



# Økologiske forhold i vassdrag

– konsekvenser av vannføringsendringer

En sammenstilling av dagens kunnskap

*Svein Jakob Saltveit (red.)*

# **Økologiske forhold i vassdrag – konsekvenser av vannføringsendringer**

En sammenstilling av dagens kunnskap

Svein Jakob Saltveit (red.)



# Forord

Denne boken bygger både på resultatene fra NVEs FoU-program *Miljøbasert vannføring, fase I* og annet forsknings- og utviklingsarbeid. Målet har vært å samle dagens kunnskap om økologiske forhold og konsekvenser av vannføringsendringer for dyr og planter i eller direkte påvirket av rennende vann. Målgruppen er først og fremst dem som arbeider med vannforvaltning på ulike nivåer. Vi håper at den også vil være av interesse for andre som arbeider med eller på annen måte er interessert i virkningene av å endre den naturlige vannføringen i vassdragene.

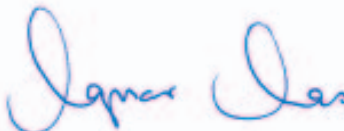
Den forrige oppsummeringen av kunnskapen på dette området kalt *«Inngrep i vassdrag: konsekvenser og tiltak»*, ble utgitt i 1993. Denne oppsummeringen bygde vesentlig på resultatene fra Biotopjusterings- og Etterundersøkellesprogrammene. Senere er Effektprogrammet (1996–2000) sluttført. Det ga viktig kunnskap om konsekvensene av effektkjøring i vassdrag. Også andre studier har gitt relevante resultater, samtidig som det har skjedd en generell kunnskapsheving innen feltet.

Problemstillingene har også endret seg i løpet av perioden. Særlig har hensynet til biologisk mangfold blitt tillagt økt vekt, som følge av regjeringens mål om å stanse tapet av biologisk mangfold innen 2010. Rammedirektivet

for vann gir også viktige føringer når det gjelder økologiske forhold i vassdragene. Det har også skjedd en endring av utbyggingsmønsteret innen kraftsektoren. De store vannkraftutbyggingenes tid er i følge regjeringen forbi. Derimot er det stor interesse for utbygginger av små kraftverk. Dette kan føre til endringer av de miljømessige virkningene av vannkraftutbygginger fremover.

Denne boken er et resultat av manges innsats, først og fremst forfatterne. Takk til kraftbransjen, frivillige miljøorganisasjoner og Direktoratet for naturforvaltning for et godt samarbeid. Takk også til styringsgruppen for Miljøbasert vannføring ledet av Haavard Østhagen, programleder John Brittain og ikke minst Svein Jakob Saltveit og Anne Haugum, som har stått for henholdsvis det faglige og praktiske arbeidet ved bokutgivelsen. NVE, gjennom FoU-programmet Miljøbasert vannføring, har finansiert utgivelsen av boken.

Oslo juni 2006



Agnar Aas  
vassdrags- og energidirektør

© Norges vassdrags- og energidirektorat 2006  
Design: Marit Jørgensen, PDC Tangen  
Omslagsbilde: Fosserøyk. Foto: A. Odland  
Grafisk produksjon og trykk: PDC Tangen

ISBN: 82-410-0603-9

Norges vassdrags- og energidirektorat  
Middelthuns gate 29  
Postboks 5091 Majorstua, 0301 OSLO  
Telefon: 22 95 95 95, Telefaks: 22 95 90 00  
Internett: [www.nve.no](http://www.nve.no)

# Innhold

<b>1: Økologiske prosesser i rennende vann</b> .....	<b>7</b>
Fysisk-kjemiske forhold .....	8
Produksjonsgrunnlag, ernæringsgrupper og produksjon .....	9
Dynamikk .....	12
Begrensende faktorer, flaskehals og konkurranse .....	12
Reguleringsregime .....	13
<b>2: Biologisk mangfold</b> .....	<b>17</b>
Hva er biologisk mangfold? .....	18
Vannføring og biologiske samfunn .....	19
<b>3: Vanntemperatur og isforhold</b> .....	<b>27</b>
Inngrepsfaktorer – grunnvann .....	29
Inngrepsfaktorer – vanntemperaturforhold .....	29
Inngrepsfaktorer – isforhold .....	31
<b>4: Sedimenttransport og bunnsubstrat</b> .....	<b>35</b>
Reguleringsregimer og virkninger .....	36
<b>5: Vannkvalitet</b> .....	<b>42</b>
Regulering og forurensning .....	44
Regulering og forsuring .....	44
<b>6: Vegetasjon</b> .....	<b>47</b>
<b>Effekter av vannføringsendringer på vannkantvegetasjonen</b> .....	<b>47</b>
Økologiske forhold og vegetasjon langs elvebredder .....	48
Effekter av endret vannføring på flora og vegetasjon .....	50
<b>Effekter av vannføringsendringer på vannvegetasjonen</b> .....	<b>55</b>
Generelt om vannvegetasjon .....	55
Vannvegetasjon i upåvirkede referansevasdrag .....	56
Effekter av vannføringsendringer i reguleringspåvirkede vassdrag .....	59
<b>7: Bunndyr</b> .....	<b>65</b>
Effekter av vannføringsendringer .....	66
Betydning av grunnvann .....	72
Økt vannføring .....	73
Utjevnet vannføring .....	74

Raske fluktuasjoner i vannføring .....	74
Substratendringer .....	75
Effekt av mose .....	75
Driv .....	76
Oppsummering .....	77
<b>8: Fisk .....</b>	<b>80</b>
<b>Gyting, rognutvikling og tidspunkt for første næringsopptak .....</b>	<b>80</b>
Gytebiologi .....	81
Effekter av reguleringsinngrep .....	82
Redusert tilgang til gyteområder .....	82
Effekt på overlevelsen til egg og plommeseckyngel .....	83
Effekter av temperaturendringer .....	84
Andre arter .....	85
<b>Ungfisk .....</b>	<b>88</b>
Metodikk for undersøkelser av ungfisk .....	89
Redusert vannføring .....	90
Økt vanntemperatur .....	96
Redusert vanntemperatur .....	96
Effektkjøring .....	96
<b>Fiskevandring og effekter av endringer i vannføring .....</b>	<b>100</b>
Livshistorie og vandringsmønster .....	101
Metoder for å studere fiskevandring .....	103
Effekter av endringer i vannføring .....	105
Oppsummering, anbefalinger og kunnskapsbehov .....	113
<b>9: Modeller for akvatiske organismer .....</b>	<b>119</b>
Beregning av fisketetthet og -produksjon .....	120
Fysisk beskrivende vassdragsmodell .....	122
Bestands-rekrutteringskurver .....	124
Modeller for livshistoriekarakteristika til fisk og ferskvannsinsekter .....	124
Konklusjon .....	125
<b>10: Fugl .....</b>	<b>129</b>
Fuglelivet i vann og vassdrag .....	130
Andre fuglearter langs vassdragene .....	134
Fuglers respons på vassdragsregulering .....	135
Avbøtende tiltak .....	137
Konklusjon .....	138
<b>11: Pattedyr .....</b>	<b>143</b>
Bever .....	145
Oter .....	146
Andre arter .....	148



# Økologiske prosesser i rennende vann

Svein Jakob Saltveit





Karakteristisk for elver og bekker er en kontinuerlig og retningsbestemt vanntransport, stadig blanding av vannet og liten sedimentering av finpartikulært materiale. Dette gir store forskjeller mellom rennende og stillestående vann som miljø. Fysiske faktorer som vannhastighet, temperatur og substrat, er derfor viktigere for den romlige fordeling av fisk og bunndyr i rennende enn i stillestående vann. Vannbevegelsen er den viktigste regulerende faktor i rennende vann. Den avgjør hva som sedimenterer og kontrollerer tilførsel av oksygen og til en viss grad temperatur og næring (Macan 1961, Hynes 1970).

Fiskefaunaen i rennende vann i Norge skiller seg lite fra den i stillestående vann, men vannhastigheten har stor betydning for fordelingen av de enkelte fiskeartene. Laks, ørret, røye og harr viser med sin strømlinjeformete kropp en klar tilpasning til sterkt strømmende vann. For ørret og laks er vanddyp, vannhastighet, substratpartikkelstørrelse og skjul viktige fysiske variable som påvirker deres valg av leveområde (habitat) (Heggenes 1989, Gibson 1993, Heggenes *et al.* 1999). Betydningen av ulike variable vil variere mellom art og størrelse.

Bunndyr er dominert av insekter, som døgnfluer, steinfluer, vårfluer og tovinger. Hos disse er flat kroppsform, kroker og sugeskiver, hus av stein eller strømlinjeform, ytre tilpasninger til rennende vann. Bunndyr på rennende vann har utviklet stor variasjon i livsformer og livsytklusstrategi, som gjør det mulig å ta næring fra vannet uten for stor risiko (for selv å bli spist eller komme i driv) og stort forbruk av energi.

For forvaltningen av våre vassdrag og fiskeressurser er det viktig med god kunnskap om de økologiske prosesser som styrer den biologiske produksjonen i rennende vann.

