6 til 8/7 (fra 32 til 55 på skalaen).

Av figurene 16, 17 og 18 går det fram at været under prøveperiode 1 var preget av en periode hvor lufttemperaturen lå godt over normalen og som falt sammen med en periode med relativt stor solinnstråling. Nedbøren var generelt lav, men med to topper, en i starten og en på slutten av prøveperioden.

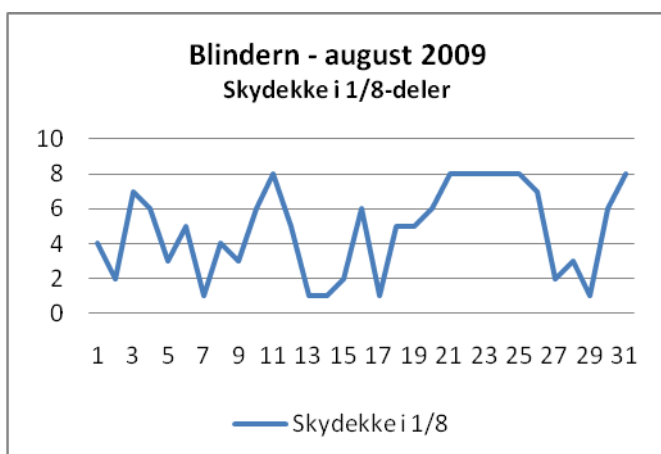
4.9.1.2 Prøveperiode 2.



Figur 19. Middeltemperaturen i august var på 16,1 mot normalt 15,2. Prøvene i periode 2 ble tatt fra 22/8 til 31/8 (eKlima@met.no, 2010).



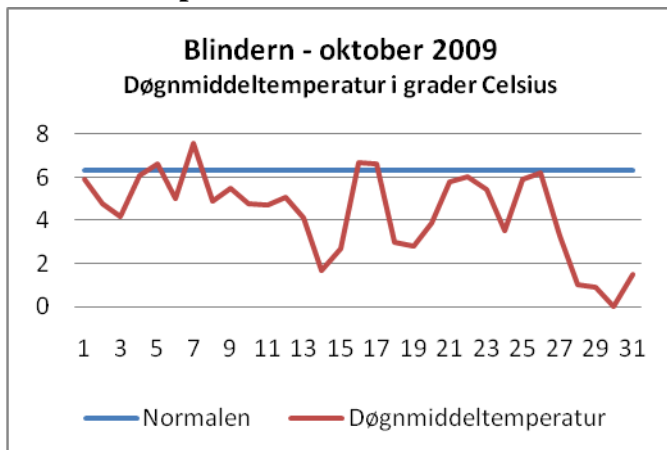
Figur 20. Månedsnedbør i august var på 148,0 mm. mot normalt 89,0 mm.. Prøvene i periode 2 ble tatt fra 22/8 til 31/8 (eKlima@met.no 2010).



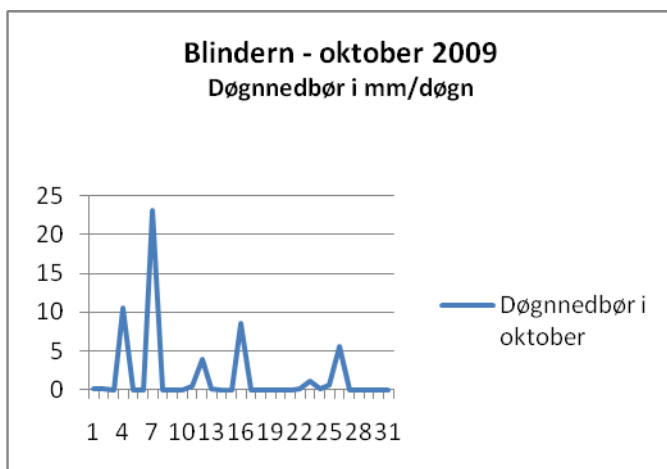
Figur 21. Viser graden av skydekke i 1/8-deler, hvor 8 på skalaen står for 8/8 og angir helt overskyet og 1 for skyfritt. Verdiene representerer gjennomsnitt for 4 daglige måleperioder (kl 01,07, 13 og 19). Prøvene i periode 2 ble tatt fra 22/8 til 31/8 (eKlima@met.no, 2010).

Av figur 19, 20 og 21 går det fram at været under prøveperiode 2 var preget av en periode hvor lufttemperaturen lå rundt normalen, og som falt sammen med en periode hvor solinnstrålingen varierte fra liten i starten av prøveperioden til større mot slutten. Nedbøren var generelt lav, men med en liten topp om lag midt i prøveperioden.

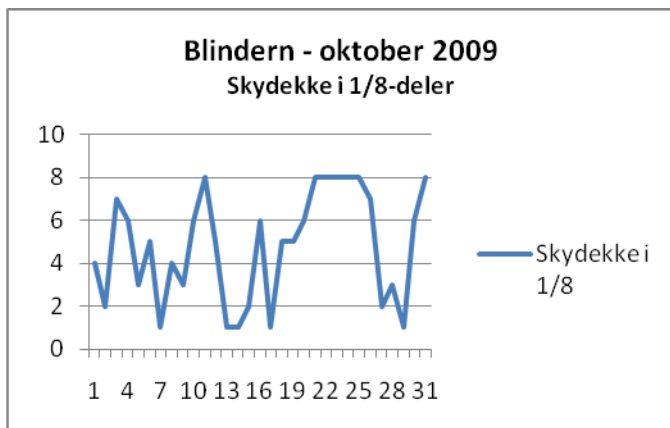
4.9.1.3 Prøveperiode 3.



Figur 22. Middeltemperatur i oktober var på 4,4, mot normalt 6,3. Prøvene i periode 3 ble tatt fra 4/10 til 12/10 (eKlima@met.no, 2010).



Figur 23. Månedsnedbør i oktober var på 54,7 mm., mot normalt 84,0 mm. Prøvene i periode 3 ble tatt fra 4/10 til 12/10 (eKlima@met.no, 2010).



Figur 24. Viser graden av skydekke i 1/8-deler, hvor 8 på skalaen står for 8/8 og angir helt overskyet og 1 for skyfritt. Verdiene representerer gjennomsnitt for 4 daglige måleperioder (kl 01,07, 13 og 19). Prøvene i periode 3 ble tatt fra 4/10 til 12/10 (eKlima@met.no, 2010).

Av figur 22, 23 og 24 går det fram at været under prøveperiode 3 var preget av en periode hvor lufttemperaturen lå generelt under normalen og som falt sammen med en periode hvor solinnstrålingen varierte mye. Prøveperioden falt sammen med den delen av oktober hvor nedbørsintensiteten var størst.

5 Resultater

5.1 Korrelasjonsanalyse

Tabell 6 viser Kendall's, ikke-parametriske, korrelasjonskoeffisient tau for samvariasjonen mellom undersøkelsens miljøfaktorer (forklaringsvariabler). Korrelasjonsmatrisen i tabell 5 viser både korrelasjonskoeffisienten og på hvilket signifikansnivå de ulike koeffisienter er signifikante. Korrelasjonskoeffisienter som ikke er signifikante på minst 5 % nivå, viser uavhengighet mellom miljøfaktorene. Selv om to miljøfaktorer viser signifikant samvariasjon, forklarer ikke dette nødvendigvis et kausalt årsak – virkning forhold. En signifikant positiv eller negativ samvariasjon viser avhengighet mellom variablene (Halvorsen et al. 2009).

Av korrelasjonsmatrisen går det bl.a. fram at det er;

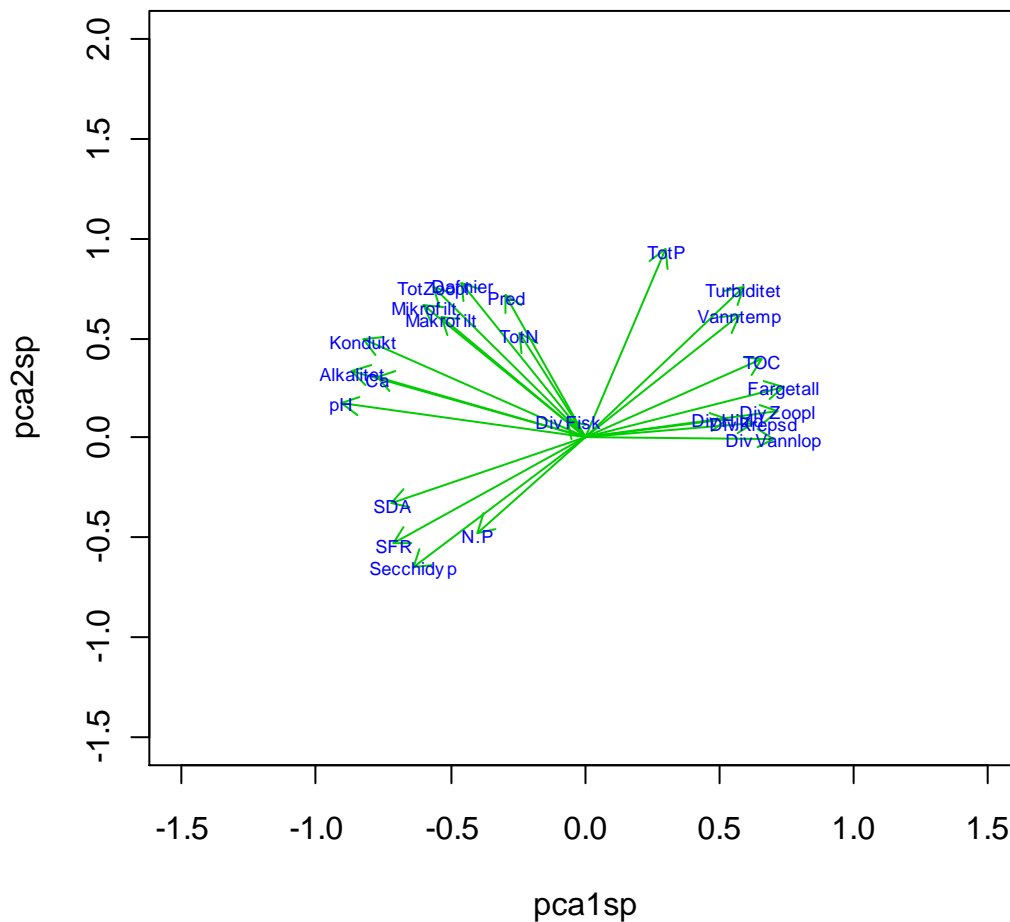
- en positiv signifikant samvariasjon (avhengighet) mellom de funksjonelle gruppene Makrofiltratorer, Mikrofiltratorer og Predatorer (+ Dafnier og Totalt Zooplankton) og miljøfaktorene pH, Alkalitet, Konduktivitet og Ca.
- en negativ signifikant samvariasjonen mellom pH, Alkalitet, Konduktivitet, Ca og miljøfaktorene Fargetall og TOC.
- en positiv signifikant samvariasjon mellom Makrofiltratorer, Mikrofiltratorer, Predatorer, Dafnier og TotZooplankton.
- en positiv signifikant samvariasjon mellom Tot-P og Turbiditet, og at disse to miljøfaktorene viser en signifikant negativ samvariasjon med Secchidyp.

Tabell 6. Tabellens nedre del viser Kendall`s korrelasjonskoeffisient tau for samvariasjon mellom miljø/forklaringsvariablene (transformerte). Tabellens øvre del angir signifikansnivå (H1: tau ≠ 0) hvor *** 0.001, ** 0.01, * 0.05 –nivå.

	pH	Alkal	Kond	Turb	Farget	Ca	TotN	TotP	N/P	TOC	Secchi	DivFisk	DivZoo	DivVanl	DivKre	DivHju	Vannt	SDA	SFR	Makfil	Mikfil	Pred	TotZoo	Dafn
pH	<u>1.00</u>	***	***	*	***	***				***	*			*	*		**	*	**	**	***	*	**	**
Alkal	0.73	<u>1.00</u>	***		***	***				**				*	*		*			**	**	**	**	**
Kond	0.62	0.76	<u>1.00</u>		**	***	**			*										**	***	***	***	***
Turb	-0.27	-0.15	-0.05	<u>1.00</u>	*		*	***	***	***	***						***	**	***					
Farget	-0.46	-0.41	-0.35	0.31	<u>1.00</u>	**				***	***		*				*	*						
Ca	0.64	0.83	0.69	-0.13	-0.32	<u>1.00</u>				**										*	**	**	**	**
TotN	0.19	0.22	0.31	0.24	0.06	0.18	<u>1.00</u>	*	*		*												*	
TotP	-0.12	0.03	0.14	0.67	0.17	0.06	0.28	<u>1.00</u>	***	*	***		*			*	***	**	***				*	
N/P	0.15	0.01	-0.04	-0.38	-0.07	-0.05	0.24	-0.49	<u>1.00</u>		*					*							*	
TOC	-0.43	-0.36	-0.24	0.49	0.70	-0.33	0.18	0.29	-0.09	<u>1.00</u>	***						*		*					
Secchi	0.28	0.18	0.13	-0.73	-0.49	0.14	-0.27	-0.58	0.30	-0.56	<u>1.00</u>						***	***	***					
DivFisk	0.16	0.10	0.02	-0.14	-0.14	0.17	0.03	-0.11	0.15	-0.25	0.23	<u>1.00</u>			*									
DivZoo	-0.22	-0.20	-0.19	0.23	0.25	-0.17	-0.13	0.29	-0.01	0.13	-0.24	0.11	<u>1.00</u>	***	***	***		***	***					
DivVanl	-0.29	-0.33	-0.25	0.18	0.23	-0.30	-0.01	0.09	0.10	0.17	-0.11	0.19	0.60	<u>1.00</u>	***	*	*	*	**					
DivKre	-0.27	-0.29	-0.22	0.15	0.23	-0.23	-0.11	0.15	-0.01	0.14	-0.01	0.29	0.70	0.80	<u>1.00</u>	*	*	***						
DivHju	-0.10	-0.12	-0.12	0.18	0.11	-0.12	-0.20	0.29	-0.26	0.01	-0.24	-0.07	0.67	0.28	0.31	<u>1.00</u>		***	**	*				
Vannt	-0.32	-0.26	-0.14	0.54	0.21	-0.22	0.24	0.50	-0.23	0.27	-0.45	0.06	0.21	0.24	0.22	0.12	<u>1.00</u>	**	***					
SDA	0.27	0.17	0.18	-0.38	-0.27	0.17	0.03	-0.41	0.24	-0.24	0.45	0.04	-0.52	-0.30	-0.31	-0.47	-0.36	<u>1.00</u>	***	*				
SFR	0.35	0.19	0.20	-0.42	-0.28	0.19	-0.02	-0.48	0.23	-0.28	0.44	-0.11	-0.55	-0.41	-0.45	-0.43	-0.45	0.72	<u>1.00</u>					
Makfil	0.32	0.32	0.42	-0.06	-0.16	0.24	0.22	0.04	0.03	-0.08	0.18	0.07	-0.21	-0.19	-0.11	-0.27	-0.02	0.31	0.12	<u>1.00</u>	***	**	***	***
Mikfil	0.41	0.37	0.46	0.01	-0.13	0.30	0.23	0.10	-0.02	-0.09	0.06	0.14	-0.11	-0.11	-0.05	-0.14	0.00	0.20	0.10	0.55	<u>1.00</u>	**	***	***
Pred	0.24	0.37	0.38	0.09	-0.20	0.30	0.13	0.28	-0.26	-0.19	0.02	0.11	-0.05	-0.17	-0.14	0.04	0.13	-0.02	-0.19	0.34	0.39	<u>1.00</u>	***	**
TotZoo	0.37	0.37	0.44	0.02	-0.11	0.30	0.24	0.13	-0.02	-0.06	0.06	0.13	-0.09	-0.13	-0.06	-0.10	0.01	0.22	0.06	0.61	0.87	0.45	<u>1.00</u>	***
Dafn	0.35	0.37	0.44	0.04	-0.12	0.27	0.25	0.14	-0.03	-0.06	0.06	0.10	-0.11	-0.15	-0.05	-0.19	0.03	0.17	0.00	0.81	0.61	0.38	0.66	<u>1.0</u>

5.2 Gradientanalyser

5.2.1 PCA-ordinasjon



Figur 25. Figuren viser PCA-ordinasjon for 24 miljøfaktorer fra 34 ulike lokaliteter i undersøkelsen. Enhetene langs PCA-aksene er tilfeldig valgt.

Tabell 7. Tabellen viser egenverdi, andel forklart variasjon og kumulativ forklart variasjon av PCA-aksene 1, 2, 3 og 4.

	PC1	PC2
Egenverdi	7.853	5.460
Andel forklart	0.327	0.228
Kumulativ andel	0.327	0.555

Figur 25 og tabell 7 viser at:

- a) Hovedaksen, PCA1-aksen, har en egenverdi på 7.85 og forklarer 32.7 % av variasjonen i data.
- b) Da alle de 24 miljøvariablene, etter standardisering, bidrar like mye til den totale variasjonen ($100/24 \% = 4.17 \%$), viser dette at hovedaksen fanger opp like mye variasjon som det er i 7.84 enkeltvariabler ($32.7 \%/4.17 \% = 7.84$).
- c) Dette viser at langt færre enn 24 dimensjoner (antall miljøfaktorer) kan beskrive hovedtrekkene i miljøvariasjonen i undersøkelsens 34 lokaliteter.
- d) PCA2-aksen har en egenverdi på 5.46 og forklarer 22.8 % av rest-variasjonen i data.
- e) PCA2-aksen forklarer like mye som 5.47 enkeltvariabler.
- f) Kumulativt forklarer PCA1- og PCA2-aksene 55.5 % av den totale variasjonen i data.
- g) At pilene (vektorene) i figur 25 peker i den retningen hvor den største økningen i den aktuelle miljøfaktoren finner sted. Vektorens lengde angir styrken på økningen.

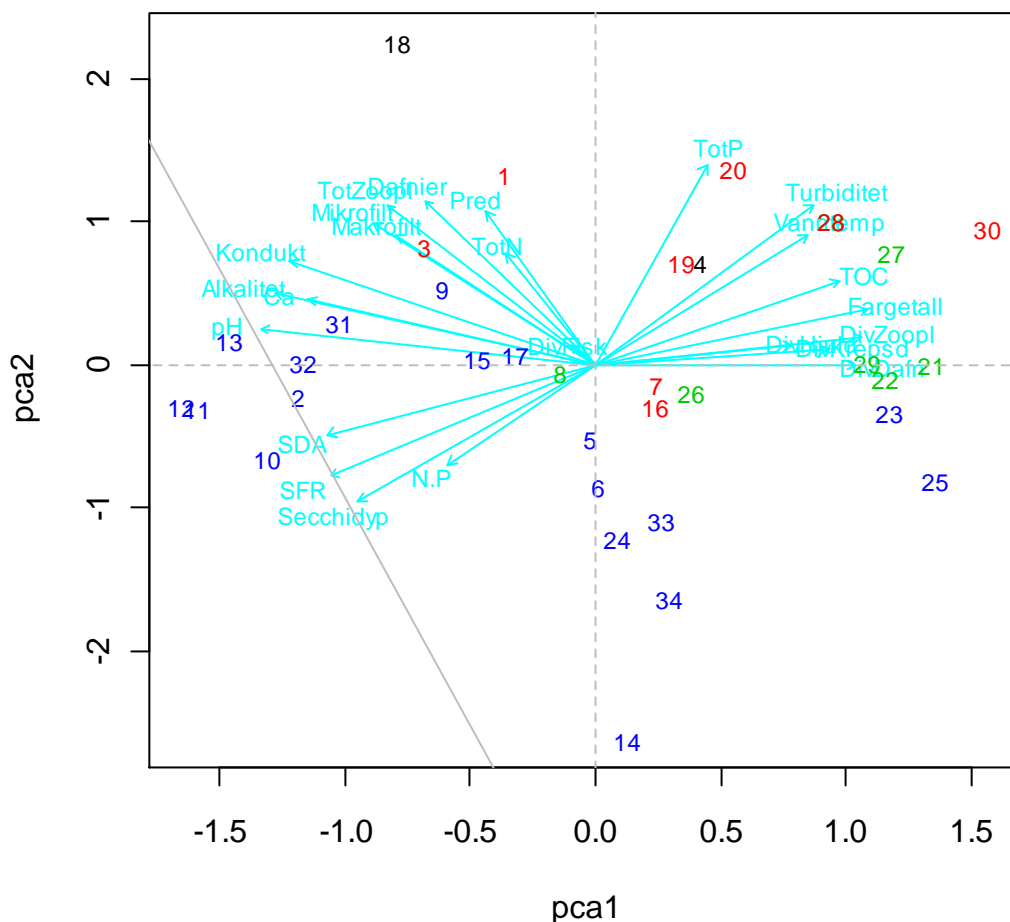
Figur 16 og tabell for ”species score” (appendiks) viser at:

- a) Miljøfaktorene Fargetall, TOC, DivZoopl, DivVannlop, DivHjuld og DivKrepsd bidrar mest til å danne PCA1-aksen i positiv akseretning.
- b) Miljøfaktorene pH, Alkalitet, Ca og Konduktivitet bidrar mest til dannelsen av PCA1-aksen i negativ akseretning.
- c) Miljøfaktorene Tot-P, Turbiditet (+ TotZoopl, Dafn og Pred) bidrar mest til PCA2-aksen i positiv akseretning.
- d) Miljøfaktoren Secchidyp bidrar mest til PCA2-aksen i negativ akseretning.
- e) At flere miljøfaktorer grupperer sammen i aksediagrammet, og ser ut til å danne fem hovedgrupper slik;
 - Gruppe 1. DivVannlopp, DivKrepsd, DivHjuld, DivZoopl, Fargetall og TOC
 - Gruppe 2. Tot-P, Turb og Vanntemp
 - Gruppe 3. Makrofiltratorer, Mikrofiltratorer, Dafnier, TotZoopl og Pred.
 - Gruppe 4. pH, Ca, Alkalitet og Konduktivitet
 - Gruppe 5. Secchidyp (+ SDA, SFR og N/P).

f) At gruppe 2, 3 og 5 viser større affinitet til begge PCA-aksene enn gruppe 1 og 4.

Langs hovedaksen (PCA1-aksen) betyr dette at ved økende verdier for pH, Alkalitet, Konduktivitet og Ca så synker verdiene for Fargetall, TOC, DivZoopl, DivVannlop, DivHjuld og DivKrepsd (og motsatt).

For PCA2-aksen så betyr det at ved økende Secchidyp så synker verdiene for Tot-P, Turbiditet, TotZoopl, Dafn og Pred (og motsatt).



Figur 26. PCA-ordinasjon av 24 miljøfaktorer fra 34 lokaliteter hvor posisjonen og styrke relativt til PCA1- og PCA2-aksene er markert vektorer i lyse blått. Lokalitetenes (1-34) plassering relativt til PCA-aksene og vektorene er markert med et nummer hvor fargen angir trofigrad, som er i samsvar med tabell 5 og 8. Aksenes enheter er tilfeldig valgt.

Tabell 8. Tabellen viser ”site score”-verdier for PCA-aksene 1 og 2. Verdiene i tabellen viser lokalitetenes plassering (koordinat) i PCA-aksediagrammet. Lokalteter merket med **blått** er oligotrofe, med **grønt** mesotrofe, med **rødt** eutrofe og med svart hypereutrofe.

Site scores (vektet sum av ”specie scores”)

	PC1	PC2
1. Årungen	-0.363	1.332
2. Gjersjøen	-1.189	-0.209
3. Kolbotnvann	-0.683	0.838
4. Dælivann	0.417	0.725
5. Stovivann	-0.027	-0.514
6. Semsvann	0.009	-0.844
7. Bondivann	0.239	-0.126
8. Gjellumvann	-0.146	-0.043
9. Hogstadvann	-0.611	0.539
10. Værkensvann	-1.310	-0.646
11. Nordvann	-1.588	-0.305
12. Ulvenvann	-1.647	-0.287
13. Svinesjøen	-1.456	0.181
14. Tyrifj./Holsfjorden	0.128	-2.617
15. Steinsfjorden	-0.465	0.055
16. Østensjøvann i Oslo	0.237	-0.287
17. Pollevann	-0.315	0.083
18. Østensjøvann i Ås	-0.791	2.258
19. Nærevann	0.343	0.716
20. Midtsjøvann	0.555	1.373
21. Mjær	1.339	0.010
22. Langen	1.156	-0.091
23. Bråtetjern	1.172	-0.324
24. Rolandsjøen	0.091	-1.204
25. Bindingsvann	1.354	-0.803
26. Lyseren	0.387	-0.193
27. Vansjø/Vanemfjorden	1.183	0.788
28. Vansjø/Grepperødfjorden	0.941	1.016
29. Vansjø/Storefjorden	1.088	0.019
30. Sæbyvann	1.565	0.952
31. Mæna	-1.021	0.297
32. Jarenvann	-1.162	0.027
33. Rundvann	0.265	-1.083
34. Trollvann	0.299	-1.632

Figur 26 og tabell 8 viser hvordan lokalitetene fordeler seg langs PCA1- og PCA2-aksene. Generelt viser figuren at lokaliteter som ligger i nærheten av hverandre er mer like, enn de som ligger lengere fra hverandre.