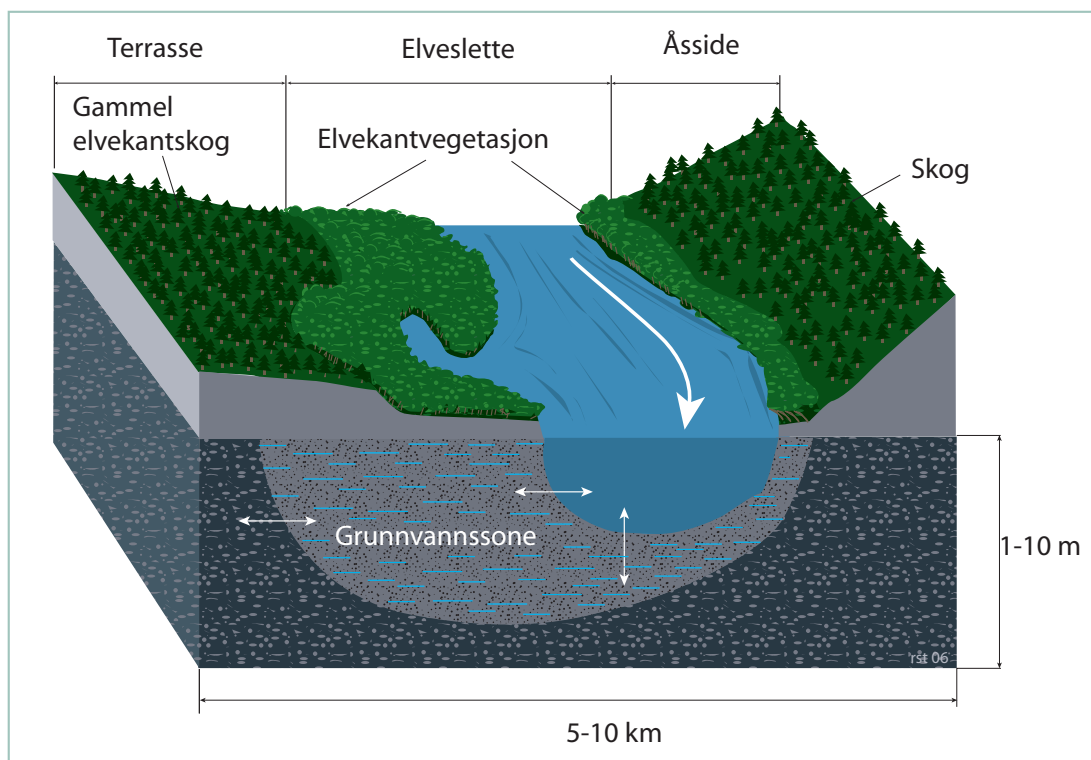
## Fysisk-kjemiske forhold

Vannhastigheten er viktig fordi den bl.a. sammen med løsmasser, bestemmer substrattypen. Stor stein forekommer der strømmen er sterk, mens langsom strøm gir sand og grus, for eksempel i dype kulper eller i dødvannssonene bak større stein. De fleste bunndyr har tilhold i dødvannssonene eller nede i substratet. Fisk oppholder seg som regel nær bunn eller nede mellom stein, hvor de finner lave vannhastigheter. Med unntak av kraftige flommer som medfører erosjon, er strømmens direkte effekt på faunaen av mindre betydning, idet de unngår den.

Substratet gir habitat, næring og skjul, og bestemmer derfor fordeling og mengde av bunndyr og fisk. De fleste bunndyr og fisk har bestemte preferanser for en eller noen få bunntyper. Generelt finnes de høyeste tetthetene og den største variasjonen i stryk med stein og grov grus (Hynes 1970). Sand og grus er viktig for gravende former.

Vanntemperaturen er avhengig av de klimatiske forholdene, solinnstråling og av grunnvannstilførselen. Vanntemperatur påvirkes lett av lufttemperaturen og varierer derfor gjennom døgnet. Vanntemperaturen påvirker fysiologi og atferd til bunndyr og fisk. For fisk er vanntemperaturen viktig for gytetidspunkt og eggutvikling, og er sammen med nærings-tilgang viktigste faktorer for fiskevekst i rennende vann. Løseligheten av oksygen varierer med temperaturen. Kaldt vann har mest oksygen, men turbulens gjør at oksygen sjelden er begrensende faktor i rennende vann.

Et spesielt og svært viktig område i elver og bekker er sonen nede i elvebunnen og til dels inn under elvebredden/elvesletta (Orghidan 1959). Denne såkalte *hyporeiske* sone består av hulrom mellom substratpartikler, og står mer eller mindre i kontakt med grunnvanns-

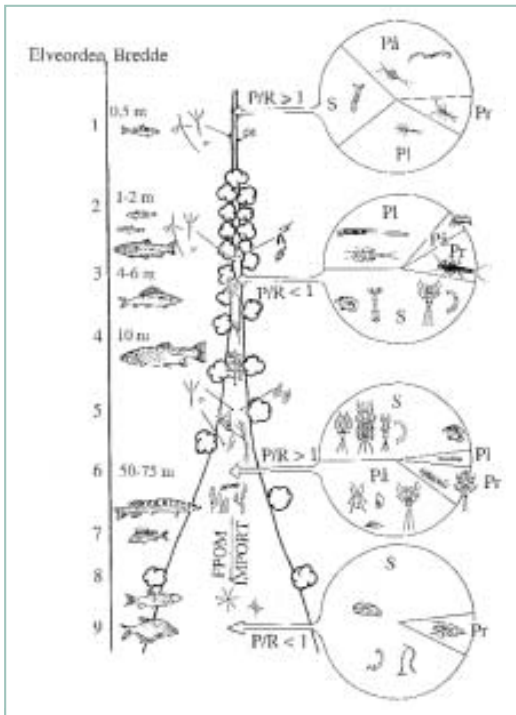


**Fig. 1.** I et elvøkosystem er produksjonskapasiteten («bæreevnen») svært dynamisk både i rom og tid. Gjennom året vil «bæreevnen» variere med faktorer som vannføring, tilgang på næring og temperatur. Den romlige dimensjonen er tredimensjonal; lengde, bredde og dybde. I lengderetningen finnes en rekke ulike makrohabitat som stryk og kulper. Grunnlaget for produksjon vil komme fra ulike kilder i elva og langs land, og sammensetningen og dominans av ulike funksjonelle grupper og fiskearter vil variere. Tvers over elveløpet og langs sidene finnes viktige habitat bestående av flomløp, våtmark, skog og mark på selve elvesletta. Den del av grunnvannssonen som er sterkt påvirket av ellevannet, forbinder elven med grunnvannet for øvrig. Denne forbindelsen fører også til utveksling av vann vertikalt i sedimentavsetningene i elvesletten. Disse tre dimensjonene er i stadig endring som følge av fysiske (flommer) og biologiske prosesser (f.eks. graving av gytetroper). Dette er biotoper kritisk for ulike stadier av fisk og næringsdyr, og som lett kan endres som følge av endret vannføring med påfølgende konsekvenser for elvas produksjonskapasitet (etter Ward 1989). Grafikk: R. Stubrud.

sonen (fig. 1). Den gir ofte egnede betingelser for egg, puppe, larver og nymfer av insekter, og for rogn og yngel av fisk. Den tjener som skjul for bunndyr og fisk ved flom, tørke og ekstreme temperaturer (Williams & Hynes 1974, Williams 1984). Dette habitatet er best utviklet i stein- og grusbunn i elver med lite silting.

## Produksjonsgrunnlag, ernæringsgrupper og produksjon

Rennende vann er et åpent økosystem, og påvirkes av og er i stor grad avhengig av andre økosystemer. Vannbevegelsen sørger for en kontinuerlig tilførsel av næringsstoffer, noe som gjør elver og bekker mer produktive enn innsjøer. Produksjonsarealet vil variere med vannføringen. Vannføringen bestemmer derfor sammen med temperatur og næring i stor grad hvor mye bunndyr og fisk en elv kan produsere.



**Fig. 2.** I den øverste treløse delen av vassdrag er bekkene små. Den viktigste kilden til produksjon er fastsittende alger og mose, noe som gjør at produksjonen er større eller lik respirasjonen ( $P/R \geq 1$ ). Bunnfaunaen domineres av påvekstetere (På) og planterestetere (Pl), mens fisk vil bestå av ørret og røye. Lenger ned og under tregrensen vil små elver og bekker være dekket av vegetasjon. Dette hemmer egen primærproduksjon, og alloktont materiale vil være hovedkilden til produksjon ( $P/R < 1$ ). Bunnedyr består av planterestetere og samlere (S), mens fisk består av laksefisk, steinmett og ørekyt. Etter som elven blir bredere øker primærproduksjonen igjen ( $P/R > 1$ ), men også tilført finfordelt organisk materiale fra ovenforliggende strekninger er av betydning. Faunaen består hovedsakelig av påvekstetere og samlere. Innslag av karpefisk, abbor og gjedde øker nedover fordi vannhastigheten går ned. Helt nederst er elva turbid, noe som hemmer egenproduksjonen ( $P/R < 1$ ). Rovdyr (Pr) vil finnes i alle deler av elva (fra Saltveit & Heggenes 2000).

Siden mange norske elver er små, kommer en vesentlig del av energitilførselen til rennende vann fra landområdene omkring elva, som såkalt *allokton* tilførsel (Hynes 1963, Minshall

1967). Dette er løv, blader og annet organisk materiale som havner i elver og bekker. Biomassen av organisk materiale i rennende vann blir derfor ofte større enn det som er produsert i systemet gjennom egen primærproduksjon (se fig. 2). De fleste elver og bekker må derfor karakteriseres som *heterotrofe* systemer (Fisher & Likens 1973, Cummins 1974). Det alloktont tilførte materialet kan deles inn i tre hovedgrupper: grovpartikulært, finpartikulært og løst organisk materiale.

De viktigste primærprodusenter i rennende vann er alger (diatomeer og trådalger) og mose. Egen primærproduksjon (*autokton* produksjon) er imidlertid vanligvis av liten betydning som næring for faunaen. Dette gjelder ikke for bekker over tregrensen (lite overskygget av vegetasjon, mye lys) og nedre deler av større elver, der disse er mer sakteflytende (brede og ikke overskygget).

En viktig form for næringstilførsel til elv er driv fra innsjøer. Dette består av planteplankton, dyreplankton, små bunndyr og dødt organisk plantemateriale (detritus).

Faunaen i rennende vann deles inn i fire ernæringsgrupper (Cummins 1974): påvekstetere (gressere), planterestetere, samlere (filtrerere) og rovdyr (se fig. 2). Større partikler av alloktont materiale (f.eks. blader) etes av planterestetere, som mange steinfluer og vårfluer. Disse kan i enkelte systemer stå for det meste av produksjonen av næringsdyr. Fastsittende alger er hovedføden til påvekstetere (*herbivore*). I norske elver utgjør døgnfluer, fjærmygg og snegl hovedmengden av disse. Mose, trådformerte alger og høyere planter blir vanligvis ikke spist, men som døde planter inngår de i detrituskjeden. Disse plantene er imidlertid substrat for påvekstalger, er næringsfeller for materiale i driv eller blir brukt som skjul for fisk og bunndyr. Mose øker ofte i mengde i regulerte elver pga. mer stabil vannføring. Områder med

elvemose inneholder ofte betydelig større tettheter av bunndyr enn områder uten mose (Brusven *et al.* 1990, Ward 1992). Finpartikulært organisk materiale er næring for samlere (filtrerere). Denne gruppen deles videre inn i passive filtrerere som samler partikler som føres med strømmen (knott, nettspinnende vårfluer), og aktive samlere som spiser seg gjennom bunnslam (fåbørstemark, fjærmygglarver, døgnfluer) (Cummins & Klug 1979). Filtrerere utnytter også drivet fra innsjøer, og kan fullstendig dominere bunnfaunaen i utløpsos (Müller 1955, Ulfstrand 1968, Lillehammer & Saltveit 1984). Den siste av de fire hovedgruppene er rovdyr (carnivore). I norske elver består denne gruppen hovedsakelig av steinfluer, vårfluer og mudderfluer. Fisk hører også til denne gruppen.

Næringsgrunnlaget for bunnfaunaen i rennende vann er i stor grad basert på alloktont tilført plantemateriale. Biomassen og aktiviteten i elver er derfor høy også om vinteren. Høy metabolisme ved lave temperaturer er en tilpasning for å utnytte perioder med stor tilførsel av organisk materiale om høsten, og nedbrytningen av dette gjennom vinteren. For eksempel er hele 23 av 35 norske steinfluearter (Lillehammer 1974) hovedsakelig planteresteter, og omlag 85 % av disse har en ettårig livssyklus med vekst i vinterhalvåret. Klekking skjer da på våren og tidlig på sommeren (Saltveit 1977, Brittain 1983). En langt større andel av døgnfluene er påveksteter (gressere). Da disse eter levende plantemateriale som det er mest av om sommeren, har omlag 60 % sommervekst.

Stort mangfold i rennende vann vil sikre tilgjengelig føde for fisk og andre rovdyr gjennom hele året. Mange arter er imidlertid mindre tilgjengelige om sommeren fordi de da er små, forekommer som egg eller voksne flyvende insekt. På grunn av ulike livssyklustyper og vekstmønstre (Hynes 1970), er det i en naturlig



Suldalsosen. Foto: S. J. Saltveit

upåvirket elv en kontinuitet i fiskenæring fra vår til høst. Faunaens utbredelse og sammensetning både i rom og tid reguleres altså av tilgangen på føde.

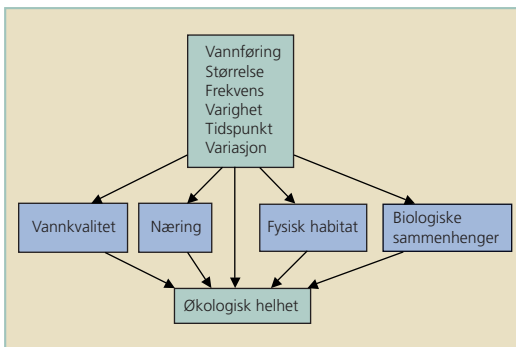
Driv er et viktig fenomen i rennende vann og gjør at bunndyr kan flytte fra dårlige betingelser og kolonisere nye områder (Brittain & Eikeland 1988). Drivet gjør også bunndyrene utsatt for å bli spist av fisk. For fisk er drivende dyr viktig føde. På elv er ørret og laksunger både bunndyr og drivetere. Næringen er variert, men alle grupper av bunndyr vil være potensiell føde, enten disse befinner seg på bunnen eller i driv (Waters 1972). Årsyngel tar små byttedyr og er avhengig av fjærmygglarver (Mundie 1969, Miller 1974, Allan 1981). Større fisk eter i hovedsak store dyr i driv. Fisk selekterer ut de største byttedyra, som derved er overrepresentert i føden (Metz 1974, Allan 1978).

Det er derfor viktig at det er stor variasjon i næringstilbudet. Steinsmett og ørekyt tar næring direkte fra bunnen.

Et godt egnet territorium for fisk har et eller flere områder med langsomtrennende vann, hvor fisken bruker lite energi mens den venter på driv (Backmann 1984, Fauch 1984, Wilzback 1985). Et samvirke mellom mengde næring, det fysiske habitatet og fiskens adferd vil der ved bestemme bæreevnen og total produksjon (Mason 1976, Wilzbach 1985). Selv om det er langt mer energikrevende for fisk å oppholde seg i rennende vann (Winberg 1956), er fiskeproduksjonen høyere i rennende vann enn i innsjøer. Dette skyldes at elver og bekker har et mer mangfoldig produksjonsgrunnlag og at hele elvearealet er høytproduserende.

## Dynamikk

Rennende vann som naturlige økosystemer har stor variasjon på grunn av fall og stor naturlig variasjon i vannføring og temperatur gjennom året. Vannføringen er lavest vinter og



**Fig. 3.** Vannføringsregime og dynamikken i denne er den viktigste faktor for opprettholdelsen av den økologiske helhet eller uberørthet i rennende vann. Størrelsen på vannføring, frekvens, varighet, tidspunkt og grad av endring påvirker helheten enten direkte eller indirekte gjennom andre viktige regulerende faktorer. Derfor får endringer i vannføring store effekter på elv som uberørt økosystem (etter Karr 1991).

sommer, mens den er høyest under vår- og høstflom. I perioder med lite nedbør er grunnvannstilsiget ofte bestemmende for vannføringen, vanntemperaturen og vannkvaliteten. Store flommer som gir erosjon er hovedmekanismen som endrer fysisk-kjemiske forhold og habitat i elver, men kan også bety at bunndyr og fisk føres bort. Flom skaper variasjon og økt mangfold.

Rennende vann er svært heterogent både i tid (vannføring, temperatur) og rom (gradient, vannføring), noe som gir stor variasjon i habitat for fisk, bunndyr og andre vannlevende organismer. Dette gir grunnlag for stort biologisk mangfold. Endringer i vannføring som følge av en regulering, medfører derfor store konsekvenser for den økologiske helheten i elveøkosystemet (fig. 3).

## Begrensende faktorer, flaskehals og konkurranse

Kunnskap om hvilke faktorer som begrenser produksjon av fisk og næringsdyr er viktig for forvaltningen av våre vassdrag, og for å kunne treffe riktige avbøtende tiltak i regulerte vassdrag. Hvor mye fisk en elv kan produsere er regulert av faktorer som både er uavhengige og avhengige av bestandens størrelse eller tetthet. Tetthetsuavhengige faktorer er vannføring og temperatur (abiotiske faktorer). Tetthetsavhengige faktorer er konkurranse, predasjon, sykdom, parasitter (biotiske faktorer), og disse sørger for at populasjonens størrelse og produksjon tilpasser seg oppvekstområdets «bæreevne» (Haldane 1956, Elliott 1994, Bohlin *et al.* 2002). Abiotiske faktorer kan gi endret produksjon og dødelighet i bestanden gjennom kraftige endringer i for eksempel vannføring og temperatur (Elliott 1989, Elliot & Hurley 2000, Forseth *et al.* 2001). Siden tetthetsavhengige og tetthetsuavhengige faktorer virker samtidig, er det ofte vanskelig å finne hvilke av disse som til enhver tid regulerer størrelsen på popula-





Løvfall fra kantvegetasjon bidrar til produksjon i småvassdrag. Foto: J. E. Brittain

sjonen og hvor mye de enkelte faktorer bidrar med. De tetthetsuavhengige faktorer har størst betydning for bestandsreguleringen i ustabile miljø, som rennende vann (Andrewartha & Birch 1954, Schiozawa 1983). En regulering i et vassdrag kan derfor påvirke dødelighet uavhengig av populasjonens størrelse, gjennom større endring av vannføring eller temperatur.

En flaskehals er ofte knyttet til bestemte stadier eller til overgangen fra et livssyklusstadium til et annet. Vinteren er generelt sett en flaskehals for laksefisk fordi kravet til egnet skjul, enten i form av grovt substrat eller vanddyp, vil være stort (Cunjak 1988, Heggenes *et al.* 1993, Wahlen *et al.* 1999). Om vinteren kan et begrenset tilbud av foretrukket substrat, dyp,

vannhastighet og skjul, samt mangel på hulrom i substratet, derfor være flaskehals og vil kunne gi redusert overlevelse. En regulering kan påvirke flaskehals og føre til populasjonsendringer, både positive og negative.

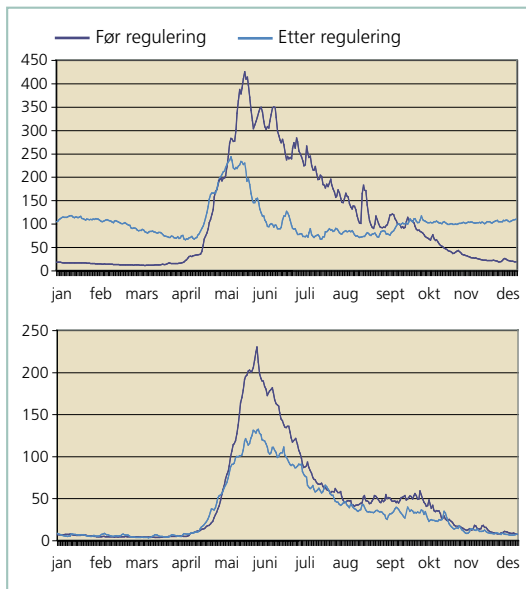
Konkurransen mellom arter om leveområde og andre ressurser som f.eks. næring, oppstår når tilbudet av ressursen er begrenset. Laks og ørret overlapper for eksempel mye både med hensyn til leveområde og næring. Ørret finnes som regel i mer dype og sakterennende områder, mens laks foretrekker grunne og rasktrennende områder. Dette ser i stor grad ut til å være et resultat både av en sterkere toleranse hos laks for høyere vannhastigheter og av at laksen i noen grad fordrives av den mer aggressive ørreten (Kennedy & Strange 1986, Heggenes *et al.* 1999). Steinsmett er også en sterk konkurrent til laks- og ørretunger på elv, så sterk at lave tettheter av andre arter er et gjennomgående trekk i elver med steinsmett (Gabler 1994).

## Reguleringsregime

Vassdragsreguleringer har et stort omfang i Norge og omfatter både store og små vassdrag. Effektene er som regel sammensatte og kompliserte og avhenger både av manøvrering av kraftverk og vannkvalitet i de ulike deler av nedbørsfeltet. Tidligere ble vann magasinert i sommerhalvåret og benyttet til kraftproduksjon i vinterhalvåret. Generelt var den vanligste effekten av vassdragsreguleringer i norske vassdrag fravær av store flommer, redusert flom og sommervannføring (fig. 4), redusert sommertemperatur, økt vintervannføring og økt vanntemperatur om vinteren. En omlegging og fristilling av kraftproduksjonen de senere år har medført en endring både i rutiner for magasinering og kraftverksdrift i mange vassdrag. Energiloven og markedsliberaliseringen medfører nye rammebetingelser og en omlegging av kjøre- og bruksmønsteret i mange



Høyegga dam. Foto: J. E. Brittain



**Fig. 4.** Endringer i vannføring i en regulert elv. Øverst Bergheim før regulering (1921–1939) og etter reguleringen (1971–2000). Nederst fra Eidfjordvatn før reguleringen (1929–1979) og etter reguleringen (1980–2004). Vårflom og sommer-vannføring er redusert og vintervannføring er økt. Kilde: NVE.

norske kraftverk og magasiner. Driften av kraftverk har blitt mer dynamisk. I de vassdrag hvor konsesjonen åpner for effektkjøring, kan resultatet bli store variasjoner i vannføringen i løpet av døgnet.