Av PCA-ordinasjonsdiagrammet (bi-plot mellom lokaliteter ”sites” og miljøfaktorer) i figur 17 går det fram at:

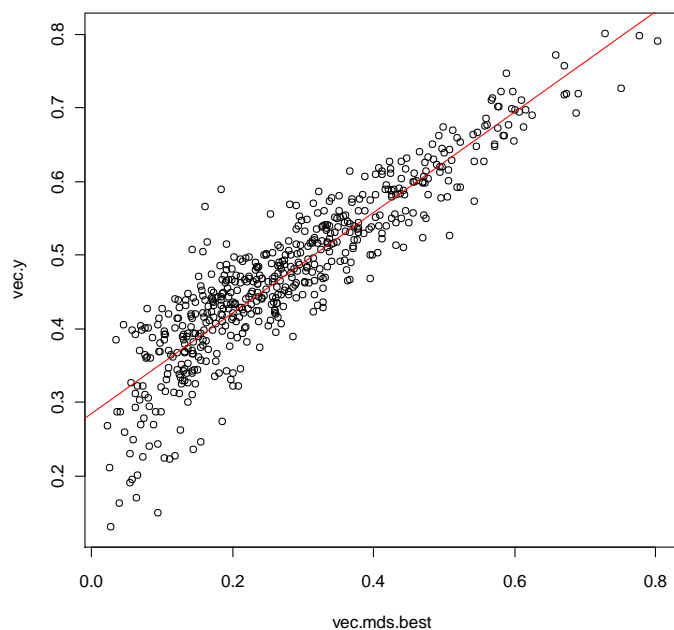
- Lokalitetene nr. 30 Sæbyvann, nr. 25 Bindingsvann og nr. 21 Mjær (”site score” i synkende rekkefølge) fordeler seg lengst ut på positiv (høyre) side av PCA1-aksen.
- Lokalitetene nr. 12 Ulvenvann, nr. 11 Nordvann, nr. 13 Svinesjøen og nr. 10 Værkensvann (”site score” i synkende rekkefølge) fordeler seg lengst ut på negativ (venstre) side av PCA1-aksen.
- Lokalitetene nr. 18 Østensjøvann i Ås, nr. 20 Midtsjøvann og nr. 1 Årungen (”site score” i synkende rekkefølge) fordeler seg lengst ut på positiv (oppe) side av PCA2-aksen.

Lokalitetene nr. 14 Tyrifj./Holsfjorden, nr. 34 Trollvann og nr. 33 Rundvann ("site score" i synkende rekkefølge) fordeler seg lengst ut på negativ (nede) side av PCA2-aksen.

Med bakgrunn i disse resultatene er det å forvente at at lokalitetene nr. 30 Sæbyvann og nr. 12 Ulvenvann er mest ulike langs PCA1-aksen, mens nr. 18 Østensjøvann i Ås og nr. 14 Tyrifj./Holsfjorden er mest ulike hverandre langs PCA2-aksen. Dette fordi lokalitetenes plassering langs PCA-aksene gjenspeiler målte verdier for miljøfaktorene. Det vil si at for en lokalitet som ligger langt ute til høyre på PCA-aksen, så kan det for denne forventes å ha høye verdier for de miljøfaktorene som har piler som peker i denne retningen (Halvorsen pers. medd. 2010)

5.2.2 GNMDS

GNMDS ("global nonmetric multidimensional scaling") er en geometrisk metode som danner ei matrise med parvise ulikheter i artssammensetning mellom alle n observasjoner og som søker å plassere observasjonene i et rom (ordinasjonsrommet) med få dimensjoner, hvor relasjonene mellom de n observasjonene (graden av ulikhet i artssammensetning) blir beholdt i størst mulig grad. Dersom parallelle DCA- og GNMDS-ordinasjoner av samme artsobservasjons-matrise gir om lag like resultat, viser dette god overensstemmelse mellom aksene i de to ordinasjonene, og det er sannsynlig at de viktigste artssammensetningsgradientene i artsobservasjonsmatrisa er identifisert (Halvorsen et al. 2009).



Figur 27. Figuren viser korrelasjon mellom GNMDS- og DCA-aksene. Enhetene langs aksene er tilfeldig valgt.

Tabell 9. Tabellen viser Kendall's tau ikke-parametriske korrelasjonskoeffisienten for samvariasjonen mellom GNMDS- og DCA-aksene.

Kendall's rank correlation tau

data: dca1 and gnm1 T = 548, p-value < 2.2e-16

alternative hypothesis: true tau is not equal to 0

sample estimates tau 0.9536542

Kendall's rank correlation tau

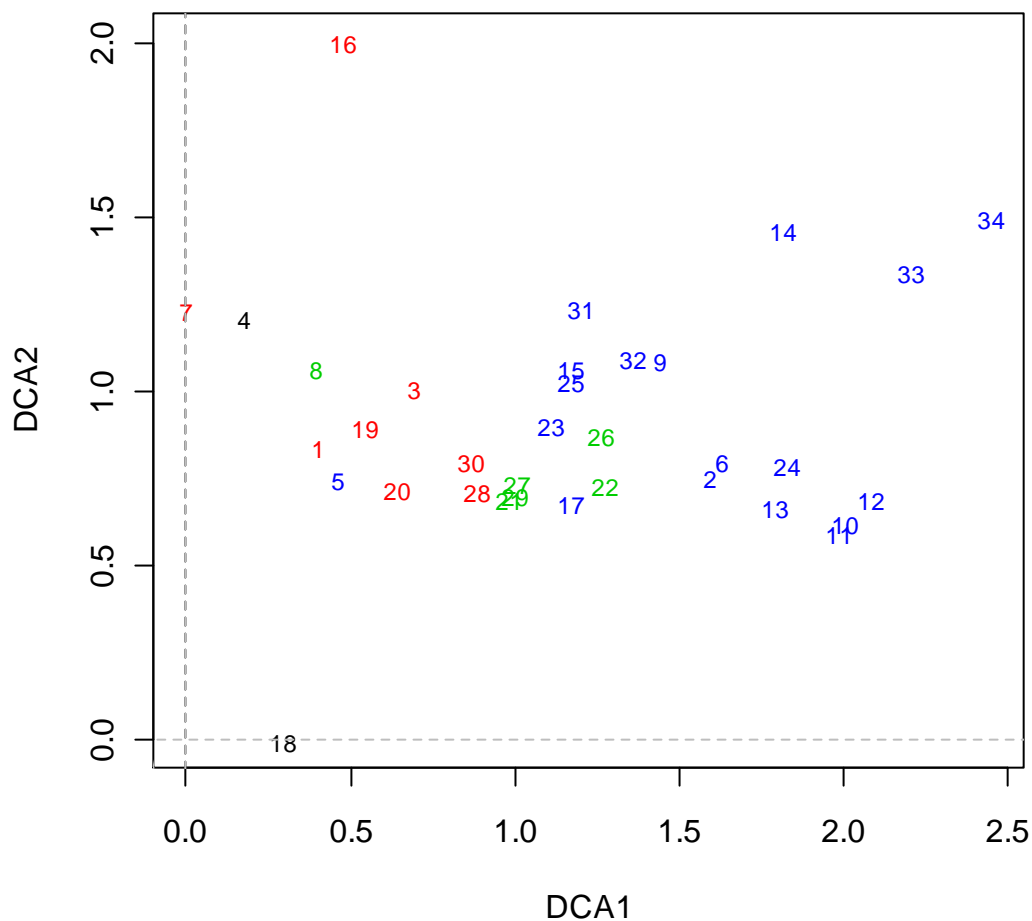
data: dca2 and gnm2 T = 147, p-value = 4.228e-05

alternative hypothesis: true tau is not equal to 0

sample estimates: tau -0.4759358

DCA-aksenes pålitelighet er sjekket gjennom en parallel GNMDS –ordinasjon. Figur 27 og tabell 9 viser at DCA1 og DCA2-aksene er sterkt korrelert med GNMDS1- og 2-aksene. Tabell 9 viser likevell at korrelasjonen mellom DCA1- og GNMDS1 -aksene har en betydelig høyere T- og lavere p-verdi, enn korrelasjonen mellom DCA2- og GNMDS2-aksene. Det er derfor å anta at DCA1-aksen er mest pålitelig, men også at DCA-ordinasjonsdiagrammet som helhet gir et godt bilde av hovedgradientene i artssammensetningen for lokalitetene i undersøkelsesområdet.

5.2.3 DCA-ordinasjon



Figur 28. DCA-ordinasjon av kompleks artsdatamatrikse bestående av 57 arter med ulik fordeling av antall individer mellom artene, hvor data er hentet inn fra 34 lokaliteter. Lokalitetenes nummer fra 1 til 34 er i overensstemmelse med tabell 5 og 8. Lokaliteter som er angitt med **blått** er oligotrofe, **grønt** mesotrofe, **rødt** eutrofe og **svart** hypereutrofe. Aksene er inndelt i S.D.-enheter.

Tabell 10. Tabellen viser egenverdier, Decorana verdier og akselengder i S.D. enheter for DCA-askene 1 og 2.

	DCA1	DCA2
Eigenvalues	0.2726	0.1178
Decorana values	0.2804	0.1202
Axis lengths	2.4475	2.0149

Tabell 11. Tabellen viser "site scores"-verdier for DCA-aksene 1 og 2. Verdiene for "site scores" angir lokalitetenes koordinat i DCA-aksdiagrammet. Fargekodene angir lokalitetene (site) trofigrad; blått = oligotrofi, grønt = mesotrofi, rødt = eutrofi og svart = hypereutrofi.

Site scores:	DCA1	DCA2
1. Årungen	-0.69244	-0.06751
2. Gjersjøen	0.50305	-0.07861
3. Kolbotnvann	-0.39959	0.09287
4. Dælivann	-0.91790	0.30255
5. Ståvivann	-0.62979	-0.16510
6. Semsvann	0.53628	-0.12370
7. Bondivann	-1.09157	0.32126
8. Gjellumvann	-0.69794	0.15436
9. Hogstadvann	0.34581	0.17059
10. Værkensvann	0.91530	-0.30001
11. Nordvann	0.89674	-0.32421
12. Ulvenvann	0.99430	-0.23015
13. Svinesjøen	0.69994	-0.24708
14. Tyrifj./Holsfj.	0.72658	0.55504
15. Steinsfjorden	0.08125	0.15623
16. Østensjøvn./Oslo	-0.61337	1.09730
17. Pollevann	0.08147	-0.22969
18. Østensjøvn./Ås	-0.79605	-0.91765
19. Nærevann	-0.54643	-0.00880
20. Midtsjøvann	-0.44926	-0.19212
21. Mjær	-0.12010	-0.22101
22. Langen	0.17397	-0.17696
23. Sværsvann	0.01736	-0.01122
24. Rolandsjøen	0.71793	-0.12006
25. Bindingsvann	0.07194	0.12212
26. Lyseren	0.17174	-0.03741
27. Vansjø/Vannemfj.	-0.09581	-0.17738
28. Vansjø/Grepperød	-0.22136	-0.19548
29. Vansjø/Storefj.	-0.10682	-0.21001
30. Sæbyvann	-0.23577	-0.11067
31. Mæna	0.10810	0.33435
32. Jarevann	0.26957	0.18268
33. Rundvann	1.11107	0.43741
34. Trollvann	1.35589	0.59639

Figur 28 og tabell 10 viser at:

- Hovedaksen, DCA1-aksen, har en egenverdi på 0.2726 og en akselengde på 2.4475 S.D.-enheter. Dette betyr at selv om det er stor variasjon i artssammensetning mellom lokalitetene i undersøkelsen så er den ikke større enn at en enkelt art kan finnes over hele spekteret av innsjøer. Årsaken til dette er at det generelt er å anta at iløpet av 4 S.D.-enheter har en art kommet inn, ha nådd optima og forsvunnet ut igjen langs DCA-aksen
- DCA2-aksen søker å forklare mest mulig av restvariasjonen i data. Av tabell 10 går det fram at DCA2-aksen har en egenverdi på 0.1178 og en akselengde på 2.0149 S.D.-enheter.

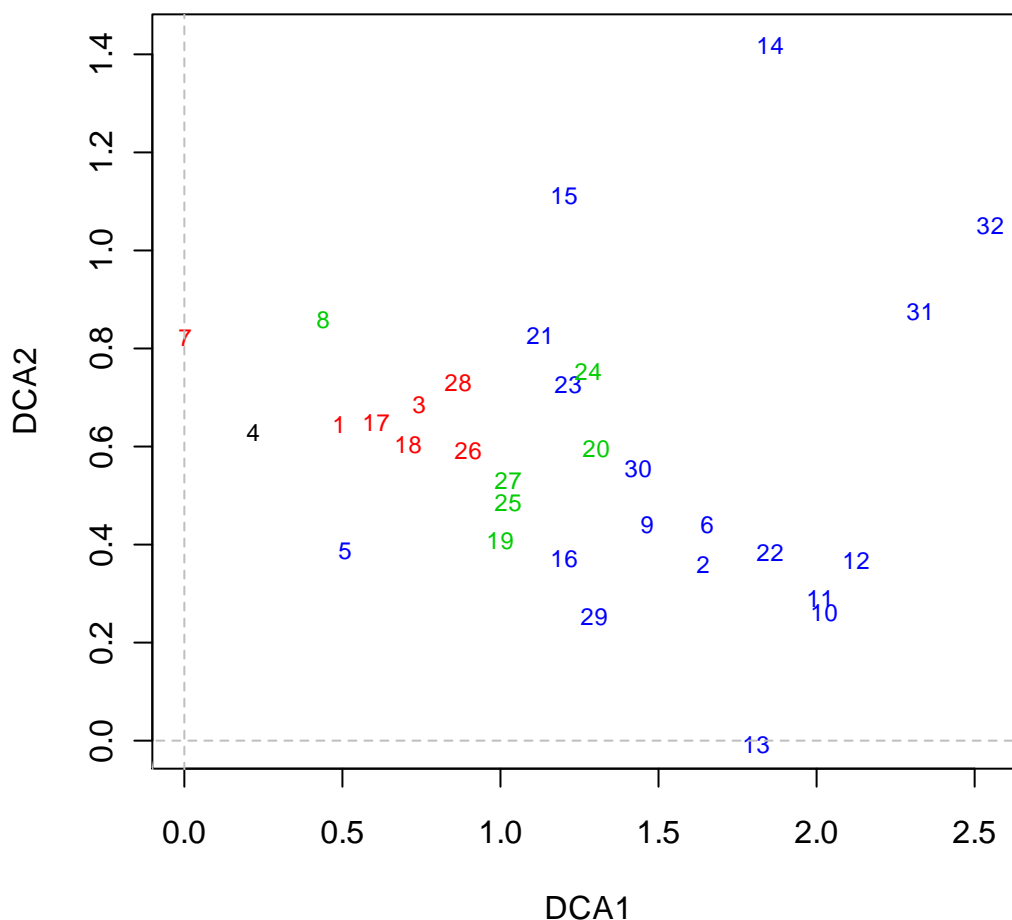
DCA-ordinasjon beregner grad av likhet i artssammensetning mellom par av observasjoner, her mellom lokaliteter. Dette betyr at lokaliteter som ligger nær hverandre, som punkter i aksediagrammet, har et mer likt artsinventar enn lokaliteter som ligger lengere fra hverandre.

Med bakgrunn i artsobservasjonsmatrisa viser DCA-ordinasjonen at:

- c) Med bakgrunn i lokalitetenes trofigrad, ser **oligotrofe (mørke blå)**, **mesotrofe (grønne)**, **eutrofe (røde)** og hypereutrofe (svart) lokaliteter ut til å fordele seg relativt harmonisk langs DCA1-aksen.
- d) Lokalitetene ser ut til å samle seg i grupper avhengig av trofigraden. Dette indikerer at det større likhet i artsinventer innen trofigruppene enn mellom.

Figur 28 viser en tilsynelatende harmonisk fordeling av lokalitetene langs DCA1-aksen, men ikke i samme grad langs DCA2-aksen. Figuren viser også at lokalitetene nr. 16 Østensjøvann i Oslo og nr. 18 Østensjøvann i Ås har noenlunde samme optima langs DCA1-aksen, men ligger langt fra hverandre langs DCA2 -aksen. Dette viser at relasjonene mellom disse lokalitetene beskrives dårlig av data, fordi lokalitetene ikke har en artssammensetning som forbinder disse med resten av lokalitetene (Halvorsen pers. medd. 2010).

Fordi lokalitetene nr. 16 og 18 kan defineres som uteliggere (langs DCA2-aksen) og maskere underliggende relasjoner mellom de øvrige lokalitetene så kjøres en redusert DCA-ordinasjon hvor disse er utelatt for å undersøke om denne operasjonen påvirker ordinasjonsresultatet (Halvorsen pers. medd. 2010).

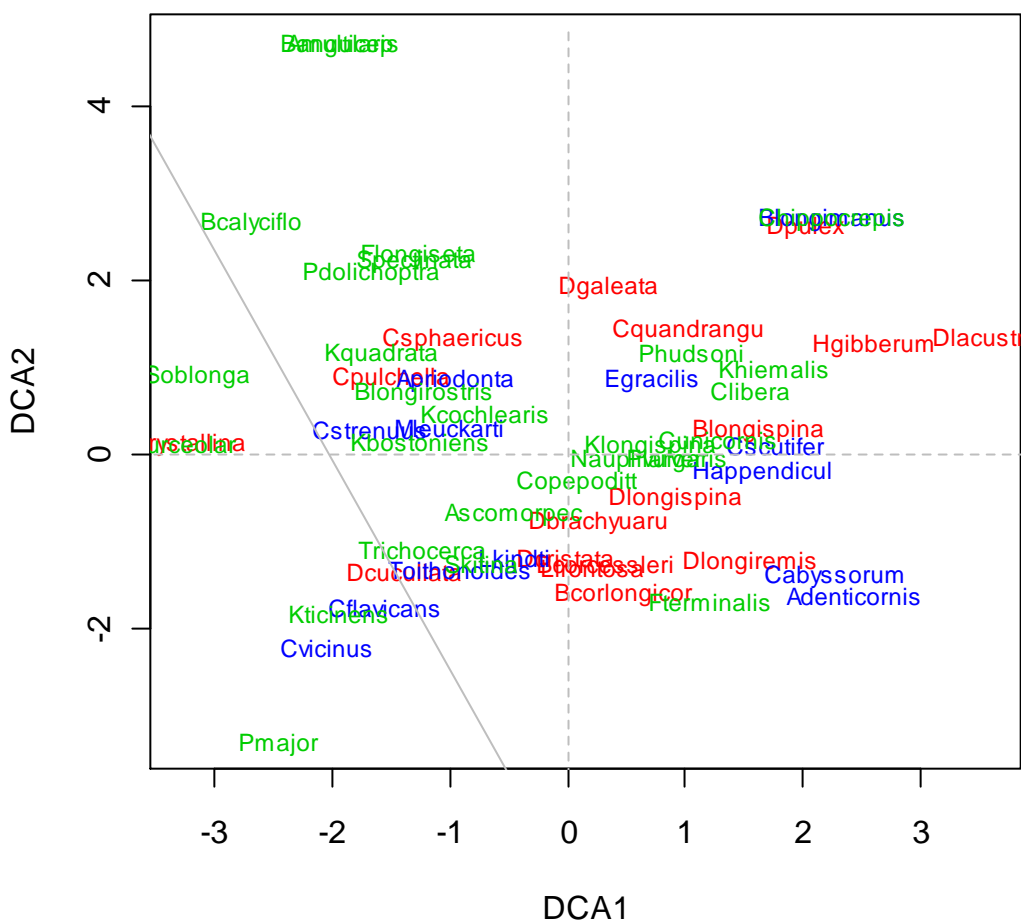


Figur 29. Redusert DCA-ordinasjon hvor lokalitetene nr. 16 Østensjøvann i Oslo og nr. 18 Østensjøvann i Ås er fjernet. DCA-aksene er delt inn i S.D.-enheter. Fargekodene er som angitt tabell 5 og 11. På grunn av at lokalitet nr. 16 og 18 er fjernet fra denne DCA-ordinasjonen vil det være en forskyvning i den kronologiske rekkefølgen.

Tabell 12. Tabellen viser egenverdier, Dcorana-verdier og akselengder i S.D.-enheter for DCA-aksene 1 og 2.

	DCA1	DCA2
Eigenvalues	0.2689	0.08627
Decorana values	0.2816	0.10332
Axis lengths	2.5497	1.44238

Figur 29 viser redusert DCA-ordinasjonen. Tabell 12 viser gradientlengden (i artssammensetning) for DCA1- og DCA2-aksene med henholdsvis 2,55 og 1,44 S.D.-enheter, og egenverdier på 0,269 og 0,086. Dette viser at DCA2-aksen i den reduserte ordinasjonen ikke framstår som sterk, noe som viser at fraværet av lokalitetene nr. 16 og 18 ikke ser ut til å påvirke de øvrige lokalitetenes plassering nevneverdig langs DCA1-aksen.



Figur 30. DCA-ordinasjon av kompleks artsdatamatrix bestående av 57 arter med ulik fordeling av antall individer mellom artene, hvor data er hentet inn fra 34 lokaliteter. Arter tilhørende makrofiltratore er angitt med rødt, mikrofiltratore med grønt og predatorer med blått. Enhetene langs DCA1- og DCA2-aksene er S.D.-enheter. Figuren viser estimerte optima for hver enkelt art langs de underliggende komplekse miljøgradientene (DCA1- og DCA2-aksene).

DCA-ordinasjonen i figur 30 viser estimerte optima for alle 57 arter som er observert i undersøkelsen. DCA1-aksen har en gradientlengde på om lag 7 S.D.-enheter og DCA2-aksen en gradientlengde på om lag 9 S.D.-enheter. Tabellen for ("species scores") i appendiks viser artenes koordinater langs aksene. DCA1- og DCA2-aksene danner gradienter for artenes optima langs de underliggende komplekse miljøgradientene fra ytterpunkt på positiv akse, gjennom origo til ytterpunkt på negativ akse. I gjennomsnitt er det å anta at en enkelt art kommer inn, når optima og for så å forsvinne ut i løpet av 4 S.D.-enheter. Dette betyr ved gradientlengder som foreligger i denne DCA-ordinasjonen (figur 20) kan artene vise unimodale responser langs aksene.

5.2.3.1 DCA1-aksen

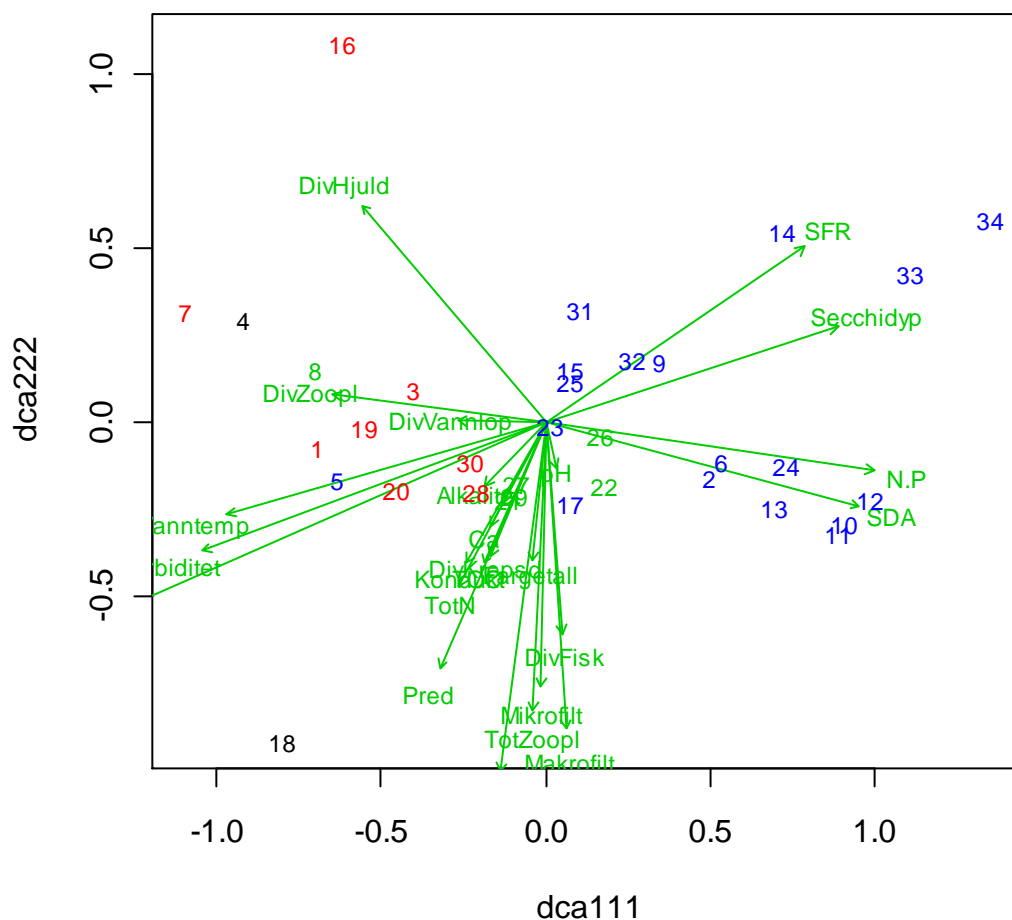
Lengst ute til høyre (positiv side) på DCA1-aksen ligger optima for artene *D. lacustris* (3.5790), *H. gibberum* (2.5956), *A. denticornis* (2.4442), *C. abyssorum* (2.2656), *B. longimanus* (2.2546), *C. hippocrepes* (2.2546) og *D. pulex* (2.0288), i synkende rekkefølge hvor tallet i parantesen representerer koordinatet langs positiv akseside på DCA1-aksen.