Produksjonsforholdene for fisk og næringsdyr vil i det regulerte vassdraget være ulikt det opprinnelige, fordi den naturlige dynamikken i vassdraget brytes. Når innsjøer eller elver demmes opp, avskjæres vannstrengen og dermed videre transport av produsert materiale over demningen. Dette vil ha spesielt stor betydning for elvestrekningen nedenfor. For å ivareta noe av den naturlige dynamikken, inneholder nyere konsesjoner vilkår om minstevannføring. Vannføring kan variere over året og det kan være krav om lokke- og spyleflommer.

Nedstrøms magasin med overføring eller på elvestrekning mellom magasin og avløp fra kraftstasjon er det *redusert vannføring eller tørrlegging*, men berørt elvestrekning har oftest minstevannføring. Redusert vannføring innen visse grenser gir vanligvis redusert oppvekst- og gyteareal, økt vanntemperatur, økt sedimentering, økt begroing, terrestrisk vegetasjon i elveløpet og økt betydning av grunnvann. Vannføring og substrat henger alltid nøye sammen og som tidligere nevnt er kornfordelingen i substratet bestemt av vannføring/vannhastighet. På sikt vil derfor kornfordelingen og substratets beskaffenhet påvirkes.

Nedenfor kraftverk er vannføringen *utjevnet* som følge av magasinering og drift. Tappes det fra bunnen av magasinet, vil temperaturen som oftest være 6–8° C om sommeren og 2–4° C om vinteren (se kap. 3). Det fører til at elvestrekningen nedenfor får økt vanntemperatur om vinteren og redusert vanntemperatur ved drift om sommeren. Substratendringer skjer som følge av økt utvasking av finpartikulært organisk og uorganisk materiale.



Effektkjøring av kraftverk er aktualisert gjennom den nye energiloven. Effektkjøring medfører hurtige reduksjoner og økninger i vannføring («hydropeaking»), noe som gir

stadig veksling mellom vanndekket og tørrlagt elveareal. En av de mest åpenbare konsekvensene er stranding av fisk og bunndyr når vannet trekker seg tilbake.

## Litteratur

- Allan, J.D. 1978. Trout predation and the size composition of stream drift. *Limnology and Oceanography* 23: 1231-1237.
- Allan, J.D. 1981. Determinants of diet of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in a mountain stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38: 184-192.
- Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- Bachman, R.A. 1984. Foraging behavior of free-ranging wild and hatchery brown trout in a stream. *Transactions of the American Fisheries Society* 113: 1-32.
- Bohlin, T. Sundström, L.F. Johnsson, J.I., Höjesjö, J. & Pettersson, J. 2002. Density-dependent growth in brown trout: effects of introducing wild and hatchery fish. *Journal of Animal Ecology* 71: 683-692.
- Brittain, J.E. 1983. The influence of temperature on nymphal growth rates in mountain stoneflies (Plecoptera). *Ecology* 64: 440-446.
- Brittain, J.E. & Eikeland, T.J. 1988. Invertebrate drift – A review. *Hydrobiologia* 166: 77-93.
- Brusven, M. A., Meehan, W.R. & Biggam, R.C. 1990. The role of aquatic moss on community composition and drift of fish food organisms. *Hydrobiologia* 196: 39-50.
- Cummins, K.W. 1974. Structure and function of stream ecosystems. *BioScience*, 24: 631-641.
- Cummins, K.W. & Klug, M.J. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 147-172.
- Cunjak, R.A. 1988. Behaviour and microhabitat of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 2156-2160.
- Elliott, J.M. 1989. The natural regulation of numbers in contrasting populations of brown trout, *Salmo trutta*, in two Lake District streams. *Freshwater Biology* 21: 7-19.
- Elliott, J.M. 1994. *Quantitative Ecology and Brown Trout*. Oxford University Press, Oxford.
- Elliott, J.M. & Hurley, M.A. 2000. Optimum energy intake and gross efficiency of energy conversion for brown trout, *Salmo trutta*, feeding on invertebrates or fish. *Freshwater Biology* 44: 605-615.
- Fausch, K.S. 1984. Profitable stream positions for salmonids: relating specific growth rate to net energy gain. *Canadian Journal of Zoology* 62: 441-451.
- Fisher, S.G. & Likens, G.E. 1973. Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: an integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecological Monographs* 43: 421-439.
- Forseth, T., Hurley, M.A., Jensen, A.J. & Elliott, J.M. 2001. Functional models for growth and food consumption of Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, from a Norwegian river. *Freshwater Biology* 46: 173-186.
- Gabler, H. M. 1994. Næringsinteraksjoner mellom laksunger (*Salmo salar*) og steinulke (*Cottus poecilopus*) i Reisaelva. Hovedoppgave (Cand. scient.). Universitetet i Tromsø. 66 s.
- Gibson, R.J. 1993. The Atlantic salmon in fresh water: spawning, rearing and production. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 3: 39-73.
- Haldane, J.B.S. 1956. The relation between density regulation and natural selection. *Proceedings of the Royal Society, London B* 145: 306-308.
- Heggenes, J. 1989. Physical habitat selection by brown trout (*Salmo trutta*) in riverine systems. *Nordic Journal of Freshwater Research* 64: 74-90.
- Heggenes, J., Baglinière, J.L. & Cunjak, E. 1999. Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in heterogeneous streams. *Ecology of Freshwater Fish* 8: 1-21.
- Heggenes, J., Krog, O.M.W., Lindås, O.R., Dokk, J.G. & Bremnes, T. 1993. Homostatic behavioural responses in a changing environment: brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal during winter. *Journal of Animal Ecology* 62: 295-308.
- Hynes, H.B.N. 1963. Imported organic matter and secondary productivity in streams. *Proceedings of XVI International Congress of Zoology* 3: 324-329.
- Hynes, H.B.N. 1970. *The Ecology of Running Waters*. Liverpool University Press. 555 s.
- Karr, J.R. 1991. Biological integrity: a long neglected aspect of water resource management. *Ecological Applications* 1: 66-84.
- Kennedy, G.J.A. & Strange, C.D. 1986. The effects of intra and inter-specific competition on the distribution of stocked juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, and resident trout, *Salmo trutta* L., in an upland stream. *Journal of Fish Biology* 28: 479-489.
- Lillehammer, A. 1974. Norwegian stoneflies I. Analysis of the variations in morphological and structural characters used in taxonomy. *Norsk entomologisk tidsskrift* 21: 59-107.
- Lillehammer, A. & Saltveit, S.J. 1979. Stream regulation in Norway. I: Ward, J.V. & Stanford, J.A. (red.). *The Ecology of Regulated Streams*. Plenum Press, New York. s. 201-213.

- Macan, T.T. 1961. Factors that limit the range of freshwater animals. *Biological Reviews* 36: 151-198.
- Mason, J.C. 1976. Some features of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* fry emerging from simulated redds, and concurrent changes in photobehavior. *Fisheries Bulletin of the Fish and Wildlife Service U.S.*, 74: 167-175.
- Miller, M.M. 1974. The food of brook trout *Salvelinus fontinalis* (Mitchell) from different subsections of Lawrence Creek, Wisconsin. *Transactions of the American Fisheries Society* 103: 130-134.
- Metz, J.P. 1974. Die Invertebratendrift an der Oberfläche eines Voralpenflusses und ihre selektive Ausnutzung durch die Regenbogenforellen (*Salmo gairdneri*). *Oecologia* 14: 247-267.
- Minshall, G.W. 1967. Role of allochthonous detritus in trophic structure of a woodland springbrook community. *Ecology* 48: 139-149.
- Mundie, J.H. 1969. Ecological implications of the diet of juvenile coho in streams.. I: T.G. Northcote (red.), Symposium on salmon and trout in streams. University of British Columbia, Vancouver, Canada. s. 135-152.
- Müller, K. 1955. Produktionsbiologische Untersuchungen in nordshwedischen Fließgewässern 3. Die Bedeutung der Seen und Stillwasserzonen für die Produktion in Fließgewässern. *Report of the Institute of Freshwater Research Drottningholm* 36: 148-162.
- Orghidan, T. 1959. Ein neuer Lebensraum des unterirdischen Wassers: Der hyporheische Biotop. *Archiv für Hydrobiologie* 55: 392-414.
- Saltveit, S.J. 1977. *Felt og laboratoriestudier på steinfluer (Plecoptera), med spesiell vekt på slekten Amphinemura (Ris)*. Hovedoppgave. Univ. i Oslo. 244 s.
- Saltveit, S.J. & Heggenes, J. 2000. Fisk i rennende vann. Miljø og produksjonsforhold. I: Borgstrøm, R. & Hansen, L.P. (red.) Fisk i ferskvann. Et samspill mellom bestander, miljø og forvaltning. Landbruksforlaget. s. 21-37.
- Shiozawa, D.K. 1983. Density independence versus density dependence in stream. I: Barnes, J.M. & Minshall, G.W. (red.). Stream Ecology. Plenum Press, New York. s. 55-77.
- Ulfstrand, S. 1968. Benthic communities in Lapland streams. *Oikos Supplement* 10: 1-120.
- Ward, J.V. 1989. The four-dimensional nature of lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 8: 2-8.
- Ward, J.V. 1992. *Aquatic insect ecology. 1. Biology and habitat*. John Wiley & Sons, Inc.
- Waters, T.F. 1972. The drift of stream insects. *Annual Review of Entomology* 17: 253-272.
- Whalen, K.G., Parrish, D.L. & Mather, M.E. 1999. Effect of ice formation on selection of habitats and winter distribution of post-young-of-the-year Atlantic salmon parr. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 87-96.
- Williams, D.D. 1984. The hypohreic zone as a habitat for aquatic insects and associated arthropods. I: Resh, V.H. & Rosenberg, D.R. (red.). The Ecology of Aquatic Insects. Praeger, New York. s. 430-455.
- Williams, D.D. & Hynes, H.B.N. 1974. The occurrence of benthos deep in the substratum of a stream. *Freshwater Biology* 4: 233-256.
- Wilzbach, M.A. 1985. Relative roles of food abundance and cover in determine the habitat distribution of streamdwelling cutthroat trout (*Salmo clarki*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 42: 1668-1672.
- Winberg, G.G. 1956. Rate of metabolism and food requirements of fishes. *Fisheries Research Board of Canada Translation Series* 194. 253 s. (Oversatt fra russisk).

# Biologisk mangfold

Åge Brabrand







Lavlandsvassdrag på Østlandet er ofte høyproduktive, og har et stort antall arter av planter, bunndyr og fisk.  
Foto: Å. Brabrand

## Hva er biologisk mangfold?

Biologisk mangfold brukes både som et faglig og som et forvaltningspolitisk begrep. I Konvensjonen for biologisk mangfold er definisjonen slik: *«Variabiliteten hos levende organismer av alt opphav, herunder terrestriske, marine og andre økosystemer, samt de økologiske komplekser de er en del av; dette inkluderer mangfold innenfor artene, på artsnivå og på økosystemnivå».*

Definisjonen av biologisk mangfold er omfattende og omtaler mangfold på tre nivåer: innen arten (gennivå), på artsnivå og på økosystemnivå. Uttrykket «økologiske komplekser de er en del av» er dessuten lite presist både for fag og forvaltning. I praksis vil derfor arten være den mest operative enheten i økologiske systemer. I bevaringssammenheng og for å opprettholde økosystemenes funksjon foretas det ofte en inndeling i karakter-, nøkkel- og indikatorarter, uten at det her er entydige definisjoner.

Konvensjonen ble undertegnet i 1992 av 157 land og EU, og trådte i kraft i 1993. Dette har initiert en rekke aktiviteter i Norge innenfor kartlegging av arter og genetisk variasjon, definisjon av naturtilstander, overvåking og satt fokus på trusler mot biologisk mangfold. I forvaltningspolitisk sammenheng har det vært viktig å innarbeide hensynet til biologisk mangfold i beslutningsprosessen innenfor flere sektorer.

Norge har gitt sin tilslutning til EUs vanddirektiv (the Water Framework Directive). Dette ble innført i desember 2000, og vil ha omfattende implikasjoner for norsk vannforvaltning. Direktivet definerer regler og prinsipper for bruk av vann i de fleste europeiske land, og skal gradvis sette sitt preg på vannforvaltningen. Dette har derfor stor betydning for forvaltning av biologisk mangfold i vann. Vanddirektivet omfatter fem kategorier vannforekomster: innsjøer, elver, brakkvannsområder, kystområder og grunnvann.

Vanddirektivet angir også to spesielle kategorier kjent som 1) sterkt modifiserte vannforekomster og 2) kunstige vannforekomster. Direktivets målsetting er å bedre vannforvaltningen og redusere forringelsen av akvatiske økosystemer. Målet er å bringe alle vannforekomster opp på et nivå som kalles «god økologisk status» eller «godt økologisk potensiale» innen 2015. Dette omfatter også forvaltning av biologisk mangfold.

I miljøforvaltningen er det et viktig prinsipp å bevare biologisk mangfold, der argumentene er biologiske, økonomiske og sosiale. I klartekst betyr dette bevaring av arter og økosystemer med utgangspunkt i naturtilstanden. Det er her viktig at nye arter ikke introduseres. De biologiske argumentene for bevaring på gen-nivå er viktig for å opprettholde individenes levedyktighet på kort sikt og for populasjonens levedyktighet på lang sikt. Små isolerte populasjoner kan ha redusert levedyktighet på grunn av innavl (Soule & Mills 1992). For å kunne tilpasse seg stadig skiftende forhold kreves det genetisk variasjon for å opprettholde levedyktigheten, og her er bestandsstørrelsen viktig (Lande & Barrowclough 1987). Det biologiske argumentet på artsnivå er knyttet til økosystemenes funksjon, der tap av sentrale arter kan medføre store endringer i økosystemene. Det er imidlertid ikke enkelt å identifisere sentrale arter.

På økosystemnivå er det et sentralt argument at det er en årsakskjede mellom biologisk mangfold og stabilitet, selv om det ikke er entydige sammenhenger. Mange arter antas her å gi økosystemet økt stabilitet, og av dette følger to viktige antagelser med klar relevans til vannforvaltningen: 1) økosystemets evne til å tåle ytre (inkludert menneskeskapte) påvirkninger og 2) økosystemets evne til å gjenopprette sine opprinnelige funksjoner etter at forstyrrelsen er opphørt (MacGillivray & Grime 1995).

Det er i dag allment akseptert at biologisk mangfold ivaretas ved bevaring av habitater og biotoper (NOU 2004). I dette ligger at habitattene skal ha en naturlig variasjon i de abiotiske faktorene, noe som er spesielt relevant i vassdragsforvaltningen. For å forstå og ivareta biologisk mangfold i vassdrag må det tas utgangspunkt i populasjon, arter og samfunn på den ene siden og habitat med variasjon i rom og tid på den andre.

## Vannføring og biologiske samfunn

Variasjon i vannføring og vannstand vil bidra til økt habitatvariasjon, i hvert fall dersom vannføringen er innenfor visse ekstrene grenser. Sammenhengen mellom habitatvariasjon og artsdiversitet anses som generell, og gjelder også for akvatiske organismer. Det betyr igjen at det er en årsakskjede fra vannførings- og reguleringsproblematikk til biologisk mangfold. Det kan derfor forventes at naturlige og menneskeskapte hydrologiske variasjoner (flomdemping, regulering, minstevannføring) vil bidra til å forme det biologiske mangfoldet på et gitt sted.



Fossenever er en lavart som bare vokser på steder med høy lokal luftfuktighet, oftest på steder med fosserøyk. Den er svært sårbar for endringer av lokalklimaet, for eksempel redusert vannføring.  
Foto: O. Mogaard

Store variasjoner i vannføringen er en del av vassdragenes natur (NOU 1996). Mens hydrologene måler vannføring, vil folk flest som bor langs vassdraget observere vannstanden. Tilsvarende vil det for biologiske samfunn være mange sekundære endringer som skjer nettopp fordi vannføringen endrer seg. I elver er slike sekundære endringer knyttet til vannhastighet, vanddyp og vanndekket areal, mens det i innsjøer kan være forhold som vanndekket areal og vannmassenes oppholdstid. Vassdragene er derfor dynamiske systemer, der vannføringsvariasjon er en naturlig del.

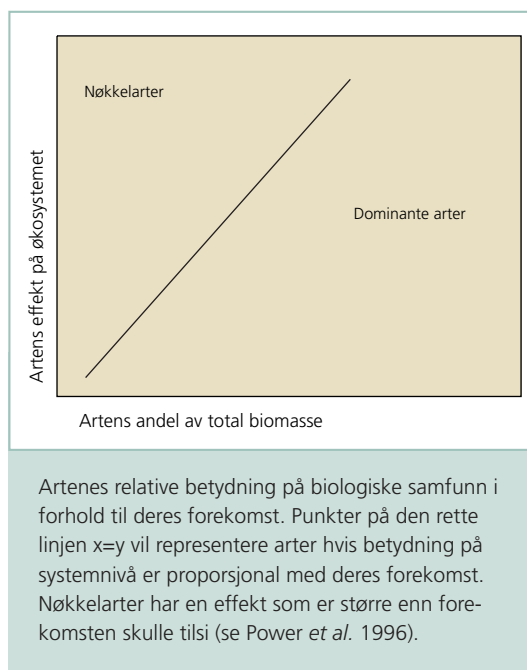
En vurdering av hvordan vannføringsvariasjonen virker på organismer, vil derfor omfatte innsikt i hvordan organismene mestrer selve variasjonen, og hvordan enkeltpopulasjoner og biologiske samfunn utvikler seg i et bestemt vannføringsregime på lang sikt.

## Biologiske samfunn

### Regional biogeografi

For å evaluere virkning av endret vannføring på biologiske samfunn og biologisk mangfold, er det et stort behov for klassifisering av biologiske samfunn, både innen det enkelte vassdrag og i en større regional sammenheng. Inndeling av akvatiske samfunn kan gjøres på grunnlag av dominante arter, nøkkelarter (key species) eller definerte utvalg av arter: kjernearter «core species», sekundærarter og satellittarter (Tonn *et al.* 1990). Dette er inndelinger mer eller mindre knyttet til artenes funksjon, og som skiller seg fra diversitet eller artsoversikter som er mer deskriptive.

Spesielt begrepet nøkkelarter benyttes ofte i forvaltningen i forbindelse med menneskelige inngrep. Dette angir hvilke arter som er viktige for å ivareta økosystemets karakter og egenart (Power *et al.* 1996). Dette er arter som ikke nødvendigvis er dominante eller lett synlige, men begrepet brukes ofte feil som synonymt med dominerende arter. En nøkkelart kan defineres



som en art med stor effekt (impacts) på biologisk samfunn eller økosystem, og mye større enn forventet ut fra artens biomasse eller antallsmessige forekomst. I dette ligger det at nøkkelarter er viktige arter som opprettholder et gitt biologisk samfunn. Det ligger derfor store forvaltningsmessige utfordringer i å kartlegge økosystemenes nøkkelarter. Dette er vanskelig både faglig og forvaltningspolitisk, fordi nøkkelarter ikke nødvendigvis er økonomisk viktige eller primært nyttige i snever forstand.

Dersom nøkkelarter forsvinner eller forekomsten endres, vil hele det biologiske samfunn kunne endres. I akvatiske systemer er ofte fisk nøkkelarter ved at de er konsumenter på ulike nivåer i næringskjeden (Power *et al.* 1996), men også mikroorganismer kan være nøkkelarter gjennom økt mortalitet ved epidemisk sykdom. Bever kan på sin side være en nøkkelart, fordi beverens arbeid kan føre til store habitatendringer.

Nøkkelarter må sees i sammenheng med økosystemets diversitet (Frost *et al.* 1995), hvilket trofisk nivå de tilhører (Power *et al.* 1996) og tiden i biogeografisk/evolusjonær sammenheng (Zaret & Paine 1973). I forbindelse med endret vannføring er begrepet relevant, fordi forekomsten av nøkkelarter kan endres og sekundært gi store effekter på økosystemer. Dersom endret vannføring berører vassdragets nøkkelarter, enten ved økt eller redusert tetthet, kan dette ha store og langvarige effekter på store deler av det biologiske samfunnet. «Gamle» systemer med høy diversitet kan imidlertid ha større muligheter for å kompensere for tap av nøkkelarter, enn unge systemer med få arter.

#### **Habitatvariasjon, diversitet og biogeografiske prosesser**

Spesielt regulære vannstandsvariasjoner er angitt som en av de helt sentrale faktorer som styrer biologiske samfunn, spesielt i elveslettelandskapet (Schlosser 1991, Bayley 1995, Power *et al.* 1996). Dette skjer ved at endret vannføring griper direkte inn i suksesjonsforløp i biologiske samfunn, og at vannføringsvariasjon opprettholder habitatvariasjon (tid, rom). Begge forhold har avgjørende effekt på biologiske forhold som biodiversitet, biologisk mangfold og artsdominans. En viktig prosess ved vannføring er derfor direkte knyttet til suksesjonsforløp og vassdragets habitatvariasjon. For nærmere oversikt over strategi for overvåking av biologisk mangfold i ferskvann (organismegrupper og vassdragskategorier) henvises til DN (2000).