Lengst ute til venstre (negativ side) på DCA1-aksen ligger optima for artene *S. crystallina* (-3.2617), *B. urceolaris* (-3.2617), *S. oblonga* (-3.1416), *B. calyciflorus* (-2.6880), *P. major* (-2.4417) og *C. vicinus* (-2.0408), i synkende rekkefølge hvor tallet i parantesen representerer koordinatet langs negativ side på DCA1-aksen.

5.2.3.2 DCA2-aksen

Lengst oppe (positiv akseside) på DCA2-aksen ligger optima for artene *A. multiceps* (4.7379), *C. hippocrepes* (2.7596), *B. angularis* (4.7379), *B. longimanus* (2.7596), *B. calyciflorus* (2.6984) og *D. pulex* (2.6461), i synkende rekkefølge hvor tallet i parantesen representerer koordinatet langs positiv side på DCA2-aksen.

Lengst nede (negativ akseside) på DCA2-aksen ligger optima for artene *P. major* (-3.3179), *C. vicinus* (-2.2194), *K. ticinensis* (-1.8332) og *C. flavicans* (-1.7380), i synkende rekkefølge hvor tallet i parantesen representerer koordinatet langs negativ side på DCA2-aksen.



Figur 31. Figuren viser DCA bi-plot hvor lokalitetene (1-34) ligger fordelt langs DCA1- og DCA2-aksene i forhold til den underliggende artsgradienten. Lokalitetenes fargekoder er i samsvar med tabell 5 og 11. Undersøkelsens miljøfaktorer er lagt inn i ordinasjonsdiagrammet, og fordeler seg langs DCA-aksene i samsvar med de underliggende arts-gradientene. Enhetene langs DCA-aksene er tilfeldig valgt.

Lokalitetenes (1-34) plassering i ordinasjonsdiagrammet er bestemt av den underliggende artsgradienten som i sin tur er avhengig av underliggende komplekse miljøgradienter. Dette betyr at artssammensetningen i oligotrofe lokaliteter (blå) på DCA1-aksens positive akse viser en variasjon som best kan forklares av miljøfaktorene Secchidyp, N/P, SFR og SDA.

På negativ side av DCA1-aksen finnes eutrofe og hypereutrofe lokaliteter, hvor variasjonen langs artssammensetningsgradienten i all hovedsak kan forklares av miljøfaktorene Tot-P, Turbiditet og Vanntemp.

Miljøfaktorene og de funksjonelle gruppene; Makrofiltratorer, Mikrofiltratorer, Predatorer og TotZoopl, bidrar i all hovedsak til forklaring av variasjonen langs DCA2-aksens negative akse.

De funksjonelle gruppene grupperer seg i stor grad sammen (samvariasjon) langs DCA2-aksen, noe som tidligere er beskrevet gjennom korrelasjonsmatrisen for Kendall's tau og PCA-ordinasjonen.

Tabell 13. Tabellen viser variansanalyse (aov) for relasjonen mellom ordinasjonsaksene og forklaringsvariablene som er signifikante på minst 5 %-nivået for DCA –ordinasjonen av dyreplanktonarter i undersøkelsesområdet. I tabell 13 refererer P-verdien til en F-test av hypotesen H0 (ikke er noen sammenheng mellom akseplassering og miljøvariabel) i forhold til H1 (foreligger signifikant sammenheng mellom akseplassering og miljøvariabel).

	DCA1	F-verdi	Pr (> F)	DCA2	F-verdi	Pr (> F)
pH						
Alkalitet						
Konduktivitet						
Turbiditet	-1.660	27.849	8.870e-06			
Fargetall						
Ca						
Tot-N						
Tot-P	-2.443	71.042	1.245e-09			
N/P	1.783	20.924	6.816e-05			
Secchidyp	1.318	15.899	3.629e-04			
Vanntemperatur	-1.458	20.402	8.044e-05			
Diversitet Fisk				-0.501	5.340	2.743e-02
Diversitet Zooplankton	-0.985	6.523	1.561e-02			
Diversitet Vannlopper						
Diversitet Krepsdyr						
Diversitet Hjuldyr	-1.080	7.952	8.175e-03			
SFD	1.713	19.106	1.222e-04			
SFR	1.355	14.344	6.341e-04			
Makrofiltratorer				-0.819	13.455	8.810e-04
Mikrofiltratorer				-0.667	8.908	5.402e-03
Predatorer				-0.501	5.405	2.658e-02
TotZooplankt.				-0.822	11.251	2.060e-03
Dafnier				-0.857	19.068	1.238e-04

I figur 31 går det fram hvordan vektorpilene for forklaringsvariablene er relatert til DCA-ordinasjonsaksene. Pilene gir uttrykk for hvor sterk (lengde og retning) sammenhengen er mellom miljøvariablene og ordinasjonsaksen, dvs. jo lengre pilen er desto sterkere er sammenhengen. Dette underbygges av resultatene i tabell 13, som viser hvor mye hver av de signifikante forklaringsvariablene bidrar til hver av DCA-aksene.

Forklaringsvariablene som bidrar mest til DCA1-aksen er (i synkende rekkefølge fra positiv til negativ side av aksene); SFD, N/P, SFR, Secchidyp, DivZoopl, DivHjuld, Vanntemp, Turbiditet og Tot-P.

Med hensyn til DCA2-aksen så bidrar forklaringsvariablene DivFisk, Pred, Mikrofiltraorer, Makrofiltratorer, Zooplankton og Dafnier mest i økende rekkefølge til den negative siden av DCA2-aksen.

Ingen av forklaringsvariablene bidrar signifikant til DCA2-aksen i positiv retning.

6 DISKUSJON

6.1 Materiale og metoder

En undersøkelse med formål å studere variasjon i dyreplanktonsamfunn i relasjon til abiotiske og biotiske miljøfaktorer, er avhengig av å velge representative prøvelokaliteter med stor variasjon innen disse faktorene. De valgte lokalitetene i undersøkelsesområdet framstår som ”øyer” i et mosaikk-landskap bestående av skogsområder, jordbruksarealer og tettbebyggelse og som i ulik grad er påvirket av edafiske faktorer, petrografi, kvartærgeologi og vegetasjonsdekke (Kling et al. 2000, Soranno et al. 2009). Vegetasjonsdekket varierer fra rene boreale strøk (Rundvann, Trollvann), via blandingssoner og kantsoner (de fleste innsjøene) til innsjøer helt omgitt av dyrket mark (Østensjøvann i Ås, Dælivann) eller med stor guanopåvirkning fra store fugler (Østensjøvann i Oslo). Viktig har det også vært å ta hensyn til at det innen utvalget av lokaliteter finnes variasjon i (kompleks) innsjømorfometri (Vansjø, Lyseren), humuspåvirkning (Morsa-vassdraget) og trofigrad (fra oligotrofe Tyrifj./Holsfjorden til hypereutrofe Østensjøvann i Ås). I tillegg er lokalitetene valgt slik at de dekker alle typer fra meget grunne og polymiktiske (Østensjøvann i Oslo, Dælivann, grunne deler av Vansjø, Nærevann, Midtsjøvann) til dype innsjøer med Hutchinson type I stratifikasjonsmønstre (Tyrifjorden, Gjersjøen) (Hutchinson 1957).

En rekke undersøkelser viser at strukturen i dyreplanktonsamfunn endrer seg ved økende høyde over havet, og da spesielt når høydegradienten beveger seg over tregrensa for barskog (tregrensa for gran ligger på om lag 700 m.o.h. i Sørøst-Norge) (Eie 1974, Nilssen 1976). En slik høydegradient er i liten grad tatt hensyn til ved valg av lokaliteter i denne undersøkelsen. Lokalitet nr. 33 Rundvann representerer den høyest beliggende lokaliteten med 242 m.o.h, og gjennomsnitt for alle lokalitetene er på 116 m.o.h.. For å finne representative lokaliteter som ligger over tregrensa, i tilknytning til undersøkelsesområdet, kunne lokaliteter på Blefjell eller Norefjell i Buskerud vært valgt (nærmeste mulige lokaliteter med beliggenhet over 700 m.o.h.). Flere undersøkelser viser at spesielt vannløpper og cyclopoide copepoder er følsomme overfor forsuring med påfølgende endring i predasjonsforhold, men også at de samme artene kommer tilbake etter en tid når lokaliteten kalkes (Roff & Kwiatkowski 1977, Eriksson et al. 1980, Nilssen 1980, Henrikson & Oscarson 1981). Ingen av de valgte lokalitetene innen undersøkelsesområdet har vært igjennom en slik prosess fra forsuring, utdøing av arter, kalking og til reetablering. Representative lokaliteter for en slik prosess kunne vært valgt fra bl.a. Østmarka eller Nordmarka (se for eksempel Riise et al. 2000).

Det er kjent at store dype innsjøer (Tyrifjorden, Mjøsa, Randsfjorden) inneholder flere økologiske nisjer, enn mindre og grunne innsjøer (Dodson 1992). Det betyr at store og dype innsjøer ofte har en noe annen struktur og fordeling innen dyreplanktonsamfunnet, relativt til små og grunne. Flere undersøkelser viser også at lokalitetenes overflateareal viser positiv samvariasjon med artsdiversitet i dyreplanktonsamfunn (Dodson 1992). Valgte lokaliteter innen undersøkelsesområdet, som representerer slike habitat er Tyrifj./Holsfjorden og til dels Lyseren. For å få et større og mer representativt utvalg med hensyn til slike innsjøtyper, kunne lokaliteter som Randsfjorden, Krødern, Sperillen, Mjøsa og/eller Øyeren vært vurdert som prøvelokaliteter.

Faafeng et al. (1990a, 1990b) mener at det er nødvendig å samle inn fra 8 til 10 prøver i produksjons-sesongen fra en lokalitet, for å få et tilfredsstillende statistisk bilde av den økologiske situasjonen. Dette fordi det gjennom produksjonssesongen skjer kontinuerlige fluktuasjoner i dyreplanktonets tetthet på grunn av artenes ulike livssyklus, slik at det aldri er å forvente noen klar sammenheng mellom to prøvetakingstidspunkter (Faafeng et al. 1990a, 1990b).

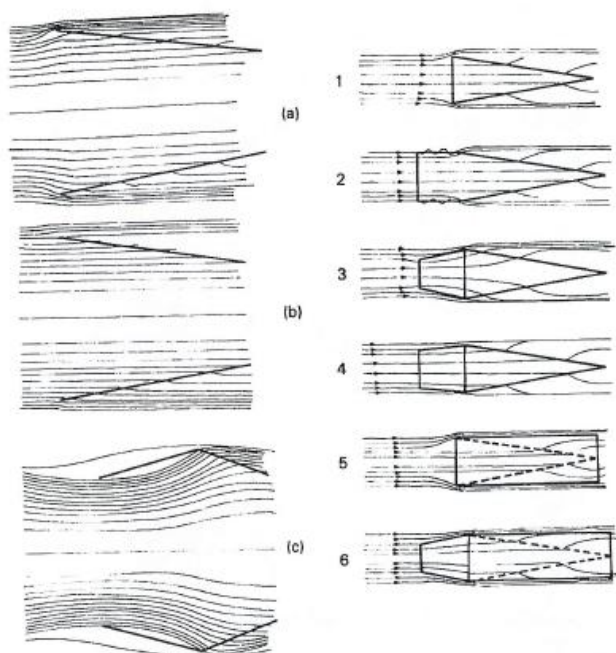
I denne undersøkelsen ble det valgt å ta tre prøver fra hver lokalitet fordelt på tre prøveperioder. Proveperiodene ble valgt slik at de i størst mulig grad tok hensyn til dyreplanktonets naturlige suksesjon gjennom produksjonssesongen. Proveperiode 1 ble valgt gjennomført i perioden fra 15/6 til 8/7 (23 dager), hvor de fleste av prøvene ble tatt i tidsrommet 15/6 – 28/6 (13 dager) og bare nr. 33 Rundvann (8/7) og nr. 34 Trollvann (8/7) ble tatt senere. Proveperiode 2 ble gjennomført fra 22/8 til 31/8 (9 dager). Gjennom begge disse prøveperiodene viste lokalitetene en mer eller mindre klar vertikal termal stratifisering. Proveperiode 3 ble gjennomført fra 4/10 til 12/10 (8 dager). På dette tidspunktet viste alle lokalitetene en homogen vertikal temperatur-fordeling i vannmassene, på grunn av at høstsirkulasjonen var gjennomført.

For å øke undersøkelsens representativitet og validitet, kunne det vært valgt fire prøvetakingsperioder. Proveperiode 1 om våren (etter vårsirkulasjonen) og før vertikal termal stratifisering, prøveperiode 2 og 3 iløpet av sommerperioden med klar termal vertikal stratifisering, og prøveperiode 4 etter at høstsirkulasjonen var gjennomført. I tillegg kunne det vært tatt to håvtrekk, i stedet for ett, per lokalitet i hver prøveperiode. Et gjennomsnitt av disse to håvtrekkene ville sannsynligvis gitt et mer representativt resultat for hver prøveperiode og lokalitet.

Det ble valgt å foreta prøvetaking av lokalitetenes dyreplanktonsamfunn gjennom bruk av vertikale håvtrekk med planktonhåver. Bottrell et al. (1976) mener at håvtrekk er en lite egnet prøvetakingsmetode for å hente inn kvantitativ informasjon om dyreplankton. I tillegg mener Tonolli (1971) at for å bestemme dyreplanktontettheten må alle dyrene hentes ut og telles fra et gitt vannvolum. Flere faktorer bestemmer hvor effektive vertikale håvtrekk er til å fange representative planktonprøver, både med hensyn til kvalitet (arter) og kvantitet (antall dyr/biomasse) (de Bernardi 1984). Denne undersøkelsen ble gjennomført med tre planktonhåver laget av nylontråd og med ulik masketørrelse (90 μm , 250 μm og 400 μm). Håvene hadde i tillegg en noe ulik konstruksjon med hensyn til mansjett (porøs)- og duklengde (se figur 2).

Internasjonal standard (ASTM) (2004) viser til at håvtrekk med koniske planktonhåver er en signifikant metode for å samle inn både kvalitative og semi-kvantitative prøver, når håven er påmontert et "flowmeter". Videre anbefales at koniske nett bør ha en åpningsdiameter på minst 50 cm, og en ratio for åpningsdiameter/duklengde på 1/5 (0.2), for å sikre effektiv filtrering. Tranter & Smith (1968) mener at både håvens form og struktur i stor grad påvirker hvor stort vannvolum som kan passere gjennom åpningsdiameteren. Planktonhåver med en reduserende "cone" (åpningspartiet) og et filtrerende dukareal på 3 x åpningsdiameteren er det

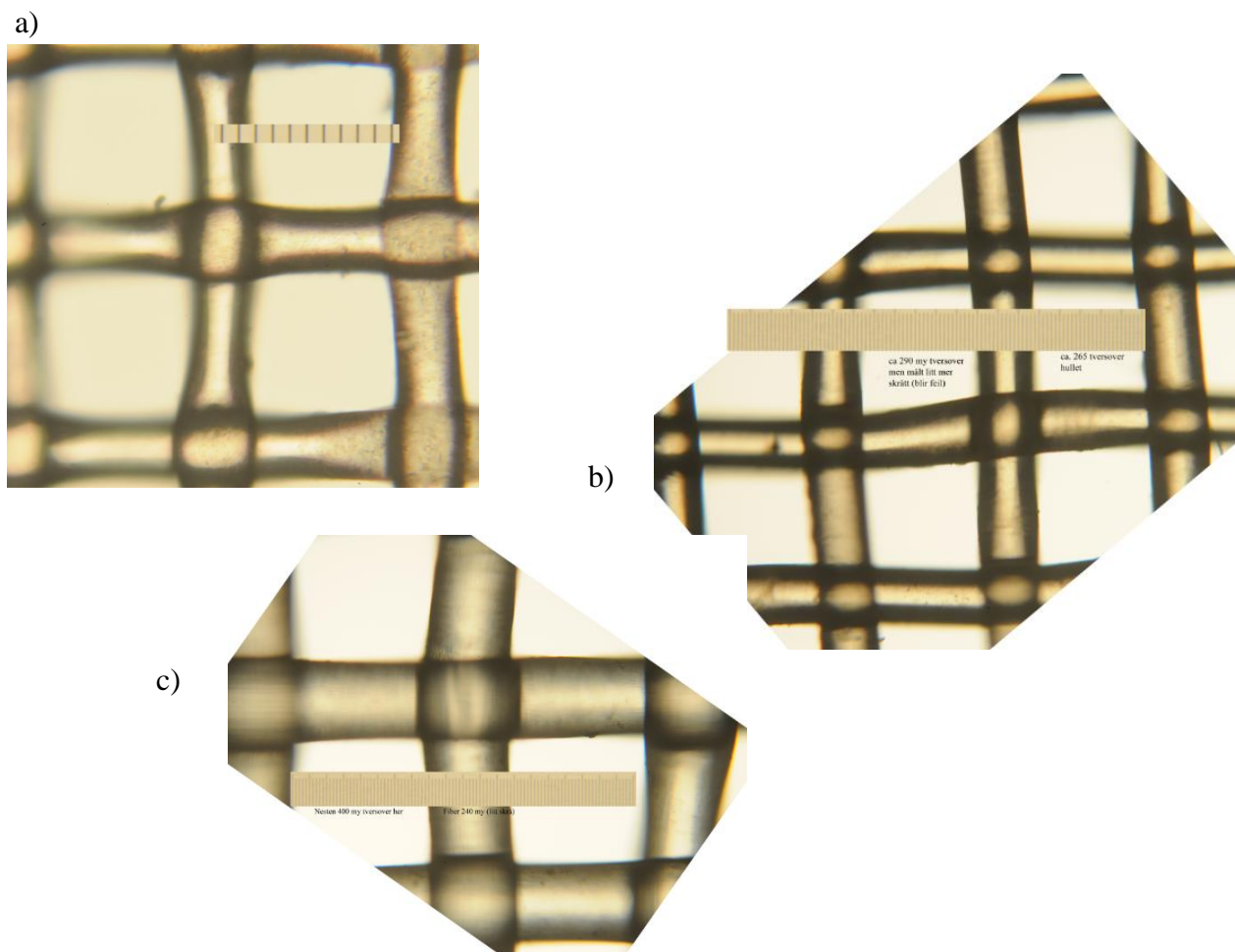
mest effektive (se figur 32) (Tranter & Heron 1967, Tranter & Smith 1968).



Figur 32. Figurene (a, b og c) til venstre viser hvilket mønster vannstrømmen har i fronten av planktonhåven. Hver linje representerer 10 % av vannvolumet som strømmer gjennom åpningen og inn i håven. a) illustrerer et konisk nett som filtrerer 75 % av mulig vannvolum. b) illustrerer et konisk nett som filtrerer 95 %, og c) illustrerer et konisk nett som filtrerer 125 %. Figuren (1-6) til høyre viser hvordan vannstrømmen forholder seg til de ulike konstruksjonene av håver. 1) Et enkelt konisk nett. 2) Et konisk nett med porøs mansjett. 3-4) Koniske nett med ikke-porøse mansjetter. 5) Et konisk nett med en ikke porøs kasse som dekker duken. 6) Et konisk nett som en ikke porøs mansjett og en ikke porøs kasse som dekker duken (Hentet fra; Tranter & Smith 1968).

Med bakgrunn i figur 2 og 32 går det fram at alle tre håvene som ble benyttet i undersøkelsen har en konstruksjon/form som befinner seg mellom 1) og 2), fordi mansjetten er konisk i samme retning som duken er konisk og at mansjetten er porøs. Håven med 90 μm maskestørrelse har en rate for åpningsdiameter/duk lengde på 0.46. Håven med 250 μm har tilsvarende rate på 0.28, og håven med 400 μm en rate på 0.30 (alle verdier eksklusiv mansjettlengde).

Planktonhåver laget av nylon er å foretrekke fordi maskestørrelsen ikke endrer seg særlig gjennom bruk, tåler godt slitasje og er lette å holde rene (Heron & Kerr 1968, Tonolli 1971, de Bernardi 1984).



Figur 33. Figurene i a), b) og c) viser mikrobilder tatt av representative masker på alle de tre håvene med ulik maskestørrelse som er benyttet i denne undersøkelsen. Bildene er tatt gjennom et lysmikroskop Zeiss standard og med kamera Nikon D300s. (Foto: Klaveness 2010).

I figur 33 a): Bildet er tatt av maskene til den angivelige 90 μm håven. Måleskalaen i bildet er 10 μm per enhet, noe som viser at den ene maskeåpningen som er målt er om lag 90 μm i diameter, men også at tråden har en tykkelse på om lag 40 μm i diameter. I figur 24 b): Bildet er tatt av maskene til den angivelige 250 μm håven. Måleskalaen i bildet er 10 μm per enhet, noe som viser at den ene maskeåpningen som er målt (rett over) er om lag 265 μm i diameter, men også at tråden har en tykkelse på om lag 160 μm i diameter. I figur 24 c): Bildet er tatt av maskene til den angivelige 400 μm håven. Måleskalaen i bildet er 10 μm per enhet, noe som viser at den ene maskeåpningen som er målt er om lag 400 μm i diameter, men også at tråden har en tykkelse om lag 240 μm i diameter

Etter å ha vært benyttet under hele feltperioden viser figur 33 at håvenes oppgitte maskestørrelser ser ut til å være noenlunde riktig og ingen skader vises på tråden i figurene. Tråden som danner maskene synes å være relativt tykke i forhold til maskeåpningene, som kan gi noe større vannmotstand under filtrering og som kan føre til trykkfronter foran håven under trekket, samtidig som de vil holde tilbake flere mindre arter i håven, som små og bløte hjuldyrarter (Nilssen pers. medd. 2010).

Bottrell et al. (1976) diskuterer hvilke maskestørrelser som er i stand til å fange et representativt kvantitativt utvalg av hjuldyr. Resultatene fra dette studiet konkluderer med at prøver som er filtrert gjennom duk med 65 μm maskestørrelse bare klarer å fange opp 40 % av hjuldyr, som *Keratella quadarata* (størrelse på $\sim 120 \mu\text{m}$) og *Kellikottia longispina* (størrelse på $\sim 200 \mu\text{m}$ med spiner). Antall individer av *Polyarthra vulgaris* ("soft-bodied") viste underestimering ved filtrering gjennom både 65 og 45 μm maskestørrelser, mens *Keratella cochlearis* (loricate) ble fanget opp av disse maske-størrelsene. Bottrell et al. (1976) viser videre til at kvantitative prøver lett blir underestimert med hensyn til hjuldyr. Årskaen til dette er at de enten blir sittende fast i maskene eller mistes på grunn av variasjon i renseprosessen, og dermed ikke overføres til prøven.

Vijverberg (1988) har i en studie sammenlignet metoder for å fange mikrokrepsdyr. Fangstene fra to planktonhåver med maksestørrelser på hhv 80 μm og 335 μm , ble sammenlignet med fangster tatt med Ruttner-sampler (flaske på 2 l). Vertikale håvtrekk viser seg generelt mer effektive enn horisontale, selv om bare 50 % av organismene som er til stede i vannkjeglen blir samlet inn. Det ble funnet at trofigraden var negativt korrelert med filtreringskapasiteten til 80 μm masker. Hovedårsaken til denne lave effektiviteten var "clogging" av maskeåpningene. Erfaringer med 335 μm masker viste at en stor andel av de mindre organismene ikke ble fanget, men tapt gjennom maskene i duken (Vijverberg 1988).

de Bernardi (1984) viser til studier hvor det ble observert at ved økende grad av "clogging" økte også fangsten av "små" dyreplankton, til tross for at størrelsen var så liten at de normalt ville gått gjennom den gitte maskestørrelsen. Tilsvarende ved "clogging" minker filtrerings-effektiviteten (raten; filtrert vannvolum/vannvolum som passerer gjennom åpningsdiameteren), noe som lett fører til dannelse av trykkfront foran håven. de Bernardi (1984) viser videre til at dette er forhold som bidrar til at store og raskt svømmende dyreplankton lettere unngår å bli fanget. Graden av "clogging" øker også med økende filtrert vannvolum, noe som betyr at graden av (med bakgrunn i den gitte maskestørrelse) filtrering synker inverst med økende vannvolum (Tonolli 1971). Patalas (1954) mener for øvrig at maskestørrelser på mindre enn 70-80 μm er lite effektive, og bør unngås. Tilsvarende mener Ejsmont-Karabin (1978) at en maskestørrelse på 10 μm ikke samler inn representative kvantitative prøver av hjuldyr. Internasjonal standard (ASTM) (2004) viser til studier hvor en planktonhåv med maskestørrelse på 103 μm fikk redusert filtreringskapasiteten til 85 % i løpet av det første minuttet (pga. "clogging").

En faktor som er med på å bestemme filtreringskapasiteten, er hastigheten på håvtrekket. Tonolli (1971) anbefaler 10–12 m/min, mens Galbraith & Schneider (2000) anbefaler 4 fot/s (30.48 cm x 4/s = 122 cm/s). Tranter et al. (1967) har studert trekkhastighetens effekt på planktonprøver. Forfatterne mener at ved økende hastighet (over 0.6-0.8 m/s) så synker antallet adulte og juvenile euphausiider (krill), samtidig som antallet små organismer i prøven øker. Ved hastigheter over 1.5 m/s ble organismene i prøven ødelagt på grunn av trykkforskjellen mellom inn- og utsiden av håven.

Dette betyr at hvis dyreplanktonundersøkelser skal kunne gjennomføres effektivt med vertikale håvtrekk, må det inngås et kompromiss mellom å velge store (organismene går gjennom maskene), eller små ("clogging"/reduert filtreringskapasitet) masker.

I denne undersøkelsen ble det valgt å benytte en serie på tre håver med ulik maskestørrelse. Det ble antatt at et passende kompromiss var å benytte en håv med 90 μm maskestørrelse for å samle inn representative prøver av lokalitetenes hjuldysrsamfunn, både med hensyn til kvantitet (biomasse) og kvalitet (arter). Det ble videre antatt at håvene med 250 og 400 μm maskestørrelse ville fange selektivt større organismer på grunn av større maskestørrelser, mindre "clogging" og bedre filtreringskapasitet (se figur 32 og 33) (Nilssen pers. medd. 2010). I tillegg ble det inngått et kompromiss med hensyn til hastigheten på håvtrekket. Gjøres det for lange trekk, spesielt i eutrofe lokaliteter, med for høy hastighet utvikles det lett "clogging", som fører til dannelse av trykkfronter foran håvens åpning. Dette kan føre til en underestimering av store og raskt-svømmende arter (predator cladocerer som *Bythotrephes* og *Leptodora* og cyclopoide og calanoide hoppekreps), som dermed unnslipper. I denne undersøkelsen ble det forsøkt å holde en konstant hastighet på håvtrekkene gjennom hele prøvetakingsperioden, med om lag 5-8 m/min for håven med 90 μm maskestørrelse, og om lag 10-12 m/min for håvene med 250 og 400 μm maskestørrelse (Tonolli 1971). Det ble ikke som anbefalt av Galbraith & Schneider (2000) valgt å legge inn en pause på 30 s fra håven nådde ønsket dyp til trekket opp mot overflaten startet.

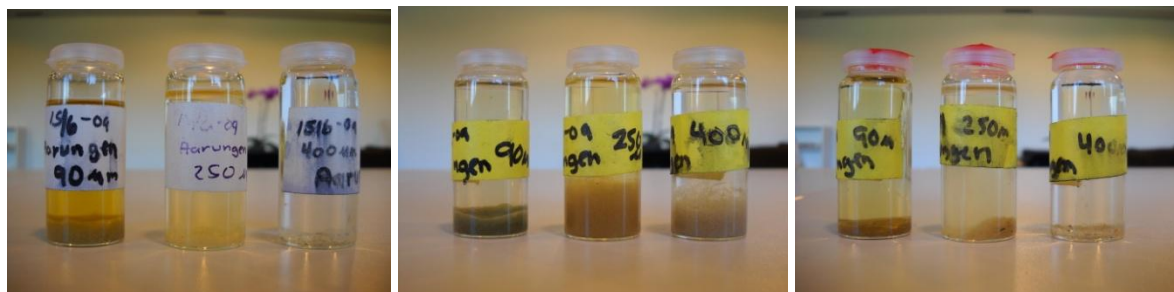
Med bakgrunn i den valgte serien av ulike maskestørrelser var det å forvente at håvene ville fange/samle prøver selektivt, og det det normalt ville være en gradient i biomasse som var synkende fra 90 μm (prøve med størst biomasse), via 250 μm og minst biomasse i 400 μm håven (gitt at alle trekkene ble gjennomført etter nøyaktig samme prosedyre).



a)

b)

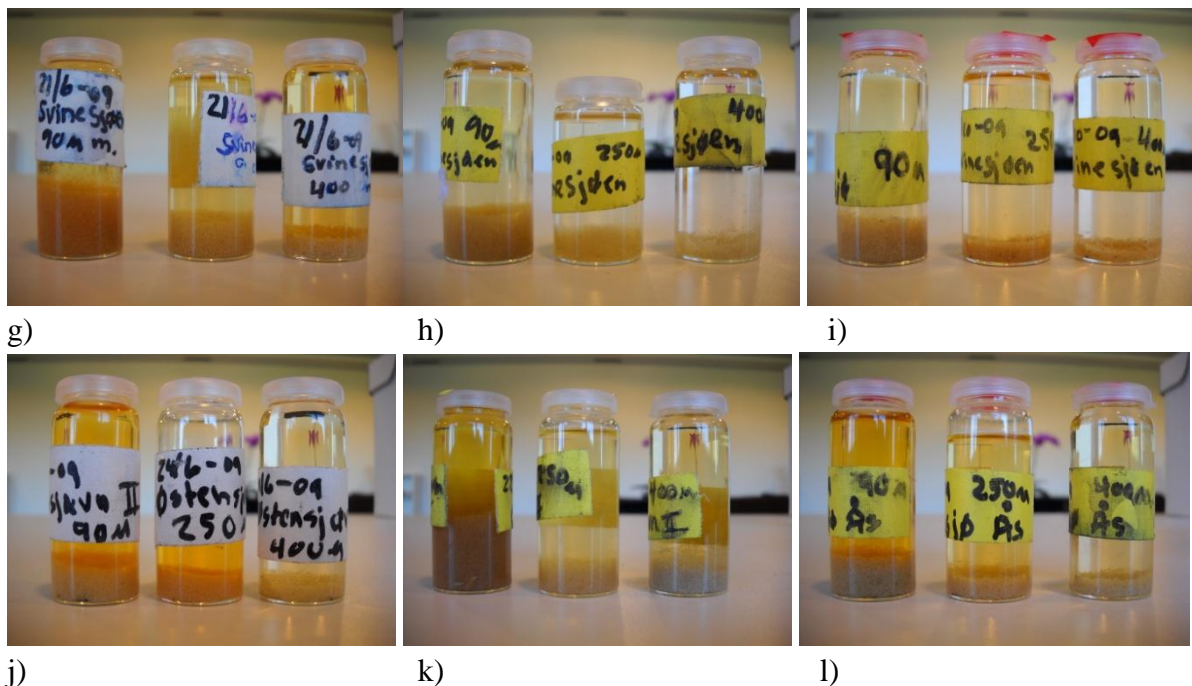
c)



d)

e)

f)



Figur 34. Figuren viser dyreplanktonprøver (prøven til venstre 90 μm , i midten 250 μm og til høyre 400 μm) fra 2009 i lokalitetene nr.3 Kolbotnvann, hvor a) er tatt 21/6, b) er tatt 22/8 og c) er tatt 12/10, nr.1 Årungen hvor d) er tatt 15/6, e) er tatt 23/8 og f) er tatt 12/10, nr.13 Svinesjøen hvor g) er tatt 21/6, h) er tatt 31/8 og i) er tatt 11/10 og nr.18 Østensjøvann i Ås hvor j) er tatt 24/6, k) er tatt 22/8 og l) er tatt 9/10 (Foto; Andersen 2010).

Figur 34 viser noen relativt tilfeldige prøver fra noen av lokalitetene. Disse antyder en generell gjennomgående trend innen hver lokalitet. Rent visuelt synes det å være en gradient i fanget biomasse som synker fra 90 μm via 250 μm og til 400 μm maskestørrelse. Delfigur 34 a), b) og c) viser prøver tatt i nr. 3 Kolbotnvann hvor a) prøveperiode 1, b) prøveperiode 2, c) prøveperiode 3. Her gjenspeiles trenden med synkende biomasse fra venstre mot høyre i prøveglassene for alle 3 prøveperiodene. Spesielt å merke seg er b) som ser ut til å ha større biomasse enn a) og c), noe som antyder en økt primær/sekundær produksjon.

De tre prøvene innen hver delfigur representerer samme filtrerte vannvolum (sirkulerende sjikt) som for Kolbotnvann var på 10 m i periode 1, 15 m i periode 2 og på 15 m i periode 3. Delfigur 34 d), e) og f) viser prøver tatt i nr. 1 Årungen hvor d) prøveperiode 1, e) prøveperiode 2, f) prøveperiode 3. Her gjenspeiles trenden med synkende biomasse fra venstre mot høyre i prøveglassene for 2 av prøveperiodene. Et avvik ser vi i e) hvor biomassen synes størst i 250 μm prøveglasset og minst 90 μm glasset. Fargen på prøven i 90 μm synes mer grønn enn de andre, og kan være et resultat av redusert filtreringskapasitet + trykkfront på grunn av "clogging". De tre prøvene innen hver delfigur representerer samme filtrerte vannvolum (sirkulerende sjikt) som for Årungen var på 10 m i periode 1, 10 m i periode 2 og på 12 m i periode 3. Delfigur 34 g), h) og i) viser prøver tatt i nr. 13 Svinesjøen hvor g) prøveperiode 1, h) prøveperiode 2, i) prøveperiode 3. Her gjenspeiles trenden med synkende biomasse fra venstre mot høyre i alle prøveglassene. Verdt å merke seg kan være at biomassen synes størst i prøvene tatt under periode 1, sett i forhold til dybden på sirkulerende sjikt. De tre prøvene innen hver delfigur representerer samme filtrerte vannvolum (sirkulerende sjikt) som for Svinesjøen var på 10 m i periode 1, 15 m i periode 2 og på 15 m i

periode 3. Delfigur 34 j), k) og l) viser prøver tatt i nr. 18 Østensjøvann i Ås hvor j) prøveperiode 1, k) prøveperiode 2, l) prøveperiode 3. Her gjenspeiles trenden med synkende biomasse fra venstre mot høyre i alle prøveglassene. Verdt å merke seg kan være at biomassen synes størst i prøvene tatt under periode 2. De tre prøvene innen hver delfigur representerer samme filtrerte vannvolum (sirkulerende sjikt) som for Østensjøvann i Ås var på 8 m i periode 1, 8 m i periode 2 og på 6 m i periode 3.

Prøver som viser et gul-rødt skjær skyldes antagelig pigmenter fra/i oljedråper, som copepodene har akkumulert i forbindelse med kommende diapause (Nilssen pers. medd. 2010). Det kan også skyldes egenskaper ved algene i de ulike lokalitetene (se Round 1981).

Prosedylene for telling og artsbestemmelse av dyreplankton gjennom uttak av del-prøver (sub-sampler) fra prøvekonsentratet, overføring til telleslede og identifisering via lysmikroskop/stereolupe er velprøvet og mye benyttet metode (Elgmork 1959, Langeland & Rognerud 1974, Nilssen pers. medd. 2010).

I denne undersøkelsen ble innholdet i prøvekonsentrater med liten tetthet talt opp i sin helhet, mens prøvekonsentrater med større tettheter ble talt opp via 3 representative del-prøver. For å teste del-prøvemethodens telleusikkerhet, ble det gjennomført opptelling av 3 parallelle prøver fra 90 µm håvtrekket fra Gjersjøen i august (prøveperiode 2). Det ble talt opp 200 individer (inkl. hjuldyr, nauplie larver/copepoditt-stadier og krepsdyr) fortløpende i hver prøve, og relativ artssammensetning i % ble beregnet. Resultatene i tabell 14 viser at det relative standardavviket er på < 20 % for alle arter med > 5 % forekomst (gjennomsnitt), mens det øker til 44,4 % for mer sjeldne arter. Ved større konsentrasjoner av små hjuldyr vil det totale antallet krepsdyr som telles, lett bli lavt når denne tellestrategien benyttes. For ikke å få for stor usikkerhet i sammensetningen av krepsdyrsamfunnet ved slike forhold, bør hjuldyr og krepsdyr telles separat.

Tabell 14. Estimering av telleusikkerhet: 3 parallelle tellinger av zooplanktonsamfunnet i Gjersjøen (sommer prøven), hvor U_1, U_2 og U_3 representerer parallelle tellinger. Gj.sn er gjennomsnittet av U_1, U_2 og U_3 . St.a. er standardavviket for tellingene. % St.a. er det relative standardavviket. Tallverdiene representerer antall i %.

Art	U_1	U_2	U_3	Gj.sn.	St.a.	% St.a.
Naupli larver	49,0	52,0	46,0	49,0	3,0	6,1
Copepoditt stadier (I-V)	19,0	21,0	23,5	21,2	2,3	10,8
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	5,5	4,0	3,0	4,2	1,3	30,9
<i>Daphnia longispina</i> +hybrider	10,0	8,0	11,0	9,7	1,5	15,5
<i>D. cristata</i>	1,0	2,0	2,0	1,7	0,6	35,3
<i>Bosmina longispina</i>	2,0	1,0	2,5	1,8	0,8	44,4
<i>Heterocope appendiculata</i>	1,5	2,0	3,0	2,2	0,8	31,8
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	4,0	3,0	2,5	3,2	0,8	25,0
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	1,5	1,0	1,0	1,2	0,2	16,7
<i>Conochilus unicornis</i>	6,5	6,0	5,5	6,0	0,5	8,3

Ved dyreplanktonundersøkelser har det vært vanlig å beregne relativ artssammensetning etter opptelling av 200 individer i en prøve. Et antall på 200 er valgt her som et kompromiss mellom statistiske krav til nøyaktighet og praktisk gjennomførbarhet. Elgmork (1959) mener at dette gir en estimert tellerisikkerhet på om lag 10 %, under forutsetning av representative tilfeldige utvalg.

Både været under prøveperiodene og tidspunktene på dagen da prøvene ble tatt, varierte noe. Under prøveperiode 1, som varte i 23 dager, ble første prøve på dagen tatt kl 11 00 (Tyrifj./Holsfjorden 23/6) og seneste prøve på dagen ble tatt kl 21 30 (Langen 24/6).

Prøveperiode 1 ble noe lang, men de fleste prøvene ble tatt i tidsrommet 15/6 – 28/6 (13 dager), bare Rundvann (8/7) og Trollvann (8/7) ble tatt på et senere tidspunkt. I denne perioden var lufttemperaturen over normalen, nedbørsintensiteten liten og det var relativt stor solinnstråling på grunn av lite skyer. Den gjennomsnittlige vanntemperaturen i den filtrerte vannsøylen var på 14.11 °C. Alle lokalitetene hadde en mer eller mindre vertikal termal stratifisering.

Under prøveperiode 2, som varte i 9 dager, ble første prøve på dagen tatt kl 1145 (Tyrifj./Holsfjorden 24/8) og seneste prøve på dagen tatt kl 1930 (Midtsjøvann 22/8, Gjellumvann 29/8). I denne perioden lå lufttemperaturen rundt normalen, nedbørsintensiteten var lav og solinnstrålingen var lav i starten av perioden, men økte mot slutten. Den gjennomsnittlige vanntemperaturen i den filtrerte vannsøylen var på 13.37°C. De fleste lokalitetene viste klar termal vertikal stratifisering, men noen grunne lokaliteter hadde en mer homogen temperaturfordeling.

Under prøveperiode 3, som varte i 8 dager, ble første prøve på dagen tatt kl 1030 (Tyrifj./Holsfjorden 5/10, Bondivann 6/10) og seneste prøve på dagen tatt kl 1830 (Lyseren 8/10, Kolbotnvann 12/10). I denne perioden lå lufttemperaturen under normalen, nedbørsintensiteten var høy og solinnstrålingen varierte mye. Den gjennomsnittlige vanntemperaturen i den filtrerte vannsøylen var på 8.73°C. Generelt var temperaturen i vannmassene homogene.

De fleste dyreplanktonarter foretar vertikale døgnvandring i vannmassene avhengig av bl.a. lys og predasjon. I tillegg danner enkelte arter svermer om dagen som fører til en ujevn flekkvis fordeling både horisontalt og vertikalt (Hutchinson 1967). Boltovskoy & Mazzoni (1988) mener at det er mer effektivt å benytte vertikale håvtrekk, for å ta prøver av dyreplankton, når været er overskyet og/eller mørkt. Årsaken til dette er den systematiske underestimeringen av enkelte grupper og arter som er i stand til å unngå planktonhåven og som fordeler seg annerledes i vannmassene når mindre lys trenger ned i vannmassene.

I denne undersøkelsen ble de fleste dyreplanktonprøvene tatt om dagen under normale lysforhold for årstiden. Noen prøver ble derimot tatt sent på kvelden, samtidig som det var overskyet. Eksempler på dette er prøver tatt i Lyseren og Kolbotnvann under prøveperiode 3. Flere prøver er derimot tatt på dagen, men under forhold med regn og tett skydekke. Dette er ikke systematisk registrert, analysert og diskutert i denne oppgaven.

6.2 Funksjonelle grupper – respons på endringer langs miljøgradienter

6.2.1 PCA

PCA-ordinasjonen viser at akse 1 og 2 til sammen forklarer 55.5 % av variasjonen i data, noe som viser at aksene fanger opp en betydelig del av variasjonen og dermed gir et godt grunnlag for økologisk tolkning. Med bakgrunn i egenverdi og forklart andel av totalvariasjonen, må PCA1-aksen kunne betegnes som hovedaksen.

Med bakgrunn i tabellen for "species score" (appendiks) og vektorpilenes lengde og retning i PCA-ordinasjonsdiagrammet (figur 25 og 26, går det fram at det er to hovedgrupper av miljøfaktorer som i hovedsak bidrar til å danne PCA1-aksen.

På positiv side av PCA1-aksen er det miljøfaktorene DivVannlop, DivKrepsd, DivHjuld, DivZoopl, TOC og Fargetall som bidrar mest. Gruppen bestående av DivVannlop, DivKrepsd, DivHjuld og DivZoopl skiller seg spesielt ut på grunn av signifikant positiv interkorrelasjon (Kendalls tau), kanskje var å forvente. På negativ side av PCA1-aksen er det først og fremst miljøfaktorene pH, Alkalitet, Ca og Konduktivitet som bidrar mest og som alle viser signifikant positiv interkorrelasjon (Kendalls tau). For øvrig viser ikke gruppene av miljøfaktorer på hhv. positiv og negativ side av PCA1-aksen signifikant negativ korrelasjon med hverandre (Kendalls tau), som kanskje var å forvente hvis dette var miljøfaktorer på hvert sitt ytterpunkt langs en ("symmetrisk") miljøgradient. PCA1-aksen kan likevel tolkes som en underliggende kompleks miljøgradient som går fra høye verdier for miljøfaktorene pH, Alkalitet, Ca og Konduktivitet på negativ akse, gjennom origo, og videre mot stadig høyere verdier for miljøfaktorene DivVannlop, DivKrepsd, DivHjuld, DivZoopl, TOC og Fargetall på positiv akse. I økologisk forstand beveger organismene seg langs en gradient fra elektrolyttrike forhold med høye verdier for pH og mot miljøforhold som bidrar til høyere diversitet for dafnier, krepsdyr, hjuldyr og zooplankton generelt, hvor verdiene for humøsitet via TOC (humuspartikler) og Fargetall (vannets farge) er økende. Dette er ikke ulogisk, fordi økende humus bidrar til å etablere vertikale oksygengradienter som kan gi opphav til vertikale nisjesegregeringer innen dyreplanktonet (Hutchinson 1967).

Flere miljøfaktorer bidrar til å danne PCA2-aksen. På positiv side av PCA2-aksen er det miljøfaktorene Tot-P og Turbiditet, som bidrar mest, og som viser signifikant positiv interkorrelasjon (Kendalls tau). På negativ side av PCA2-aksen er det først og fremst miljøfaktorene Secchidyp og SFR, som bidrar mest, og som også viser signifikant positiv interkorrelasjon (Kendalls tau). PCA2-aksen kan derfor tolkes som en underliggende kompleks miljøgradient som går fra høye verdier for miljøfaktorene Tot-P og Turbiditet på positiv akse (proxies for høy trofinivå), gjennom origo, og videre mot stadig høyere verdier for miljøfaktorene Secchidyp og SFR. I økologisk forstand kan derfor PCA2-aksen forstås som en miljøgradient som går fra eutrofe forhold i vannmassene hvor det er høy primærproduksjon, lavt siktedyp og "stor" biomasse av (invertebrate) predatorer, og til mer oligotrofe forhold med stadig økende verdier for Secchidyp og SFR.

De funksjonelle gruppene (Makrofiltratorer, Mikrofiltratorer og Predatorer + Dafnier og TotZoopl) danner en egen gruppe i PCA-ordinasjonsdiagrammet, som viser høy positiv interkorrelasjon (Kendalls tau), med unntak av Pred som bare viser signifikant positiv

korrelasjon (Kendalls tau) med Mikrofiltratorer. Denne gruppen viser signifikant positiv korrelasjon (Kendalls tau) med miljøfaktorene pH, Ca, Alkalitet og Konduktivitet, som er de miljøfaktorene som i all hovedsak bidrar til dannelsen av PCA1-aksen i negativ akseretning. I tillegg viser de funksjonelle gruppene (+ Dafnier og TotZoopl) negativ, men ikke signifikant korrelasjon (Kendalls tau), med gruppen av miljøfaktorer bestående av DivVannlop, DivKrepsd, DivHjuld og DivZoopl, som bidrar mest til dannelsen av PCA1-aksen i positiv akseretning.

De funksjonelle gruppene (+ Dafnier og TotZoopl) viser derimot ingen positiv eller negativ signifikant korrelasjon (Kendalls tau) med noen av miljøfaktorene som bidrar til å danne PCA2-aksen, med unntak av Predatorer som viser signifikant positiv korrelasjon med Tot-P.

Aagaard et al. (2002) og Brönmark & Hansson (2005) viser til det i hovedsak er tre faktorer som kan endre sammensetningen og dominansen innen dyreplanktonsamfunn. Dette er forsuring/kalking, trofiforandringer og fiskepredasjon.

PCA-ordinasjonen i denne undersøkelsen antyder en pH-gradient langs hovedaksen (PCA1), og at gruppen av funksjonelle zooplanktongrupper (+ Dafnier og totZoopl) viser signifikante responser på endringer langs denne (pH) gradienten. Til tross for at de funksjonelle gruppene (+ Dafnier og TotZoopl) også viser affinitet til PCA2-aksen i positiv akseretning ("species scores"), som er en trofi-gradient, er denne samvariasjonen ikke signifikant (Kendalls tau) og derfor kan tolkes som mindre viktig i forhold til pH-gradienten. Det er foreløpig ikke lett å forklare disse forholdene, men økende forsuring (og effekter av kalking) gir tilsvarende effekter på dyreplankton og spesielt *Daphnia* (Nilssen & Wærvågen 2002, 2003a, Wærvågen & Nilssen 2003a).