#### **Innvandring og naturtilstand**

Ferskvann er i utgangspunktet en naturlig fragmentert naturtype og kan betraktes som øyer i et landskap. Et vassdrag er derfor en mer eller mindre isolert enhet og mange organismer har problemer med å øke sin utbredelse nettopp av denne grunn. Det gjelder ikke minst i Norge. Generelt sett er innvandring av fisk og



Steinflue. Foto: J. E. Brittain

andre permanente ferskvannsorganismer til vassdrag i Skandinavia preget av hvilke innvandringsveier som åpnet seg etter siste istid. Landskapet lå lavere og det var stor ferskvannsavrenning fra breene. Dette skapte mulighet for innvandring til Norge fra mellom- og øst-Europa, som var kjerneområder for svært mange ferskvannsorganismer under siste istid. Det betyr at landhevingen og innvandring fra sør-øst langt på vei kan forklare dagens utbredelse for mange ferskvannsorganismer. Dette omtales ofte som regionale prosesser, fordi de har påvirket større områder på samme måte, for eksempel Østfold. I det enkelte vassdrag vil lokale prosesser (klima, habitattype) og interaksjoner mellom arter (konkurransen, predasjon) «arbeide» videre med artsutvalget, og skape den samfunnstrukturen vi kan observere i de enkelte vassdragene. Dette inkluderer dominans-



forhold og artenes trofiske funksjon. Det artsantallet vi finner i de enkelte vassdrag vil derfor være resultatet både av regionale og lokale prosesser. Den desidert viktigste faktoren for artsantall er som oftest lokalitetens areal (Tonn *et al.* 1990, Eckmann 1995). Den vanligste forklaringen på dette fenomenet er habitatdiversitetshypotesen (Williams 1964), som angir at store habitater har større habitatvariasjon og derved kan opprettholde større artsmangfold.

For de sørøstlige deler av Østlandet, spesielt Glommavassdraget, og i indre Finnmark, vil det for fisk være relevant å støtte seg til Eckmann *et al.* (1995), som i sin danske undersøkelse fant en klar, positiv sammenheng mellom areal og artsantall av ferskvannsfisk, der antall arter =  $3,7 * \log_{10} \text{Innsjøareal (i km}^2) + 10,99$  ( $R^2 = 0,87$ ). Dette forklarer noe om antall arter i vassdragene og derved noe om forventet naturtilstand. Det er naturtilstanden i vassdragene som er selve utgangspunktet for riktig vassdragsforvaltning, slik dette er definert av EUs vanddirektiv.

Arts-areal betraktninger i norske vassdrag kan imidlertid være svært avvikende sammenliknet med tilsvarende studier i mellom-Europa. Dette gjelder spesielt for vestnorske og nordnorske vassdrag, der mangel på elver med øst – vest forbindelse har bidratt til biogeografisk isolasjon etter siste istid. Avhengig av taksonomisk gruppe vil det her være mange vassdrags-systemer som ikke er «mettet» med det antall arter som kan være i lokaliteten. Naturtilstanden i høyfjellet i Norge, i de vestlige delene av Sør-Norge, Midt-Norge og i kystområdene i Nordland, Troms og Finnmark er derfor preget av at mange grupper har forholdsvis få arter. Respons på endret habitatvariasjon må derfor forventes å indusere ulike biologiske prosesser, avhengig av biologisk mangfold på lokaliteten. Der artsantallet er «mettet» vil endret vannføring forårsake interspesifikke interaksjoner, mens i artsfattige samfunn vil intraspesifikke prosesser dominere. Hos artsfattige grupper av

bunndyr vil effekter av endret temperatur og vannføring endre tetthet, størrelse og vekst mer enn artssammensetning (Saltveit *et al.* 1994). Dette gir også store utfordringer innenfor vassdragsforvaltningen, fordi nye arter lett etablerer levedyktige bestander dersom de introduseres til artsfattige vassdrag. Eksempler på dette er ørekyt på Hardangervidda, gjedde på Vestlandet, sørv i Jærvassdragene og mort i Trøndelag.

Artsantall og habitatvariasjon forventes derfor å være nærmere relatert til hverandre der biogeografiske prosesser har gitt «metning» i artsantall på lokaliteten. Med andre ord vil det forventes at habitatvariasjon og artsantall er relatert til hverandre i sørøstnorske vassdrag og i deler av indre Finnmark når det gjelder fisk, mens dette ikke i samme grad kan forventes for artsfattige vestnorske og nordnorske lokaliteter preget av biogeografisk isolasjon.

### Hvordan kvantifisere biologisk mangfold?

Det ligger i definisjonen at biologisk mangfold ikke kan måles eller beregnes som en fysisk størrelse, men det er utviklet verktøy som på forskjellig måte kan uttrykke biologisk mangfold. Det enkleste er å uttrykke biologisk mangfold i form av antall arter eller oppramsing av arter innenfor bestemte organisme-grupper i et bestemt geografisk område eller region. Fordelen med disse er at de er enkle å lage, men deres nytteverdi som redskap for forvaltningen er begrenset, fordi de ikke tar hensyn til mengdeforholdet mellom artene. Det er derfor utviklet forskjellige diversitetsindekser som inkluderer antall individer av hver art. De fleste av disse indeksene vil gi høyere verdi for biologisk mangfold når mange arter er tilstede, uten at en eller få dominerer i antall. Disse indeksene vil gi et bedre grunnlag for å sammenlikne samfunn enn rene artslister, men ulempen er at det setter større krav til at selve innsamlingen skal være representativ.



De fleste høyfjellsvassdrag er næringsfattige, og mange har ørret som eneste fiskeart. Foto: H. Pavels

De fleste diversitetsindeksene kan også brukes til å sammenlikne genetisk variasjon innen en art innenfor et geografisk område.

### Ferskvann og biologisk mangfold i Norge

«Måling» av biologisk mangfold i ferskvann dekkes av en rekke overvåkingsprogrammer. Disse programmene skal 1) identifisere kort-siktige og langsiktige naturlig og menneskeskapte endringer i forskjellige naturtyper og 2) gi mulighet for å kartlegge årsakene. For å kunne fange inn disse endringene både i tid og rom overvåkes en rekke forskjellige naturtyper, der det stilles krav til *representativitet*, *geografisk spredning* og lite påvirkete *referanselokaliteter*. De krav som må settes opp for referanselokaliteter har vist at det ikke er lett å definere «naturtilstanden», noe som skyldes både menneskeskapte og naturlige endringer. I elver kan dette være forårsaket av inngrep fra gammel tid, skogsdrift i nedbørfeltet eller naturlig nye elveløp eller utrasninger. Men det er sentralt å forstå årsaken til hvorfor naturtilstanden er som den er, noe som betyr kunnskap om innvandring, tilgjengelig habitat og struktur i økosystemene.

### Trussel mot biologisk mangfold i ferskvann

Nesten enhver menneskelig aktivitet endrer naturtilstanden, men dette endrer nødvendigvis ikke biologisk mangfold. Menneskelig aktivitet har imidlertid i betydelig grad endret biologisk mangfold i ferskvann og i følge Daverdin *et al.* (1995) er de viktigste trusselfaktorer i ferskvann i Norge:

1. Kanalisering og andre fysiske inngrep
2. Vassdragsreguleringer
3. Utsettinger
4. Høsting
5. Introduksjon av nye arter
6. Langtransporterte luftforurensninger
7. Lokale forurensninger (eutrofiering, tilførsel av partikler og miljøgifter)

Fra historisk tid har fiskekultivering (bevisst eller ubevisst utsetting av nye fiskearter) og endring av vannløp (fløtning, overføring av vann) vært de viktigste og ført til endring i den opprinnelige faunaen. Spesielt dramatisk har det vært der arter har fått økt utbredelse. Det har her vært satt spesiell fokus på ørekyt, men



Pungreke, *Mysis relicta*, er tidligere satt ut i regulerte innsjøer for å bedre næringsforholdene for fisk. Senere har det vist seg at *Mysis* selv har beitet ned viktige planktonarter og gjort næringsforholdene verre for enkelte fiskearter. Foto: A. Hagen

en rekke fiskearter har fått økt utbredelse bare de siste 20 årene. Den opprinnelige faunaen kan derved endres radikalt, og den nye tilstanden må anses som permanent. Det er i utgangspunktet ikke mulig å fjerne fiskearter fra et vassdrag der ny bestand er etablert.

Krav til høsting av fiskeressurser både i regulerte og uregulerte vassdrag har ført til at det er satt i gang en rekke tiltak. Dette er tiltak som skal opprettholde eller øke mulighetene for beskatning av bestemte arter. Fra historisk tid har utsetting av ørret og laks og bygging av fisketrapper gitt fortrinn for disse artene. Bedring av gytemuligheter og områder for oppvekst har mange steder gitt økt bestand. Sik,

røye og gjedde har også de siste 60–70 år fått betydelig større utbredelse, og sørv, mort, karpe og suter er satt ut i flere vassdrag de siste 10-år. Sett i et tidsperspektiv på 30 år, et kort perspektiv i fauna- og florasammenheng, har det derfor skjedd til dels dramatiske endringer i biologisk mangfold i ferskvann sammenliknet med naturtilstanden. Utsetting av regnbueørret og bekkerøye, som i utgangspunktet ikke skulle formere seg i norske vassdrag, har i dag flere selvreproduserende bestander. Både regnbueørret og bekkerøye kan være vert for lakseparasitten *Gyrodactylus salaris* (Bakke *et al.* 1991, 1992). Innen en rekke andre grupper er det enten kommet inn nye arter eller arter har fått en større utbredelse. Felles for mange av



Nyklekka gjeddeunger i strandsonen.  
Foto: Å. Brabrand

disse er at de endrer dominansforhold og habitatbruk hos den opprinnelige fauna eller flora.

Utsetting av pungreke, *Mysis relicta*, ble gjennomført på 1960-tallet i flere sjøer i midt-Norge. Vasspest kommer opprinnelig fra det amerikanske kontinent, men har i dag mange forekomster i Norge etter først å ha kommet hit som akvarieplante. Krepsepest er i dag utbredt i Glomma- og Haldensvassdraget, og den amerikanske signalkrepsen, mye utsatt i Sverige, er bærer av denne soppen som nærmest utrydder edelkrepsen. Det er derfor ikke bare fisk, men også en rekke andre grupper som enten er nye arter eller har fått en større utbredelse. Felles for mange av disse er at de endrer dominansforhold og habitatbruk hos den opprinnelige fauna eller flora.