I denne undersøkelsen bidro miljøfaktoren DivFisk minimalt til dannelsen av PCA-aksene, og viser således ingen signifikant samvariasjon med noen av de funksjonelle gruppene. En årsak til dette er sannsynlig at miljøfaktoren DivFisk, i denne undersøkelsen, ikke inneholder tilstrekkelig informasjon for å kunne studere sammenhengen mellom lokalitetenes fiske-samfunn og graden av predasjonspress på dyreplanktonet. Tabellen i appendiks viser at diversiteten varierer mellom de respektive lokalitetenes fiskesamfunn. Alle lokalitetene har et fiskesamfunn hvor mort er til stede, med unntak av to lokaliteter nr. 33 Rundvann og nr. 34 Trollvann, som bare har ørret. Tabellen gir derimot ingen informasjon om bestandstørrelser og aldersfordeling av fiskepopulasjonene, informasjon som er avgjørende for å kunne studere sammenhenger mellom predasjonspress og strukturerende effekt på dyreplanktonsamfunn (det var ikke mulig å få hentet inn kvantitative opplysninger om de ulike fiskesamfunn i denne undersøkelsen på grunn av manglende kunnskaper om dette feltet hos lokale jeger & fiskeforeninger, komuner og fylkeskomuner; Andersen unpubl.data).

Wærvågen et al. (2002) har sett på relasjoner mellom Ca og ulike vannloppearter (makrofiltratorer), og fant at vannloppenes tåleransegrense for ulike konsentrasjoner av Ca var avhengig av både fiskpredasjon og pH, samtidig som det er store ulikeheter i tåleranse mellom de ulike vannloppearter. For eksempel er sannsynligheten for at *Daphnia longispina* er til stede økende når innsjøen har høyt Ca-innhold, samtidig som predasjonsstrykket fra fisk

er lavt. *Holopedium gibberum* derimot, foretrekker lavproduktive habitater hvor Ca innholdet er lavt (Hamilton 1958, Hessen et al. 1995a, Wærvågen et al. 2002). En annen liten vannloppeart er *D. cucullata* som regnes for Ca-krevende og forekommer helst i høyproduktive (hypereutrofe) habitater hvor fiskepredasjonen er høy. De fleste hoppekreps ser ut til å stille mindre krav til vannets Ca -innholdet enn vannlopper (Wærvågen et al. 2002, Nilssen & Wærvågen 2003a). Disse studiene antyder at PCA1-aksen inneholder miljøfaktorer som ved endring (forsuring/kalking) gir responser i deler av dyreplanktonsamfunnet. Sládeček (1973) viser hvordan en hel rekke dyreplanktonarter fordeler seg i forhold til miljøfaktorer, spesielt trofiforholdene, men også andre som forsuring og salinitet.

Figur 26 viser hvordan lokalitetene (1-34) fordeler seg langs PCA1- og PCA2-aksene relativt til miljøfaktorene (1-24). Plasseringen av lokalitetene i aksekorset i forhold til miljøfaktorene viser et generelt mønster ved at oligotrofe lokaliteter (blå) legger seg langs og under PCA1-aksen, fordelt over hele aksespekteret, fra elektrolyttrike miljøforhold med høy pH (nr.13 Svinesjøen, pH = 8.05), til mer sure og humøse miljøforhold med liten konduktivitet (nr.25 Bindingsvann, pH = 6.86). I tillegg fordeler de fleste oligotrofe lokalitetene seg i forhold til PCA2-aksens negative side på en slik måte at miljøfaktorene Secchidyp, N/P, SFR og SDA (i aksekortets 3. kvadrant) ser ut til å være viktige miljøfaktorer i den oligotrofe økologi. Dette er alle miljøfaktorer som viser signifikant negativ korrelasjon (Kendalls tau) med miljøfaktorene Tot-P, Turbiditet, Fargetall og TOC (i aksekortets 1. kvadrant), og som antyder en miljøgradient fra oligotrofi (3. kvadrant) til eutrofi (1. kvadrant).

Flere studier viser at store Secchidyp karakteriserer oligotrofe klarvannssjøer med lite primærproduksjon og at høye verdier for Tot-P, Turbiditet og Vanntemp. karakteriserer lokaliteter med høy primærproduksjon og lite Secchidyp (Kalff 2001, Dodson 2005).

PCA-ordinasjonsdiagrammet viser at to lokaliteter, nr. 18 Østensjøvann i Ås og nr. 14 Tyrifj./Holsfjorden er svært ulike med hensyn til miljøfaktorer knyttet til PCA2-aksen. En av årsakene til dette kan knyttes til trofigradienten hvor Østensjøvannet i Ås er definert som hypereutrof (Tot-P = 0.084 mgP/l) og Tyrifj./Holsfjorden som oligotrof (Tot-P = 0.004 mgP/l), på bakgrunn i variasjonen i miljøfaktoren (nøkkelparameteren, se Andersen et al. 1997) Tot-P mellom disse lokalitetene. En underliggende årsak til forskjellen mellom lokalitetene må også søkes langs den underliggende komplekse miljøgradienten, hvor PCA2-aksen også har bidrag fra miljø-faktorene Turbiditet og Vanntemp i tillegg til Tot-P. Østensjøvannet i Ås har i denne undersøkelsen en Turbiditet på 12.10 FNU og en Vanntemp på 14.1 °C, mens Tyrifj./Holsfjorden har en Turbiditet på 0.56 og en Vanntemp på 9.2 °C, noe som illustrer mulige forskjeller i økologiske miljøforhold og organismenes tålegrenser (se for øvrig figur 1 angående organismenes ulike tålegrenser for hhv. overlevelse, vekst og reproduksjon; Begon et al. 2006).

Det må derimot bemerkes at alle lokalitetene i undersøkelsen har en økologisk historie som ofte er godt dokumentert av mange tidligere studier gjennom flere år. Oppsummeringen av bl.a. lokalitetenes historiske data i appendiks viser at mange lokaliteter har endret trofigrad gjennom årene på grunn av bl.a. antropogen påvirkning og senere miljøtiltak på nytt har

endret miljøforholdene. Dette betyr at flere lokaliteter kan defineres til å ha en annen trofigrad enn for hva som er definert i denne undersøkelsen (basert på nøkkelparameteren Tot-P som ble målt i prøveperiode 3) med bakgrunn i ”SFT’s klassifisering av miljøkvalitet i ferskvann” (Andersen et al. 1997). Det har for øvrig vært diskutert over lang tid hvilke nøkkelparametre som skal legges til grunn for definering av trofigradienten. Mange mener at en parameter alene, som her Tot-P, er for lite til kunne eksakt bestemme lokaliteters trofigrad (Carlson 1977). SFT’s Klassifisering av miljøkvalitet i ferskvann beskriver flere parametre (Andersen et al. 1997).

Eksempler på innsjøer som kan gis en annen trofigrad enn hva som er definert i denne undersøkelsen er f.eks. Gjersjøen, som ofte regnes som mer produktiv enn som her (Faafeng & Nilssen 1981), hvor den regnes med de oligotrofe lokalitetene – se for øvrig faktaarkene/oppsummeringen i appendiks for respektive lokaliteter

6.3 Artsinventar– respons på endringer langs miljøgradienter

6.3.1 DCA-ordinasjon, lokaliteter

6.3.1.1 DCA1-aksen

DCA-ordinasjonen for artssammensetningen i de respektive lokaliteter viser at DCA1-aksen har en egenverdi på ~ 0.27 og en akselengde på ~ 2.45 S.D.-enheter, tilsvarende for DCA2-aksen er en egenverdi på ~ 0.12 og en akselengde på ~ 2.02 S.D.-enheter. Akselengdene viser at en enkelt art kan finnes over hele spekteret av lokaliteter. DCA-aksenes pålitelighet er sjekket gjennom en parallel GNMDS-ordinasjon. Denne viste at korrelasjonen mellom DCA1-aksen og GNMDS1-aksen hadde større signifikans enn tilsvarende mellom DCA2-aksen og GNMDS2-aksen. Dette betyr at DCA1-aksen er å anse som hovedaksen i ordinasjonen, og som derfor viser mest styrke relatert til økologisk tolkning. Generelt viser DCA-ordinasjonen i figur 19 at lokalitetene fordeler seg relativt harmonisk langs DCA1-aksen. Det synes å være et tydelig mønster som gjenspeiler hvordan de fleste oligotrofe lokalitetene har optima ut til høyre på DCA1-aksen, de mesotrofe i midten, mens de eutrofe har optima ut til venstre. DCA-ordinasjonen beregner, som tidligere beskrevet, grad av likhet i artssammensetning mellom par av observasjoner, her lokaliteter. Dette betyr at lokaliteter som ligger nær hverandre, som punkter i aksediagrammet, har et mer likt arts-inventar enn lokaliteter som ligger lengere fra hverandre. Tabell 11 for ”site scores” og DCA-ordinasjonsdiagrammet viser at det er den eutrofe lokaliteten nr. 7 Bondivann og den oligotrofe lokaliteten nr 34 Trollvann, som har sine optima lengst fra hverandre langs DCA1-aksen. Dette betyr at artsinventaret i disse lokalitetene er mest ulike langs den gradienten DCA-aksen representerer av sammensatte miljøgradienter (artsgradienten \rightarrow avspeiler miljøgradienten). En foreløpig økologisk tolkning av DCA1-aksen, kan være at artssammensetningsgradienten langs denne aksen gjenspeiler en underliggende kompleks miljøgradient som gjenspeiles av avstanden i artssammensetning mellom eutrofe Bondivann og oligotrofe Trollvann. Med bakgrunn i lokalitetenes fordeling langs DCA1-aksen er det naturlig å tolke denne som en trofigradient, satt sammen av flere enkle miljøfaktorer (nøkkelparametre som bestemmer graden av primærproduksjon (se for øvrig; Andersen et al 1997).

6.3.1.2 DCA2-aksen

DCA2-aksen viser ikke noe tydelig mønster, som ser ut til å gjenspeile fordelingen av lokaliteter langs aksene, som kan visuelt knyttes til en tydelig miljøgradient. To lokaliteter skiller seg derimot klart ut også langs denne aksene. Dette er den eutrofe lokaliteten nr. 16 Østensjøvann i Oslo og den hypereutrofe lokaliteten nr. 18 Østensjøvann i Ås. Disse to lokalitetene har om lag samme optima langs DCA1-aksene, men er svært forskjellige i artsinventar (og miljøforhold som bestemmer artsinventaret) langs DCA2-aksene. En sammenligning av disse lokalitetene gjennom resultatene fra de vannkjemiske prøvene viser at det bare er verdiene for pH og N/P som er relativt like, for alle de andre miljøfaktorer synes det ”stor” forskjell. Dette antyder at forskjellen mellom Østensjøvann i Oslo og Østensjøvann i Ås ikke nødvendigvis er knyttet til en miljøfaktor, men til flere som danner en ”svært” kompleks underliggende miljøgradient og som bestemmer forskjellen i artsinventar mellom lokalitetene (se for øvrig lenger bak i oppgaven hvor dette vil bli diskutert i mer detalj).

6.3.2 DCA-ordinasjon, artsinventar

6.3.2.1 DCA1-aksen

DCA-ordinasjonen av artsdatamatriksen (figur 30) for 57 arter i 34 lokaliteter viser at flere arter har optima langt ute på den positive aksiden av DCA1-aksene.

Dette er artene:

Daphnia lacustris som er en boreal art som trives best i humøse svakt sure lokaliteter (Nilssen et al. 2007).

Daphnia pulex som er en typisk tidlig kolonisorart, som på grunn av størrelsen trives best i fisketomme lokaliteter. Denne arten utvikler størst tettheter når $\text{pH} > 7.0$ (sjelden ved $\text{pH} < 5.5$) og når forholdene er næringsrike og elektolyttrike (forekommer angivelig aldri i elektorlytt fattige lokaliteter) (Sládeček 1973). Den finnes imidlertid i Rundvann. I svært få innsjøer kan den finnes i de fri vannmasser, som i Vestfold og Telemark (Wærvågen & Nilssen 2003b, Nilssen 2009a).

Bosmina longispina som er den vanligste vannloppearten i Norge, både i den pelagiske og littorale sone. Den forekommer i 90 % av alle vannansamlinger, men forekomsthyppheten synker på høyder over 1000 m.o.h (funnet opp til 1500 m.o.h) (www.nina.no). Arten er generelt mer vanlig i sure og elektolyttfattige lokaliteter enn i alkaliske og elektorlyttrike (Nilssen & Wærvågen 2002).

Holopedium gibberum er en boreal art som er vanlig i hele Norge, men trives best i humøse, ionefattige lokaliteter hvor det er lite til moderat kalsiuminnhold i vannet og hvor $\text{pH} < 7.5$ (Hessen et al. 1995a, 1995b).

Bythotrephes longimanus er en ren oligotrof art (Sládeček 1973) som i denne undersøkelsen kun er observert i en lokalitet (oligotrofe Tyrifj./Holsfjorden) og i ett eksemplar.

Årsaken til at den ikke er observert i flere lokaliteter og i større antall er sannsynligvis at den på grunn av størrelsen er spesielt utsatt for fiskepredasjon. I store innsjøer finnes gjerne en tilstrekkelig nisjesegregering mellom fisk og dyreplankton, noe som forklarer at den gjerne finnes i store innsjøer som Tyrifjorden, Randsfjorden, Mjøsa osv. (Nilssen per. medd. 2010).

Cyclops abyssorum er vanlig både i næringsrike og næringsfattige lokaliteter i hele Norge (også over tregrensen), men er ømfintlig for forsurening. Arten ser ut til å ta fordel av både elektolytt-fattige og -rike vannmiljøer (Nilssen 2009c)

Acantodiaptomus denticornis er en sjelden boreal art, som foretrekker humøse, svakt sure lokaliteter (Nilssen 2009b). Dette er den dominerende calanoide hoppekrepsen i Oslomarka. I denne undersøkelsen er denne arten er først og fremst funnet i Askervannene som i en viss grad grenser til nettopp Oslomarka (Nilssen 2009b).

Cyclops scutifer er den vanligste planktoniske hoppekrepsen i Norge og er derfor utbredt over hele landet. I næringsrike lokaliteter finnes den ofte sammen med andre cyclopoider, men ellers er den ofte den eneste representanten for denne gruppen. *C. scutifer* ser ut til forsvinne i lokaliteter hvor pH er < 5,0, og mangler derfor i mange forsurede vann på Sørlandet. Sannsynligvis er det eggene som ikke tåler forsuret vann (Nilssen & Wærvågen 2003a, Wærvågen & Nilssen 2010).

Heterocope appendiculata er en østlig art som er vanlig på Østlandet og i Trøndelag, hvor arten forekommer i både små skogstjern, større vann og i store dype innsjøer.

Keratella hiemalis er en hjuldyrart som foretrekker fra oligo til mesotrofe forhold (Sládeček 1973). I denne undersøkelsen er arten funnet i de oligotrofe lokalitetene nr. 9 Hogstadvann, nr. 11 Svinesjøen, nr. 31 Mæna og nr. 33 Rundvann. Størst forekomst i dyreplanktonet viste arten i Svinesjøen med 28 individer (0.2 %).

Conochilus hippocrepis er også en hjuldyrart som foretrekker fra oligo til mesotrofe forhold (Sládeček 1973). I denne undersøkelsen er arten bare funnet i den oligotrofe lokaliteten nr. 14 Tyrifj./Holsfjorden med 14 individer (1.7 %).

Flere arter finnes også langt ute på den negative aksiden til DCA1-aksen.

Dette er artene:

Sida crystallina (se Sládeček 1973) som vanligvis forekommer i strandsonen blant vannplanter eller grovt bunnssubstrat, men studier viser at den også er vanlig å finne planktonisk (de Bernardi et al. 1989). Arten er utbredt i hele Norge og finnes i de fleste vanntyper, fra sure eller oligotrofe sjøer til mer næringsrike lokaliteter med mye vegetasjon. Den er funnet opp til 1200 moh på Hardangervidda.

Cyclops vicinus er en art som foretrekker mesotrofe forhold, selv om den også i noen grad kan tålerere oligo (vår) og mer eutrofe forhold (sommer/høst) (Sládeček 1973). I denne undersøkelsen ble arten funnet i lokalitetene nr. 1 Årungen (eutrof), nr. 5 Stovivann (oligotrof), nr. 8 Gjellumvann (mesotrof), nr. 18 Østensjøvann i Ås (hypereutrof), nr. 19 Nærevann (eutrof) og nr. 20 Midtsjøvann (eutrof). Størst forekomst hadde denne arten i Østensjøvannet i Ås med 2 934 individer som innebærer 28.3 % av det totale dyreplanktonet. Nest størst forekomst var i Gjellumvann med 105 individer og en relativ andel på 3.6%.

Brachionus urceolaris, *Brachionus calyciflorus*, *Syncheta oblonga* og *Polyarthra major*, er alle hjuldyrarter som har preferanse for mesotrofe til eutrofe forhold, med unntak av *P. major* som foretrekker oligotrofe mot mesotrofe forhold (Sládeček 1973). Størst forekomst av disse hjuldyrartene var i den eutrofe lokaliteten nr. 7 Bondivann hvor *S. oblonga* hadde en forekomst på 1 640 individer, som tilsvarer en relativ andel på 28.8 %. I tillegg hadde Bondivann en forekomst av *B. calyciflorus* på 22 individer og *B. urceolaris* på 1 individ. *P. major* hadde størst forekomst i den hypereutrofe lokaliteten Østensjøvann i Ås, med 1 893 individer som tilsvarer en relativ frekvens på 18.3 %.

I og omkring aksekorsets origo (DCA-ordinasjonsdiagrammet) finnes bl.a. Naupli-larver og Copepoditt stadier(I-V), som er å anse som generalister og derfor i stiller få spesifikke krav til miljøfaktorene (vide tålegrenser), disse gruppene representerer mange ulike arter og finnes i alle lokaliteter (Nilssen pers. medd. 2010).

Dette betyr også at arter som har sine optima lengst ut på hhv. positiv og negativ side har størst variasjon i krav til miljøfaktorene som DCA1-aksen er satt sammen av. Dette gjelder for eksempel artene *D. lacustris* (positiv akse side) og *S. crystallina/S.oblonga/B.urceolaris* (negativ akse side). Ved en grundigere undersøkelse av littoralsonen, ville *S. crystallina* og *S. oblonga* komme ut betydelig mer vanlige. Denne plasseringen av disse taksonene er sannsynligvis mer tilfeldig enn reel (Nilssen unpubl.data, pers.medd 2010).

Når disse indikatorartenes optima langs DCA1-aksen sammenlignes med artenes spesifikke miljøkrav (tåleransgrenser), kan det synes som om hovedaksen i ordinasjonen representerer en miljøgradient som går fra humøse, svakt sure og elektrolyttfattige forhold på positiv akse side og mot mer meso-, eu- og hyper trofe forhold utover langs den negative aksiden.

6.3.2.2 DCA2-aksen

Artene som har optima lengst ute på den positive aksiden er:

Asplanchnopus multiceps som er en hjuldyrart som foretrekker fra oligotrofe til mer mesotrofe forhold (Sládeček 1973).

Conochilus hippocrepis er også en hjuldyrart som foretrekker fra oligo til mesotrofe forhold (Sládeček 1973).

Brachionus. angularis er en hjuldyrart som foretrekker mesotrofe til eutrofe forhold (Sládeček 1973).

Bytotrephes longimanus er en ren oligotrof art (Sládeček 1973)

B. calyciflorus er en hjuldyrart som foretrekker mesotrofe til eutrofe forhold (Sládeček 1973).

Daphnia pulex som tidligere beskrevet en art som trives best i fisketomme lokaliteter og ved pH > 7.0 (sjelden ved pH < 5.5, og når forholdene er næringsrike og elektrolyttrike (forekommer angivelig aldri i elektrolytt fattige lokaliteter) (Sládeček 1973).

Artene som har optima lengst ute på den negative aksiden er;

Polyarthra major er som tidligere beskrevet en hjuldyrart som foretrekker fra oligotrofe mot mesotrofe forhold (Sládeček 1973).

Cyclops vicinus er en cyclopoid copepode som foretrekker mesotrofe forhold, selv om den også i noen grad kan tålerere oligo (vår) og mer eutrofe forhold (sommer/høst) (Sládeček 1973).

K. ticinensis er en hjuldyrart som har preferanse for oligotrofe mot mesotrofe forhold (Sládeček 1973).

C. flavicans er en Diptera/insecta som regnes med blant dyreplankton og er en predator som er i stand til å strukturere dyreplanktonsamfunn når den ikke har konkurranse fra andre predatorer og forekommer i stor antall. Denne arten foretrekker mesotrofe forhold, men kan forekomme i oligotrofe så vell som polysaprobe forhold (Nilssen 1974). Har i følge Sládeček (1973) en høy saprobisk indeks (1.95).

De fleste av artene som fordeler seg langt ute på DCA2-aksen er hjuldyrarter, hvor det i litteraturen foreligger manglende kunnskap om artenes spesifikke miljøkrav. Sládeček (1973) er antageligvis den som har publisert de beste studiene med hensyn til hjuldyrartenes preferanse for miljøkrav. Når disse indikatorartenes optima langs DCA2-aksen sammenlignes med artenes angivelige miljøkrav (tåleransegrensener), kan det synes som om DCA2-aksen er en trofigradient som går fra mer oligotrofe forhold langs den positive aksesiden og mot mer eutrofe forhold utover langs negativ akseside. Dette er en utvikling langs negativ akseside som også er en foreslått tolkning for DCA1-aksens negative akseside. Dette antyder at miljøfaktorene som bestemmer den underliggende komplekse miljøgradienten langs den negative aksesiden til både DCA1- og DCA2-aksen, viser affinitet til begge DCA-aksene.

6.4 Diskusjon av lokaliteter med helt spesielle miljøforhold og/eller artsinventar

Gradientanalysene viser, som tidligere beskrevet, at at noen lokaliteter er svært ulike med hensyn til miljøgradienter og/eller artsinventar. En diskusjon av de mest ulike lokalitetene kan være interessant fordi nettopp disse lokalitetene representerer de ekstreme ytterpunktene langs de miljøgradientene som denne undersøkelsen har forsøkt å identifisere.

6.4.1 PCA-ordinasjon av miljøfaktorer

Analysene av PCA-ordinasjonsaksene antydte en kompleks underliggende miljøgradient langs PCA1-aksen (hovedaksen). Denne syntes å gå fra elektorlyttfattige miljøforhold med lav pH på den positive aksesiden, og mot elektrolyttrike forhold med høyere pH-verdier på den negative akseside.

6.4.1.1 Sæbyvann vs. Ulvenvann

PCA-ordinasjonen viste at lokalitet nr. 30 Sæbyvannet lå helt ytterst på den positive aksesiden, mens lokalitet nr. 12 Ulvenvann lå tilsvarende ytterst på den negative aksesiden. Tabell 3 og 15 forteller oss at Sæbyvann har lavest verdi av alle lokalitetene (1-34) for pH på 6.66, for Secchidyp på 0.50 m, for SDA på 0.8 mm., for SFR på 0.6 mm. nest lavest for Alkalitet på 0.11 mmol/l, lavt for Ca på 3.53 mgCa/l og relativt lavt for DivFisk med 4 arter (abbor, mort, brasme og karpe). I tillegg har Sæbyvann høyest verdi av alle for TOC på 14.2 mgC/l, for Fargetall på 102, for Vanntemp på 14.8 °C, nest høyest for Turbiditet på 13.4 FNU og høy for DivZoopl. på 22 arter. Tabellene viser også at Sæbyvann har relativt liten tetthet av Makrofiltratorer, Mikrofiltratorer, Dafnier og TotZoopl i forhold til de andre lokalitetene, men relativt mer av Predatorer. Nitti µm håvtrekkene viste at de mest dominerende artene i dyreplanktonet gjennom prøveperioden var *Asplanchna priodonta* (88-22.4 %), *Kellicottia bostoniensis* (435-16,6 %), Nauplius larver (392-14.9 %) og Copepoditt stadier (I-V) (331-12.6 %), etter dominans i synkende rekkefølge (det første tallet i parantesen viser antall individer og det andre tallet relativ forekomst). Helt ute på negativ side av PCA1-aksen grupperer lokalitet nr. 12 Ulvenvann seg sammen med de andre Dikemarkvannene (untatt Svinesjøen som har en noe annen vannkjemi og sammensetning av dyreplanktonet, enn de andre sjøene i dette systemet), noe som ikke er uventet både på grunn av den gode vannsirkulasjonen vannene i mellom og at de ligger fysisk nært hverandre. Av tabellene 3 og 13 går det fram at Ulvenvann har en høy verdi for pH på 7.88, for Alkalitet på 1.80 mmol/l,

høy for Konduktivitet på 19.8 nS/m, for DivFisk på 10 arter, nest høyest av alle for Ca på 41.88 mgCa/l, for SDA på 1.9 mm, for SFR på 1.3 mm. og høyest verdi av alle for N/P på 157.14. I tillegg har Ulvenvann lave verdier for Turbiditet på 0.85 FNU og Tot-P på 0.007 mgP/l. Generelt har Ulvenvann en relativt høy tetthet av alle dyreplanktongruppene, gjennom hele prøveperioden, sammenlignet med resten av lokalitetene. Gjennom prøveperioden var dyreplanktonet i Ulvenvann totalt dominert av Nauplius larver (4149-64 %) og Copepoditt stadier (I-V) (1285-20 %), samtidig som *D. longispina* + hybrider og *B. longispina* var subdominante.