For ørret har tidligere praksis med utsetting fra et vassdrag til et annet brutt med prinsippet om betydningen av lokale stammer. Dette har ført til introduksjon av stammer med annen genfrekvens enn den opprinnelig bestanden, en praksis som nå er sterkt dempet etter pålegg om bruk av lokal fisk.

### Vassdragstyper og trusler

I EUs vanndirektiv utgjør nedbørfeltet den sentrale forvaltningsenheten. Det er derfor nødvendig med kunnskap om arter og dominansforhold i hele vassdraget. Når biologisk mangfold skal ivaretas innenfor alle organisme-grupper og også inkludere genetisk variasjon, må bevaring av biologisk mangfold knyttes til bevaring av selve habitatet. Dette innebærer at bevaring av vassdragets naturtilstand når det gjelder habitat vil opprettholde biologisk og genetisk mangfold. Naturtilstand er knyttet både til fysiske (dammer, vandringsveier), hydrologiske (vannføring) og vannkjemiske forhold (pH, næringssalter, tungmetaller). Vanndirektivet omfatter alle vannforekomster, og ikke bare de «representative», «sjeldne» eller «artsrike». Vanndirektivet vil derfor få store konsekvenser for norsk vannforvaltning i årene framover.

## Litteratur

- Bakke, T.A., Jansen, P.A. & Kennedy, C.R. 1991. The host specificity of *Gyrodactylus salaris* Malmberg (Platyhelminthes, Monogenea): The susceptibility of *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) under experimental conditions. *Journal of Fish Biology* 39: 45-57.
- Bakke, T.A., Harris, P.D. & Jansen, P.A. 1992. The susceptibility of *Salvelinus fontinalis* (Mitchell) to *Gyrodactylus salaris* Malmberg (Platyhelminthes; Monogenea) under experimental conditions. *Journal of Fish Biology* 41: 499-507.
- Bayley, P.B. 1995. Understanding large river-floodplain ecosystems. *Bioscience* 45: 153-158.
- Daverdin, R., Aagaard, K., Sandlund, O.T. & Tømmerås, B.Å. 1995. Rapport fra NINA/DN seminar. Indikatorer for overvåking av biologisk mangfold. *NINA Oppdragsmelding* 329. 63 s.
- DN, 2000. Overvåking av biologisk mangfold i ferskvann. *Utredning for DN. Rapport 8*. 74 s.
- Eckmann, R. 1995. Fish species richness in lakes of the northeastern lowlands in Germany. *Ecology of Freshwater Fish* 4: 62-69.
- Frost, T.M., Carpenter, S.R., Ives, A.R., & Kratz, T.K. 1995. Species compensation and complementary in ecosystem function. I: Jones, C.G. & Lawton J.H. (red.): *Linking species and ecosystems*. NY, Chapman and Hall. s. 224-239.
- Lande, R. & Barrowcligh, G.F. 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. I: Soule, M.E. (red.). *Variable populations for conservation*. Cambridge University Press. Cambridge, New York. s. 87-123.
- McGillivray, C.W. & Grime, J.P. 1995. Testing predictions of the resistance and resilience of vegetation subjected to extreme events *Functional Ecology* 9: 640-649.
- NOU 1996. Tiltak mot flom. *Norges Offentlige Utredninger 1996: 16*.
- NOU 2004. Lov om bevaring av natur, landskap og biologisk mangfold (Naturmangfoldloven). *Norges Offentlige Utredninger 2004: 28*.
- Power, M.E., Tilman, D., Estes, J.A., Menge, B.A., Bond, W.J., Mills, J.S., Daily, G., Castilla, J.C., Lubchenco, J. & Paine, R.T. 1996. Challenges in the quest for Keystones. *BioScience* 46: 609-620.
- Saltveit, S.J., Bremnes, T. & Brittain, J.E. 1994. Effect of changed temperature regime on the benthos of a Norwegian regulated river. *Regulated Rivers* 9: 93-102.
- Schlosser, I.J. 1991. Stream Fish Ecology: A Landscape Perspective. *BioScience* 41: 704-712.
- Soule, M.E. & Mills, L.S. 1992. Conservation genetics and conservation biology: a troubled marriage. I: Sandlund, O.T., Hindar, K., Brown, A.H.D. (red.). *Conservation of biodiversity for sustainable development*. Scandinavian University Press. Oslo. s. 55-69.
- Tonn, W.M., Magnuson, J.J., Rask, M. & Toivonen, J. 1990. Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes. *American Naturalist* 136: 345-375.
- Williams, C.B. 1964. *Patterns in the balance of nature*. Academic Press. London. 324 s.
- Zaret, T.M. & Paine, R.T. 1973. Species introduction in a tropical lake. *Science* 182: 449-455.



# Vanntemperatur og isforhold

Arve M. Tvede



Vanntemperaturen i et uregulert vassdrag bestemmes og påvirkes av noen grunnleggende fysiske forhold. Klima styrer energiutvekslingen mellom luft og vann og de viktigste klimaparametre er lufttemperatur, stråling og vind. Både vannvolumet og transporthastigheten nedover vassdraget påvirker oppvarmings-/nedkjølings hastigheten av vannet. For eksempel oppvarmes en vannpartikkel som faller 427 m 1 °C, dersom ingen annen energiutveksling er tilstede. Forekomsten av og fordelingen av fosser er også av betydning, da det i fossefallet blandes luft inn i vannet. Dette kan gi oppvarming, avkjøling og ekstra fordamping av vannet, avhengig av årstid. Varige snøfonner og breer i vassdrag tilfører kaldt smeltevann hele sommeren, og vil spesielt merkes på vanntemperaturen i juli/august. Innsjøer og fordelingen av disse i et vassdrag påvirker temperaturforholdene ved å jevne ut korttidsvariasjoner og avgi vintervann som holder temperatur over frysepunktet. Store og dype innsjøer kan generere raske temperaturvariasjoner i elva nedstrøms, pga. indre bølger. Et isdekke isolerer vannet under isen mot energiutveksling med atmosfæren.

Vefsna er godt egnet til å illustrere temperaturforholdene i en uregulert elv (fig. 1). Elva har i hovedsak et jevnt fall mellom målestedet Vallifossen ca. 400 moh. og Trofors på ca. 60 moh. Effekter av de fysiske faktorene som er nevnt ovenfor kan gjenfinnes i fig. 1. Værforholdene er i hovedsak like fra øverst til nederst, og korttidsvariasjonene er derfor stort sett i takt. Breene i Mjølkelva kjøler ned Vefsna mellom målestedene Vallifossen og Ivarrud, mens innsjøene i Store Fiplingdalselva fører til en oppvarming av Vefsna mellom målestedene Ivarrud og Trofors. Ved Trofors er energiutvekslingen med atmosfæren stort sett i balanse fra ca. 1. juli. Fra denne dato øker derfor ikke vanntemperaturen videre nedover elva til Kvalfors, som er nederste målested.

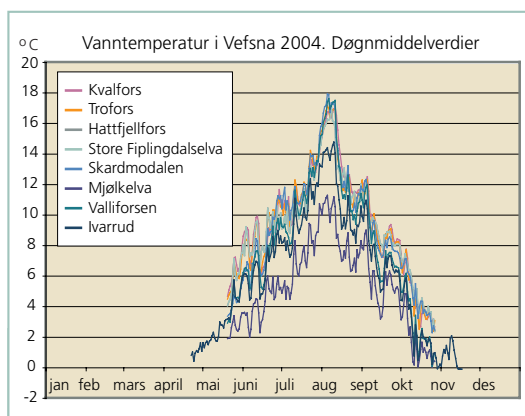


Fig. 1. Vanntemperaturen i Vefsna i den isfrie perioden 2004.

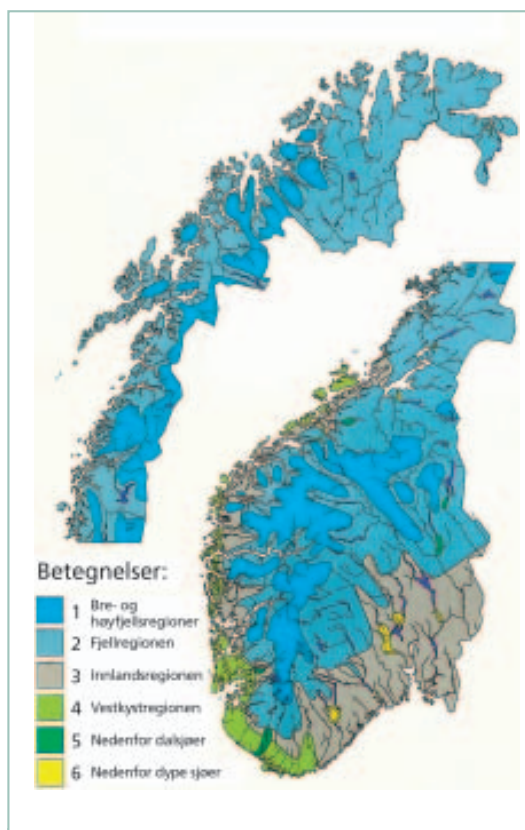
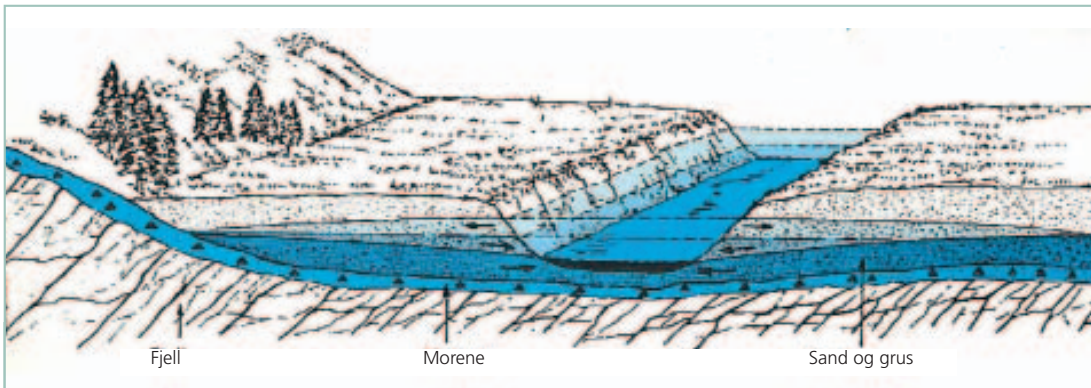


Fig. 2. Vanntemperaturklasser i Norge (fra Pytte Asvall & Tvede 1994).