Denne gjennomgangen synes å bekrefte tidligere analyse av PCA1-aksen som en elektrolytt- og pH-gradient.

6.4.1.2 Østensjøvann i Ås vs. Tyrifj./Holsfjorden

PCA2-aksen (andreaksen) er tidligere i diskusjonen beskrevet som en trofigradient, som går fra høye verdier for Tot-P, Turbiditet og Vanntemp på positiv aksesside og mot høyere verdier for Secchidyp og N/P langs den negative aksessiden.

Lengst ute på PCA2-aksens positive aksesside finner vi lokaliteten nr. 18 Østensjøvann i Ås. Av tabellene 3 og 13 går det fram at Østensjøvannet i Ås har høyest verdi av alle lokalitetene for Tot-N på 1.10 mgN/l, for Tot-P på 0.084 mgP/l, samt høye verdier for Konduktivitet på 20.4 mS/m, for Turbiditet på 12.1 FNU og for Ca på 21.8 mgC/l. I tillegg har lokaliteten lavest verdi av alle for Secchidyp på 0.50 m og DivHjuld med 2 arter. Spesielt for denne lokaliteten er at den har den høyeste tettheten av alle for Makrofiltratorer, Mikrofiltratorer, Predatorer, Dafnier og TotZoopl (individer per m³). Dyreplanktonet i Østensjøvannet i Ås var gjennom prøveperioden dominert av copepoden *Cyclops vicinus* (2934-28.3 %), Copepoditt stadier (I-V) (2400-23.2 %), Nauplius larver (2202-21.3 %), og hjuldyret *Polyarthra cf. major* (1893-18.3 %) i synkende rekkefølge etter dominans. Vanlig og subdominant i dyreplanktonet var *Daphnia cucullata* og *Daphnia longispina* + hybrider. At Østensjøvann i Ås har denne struktur, kan skyldes at innsjøen på grunn av hypertrofi virker som en stor algekultur, der karakteristiske kulturalger som *Scenedesmus* spp. er vanlige store deler av året (Grøterud & Haaland 2007). Helt ute på PCA2-aksens negative side finner vi lokalitet nr. 14 Tyrifj./Holsfjorden. Av tabellene 3 og 15 går det fram at denne lokaliteten har den laveste verdien av alle lokalitetene for Tot-P på 0.004 mgP/l og for Fargetall på 7, mens den har lave verdier for Konduktivitet på 3.2 mS/m og for Turbiditet på 0.56 FNU. I tillegg har lokaliteten det største Secchidypet av alle på 6.00 m, og relativt høye verdier for SDA på 1.3 mm. og for SFR på 1.1 mm. Div Fisk er høyt med 10 arter, hvorav planktonspisende sik (*Coregonus lavaretus*) er en dominerende art i pelagialen i Tyrifjorden (Qvenlid & Skurdal 1983). Generelt viser resultatene i denne undersøkelsen at tettheten av de ulike gruppene av dyreplankton i Tyrifj./Holsfjorden er lavt sammenlignet med de andre lokalitetene i undersøkelsen. Dyreplanktonet i Tyrifj./Holsfjorden var gjennom prøveperioden dominert av Nauplius larver (1191-42.3 %) og Copepoditt stadier(I-V) (856-30.4 %), og med *Bosmina longispina* (199-7.1 %) som subdominant. Vanlige arter var også *Daphnia galeata*, *Eudiaptomus gracilis*, *Holopedium gibberum*, *Daphnia longispina* og *Cyclops scutifer*, med om lag samme frekvensfordeling i dyreplanktonet. Denne gjennomgangen synes å bekrefte at PCA2-aksen er en trofigradient, som går fra næringsrike eutrofe forhold på positiv aksesside og til næringsfattige oligotrofe forhold utover langs negativ aksesside.

Tabell 15. Tabellen viser flere abiotiske og biotiske miljøfaktorer for spesielt utvalgte lokaliteter (se teksten).

Lokaliteter → Miljøfaktor↓	Dælivann	Bondivann	Ulvenvann	Tyrifj./ Holsfjorden	Østensjø- vann/Oslo	Østensjø- vann/Ås	Sæbyvann	Trollvann
m.o.h	99	99	181	63	105	89	45	204
Vindutsatt	Lav	Lav	Høy	Høy	Høy	Høy	Høy	Lav
Sirk. forhold	Dimikt	Di/polymikt	Dimikt	Dimikt	Polymikt	Di/polymikt	Dimikt	Dimikt
Trofigrad	Hypereutr	Eutrof	Oligotrof	Oligotrof	Eutrof	Hypereutr.	Eutrof	Oligotrof
pH	7.01	7.75	7.88	7.19	7.53	7.63	6.66	6.84
Alkalitet mmol/l	1.60	1.70	1.80	0.20	0.67	1.10	0.11	0.16
Kondukt.mS/m	17.3	18.0	19.8	3.2	11.2	20.4	4.7	2.9
Turbiditet FNU	15.90	1.40	0.85	0.56	2.80	12.10	13.40	1.00
Fargetall filt.	40	21	28	7	18	38	102	53
Innsjø. farge	Gulig brun	Gulig brun	Mørk brun	Gulig brun	Gulig brun	Gulig brun	Mørk brun	Mørk brun
mg Ca/l	36.42	35.92	41.88	4.72	15.53	21.80	3.53	4.23
mg N/l	0.63	0.40	1.10	0.38	0.44	1.10	0.73	0.27
mg P/l	0.068	0.021	0.007	0.004	0.033	0.084	0.031	0.006
N/P	9.56	19.05	157.14	95.00	13.33	13.10	23.55	45.00
mg C/l	12.3	5.5	6.1	4.1	5.5	10.2	14.2	10.1
Secchidyp m	0.75	2.00	3.00	6.00	1.50	0.50	0.50	2.00
Vanntemp. °C	12.6	11.6	9.6	9.2	13.8	14.1	14.8	11.3
Div. Fisk	4	8	10	10	4	5	4	1
Div. Krepsd	8	13	7	13	9	10	12	9
Div. Vannlopper	5	9	3	9	6	5	8	6
Div. Zoopl	14	25	11	20	19	12	22	12
Div Hjuldyr	5	11	4	7	10	2	10	3
Makrofilt/m ³	305	86	2 149	145	179	16 851	808	1 373
Mikrofilt/m ³	950	5 526	19 370	565	3 046	132 498	4 808	707
Pred/m ³	1 347	491	356	77	212	13 460	5 403	73
Dafnier/m ³	283	78	1 388	54	71	14 818	726	68
Tot.Zoopl/m ³	2 630	6 097	21 875	787	3 437	162 809	11 019	2 153
SFR mm	0.7	0.8	1.3	1.1	1.0	0.9	0.6	1.6
SDA mm	0.9	0.9	1.9	1.3	1.1	1.3	0.8	1.6

6.4.2 DCA-ordinasjon av artsinventaret

I DCA-ordinasjonsdiagrammet ser lokalitetene ut til å fordele seg langs DCA1-aksen etter et harmonisk mønster fra oligotrofi (til høyre på aksene), via mesotrofe (i midten/origo) og videre mot eutrofe lokaliteter (til venstre på aksene). I en DCA-ordinasjon gjenspeiler denne fordelingen artssammensetningsgradienten som responser på komplekse underliggende miljøgradienter. Dette betyr at lokaliteter som ligger nær hverandre, har et likere artsinventar enn lokaliteter som ligger lengre vekk, og at avstanden skyldes variasjon i miljøfaktorene. I tillegg er det å anta, som tidligere beskrevet, at selv om artene er utsatt for mange miljøfaktorer, vil artene i hovedsak respondere noenlunde likt på noen få hovedmiljøfaktorer som danner den underliggende komplekse miljøgradienten som gradientanalysene forsøker å identifisere (Halvorsen pers. medd. 2010). Det synes da ikke unaturlig at lokaliteter grupperer sammen avhengig av trofegrad (sammensatt av flere vannkjemiske nøkkelparametre, se for øvrig; Andersen et al. 1997). Langs DCA1-aksen ligger lokalitetene nr. 34 Trollvann lengst ute til høyre, mens nr. 7 Bondivann ligger tilsvarende lengst ute til venstre. Tilsvarende for DCA2-aksen viser at lokalitetene nr. 16 Østensjøvann i Oslo ligger lengst oppe på aksene, mens lokalitet nr. 18 Østensjøvann i Ås befinner seg lengst nede på samme akse.

6.4.2.1 Trollvann vs. Bondivann

Trollvann hadde et dyreplanktonsamfunn som gjennom prøveperioden var dominert av Nauplius larver (1146-41.7 %) og hoppekrepsen *Eudiaptomus gracilis* (811-29.5 %). Subdominant var vannloppene *Holopedium gibberum* og *Daphnia lacustris*, i tillegg til Copepodittstadier (I-V). Vanlig var også *Bosmina longispina*, *Cyclops scutifer*, *Heterocope appendiculata* og *Kellicottia longispina*. Dette er arter som enten er generalister som (*B. longispina*, *C. scutifer*, *E. gracilis*, Nauplius larver og Copepodittstadier (I-V), eller er indikatorer på rene oligotrofe forhold som *H. gibberum*, *D. lacustris* eller *K. longispina* (Sládeček 1973, Hessen et al. 1995a, 1995b, Nilssen et al. 2007).

Gjennom prøveperioden hadde Bondivann et dyreplanktonsamfunn som var dominert av *Synchaeta cf. oblonga* (1640-26.8 %), *Kellicottia bostoniensis* (1365-22.3 %) og *Keratella quadrata* (856-14 %). Subdominant var artene *Bosmina longirostris*, *Thermocyclops oithonoides*, *Kellicottia longispina* samt Nauplius larver og Copepodittstadier (I-V). Dette er arter som i hovedsak har preferanse til eutrofe og mesotrofe forhold slik som *B. longirostris*, *T. oithonoides*, *K. bostoniensis*, *S. oblonga* og *K. quadrata*. Nauplius larver og Copepodittstadier (I-V) er som tidligere nevnt generalister, mens en art som *K. longispina* er en mer meso- til oligotrof art (Sládeček 1973).

Når artsinventaret i Trollvann og Bondivann sammenlignes og tolkes økologisk med bakgrunn i artenes preferanse for miljøfaktorer, synes det som DCA1-aksen representerer en sammensatt "svært" kompleks miljøgradient. Trollvann har en pH-verdi på 6.84, mot 7.75 for Bondivann. Videre er Trollvann i denne undersøkelsen definert som oligotrof på bakgrunn av Tot-P som har en verdi på 0.006 mgP/l, mot tilsvarende verdi i eutrofe Bondivann på 0.021 mgP/l. Tabellene 3 og 13 viser også at Bondivann har en høyere verdi enn Trollvann for miljøfaktorene Alkalitet, Konduktivitet, Turbiditet, Ca og Tot-N. Trollvann har på sin side høyere verdier enn Bondivann for miljøfaktorene Fargetall, TOC og N/P. Begge lokalitetene

har samme Secchidyp på 2.00 m. Lavt siktedyp karakteriserer som kjent både eutrofe og dytrofe økosystemer (Hutchinson 1967) og alene en dårlig parameter til å skille mellom slike innsjøsystemer. Når derimot fargen legges til (grønn og gul for eutrofe lokaliteter, og brunfarger for dystrofe lokaliteter), kan innsjøtypene lett skilles (se Strøm 1943).

Dette antyder at forskjellen i artsinventar mellom disse innsjøene, som representerer hvert sitt ytterpunkt langs DCA1-aksen, synes å være knyttet både til trofigrad, pH-verdier, elektrolytt-nivåer og humøs påvirkning, og ikke minst til predasjon av fisk. Trollvann har et fiskesamfunn som bare består av ørret (riktignok med svært høy populasjonstetthet; Ingierd, OFA pers. medd. 2010), mens fiskesamfunnet i Bondivann består av planktonspisende fisk som bl.a. mort og ørekyte.

6.4.2.2 Østensjøvann i Oslo vs. Østensjøvann i Ås

Gjennom prøveperioden hadde Østensjøvann i Oslo et dyreplanktonsamfunn som var dominert av *Syncheta* cf. *pectinata* (1244-51.2 %), mens Nauplius larver (307-12.6 %) og Copepoditter (I-V) (135-5.6 %) var subdominante. Vanlige arter var *Asplanchna priodonta*, *Filinia longiseta*, *Eudiaptomus gracilis* og *Bosmina longirostris*.

Selv om dette dyreplanktonsamfunnet synes dominert av hjuldyr, så viser resultatene fra 90 µm håvtrekkene at hjuldyrene hadde optima i prøveperiode 2. I de øvrige prøveperiodene var ikke hjuldyrene spesielt dominante. Nitti µm håvtrekkene viste at fordelingen av (både arter og antall individer) vannlopper, hoppekreps og hjuldyr var noenlunde jevnt fordelt. Blant annet ble det i disse periodene observert arter som *Daphnia pulex* og *Daphnia longispina*, som har klare tålegrenser for en rekke miljøfaktorer. Generalisten *E. gracilis* var til stede i alle tre prøvene, og i om lag samme antall.

Østensjøvann i Ås har gjennom prøveperioden hatt et dyreplanktonsamfunn som har vært dominer av *Cyclops vicinus* (2934-28.3 %), *Polyarthra* cf. *major* (1893-18.3 %) samt Nauplius larver (2202-21.3 %) og Copepoditter (I-V) (2400-23.2 %). I tillegg var artene *Daphnia longispina* + hybrider og *Daphnia cucullata*, *Daphnia cristata*, *Bosmina longirostris*, *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides* og *Asplanchna priodonta* tilstede. Predatorene *Chaoborus flavicans* (21 individer) og *Leptodora kindti* (26 individer) var også stede til tross for at fiskesamfunnet i lokaliteten består av bl.a. planktonspisende mort, men sannsynligvis har i alle fall *C. flavicans* et refugium for fiskepredasjon i profundalsonen (se kjemidata Appendiks); og *L. kindti* er meget hyalin og vanskelig å fange for fisk.

Når artsinventaret i Østensjøvann i Oslo og Østensjøvann i Ås sammenlignes og tolkes økologisk med bakgrunn i artenes preferanse for miljøfaktorer, synes det som DCA1-aksen representerer en sammensatt, ”svært” kompleks miljøgradient. Hypereutrofe Østensjøvann i Ås har en høyere verdi enn eutrofe Østensjøvann i Oslo for miljøfaktorene pH, Alkalitet, Konduktivitet, Turbiditet, Fargetall, Ca, Tot-N, Tot-P og TOC. Secchidypet var det samme i begge lokalitetene på 0,50 m. I Østensjøvann i Oslo ble det derimot observert 19 arter av dyreplankton (9 krepsdyrarter + 10 hjuldyrarter), mot 12 arter (10 krepsdyrarter + 2 hjuldyrarter + *C. flavicans*) i Østensjøvann i Ås. Spesielt for forholdet mellom disse to lokalitetene synes å være at Østensjøvann i Ås har den høyeste tettheten (individer per m³) av alle lokalitetene i undersøkelsen for Makrofiltratorer, Mikrofiltratorer, Predatorer, Dafnier og TotZooplankton. Østensjøvann i Oslo har derimot en av de laveste verdiene av alle

lokalitetene for disse gruppene, med ett unntak for Mikrofiltratorer som var relativt høyere enn for de øvrige gruppene i lokaliteten. Begge lokalitetene har et lavt N/P forhold, som for Østensjøvann i Oslo kanskje kan relateres til guanopåvirkning (se Ganning & Wulff 1969). Ganning & Wulff (1969) viser til studier som antyder at det er ”noe” i fuglenes avføring som hindrer utvikling av primærproduksjon i vannansamlinger. Hvorvidt guanopåvirkningen er en årsaksfaktor, kan eventuelt studier av, og sammenligning mellom lokalitetenes fytoplanktonsamfunn gi indikasjoner om. For Østensjøvann i Ås kan dette lave forholdet mer sannsynligvis være knyttet opp mot avrenning av næringsstoffer fra omkringliggende jordbruksarealer, og denne hypereutrofe innsjøen har høye tettheter av spisbare alger som *Scenedesmus* spp. (Grøterud & Haaland. 2007). En foreløpig arbeidshypotese kan være at kanskje hele innsjøen i deler av den isfrie perioden (på grunn av kraftig vind), sirkulerer den om sommeren: dette er et spørsmål fra denne oppgavens forfatter) fungerer som en enorm algekultur, med mye små, spisbare alger? Denne sammenligningen av disse to spesielle lokalitetene viser at den observerte forskjellen i artsinventar synes stor både med hensyn til hvilke arter som forekommer, biomasse og i miljøfaktorer, til tross for at begge lokalitetene defineres som næringsrike, grunne og ligger i et jordbruksområde. At forskjellen er så stor mellom lokalitetene må sannsynligvis skyldes at de underliggende komplekse miljøgradientene som artsinventaret viser respons på, må være forskjellige. En av årsakene til at hjuldyrdiversiteten er så lav i Østensjøvann i Ås kan skyldes en kombinasjon av høy konkurranse fra cladocere og at predatorer har meget store tettheter (Lair 1992, Duncan 1990, Wærvågen & Nilssen 2003a rotatorie pap).

7 Konklusjon

Hensikten med dette studiet var å undersøke dyreplanktonsamfunnets arter og funksjonelle grupper for å indentifisere og beskrive biologisk/økologiske responser på endringer langs miljøgradienter.

Korrelasjonsmatrisen i figur 6 viser;

1. at dyreplanktonsamfunnets funksjonelle grupper, Makrofiltratorer, Mikrofiltratorer og Predatorer (+ Vannlopper og TotZooplankton) alle viser positiv signifikant samvariasjon med miljøfaktorene Ca, Alkalitet, Konduktivitet og pH. Dette kan betraktes som edafiske faktorer, og representerer således den karakteristiske mosaikkstrukturen i undersøkelsesområdet.
2. en signifikant positiv samvariasjon mellom alle gruppene av dyreplankton; Makrofiltratorer, Mikrofiltratorer, Predatorer, Vannlopper og TotZooplankton.
3. at miljøfaktorene Ca, Alkalitet, Konduktivitet og pH alle viser positiv signifikant samvariasjon med hverandre, og i tillegg en negativ signifikant samvariasjon med miljøfaktorene TOC og Fargetall.

Selv om en slik korrelasjonsanalyse (Kendall`s tau) ikke angir et signifikant kausalt årsak-virknings-forhold, så viser den likevel en positiv (eller negativ) avhengighet mellom variablene. Dette betyr at endring i en av miljøfaktorene fører til tilsvarende endring i en eller flere av dyreplanktonsamfunnets funksjonelle grupper.

Analysen sier derimot ingen ting om interaksjoner mellom variablene, noe som sannsynligvis er til stede fordi det er signifikant avhengighet både mellom og innen grupper av miljøfaktorer.

Gradientanalysene viser;

1. at PCA-ordinasjonen av 24 miljøfaktorer fra 34 lokaliteter viser at PCA1- og PCA2-aksene til sammen forklarer 55,5 % av totalvariasjonen i data, men også at PCA1-aksen kan defineres som hovedaksen da den har en egenverdi på 7,85 og forklarer 32,7 % av totalvariasjonen.

2. at PCA1-aksen kan forklares som en kompleks underliggende miljøgradient som går mot høyere verdier for miljøfaktorene pH, Alkalitet, Konduktivitet og Ca langs den ene aksiden, og tilsvarende mot høyere verdier for miljøfaktorene Fargetall, TOC, DivZoopl, Vannlop, DivHjuld og DivKrepsd utover langs motsatt akside (se figur 16). Dette betyr i praksis at ved økende verdier for pH, Alkalitet, Konduktivitet og Ca så synker samtidig verdiene for Fargetall, TOC, DivZoopl, DivVannlo, DivHjuld og DivKrepsd (og motsatt).

Dette en sammenheng som ble signifikant antydnet av Kendall's tau. Rent økologisk kan dette tolkes som gradient som går fra høye verdier for pH og elektrolytter på den ene siden og mot mer sure og humøse miljøforhold, som bidrar til større diversitet innad i dyreplanktonsamfunnet, på den andre siden.

3. at PCA2-aksen tilsvarende kan forklares som en kompleks underliggende miljøgradient som går mot høyere verdier for miljøfaktoren Secchidyp langs den ene aksiden og mot høyere verdier for miljøfaktorene Tot-P, Turbiditet, TotZoopl, Dafnier og Predatorer langs den andre aksiden.

Dette er en sammenheng som også i stor grad kunne forventes med bakgrunn i Kendall's tau, fordi miljøfaktoren Secchidyp viser signifikant negativ samvariasjon med Tot-P og Turbiditet, samtidig som Tot-P og Turbiditet viser signifikant positiv samvariasjon.

Rent økologisk kan dette tolkes som en trofi-gradient, som går fra oligotrofe forhold på den ene siden og mot mer eutrofe forhold ved synkende Secchidyp og økende verdier for Tot-P og Turbiditet.

4. at dyreplanktonets funksjonelle grupper Makrofiltratorer, Mikrofiltratorer og Predatorer viser affinitet til begge PCA-aksene, men størst til PCA1-aksen.

Dette betyr at ved økende verdier for miljøfaktorene pH, Alkalitet, Konduktivitet og Ca vil også antallet individer innen de funksjonelle gruppene øke, hvis det samtidig også finner sted en økning (som ikke er signifikant) i miljøfaktorene Tot-P og Turbiditet. Dette selv om Kendall's tau ikke viste signifikant samvariasjon mellom de funksjonelle gruppene og Tot-P/Turbiditet (bortsett fra mellom Predatorer og Tot-P).

Tilsvarende går antallet individer innen de funksjonelle gruppene ned, ved økende verdier for miljøfaktorene Fargetall, TOC, DivZoopl, DivVannlop, DivHjuld og DivKrepsd. Dette antyder at det kan være interaksjoner mellom flere av miljøfaktorene og dyreplanktonsamfunnets funksjonelle grupper som denne undersøkelsen ikke har avdekket.

5. at DCA-ordinasjonen av 57 dyreplanktonarter fra 34 lokaliteter viser artssammensetningsgradienter som gjenspeiler underliggende komplekse miljøgradienter, som beskriver de enkelte artene optima i forhold til hverandre.
6. at GNMDS-ordinasjonen viste god korrelasjon mellom GNMDS- og DCA-aksene, samtidig som den antyder at DCA1-aksen var hovedaksen for økologisk tolkning.
7. at DCA1-aksen viser en artssammensetningsgradient som synes å gjenspeile en kompleks underliggende miljøgradient bestående av miljøfaktorer knyttet til trofiendringer. Dette kan gjenspeiles av at lokalitetenes optima langs DCA1-aksen fordeler seg (avhengig av trofigrad) fra oligotrofiske forhold til høyre, videre via mesotrofi og til stradig mer eutrofe forhold lengre ute til venstre langs aksene.
8. at DCA2-aksen, på bakgrunn av både artsammensetningsgradienten og lokalitetenes plassering, viser seg langt vanskeligere å beskrive og tolke økologisk. Dette kan illustreres av aksekoordinatene til lokalitetene nr. 18 Østensjøvann i Ås og nr. 16 Østensjøvann i Oslo i DCA-aksesystemet. Dette er begge næringsrike innsjøer som har om lag samme optima langs DCA1-aksen, men som er svært ulike hverandre langs DCA2-aksen. En tolkning av artsinventaret og planktonets struktur gir foreløpig ingen klar indikasjon på hvilken kompleks underliggende miljøgradient DCA2-aksen gjenspeiler.

8 Referanser (Bind 1 + Bind 2)

Allan, J. D. 1976. Life history patterns in zooplankton. *American Naturalist* 110:165-180.

Andersen, J.R., J.L. Bratli, E. Fjeld, B. Faafeng, M. Grande, L. Hem, H. Holtan, T. Krogh, V. Lund, D. Rosland, B.O. Rosseland & K.J. Aanes. 1997. Klassifisering av miljøkvalitet i ferskvann. Statens Forurensningstilsyn (SFT). Veiledning 97:04.

Andersen, O., M. Kraabøl, A. Often, Z. Petrin & B. M. Larsen. 2009. Reguleringsplan for Vikersund sjøfront i Tyrifjorden. NINA Rapport 501 (31 s.). Lillehammer, oktober 2009.

Andersen, T. 1982. Plankton i Årungen. Primærproduksjon, planktonbiomasse og populasjonsdynamikk i en hypereutrof innsjø. Cand. Scient. Oppgave i Limnologi 1982. Biologisk Institutt, Universitetet i Oslo.

Andersen, T. & P.J. Færøvik. 2007. Utredninger Vansjø 2006. Undersøkelse av mulig intern gjødsling i vestre Vansjø. Norsk Institutt for Vannforskning (NIVA). Rapport Lnr. 5353-2007.

Ask, E. 1966. En limnologisk undersøkelse av Finnsrud-, Brennsrud- og Hogstadvann i Asker. Hovedfagsoppgave i geografi. Geografisk institutt, Universitetet i Oslo.

ASTM International Standard. 2004. Standard Practice for Sampling Zooplankton with Conical Nets. Designation: E 1201 – 87 (Reapproved 2004). Harbor Drive, West Conshohocken, U.S.

Baalsrud, K. 1959. Undersøkelse og vurdering av Gjersjøen som drikkevannskilde. NIVA 1959. O-58069.

Baumann, C., Gjerde, I., Blom, H.H., Sætersdal, M., Nilsen, J.-E., Løken, B. & Ekanger, I. (red.) 2002. Håndbok i registrering av livsmiljøer i Norge. Miljøregistrering i skog - biologisk mangfold. Bakgrunn og prinsipper (Hefte 1). Livsmiljøer i skog (Hefte 2). Instruks for registrering 2001 (Hefte 3). Veileder for rangering og utvalgelse 2002 (Hefte 4). Norsk institutt for skogforskning, Ås. 4 hefter + registreringskjema og instruksjonhefte.

Bechmann, M. & J.L. Bratlie. 1999. JOVÅ – Overvåkning av jordbrukspåvirkede innsjøer. Tiltaksgjennomføring, vannkvalitetstilstand og utvikling. Norsk Institutt for Vannforskning (NIVA). NIVA 4101-99.

Begon, M., C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. *Ecology: From individuals to ecosystems*. (4th ed.). Blackwell.

Berge, D. 1984. Overvåkningsundersøkelser i Tyrifjorden og Steinsfjorden 1983. Statlig program for forurensningsovervåkning. NIVA Rapport 152/84.

- Berge, D. 1989. VASSPEST- PROBLEM OG RESSURS. Sammenfattende sluttrapport fra vasspestprosjektene. Norsk Institutt for Vannforskning (NIVA) og Miljøverndepartementet. 0-86238.
- Berge, D., M. Mjelde, J. E. Løvik & P. Brettum. 1985. Tyrifjordundersøkelsen 1978 – 1981. Limnologiske undersøkelser i de frie vannmasser i Tyrifjorden og Steinsfjorden. Datarapport. NIVA. Rapport O-7800602.
- de Bernardi, R. 1984. Methods for the estimation of zooplankton abundance. pp. 59-86. In: J.A. Downing and F.H. Rigler, Editors. A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters. Blackwell, Oxford.
- Berman, M.S. & S. Richman. 1974. The feeding behavior of *Daphnia pulex* from Lake Winnebago. Wisconsin. Limnol. Oceanogr. 19:105-109.
- Bhattacharyya, G. K. & R.A. Johnson. 1977. Statistical Concepts and Methods. John Wiley & Sons. New York.
- Bjørndalen, K. & H. Warendorph. 1982. Vansjø. Hydrografi og plankton i en innsjø med kompleks bassengform. Hovedfagsoppgave i limnologi (Bind I og II). Institutt for marinbiologi og limnologi. Avdeling for limnologi. Universitetet i Oslo. 1982.
- Bjørndalen, K., T. Hauger, R. Vallner & L. Wiik. 1985. Lyseren 1983-1985. En vannfaglig vurdering. Rapport nr 6/85. Fylkesmannen i Østfold – Miljøvern avdelingen.
- Bjørndalen, K., T. Andersen, M. Bechmann, S.A. Brogvang, Å. Brabrand, J. Delstra, H. Gunnarsdottir, A. Hobæk, T. Saloranta, E. Skarbøvik & A. Lyche Solheim. 2006. Utredninger Vansjø 2005. Sammendrag og anbefalinger. Norsk Institutt for Vannforskning (NIVA). Rapport Lnr. 5146-2006.
- Bjørndalen, K., T. Andersen & P.J. Færøvig. 2007. Utredninger Vansjø – Kartlegging av vannkvalitet i 2006. Delrapport 1. Norsk Institutt for Vannforskning (NIVA). Rapport Lnr. 5331-2007.
- Blindheim, T. & K. Abel. 2001. Kartlegging og verdisetting av naturtyper i Askerkommune. Foreløpig utgave. Siste Sjanse-notat 2001-6. Oslo.
- Blomqvist, P., R. Grundström, J.Å. Johansson & B. Kinsten. 1976. Djurplanktonkompendium. Uppsala.
- Boltovskoy, D. & H.E. Mazzoni. 1988. The effects of sampling gear and environmental conditions on the abundance estimates of freshwater zooplankton. Rev. Hydrobiol. Trop. 21:21-34.

Bonin, B. & H. Sørensen. 2003. The granites of the Mykle region in the southern part of the Oslo igneous province, Norway. Norge Geologiske Undersøkelse (NGU), Bulletin 441:17-24.

Borgstrøm R., J.A. Eie, T. Andersen & O.K. Skogheim. 1980. Kontrollert utfisking – en metode til å bedre vannkvaliteten i Årungen? VANN-4-80.

Bottrell, H.H., A. Duncan, Z.M. Gliwics, E. Grygierek, A. Herzig, A. Hillbricht-Ilkowska, H. Kurasowa, P. Larsson & T. Weglenska. 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. Norwegian J. Zool. 24:419-456.

Boyd, C.M. 1976. Selection of particle sizes by filter-feeding copepods: A plea for reason. Limnol.Oceanogr. 21:175-179.

Brabrand, Å. 1998. Fiskesamfunnet i Østensjøvannet, Oslo kommune: Artssammensetning, dominans og vurdering av begrensede faktorer. Laboratorium for ferskvannøkologi og innlandsfiske (LFI) Zoologisk Museum. Rapport nr. 179-1998.

Brandrud, T.E. 2002. Kartlegging av biologisk mangfold (naturtypekartlegging) i ferskvann. Innsjøer. Fylkesoversikt i Oslo og Akershus. – NINA Oppdragsmelding 764: 1-97.

Bremer, K. 1948. En limnologisk studie av elleve vann i Asker, Lier og Vestre Bærum. Cand. real. oppgave i Limnologi ved Universitetet i Oslo.

Brooks, J.L. & S.I. Dodson. 1965. Predation, body Size, and Composition of Plankton. Science, New Series, Vol. 150, No. 3692: 28-35.

Brun, E., O.A. Hoeg & O.A. Sæther. 1945. Østensjøvannet. Småskrift nr. 7. Østlandske Naturvernforening, Oslo.

Brönmark, C. & L-A. Hansson. 2005. The Biology of Lakes and Ponds. (Sec.ed.) Oxford University Press. 285 pp.

Burns, C.W. 1968. The Relationship between body size of filter-feeding cladocera and the maximum size of particle ingested. Limnol. Oceanogr. 13:675-678.

Bøyum A. & D. Hongve. 1976. Oksygen i Jarenvannet, Hadeland. En sammenligning mellom tidligere og nyere observasjoner. Vann 1:70-74.

Bækken, T., E. A. Lindstrøm, T. Källqvist, R. Romstad & A. Tobiesen. 2004. Resipientundersøkelse av Begna, Storelva og Tyrifjorden samt BAT-karakterisering av utslipp ved Norske Skog Industrier – ASA, Follum. NIVA Rapport lnr. 4824-2004.

Bækken T. og P.J. Færøvig. 2004. Effekter av vegforurensninger på vannkvalitet og biologi i Padderudvann. Vegdirektoratet, Teknologivdelingen, Publikasjon nr. 106.

Bækken T. og T Haugen. 2006. Kjemisk tilstand i vegnære innsjøer. Påvirkning fra avrenning av vegsalt, tungmetaller og PAH. Statens Vegvesen Rapportnr. UTB 2006/06, Arkivnummer 2003-040870.

Carlson, R.E. 1977. A trophic state index for lakes. *Limnology and Oceanography*. 22:2 361--369.

Carpenter, S.R., J.F. Kitchell & J.K. Hodgson. 1985. Cascading Trophic Interactions and Lake Productivity. *Bioscience* 35:634-639.

Copeman, P.R. V. D. R. & F.J. Dillman. 1937. Changes in the composition of guano during storage. *J. Agr. Sci.* 27:178-187.

Dodson, S.I. 1992. Predicting crustacean zooplankton species richness. *Limnology and Oceanography*, 37: 848-8.

Dodson, S., 2005. *Introduction to Limnology*, ISBN 0-07-287935-1.

Duncan, A., 1990. A review: limnological management and biomanipulation in the London reservoirs. *Hydrobiologia*, 200/201: 541-548.

Eie, J.A. 1974. A comparative study of the crustacean communities in forest and mountain localities in the Vassfaret area (southern Norway). *Norw. J. Zool.* 22: 177-205.

Ejlsmont-Karabin, J. 1978. Studies on the usefulness of different mesh-size plankton nets for thickening zooplankton. *Ekol. Pol.*, 479-490.

Ejlsmont-Karabin, J. 1978. Studies on the usefulness of different mesh-size plankton nets for thickening zooplankton. *Ekol. Pol.*, 479-490.

Ekman, S. 1904. Die Phyllopoden, Cladoceren und freilebenden Copepoden der nordschwedischen Hochgebirge. PhD thesis. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik Oecologie und Geographie der Tiere* 21(1): 170 pp.

Elgmork, K. 1959. Seasonal occurrence of *Cyclops strenuus strenuus*. *Folia Limol. Scand.* 11:1-196.

Eriksson, M.O.G., L. Henrikson, B-I. Nilsson, G. Nyman, H.G. Oscarson & A.E. Stenson. 1980. Predator-prey relations important for the biotic changes in acidified lakes. *Ambio* 9:248-249.

Erlandsen A.H., P. Brettum, J.E. Løvik, S. Markager & T. Källqvist. 1988. Kolbotnvannet. Sammenstilling av resultater fra perioden 1984-87. Norsk Institutt for Vannforskning (NIVA). NIVA-Rapport O-8307802.

Faafeng, B.A. & J.P. Nilssen, 1981. A twenty-year study of eutrophication in a soft-water lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 21:380-392.

- Faafeng, B., P. Brettum & D.O. Hessen. 1990a. Landsomfattende undersøkelse av trofittilstanden i 355 innsjøer i Norge. Statlig Program for Forurensningsovervåking (SFT), rapport nr. 389/90. NIVA nr. 2355. 57 s.
- Faafeng, B., P. Brettum & D. Hessen. 1990b. Oppfølging av 49 av de 355 undersøkte innsjøene i 1989.(Overvåkningsrapport nr. 425/90). Norsk Institutt for Vannforskning (NIVA) og Statens Forurensningstilsyn (SFT).
- Faafeng, B., Å. Brabrand, T. Gulbrandsen, O. Lind, J.E. Løvik, Ø. Løvstad & B. Rørslett. 1982. Jarentvatnet. Styringsgruppen for Randsfjordundersøkelsen. Norsk institutt for vannforskning (NIVA). Rapport nr. O-78014. Oslo.
- Faafeng, B. & J.E. Løvik. 1986. Overvåkning av Gjersjøen – Akershus. Rutineundersøkelser i 1985. NIVA-rapport Lnr. 1860, 49 sider.
- Faustovà, m., V. Sacherovà, H.D. Sheets, J.-E. Svensson & D.J. Tayler. 2010. Coexisting cyclic parthenogens comprise a Holocene species flock in Eubosmina. PLoS ONE 5(7):e11623. Doi:10.1371/journal.pone.0011623.
- Flösser, D., 1972. Krebstiere, Crustacea; Kiemen- und Blattfüßer, Branchiopoda; Fischläuse, Branchiura. Die Tierwelt Deutschlands. 60 Teil. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 501 s.
- Flössner, D.1993. Zur Kenntnis einiger *Daphnia*-Hybriden (Crustacea: Cladocera). Limnologica 23:71-79.
- Flösser, D., 2000. Die Haplopoda and Cladocera (ohne Bosminidae) Mitteleuropas. Backhuys Publishers, Leiden, 428 s.
- Flösser, D. & K. Kraus, 1986. On the taxonomy of the *Daphnia hyalina-galeata* complex (Crustacea: Cladocera). Hydrobiologia 137:97-115.
- Follestad, B.A. 1986. LIER, kvartærgeologisk kart 1814 IV – M 1:50 000. Norges geologiske undersøkelse (NGU).
- Friedman, M.M. & J.R. Strickler. 1975. Chemoreceptors and feeding in calanoid copepods (Arthropoda: Crustacea). P.N.A.S. 72:4185-88.
- Færøvig, P. J. 2006. Vegsalt og planteplankton i innsjøer. Salt og biologiske tålegrenser. Statens vegvesen, Utbyggingavdelingen, Rapport nr: UTB 2006/04.
- Færøvig P.J, B. Kaasa og J. Kjensmo. 2002. Svinesjøen 2001. Virkninger på innsjøens vannmasser av 1 års stans i vegsalting. Universitetet i Oslo, Biologisk institutt, avdeling for limnologi.

- Galbraith, M.G., Jr. & J.C. Schneider. 2000. Sampling Zooplankton i Lakes. Chapter 18 in Schneider, J.C. (ed.) *Manual of Fisheries Survey Methods II: with periodic updates*. Michigan Department of Natural Resources, Fisheries Special Report 25, Ann Arbor.
- Ganning, B. & F. Wulff. 1969. The effects of bird droppings on chemical and biological dynamics in brackish water rockpools. *Oikos* 20:274-286.
- Geller, W. & H. Müller. 1981. The Filtration Apparatus of Cladocera: Filter Mesh-Sizes and their Implications on Food Selectivity. *Oecologia (Berl)* 49:316-321.
- Gliwicz, Z. M., 1969. Studies on the feeding of pelagic zooplankton in lakes with varying trophy. *Ekol. pol. A* 17:663-708.
- Gliwicz, Z. M., 1974. Trophic status of freshwater zooplankton species. *Wiad. ekol.* 20:197-206 (in Polish, with extended English summary).
- Gliwicz, Z.M. 1990. Food thresholds and body size in Cladocerans. *Nature*, 343:638-640.
- Gliwicz, Z.M. 2005. Zooplankton. In: *The Lakes Handbook, Vol.1, Limnology and Limnetic Ecology*. Ed. O'Sullivan & C.S. Reynolds. Blackwell Publishing.
- Gottschalk, L., J. Lundager Jensen, D. Lundquist, R. Solantie & A. Tollan. 1979. Hydrologic Regions in the Nordic Countries. *Nordic Hydrology*, 10, 1979, 273-286.
- Grande, M. & H. Holtan. 1963. FISKEDØD i Østensjøvannet. Ski, vinteren 1963. Norsk Institutt for Vannforskning.
- Gripsrud, G., U.H. Olsson & R. Silkost., 2004. Metode og datanalyse med fokus på beslutninger i bedrifter. Kristiansand Høyskoleforlag. 414 s.
- Grünert, K. & B. Rosseland. 2002. Vannkvalitetsutvikling i vassdragene i Oslo og Akershus 1980 – 2000. ANØ-rapport nr. 28/02. Fylkesmannen i Oslo og Akershus, Miljøvernavdelingen og Akershus Fylkeskommune. Oslo, 2002.
- Grøterud, O. & S. Haaland. 2007. Østensjøvannet – A Shallow Hypertrophic Lake in Norway with Significant Internal Phosphorus Loading During Summer. *Vatten* 63:313-320.
- Gulati, R.D., E.H.R.R. Lammens, M.-L. Meijer & E. Van Donk (Eds). 1990. Biomanipulation – tool for water management. *Developments in Hydrobiologia*, 61. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 628 pp.
- Haande, S., T. Rohrlack, J.E.Løvik, I.Becsan, R. Ptacnik og T.O. Norendal. 2008. Overvåkning av Gjersjøen og Kolbotnvannet med tilløpsbekker 1972-2007. Med vekt på

resultater fra 2007. Datarapport. NIVA 5616-2008.

Halvorsen, R., T. Andersen, H.H. Blom, A. Elvebakk R. Elven, L. Erikstad, G. Gaarder, A. Moen, P.B. Mortensen, A. Norderhaug, K. Nygaard, T. Thorsnes & F. Ødegaard. 2009. Naturtyper i Norge – teoretisk grunnlag, prinsipper for inndeling og definisjoner. Naturtyper i Norge versjon 1.0 Artikkel 1:1-210.

Hall, D.J. & S.T. Threlkeld. 1976. The Size-Efficiency Hypothesis and the Size Structure of Zooplankton Communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7:177-208.

Hamilton J.D. 1958. On the biology of *Holopedium gibberum* Zaddach (Crustacea:Cladocera). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 13:785-788.

Haney, RA & D.J. Taylor. 2003. Testing paleolimnological predictions with molecular data: the origins of Holarctic Eubosmina. *J. Evol. Biol.* 16: 871–882.

Haukåen, L. 1985. Jarevatnet på Hadeland – en limnologisk undersøkelse 1975 – 1976. Hovedfagsoppgave i limnologi ved Universitetet i Oslo. 1985.

Henrikson L. & H.G. Oscarson. 1981. Corixids (Hemiptera – Heteroptera), the new top predator in acidified lakes. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 21:1616-1620.

Heron, A.C. & J.D. Kerr. 1968. Properties of gauzes in relation to loss of organisms through plankton nets. *Aust. J. mar. Freswat. Res.*, 1968, 19, 57-64.

Hessen, D.O., B.A. Faafeng & T. Andersen. 1995a. Competition or niche segregation between *Holopedium* and *Daphnia* - empirical light on abiotic key parameters. *Hydrobiologia*, 1995. 307(1-3): p. 253-261.

Hessen, D.O., B.A. Faafeng & T. Andersen. 1995b. Replacement of herbivore zooplankton species along gradients of ecosystem productivity and fish predation pressure. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 52:733-742.

Heyman, U. 1980. The population dynamics of phytoplankton in lake Siggerforasjön. *Acta Univ. Uppsal.*

Hill, M.O. 1979. DECORANA – A FORTRAN program for detrended correspondance analysis and reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. *J. Ecol.* 61:237-249.

Hill, M.O. & H.G. Jr. Gauch., 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42:47-58.

Hobæk, A., K. Bjørndalen, M. Grung, S. Wisthus Johansen, T. Rohrlack, A. Lyche Solheim, H. Bennion, A. Burgess & H. Yang. 2009. Utredninger Vansjø 2006. Undersøkelser av

- naturtilstanden og eutrofiutviklingen i Vansjø. Norsk Institutt for Vannforskning (NIVA). Rapport Lnr. 5460-2009.
- Holtan, H. 1964. Undersøkelse av Lyseren ved inntaksstedet for Spydeberg Vannforsyning. NIVA-rapport 23/62.
- Holtan, H. 1966. VANSJØ – En limnologisk undersøkelse utført i tidsrommet januar 1964 – januar 1965. Norsk Institutt for Vannforskning. NIVA – Rapport O-5/64.
- Holtan, H. 1970. Kolbotnvatn. En limnologisk undersøkelse 1967 – 1970. Norsk Institutt for Vannforskning (NIVA). NIVA Rapport O-5/70.
- Holtan, H. & O.M. Skulberg. 1969. Resipientundersøkelser på Hadeland 1967 – 1969; Vigga – Jarevatnet – Augedalselva. NIVA-rapport O-77/66: 1-36.
- Hovind H. 1984. Kalsium, magnesium, natrium, kalium. I; Vassdragsundersøkelser – En metodebok i limnologi. K. Vennerød (red). Norsk Limnologforening, Universitetsforlaget. Oslo 1984.
- Hrbáček, J. 1958. Typologie und Produktivität der Teirchartigen Gewässer. Verh. Int. Verein. Limnol. 13:394-399.
- Hrbáček, J. 1987. Systematics and biogeography of *Daphnia* in the northern temperate region. In Peters, R. H. & R. de Bernardi (eds), *Daphnia*. Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia 45:37–76.
- Hrbáček, J., Dvorakova, M., Korinek, V. & Prochazkova, L. 1961. Demonstration of the effects of fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton association. Verh.Int.Verein.Limnol. 14:192-195.
- Huitfeldt-Kaas, H. 1906. Planktonundersøkelser i norske vande. Christiania, Nationaltrykkeriet.
- Hutchinson, G.E. 1957. A Treatise on Limnology, Vol I: Geography, Physics and Chemistry. New York: John Wiley and Sons.
- Hutchinson, G.E. 1967. A Treatise on Limnology, Vol. II: Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton. New York: John Wiley and Sons.
- Jørstad, A. 1962. Mjær. En geomorfologisk, hydrografisk og biologisk undersøkelse. Hovedfagsoppgave i limnologi våren 1962. Universitetet i Oslo.
- Kalff, J. 2003. Limnology. Prentice-Hall, Inc. Upper Saddle River, New Jersey, U.S.A.
- Kendall, M.G. 1938. A new measure of rank correlation. –Biometrika 30:81-93.

- Kibby, H.V. 1971. Effect of temperature on the feeding behavior of *Daphnia rosea*. *Limnol. Oceanogr.* 16:580-581.
- Kjensmo, J. 1997. The influence of road salts on the salinity and the meromictic stability of Lake Svinsjøen, southeastern Norway. *Hydrobiologia* 347:151-158
- Kjærnes, P.A. 1982. GRAN, kvartærgeologisk kart 1815 I – M 1:50 000. Norges geologiske undersøkelse (NGU).
- Kjærnes P.A. 1986. ASKIM 1914 II, kvartærgeologisk kart – M. 1: 50 000. Norges geologiske undersøkelse (NGU).
- Kjærnes, P.A., K. Robertsen og T.H. Bargel. 1991. VANNSJØ 1913 IV. Kvartærgeologisk kart – M 1:50 000 med beskrivelse. Norges geologiske undersøkelse (NGU).
- Kling, G.W., G.W. Kipphut, M.M. Miller & J. O'Briens. 2000. Integration of lakes and streams in a landscape perspective: the importance of material processing on spatial patterns and temporal coherence. *Freshwater Biology* 43: 477-497.
- Koksvik, J.I., A. Moen & P.G. Thingstad. 2001. Faktaark: Vite mer - Deltema: Næringsrik innsjø. NTNU Vitenskapsmuseet, Trondheim.
- Kratz, T.K., T.M. Frost & J.J. Magnusson. 1987. Inferences from spatial and temporal variability in ecosystems: Long-term zooplankton data from lakes. *Am.Nat.* 129:830-846.
- Kristiansen, H. 1984. pH, alkalitet, konduktivitet. I; Vassdragsundersøkelser – En metodebok i limnologi. K. Vennerød (red). Norsk Limnologforening, Universitetsforlaget. Oslo 1984.
- Lair, N. 1992. Daytime grazing and assimilation rates of planktonic copepods *Acanthodiatomus denticornis* and *Cyclops vicinus vicinus*. Comparison of spatial and resource utilisation by rotifers and cladoceran communities in a eutrophic lake. *Hydrobiologia* 231:107-117.
- Lam, R.K. & B. Frost. 1976. Model of copepod filtering response to changes in size and concentration of food. *Limnol. Oceanogr.* 21:490-500.
- Lampert, W. 1977. Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* De Geer as related to environmental conditions. II. The dependence of carbon assimilation on animal size, temperature food concentration and diet species. *Arch Hydrobiol. Suppl.*:310-335.
- Lampert, W. 1987. Predictability in Lake Ecosystems: the Role of Biotic Interactions. *Ecological Studier*, Vol. 61. Springer-Verlag Berlin Heidelberg 1987.
- Lampert W. & P. Muck. 1995. Multiple aspects of food limitation in zooplankton communities: the *Daphnia* – *Eudiaptomus* example. *Archiv für Hydrobiologie Beiheft*, 21:311-322.

- Lampert, W & U. Sommer 2007. *Limnoecology - The Ecology of Lakes and Streams*. 2nd ed. Oxford: Oxford University Press, 336 pp.
- Lanestedt, G. 1984. Innvirkning av ung mort *Rutilus rutilus* på zooplanktonsamfunnet i Årungen, Akershus. *Fauna* 37:63-69.
- Langeland, A. 1974. Long-term changes in the plankton of Lake Tyrifjord. Norway. *Norw. J. Zool.* 22:207 – 219.
- Langeland, A. 1982. Interaction between zooplankton and fish in a fertilized lake. *Holarctic Ecology* 5:273-310.
- Langeland, A. & S. Rognerud. 1974. Statistical analyses used in the comparison of three methods of freshwater zooplankton sampling. *Arch. Hydrobiol.* 73:403-410.
- Larsson, P. & A. Langeland. 1978. Kan innsjøer rense seg selv? *Forskningsnytt. Årgang 23. Nr.5:23-28.* Norges Almenvitenskapelige Forskningsråd.
- Lieder, U. 1996. Crustacea. Cladocera, Bosminidae. *Süßwasserfauna von Mitteleuropa* 8:1–80.
- Lillevold, L. 1973. En limnologisk undersøkelse med hovedvekt på fytoplanktonproduksjon og fosfor- og nitrogenomsetning. Hovedfagsoppgave i limnologi. Uiversitetet i Oslo 1973.
- Lindholm, M. 2009. Overvåkning av Lyseren 2009. Norsk Institutt for Vannforskning (NIVA) Rapport L.nr. 5889-2009.
- Lindeman, R. L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23:399-418.
- Ludwig, J.A. & J.F. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology – A Primer on methods and Computing.* John Wiley & Sons. New York.
- Lutro, O. & Ø. Nordgulen. 2008. Oslofeltet, berggrunnskart M 1:250 000. Norges geologiske undersøkelse (NGU).
- Lyche, A. 1984. Plankton i innsjøer langs en trofi-gradient. En regional undersøkelse av samfunnsstrukturen i fytoplankton og zooplankton i 20 innsjøer i Oslo- området. En cand. real. Oppgave i limnologi. Universitetet i Oslo. 1984.
- Lynch, M. 1979. Predation, competition, and zooplankton community structure: An experimental study. *Limnol. Oceanogr.* 24(2):253-272.
- Løkke, E.R. 1963. Lyseren – en innsjø med uregelmessig omriss i det sør-østnorske grunnfjellsområdet. Hovedfagsoppgave i geografi.
- Løvik, J. E. & R. Romstad. 2007. Overvåkning av vann og vassdrag i Randsfjordens

nedbørsfelt. Årsrapport for 2006. NIVA Rapport Lnr. 5395-2007.

Løvstad, Ø. 1984. Næringsstoffene fosfor, nitrogen, silisium og jern. I; Vassdragsundersøkelser – En metodebok i limnologi. K. Vennerød (red). Norsk Limnologforening, Universitetsforlaget. Oslo 1984.

Løvstad, Ø. 1995. Regional undersøkelse av vassdrag i Oslo og Akershus. Eutrofiering. Fylkesmannen i Oslo og Akershus – Miljøvern avdelingen og LIMNO-consult. Rapport nr. 5-1995.

Løvstad, Ø., T. Krogstad & Ø. Lid Larsen. 1992. Overvåkning av Årungen 1991. Rapport nr. 2/92. LIMNO-Consult, Institutt for Jordfag, NLH. Akershus Fylkeskommune, Miljøvern avdelingen.

MacArthur, R. H. 1960. On the relative abundance of species. *Am. Nat.* 94:25-36.

McNaught, D.C. 1975. A hypothesis to explain the succession from calanoids to cladocerans during eutrophication. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19:724-731.

McQueen, D.J., J.R. Post & E.L. Mills. 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43:1571-1581.

McQueen, J.D. 1970. Grazing rates and food selection in *Diaptomus oregonensis* (Copepoda) from Marion Lake, British Columbia. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 27:13-20.

Mehner T. & R. Thiel. 1999. A review of predation impact by 0+ fish on zooplankton in fresh and brackish waters of the temperate northern hemisphere. *Environmental Biology of Fishes* 56:169-181.

Melo, R.D., & P.D.N. Hebert. 1994. A taxonomic reevaluation of North American Bosminidae. *Canadian Journal of Zoology* 72:1808-1825.

Monakov, A.B. 2003. Feeding of Freshwater invertebrates. Kenobi Productions. 373 sider.

Mullin, M.M. 1963. Some factors affecting the feeding of marine copepods of the genus *Calanus*. *Limnol. Oceanogr.* 8:239-50.

Nandin, S. & S.S.S. Sarma. 2005. Life history characteristics of *Asplanchnopus multiceps* (Rotifera) fed rotifer and cladoceran prey. *Hydrobiologia*, 2005. Vol. 546. No. 1:491-501.

Nadin-Hurley, C.M. & A. Duncan. 1976. A comparison of daphnid gut particles with the sestonic particles present in two Thames Valley reservoirs throughout 1970 and 1971. *Freshwater Biol* 6:109-24.

NGU. 2009. Løsmasser i Sør Norge. M 1:1.500 000. Kilde: Kvartærkart 1:1 million NGU. Kartgrunnlag: Statens kartverk.

Nicholls, M.P. 1984. Lys, siktedyp, turbiditet, farge. I; Vassdragsundersøkelser – En metodebok i limnologi. K. Vennerød (red). Norsk Limnologforening, Universitetsforlaget. Oslo 1984.

Nilssen, L. & Ø. Løvstad. 1995. Regional undersøkelse av vassdrag i Oslo og Akershus. Eutrofiering. Fylkesmannen i Oslo og Akershus og LIMNO-Consult.

Nilssen, J.P. 1974. On the ecology and distribution of the Norwegian larvae of *Chaoborus* (Diptera, Chaoboridae). Norsk ent. Tidsskr. 21:37-44.

Nilssen, J.P. 1976. Community analysis and altitudinal distribution of limnic Entomostraca from different areas in southern Norway. Pol. Arch. Hydrobiol. 23:105-122.

Nilssen, J.P. 1978. Eutrophication, minute algae and inefficient grazers. Mem.Ist.Ital.Idrobiol. 36:121-138.

Nilssen, J.P. 1979. Problems of subspecies recognition in freshwater cyclopoid copepods. Z.zool.Syst.Evolut.-forsch. 17:285-295.

Nilssen, J.P. 1980. Acidification of a small watershed in southern Norway and some characteristics of acidic aquatic environments. Int. Revue ges. Hydrobiol. 65:177-207.

Nilssen, J.P. 2009a. Effekter av kalking og naturlig restaurering i tidligere forsurede innsjøer i Skien kommune, Telemark 2005-09. Müller-Sars Selskapet. Rapport nr. 2 – 2009. 64 s. ISBN: 978-82-8030-007-2.

Nilssen, J.P. 2009b. Innsjøer og tjern i Oslomarka, naturlige variasjoner og menneskeindusert forsurening: dyreplankton som biologiske indikatorer. Müller-Sars Selskapet. Rapport nr. 6 – 2009. 86 s. ISBN: 978-82-8030-012-6.

Nilssen, J.P. 2009c. Områder med høy akvatisk biodiversitet og uvanlige artskombinasjoner i Aust-Agder; med særlig henblikk på mikrokrepsdyr, samt spesielt bevaringsverdige innsjøtyper, dammer og våtmarker. Müller-Sars Selskapet. Rapport nr. 7 – 2009. 44 s. ISBN: 978-82-8030-016-4.

Nilssen, J.P. & S.B. Wærvågen. 2000. Superficial ecosystem similarities vs autecological stripping: The 'twin species' *Mesocyclops leuckarti* (Claus) and *Thermocyclops oithonoides* (Sars) – seasonal habitat utilisation and life history traits. J.Limnol. 59:79-102.

Nilssen, J.P. & S.B. Wærvågen. 2002. Recent re-establishment of the key species *Daphnia*

- longispina and cladoceran community changes following chemical recovery in a strongly acid-stressed region in southern Norway. *Arch.Hydrobiol.* 153:557-580.
- Nilssen, J.P. & S.B. Wærvågen. 2003a. Ecological distribution of pelagic copepods and species relationship to acidification, liming and natural recovery in a boreal area. *J.Limnol.* 62:97-114.
- Nilssen, J.P. & S.B. Wærvågen. 2003b. Analyse av kalkede innsjøer i Oslo og Akershus. En sammenligning med referanselokaliteter 2002. Fylkesmannen i Oslo og Akershus, Miljøvernavdelingen. Rapport nr.:01/2003, Oslo.
- Nilssen, J.P., A. Hobæk, A. Petrusek & M. Skage. 2007. Restoring *Daphnia lacustris* G.O. Sars, 1862 (Crustacea, Anomopoda) – a cryptic species in the *Daphnia longispina* group. *Hydrobiologia* 594:5-17.
- Nordahl-Olsen, T. 1987a. ASKER 1814 I – Kwartærgeologisk kart 1:50 000. Norges geologiske undersøkelse.
- Nordahl-Olsen, T. 1987b. SKI 1914 III – Kwartærgeologisk kart 1:50 000. Norges geologiske undersøkelse.
- Nordahl-Olsen, T. 1993. OSLO 1914 IV. Kwartærgeologisk kart M 1:50 000 med beskrivelse. Norges geologiske undersøkelse.
- Nordahl-Olsen, T. 1994. OPPKUVEN, Kwartærgeologisk kart 1815 II – M. 1:50 000 med beskrivelse. Norges geologiske undersøkelse.
- Odden, A. 1987. Zooplankton i eutrofe Dælivann: Populasjonsdynamikk og kvantifisering av beitetrykk på fytoplankton. Cand. Scient. oppgave i limnologi. Biologisk institutt, Universitetet i Oslo.
- O'Connors, H.B., L.F. Small & P.L. Donaghay. 1976. Particle-size modification by two size classes of the estuarine copepod *Acartia clausi*. *Limnol. Oceanogr.* 21:300-08.
- Olsen, Y., Å. Brabrand, T. Källqvist, A. Lyche, H. Reinertsen & O. Vadstein. 1989. Kriterier og prosedyrer for bestemmelse av biologisk selvrensningsevne i innsjøer. NTNFs Program for eutfieringsforskning. 30 s.
- Patalas K. 1954. Comparative studies on a new type of self acting water sampler for plankton and hydrochemical investigations. *Ekol. Pol.*, 2, 231-242.
- Patalas, J. & K. Patalas, 1966. The crustacean plankton communities in Polish lakes. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 16: 204-215.
- Pearson, K. 1901. On Lines and Planes of Closest Fit to Systems of Points in Space. *Philosophical Magazine Series 6*, 2, 559-572.

- Pedersen P.H. 1965. Sæbyvannet- en limnologisk årsundersøkelse med hovedvekten på de hydrografiske forhold i innsjøen. Hovedoppgave i limnologi.
- Pejler, B. 1975. On long-term stability of zooplankton composition. Rep.Inst.Freswat.Res.Drottningholm 54: 107-117.
- Pennak, R.W. 1957. Species Composition of Limnetic Zooplankton Communities. Limnol. Oceanogr. 2:222-232.
- Petrusek, A., Hobæk, A., Nilssen, J.P. Skage, M., Cerny, M., Brede, N. & Schwenk, K. 2008. A taxonomic reappraisal of the European *Daphnia longispina* complex (Crustacea, Cladocera, Anomopoda). Zoologica Scripta 37:507-519.
- Porter, K.G. 1977. The Plant-Animal Interface in Freshwater Ecosystems. American Scientist, 65:159-169.
- Post, J.R. & D.J. McQueen. 1987. The impact of planktivorous fish on the structure of a plankton community. Freshwater Biology 17:79-89.
- Poulet, S.A. 1973. Grazing of Pseudocalanus minutes on naturally occurring particulate matter. Limnol. Oceanogr. 18:564-73.
- Qvenlid T. & J. Skurdal. 1983. Populasjonsbiologi for sikbestanden i Tyrifjorden. Tyrifjordundersøkelsen Fagrapport Nr. 26. Tyrifjordutvalget 1983.
- Rawson, D. S. 1939. Some physical and chemical factors in the metabolism of lakes. In Problems of Lake Biology. Pubi, of A.A.A.S. 10:9-26.
- Rawson, D.S. 1952. Mean depth and fish production of large lakes. Ecology, 33:513-21
- Rawson, D.S. 1955. Morphometry as a dominant factor in the productivity of large lakes. Verh. Internat. Verein. Limnol. 12:164-75
- Redfield, A. C., 1934. On the proportions of organic derivations in sea water and their relation to the composition of plankton. In James Johnstone Memorial Volum. (ed. R. J. Daniel). University Press of Liverpool, pp. 177-192.
- Reinsborg, N., 1952. Jaren, Vassjøtjern og Mæna på Hadeland. En limnologisk undersøkelse. Hovedfagsoppgave i limnologi, Universitetet i Oslo.
- Riise, G., D. Hongve, H. Gabestad & H. A. Krogstie, 2000. Recovery of acidified lakes in Østmarka, Norway. Verh. Internat. Verein. Limnol. 27:2480-2483.
- Roen, S. 1984. Vanntemperatur, is. I; Vassdragsundersøkelser – En metodebok i limnologi. K. Vennerød (red). Norsk Limnologforening, Universitetsforlaget. Oslo 1984.

- Roff, J.C. & R.E. Kwiatkowski, 1977. Zooplankton and zoobenthos communities of selected northern Ontario lakes of different acidities. *Can. J. Zool.* 55:899-911.
- Round, F. E. 1981. *The Ecology of Algae*. London: Cambridge University Press.
- Ruttner, F. 1963. *Fundamentals of LIMNOLOGY*. University of Toronto Press.
- Rørslett, B. 1977. Vasspest (*Elodea canadensis*) på Østlandet fram til 1976. *Blyttia* 35:61-66.
- Rørslett B. & O. Skulberg. 1968. Vern av naturlig næringsrike innsjøer i Norge. En foreløpig oversikt over noen eutrofe innsjøer i Sør-Norge, og deres botaniske forhold. NIVA Rapport O-70/66.
- Ryder, R.A., S.R. Kerr, K.H. Loftus and H.A. Regier, 1974. The Morphoedaphic Index, a Fish Yield Estimator - Review and Evaluation. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada.* 31:663-688
- Sars, G. O., 1861/1993. On the freshwater Crustaceans occurring in the vicinity of Christiania. Handwritten dissertation. In Christiansen, M. E., J. A. Eie, G. Halvorsen, A. Hobæk & P. Larsson. English translation (by Anders Brettingen) published by the University of Bergen, Norway, 197 sider +113 Plater.
- Sars, G.O. 1903. An account of the Crustacea of Norway with short descriptions and figures of the species. 4. Copepoda, Calanoida. Bergen Museum. Bergen.
- Sars, G.O. 1918. An account of the Crustacea of Norway with short descriptions and figures of the species. 6. Copepoda, Cyclopoida. Bergen Museum. Bergen.
- Saugstad, E. 2000. *Østmarka fra A til Å*. Frie Fuglers Forlag. Oslo.
- Schartau, A.K.L., A. Hobæk, B. Faafeng, G. Halvorsen, J.E. Løvik, T. Nøst, A. Lyche Solheim & B. Walseng, 1997. Diversitet av dyreplankton og litorale krepsdyr – naturlige gradienter og effekter av forurensninger, fysiske inngrep og introduksjoner. - NINA Temahefte 14. NIVA lnr 3768-97: 1-58.
- Schindler, D.W. 1977. Evolution of Phosphorus Limitation in Lakes. *Science, New Series*, Vol. 195, No. 4275. (Jan. 21, 1977), pp. 260-262.
- Sharma, C.M., B.O. Rosseland, M. Almvik & O.M. Eklo, 2009. Bioaccumulation of organochlorine pollutants in fish community in lake Årungen, Norway. *Environmental Pollution* 157 (2009) 2452-2458.
- Sharma C.M., R. Borgstrøm, J. Sinkaberg Huitfeldt & B.O. Rosseland, 2008. Selective exploitation of large pike *Esox lucius* – Effects on mercury concentrations in fish populations. *Science of The Total Environment.* 399 (2008) 33-40.
- Skarbøvik, E., M. Bechman, T. Rohrlack & S. Haande, 2010a. Tilstanden i Vansjø-Hobølvassdraget i 2009. *Bioforsk Tema* 5(2) 2010.

Skarbøvik, E., M. Bechman, T. Rohrlack & S. Haande, 2010b. Overvåkning av Vansjø/Morsa 2008-2009. Resultater fra overvåkning av innsjøer, elver og bekker i perioden oktober 2008 – oktober 2009. Bioforsk Rapport Vo. 5 Nr. 12 2010.

Skulberg, O. 1977. Biologisk bedømmelse av vannkvaliteten i Lyseren. NIVA-rapport 25/75.

Sládeček V., 1973. System of Water Quality from the Biological Point of View. Archiv für Hydrobiologie, Organ der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie, Beiheft, 7. Nägele u. Obermiller, Stuttgart, 1973.

Sokal, R.R. & Rohlf, F.J., 1995. Biometry, ed. 3. Freeman, New York.

Solli, A. & Ø. Nordgulen, 2007. Berggrunnskart over Norge og kaledonidene i Sverige og Finland – M1:2 000 000 Norge geologiske undersøkelse (NGU).

Sommer, U (Ed.). 1989. Plankton Ecology. Springer Verlag, Berlin.

Soranno, P.A., K.E. Webster, K.S. Cheruvilil & M.T. Bremigan, 2009. The lake landscape-context framework: linking aquatic connections, terrestrial features and human effects at multiple spatial scales. Verh. Internat. Verein. Limnol. 30:695-700.

Šrámek-Hušek, R., 1962. Řád Cladocera – perloočky. In: R. Šrámek-Hušek, M. Straškraba & J. Brtek (Eds), *Lupenonožci – Branchiopoda*. Fauna ČSSR. Vol. 16. Nakladatelství ČSAV, Praha. 470 pp. (in Czech). +4 Plates.

Stibor H. & W. Lampert., 1993. Estimating the size at maturity in field populations of *Daphnia* (Cladocera). Freshwater biology 30:433-438.

Strøm, K. M., 1932. Tyrifjord. A limnological study. Norske Vid. Ak. Oslo. Skrifter, I, Mat. Nat. Kl. 1932 (3): 1-84.

Strøm, K. M., 1942. Hadeland Lakes. A limnological outline. Skrifter utgitt av Det Norske Videnskaps Akademi i Oslo. I. Mat. Naturv. Klasse. 1941. No. 7. Oslo, 1942.

Strøm, K.M., 1943. Die Farbe der Gewässer und Die Lundqvist-Skala. Sonderdruck aus dem Archiv für Hydrobiologie. Bd. XL. Aug. Thienemann-Festband. Heft 1. Oslo, 1943.

Strøm, K.M., 1945. Lakes with stagnant deeps. Skrifter utgitt av Det Norske Videnskaps Akademi i Oslo. I. Mat. Naturv. Klasse. No.10. Oslo. 1945.

Svensson, J.-E. & S. Lundberg., 2004. Zooplankton I 23 sjöar i Södermanlands län. Länsstyrelsen Södermanlands län, Rapport Nr. 2004:5.

Sørensen, R., S. Bakkevold & B. Torp., 1987. Nasjonalatlas for Norge. Hovedtema 2: Landformer, berggrunn og løsmasser. Kartblad 2.3.3. Målestokk 1:5 000 000. Statens

Kartverk.

Sæther, O. A., 1972. Chaoboridae, Das Zooplankton der Binnengewässer. Die Binnengewässer 26:257–281.

ter Braak, C.J.F. & I.C. Prentice., 1988. A theory of gradient analysis. – Adv. Ecol. Res. 18:271-317.

ter Braak, C.J.F. & P. Smilauer{v over s}., 1998. CANOCO reference manual and userCs guide to Canoco for Windows: software for canonical community ordination (version 4). I Ithaca, N.Y., Microcomputer Power.

Tjomsland, T. & D. Berge., 2004. Vannutskifting, fosfor og algevekst i Steinsfjorden ved fjerning av veifyllinger i Kroksund. Oppdaterte beregninger basert på nye mudringsprofiler og vannkvalitetsdata. NIVA Rapport Lnr 4823-2004. 13 s, Oslo.

Tjomsland, T., D. Berge, C. B. Halstvedt & T. Rohrlack., 2006. Gjenåpning av Kroksund. Effekter på vannkvaliteten i Steinsfjorden og Tyrifjorden. Rapport Lnr. 5198-2006. 49 s, Oslo.

Tonolli, V., 1971. Methods of collection: Zooplankton. In: W.T. Edmondson & G.G. Winberg (eds): A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters (IBP Handbook 17). Blackwell Scientific Publications. Oxford and Edinburgh.

Tranter, D.J. & A.C. Heron., 1967. Experiments on filtration in plankton nets. Aust. J. mar. Freshw. Res., 18:89-111.

Tranter, D.J., J.D. Kerr & A.C. Heron., 1967. Effects of hauling speed on zooplankton catches. Aust. J. mar. Freshwat. Res., 1968, 19:65-75.

Tranter, D.J., & P.E. Smith., 1968. Filtration performance. In: Zooplankton Sampling. Monographs on Oceanographic Methodology 2. (UNESCO: Paris.)

Tvedt, S. 1968. POLLEN -En limnologisk undersøkelse. Hovedfagsoppgave i geografi (limnologi). Universitetet i Oslo.

Vennerød, K.(red.). 1984. Vassdragsundersøkelser. En metodebok i limnologi. Norsk Limnologforening. Universitetsforlaget.

Vijverberg, J., 1988. Efficiency of two types of nets for sampling microcrustacean zooplankton in three Sri Lankan reservoirs and a discussion of sampling methods. In Reservoir fishery management and development in Asia; Proceedings of a workshop held in Kathmadu, Nepal, 23 – 28 November 1987; ed. S.S.De Silva. Ottawa, International Development Research Centre, 1988.

- Weideborg, M., 2004. Årsrapportering av vannkvalitet, tilførsler og tiltak i Gjersjøvassdraget 2002. Aquateam – Norsk vannteknologisk senter AS, Rapport nr. 03-028. Versjon:1. 14.05. 2004.
- Wilson, D.S., 1973. Food size selection among copepods. *Ecol.* 54:909-14.
- Whittaker, R. H., 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biol. Rev. Camb. Phil. Soc.* 42:207-264.
- Wærvågen, S.B. & J.P. Nilssen, 2003a. Major changes in pelagic rotifers during natural and forced recovery from acidification. *Hydrobiologia* 499:63-82.
- Wærvågen, S.B. & J.P. Nilssen, 2003b. Kalkingseffekter og naturlig restaurering av innsjøer i Vestfold 2000-2002. Oppsummerende rapport. Landbruksavdelingen. Fylkesmannen i Vestfold. Rapport nr. 1 – 2003. 63 s.
- Wærvågen, S.B. & J.P. Nilssen, 2010. Life histories and seasonal dynamics of common boreal pelagic copepods (Crustacea, Copepoda) inhabiting an oligotrophic Fennoscandian lake. *J. Limnol.* 69:311-332.
- Wærvågen, S.B., N.A. Rukke & D.O. Hessen. 2002. Calcium content of crustacean zooplankton and its potential role in species distribution. *Freshwater Biology*, 47:1866-1878.
- Økland, J., 1983. Ferskvannets verden 2 – Planter og dyr, økologisk oversikt. Universitetsforlaget, Oslo.
- Økland, R.H., 1999. On the variation explained by ordination and constrained ordination axes. *J. Veg. Sci.* 10:131-136.
- Økland, J. & K. Økland, 2006. Vann og vassdrag 3. Kjemi, fysikk og miljø. 2.utgave. Vett og Viten.
- Økland, R.H., T. Økland & K. Rydgren, 2001. Vegetation-environment relationships of boreal spruce swamp forests in Østmarka Nature Reserve, SE Norway. *Sommerfeltia* 29:2001.
- Østmo, S.R., P. Kjærnes & K.S. Olsen, 1978. HØNEFOSS, kvartærgeologisk kart 1815 III – M. 1:50 000. Norges geologiske undersøkelse (NGU).
- Aagaard, K. & D. Dolmen. (red.). 1996. Limnofauna Norvegica. Tapir. 309s.
- Aagaard, K., T. Bækken & B. Jonsson (Red). 2002. Biologisk mangfold i ferskvann. Regional vurdering av sjeldne dyr og planter. – NINA Temahefte 21. NIVA Inr 4590-2002. 1-48.

Internett adresser;

<http://maps.google.com> 2009

www.norgebilder.no/2010 2009/2010

<http://www.nve.no/no/Vann-og-vassdrag/Databaser-og-karttjenester/NVE-atlas> 2009/2010

<http://www.follolandbruk.no/index.html> 2009

[www.follolandbruk.no/miljø/naturvernområder.html](http://www.follolandbruk.no/milj%C3%B8/naturvernomr%C3%A5der.html) 2009

[www.follolandbruk.no/miljøvernområder.html](http://www.follolandbruk.no/milj%C3%B8vernomr%C3%A5der.html) 2009

www.moss.kommune.no 2009

eKlima@met.no 2010