**Fig. 3.** Grunnvannsnivået i løsmasser langs elva fluktuerer med vannstanden i elva. Ved høy vannstand strømmer vann inn i avsetningene, og grunnvannsspeilet har et fall fra elva innover i løsmassene. Ved lav vannføring i elva skjer det en tilbakestrømning, og grunnvannspeilet faller da fra løsmassene mot elva (fra Bryn *et al.* 1986).

Vanntemperaturforholdene i Norges elver er analysert og klassifisert i 6 kategorier (se fig. 2).

Isforholdene påvirkes av de samme fysiske faktorene som beskrevet for vanntemperatur. Brene har sjeldent noen innflytelse på isforhold, da avrenningen herfra er minimal i isperioden.

Grunnvannsforhold i terrenget langs vassdrag påvirkes av vannstanden i elva (se fig. 3) og i nedenforliggende fjorder, og av de geologiske forhold i terrenget langs elva. De viktigste geologiske parametre er løsmassers tykkelse, kornsammensetning og lagdeling samt sprekkeforhold i fast fjell. Det er en dynamisk interaksjon mellom grunnvann og elvevann.

### Inngrepsfaktorer – grunnvann

Endringer i grunnvannstanden som følge av redusert vannføring gir avlingsskader og tap av vannforsyning. En annen effekt er knyttet til grunnvannet i fjorddeltaer. I slike deltaer vil grunnvannet nærmest fjorden bestå av saltvann som trenger inn dersom det ferske grunnvannets mottrykk reduseres. Et eksempel på dette er Skjomas delta etter Skjomenutbyggingen.

Kraftutbygging kan føre til oppbygging av isdammer. Isdammer fører til oppstuvning av vann i elva og en høyere grunnvannstand. Endringer av isforhold og grunnvannstand må derfor sees i sammenheng.

Det vanligste tiltaket for å motvirke en uønsket senkning av grunnvannstanden langs elver med redusert vannføring, er bygging av terskler som hever vannstanden. En uheldig hevet grunnvannstand er det vanskeligere å gjøre noe med, men grøfting for å få til bedre drenering kan være aktuelt.

I programmet Miljøbasert vannføring er det utført en rekke felt- og modellprosjekter på sammenhenger mellom grunnvann og elver. En oppsummering er gitt i Colleuille *et al.* (2005). Her gis det også veiledning til faglig metodikk og verktøy til bruk ved vurdering av inngrep i vassdrag og i grunnvannsreservoarer.

### Inngrepsfaktorer – vanntemperaturforhold

I elver som kun påvirkes av en endret vannføring, vil en forvente å få følgende temperaturrendringer:

1. Redusert vannføring gir raskere og større døgnvariasjoner, raskere temperaturstigning om våren og tilsvarende raskere avkjøling utover høsten.
2. Økt vannføring gir det motsatte resultatet; langsommere temperaturvariasjoner både på døgn- og sesongbasis.

Slike endringer kan ikke dokumenteres før og etter en utbygging, fordi det nesten alltid samtidig blir gjennomført andre endringer i vassdraget, som fraføring av innsjøer eller breer, eller bygging av terskler. I noen regulerte elver vil vannet komme fra ulike dyp i magasiner, og/eller gå gjennom tunneler, og følgelig ikke ha samme forhold for energiutveksling mot atmosfæren som før utbygging. Det er derfor vanlig å gjøre en sammenlikning med en målt serie i et upåvirket referansevassdrag.

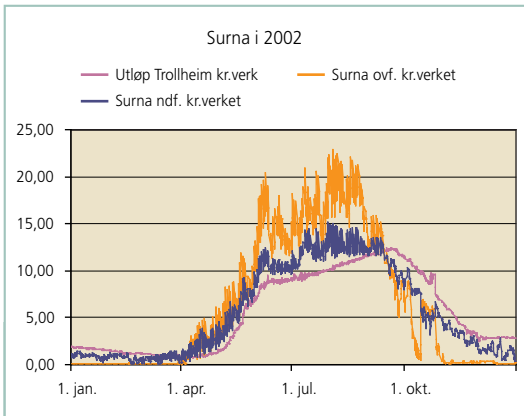
Referansen må være et vassdrag som har tilnærmet samme topografiske og hydrologiske forhold. Data fra en elv i bre- og høyfjellsregionen kan for eksempel ikke benyttes til å skille mellom regulering og klima i en elv i lavlandet. Der data fra egnede referanseelver mangler må lufttemperaturdata fra meteorologiske stasjoner benyttes som referanse, eventuelt kombinert med kunnskap om andre faktorer, som snøforhold. Et eksempel der både referansedata fra andre elver og meteorologiske data har vært brukt for å skille reguleringsvirkninger fra naturstyrte variasjoner, er Suldalslågen.

I mange elver med redusert vannføring har andelen grunnvann økt. Grunnvannet er kaldere om sommeren og varmere om vinteren og har en mye jevnere temperatur enn overflatevannet. Mange elver med vesentlig redusert vannføring har derfor fått lavere sommertemperaturer og økt vintertemperatur; altså det motsatte av det som kunne forventes. En synlig effekt er at disse elvene nesten alltid er isfrie, og eksempler er Sima (Eidfjordutbyggingen), Øyreselva (Folgefonna-utbyggingen) og

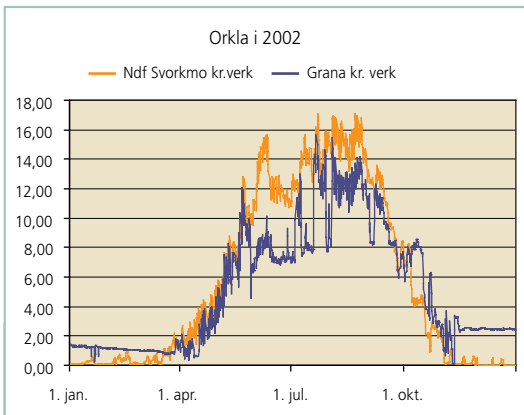
Litledalselva (Aurautbyggingen). En kvantifisering av temperaturendringer som kan komme når det meste av vannet tas bort, er gjort i bratte sidebekker i Surnaområdet. Forholdene vil variere mye fra bekk til bekk og gjennom sommersesongen, avhengig av snøforhold, elveløpets form, eksponering og forekomsten av fosser.

I Suldalslågen ble det erfart en betydelig temperaturnedgang de første årene etter Ulla-Førre-utbyggingen. Tidlig på 1990-tallet var middeltemperaturen i laksens vekstperiode redusert med 200 graddager sammenliknet med forholdene på 1970-tallet (Tvede 1996). For perioden 2001–03 ble det derfor utprøvd et reglement for å oppnå høyere temperatur for å bedre vekstbetingelsene for laks- og ørretunger. I denne forsøksperioden ble vannføringen ut av Suldalslågen betydelig redusert om våren (Jensen & Tvede 2003). Som middel for årene 2001–03 var vanntemperaturen øverst i Suldalslågen nesten den samme som for de uregulerte årene 1963–65. Årsmiddelvannføringen er imidlertid redusert fra 80 til 34 m<sup>3</sup>/s (Magnell *et al.* 2004). Det er også laget en modell som simulerer hvilke temperaturegevinster som kan oppnås ved ulike vannføringer, og skille mellom virkningene av redusert vannføring og ulike vær- og snøforhold (Kvambekk 2004). En positiv temperatureffekt er dokumentert i Aurlandselva etter en betydelig reduksjon i vannføringen i juni (Sægrov 2005).

De største temperaturendringene i norske vassdrag er knyttet til uttak av driftsvann fra dype høyfjellsmagasiner. Temperatur i elver nedstrøms kraftverk med slike magasiner er 1–5 °C lavere midtsommers og 0,5–2 °C høyere om vinteren (Aurlandselva, Lærdalselva, Vetlefjordelva, Surna, Orkla, Stjørdalselva). I Surna er det store forskjeller i temperatur ovenfor og nedenfor Trollheim kraftverk, der avløpsvannet kommer direkte fra Follsjømagasinet (fig. 4). Nedenfor kraftverket er Surna vintervarm og



**Fig. 4.** Vanntemperaturen i Surna i 2002. Målinger tatt hver 6. time.



**Fig. 5.** Vanntemperaturmålinger hver 6. time i avløpskanalen fra Grana kraftverk og i Orkla nedenfor Svorkmo kraftverk i 2002.

sommerkald. Det må antas at dagtemperaturen om sommeren nå er høyere ovenfor kraftverket enn det den var i uregulert tilstand, pga. betydelig redusert vannføring. I tillegg bidrar et større vannvolum og raskere transport nedover elveleiet til å heve vintertemperaturen nedstrøms disse kraftverkene. For biologiske effekter av slike endringer, se kap. 7 og 8.

De aller fleste såkalte effektverk har utløp i store innsjøer eller i fjorder slik at temperaturvirk-

ningene ikke merkes, men noen få har utløp til elver. Et eksempel er Grana kraftverk i Orkla (fig. 5), der temperaturen er vist i avløpsvannet fra Grana kraftverk og i Orkla ca. 38 km nedstrøms kraftverket. I 2002 kjørte Grana kraftverk jevnt hele vinteren og vanntemperaturen lå på 1–1,5 °C. Når kraftverket står store deler av våren og forsommeren mens magasinet fylles er det små forskjeller i temperatur mellom målepunktene, mens den ved start/stopp kjøring i juli, august og september kunne falle opptil 6 °C fra en dag til neste nedenfor Grana kraftverk. Dette var en effekt som kunne spores helt ned til Svorkmo, men noe forsinket i tid og betydelig dempet.

Tiltak for å endre vanntemperaturforholdene i elver kan være terskelbygging (høyere sommertemperatur) og bygging av inntak i flere dyp i magasiner. Det siste er kostbart dersom det må gjøres i etterkant, og er i Norge bare gjort i Alta. Dette tiltaket er beskrevet i detalj i NTNF (1989, del 3).

Temperaturendringer forårsaket av vannføringsendringer alene, er altså vanskelig å kvantifisere, fordi andre faktorer som påvirker temperatur i vassdragene nesten alltid endres samtidig. Det kan igjen henvises til Suldalslågen, hvor vannføringen, snøforhold, værforhold og bruken av magasinene har variert i perioden etter kraftutbyggingene.

## Inngrepsfaktorer – isforhold

Effekter av redusert vannføring på isforhold vil variere fra vassdrag til vassdrag. En markert økt grunnvannsinnstrømning vil gi elver som er isfrie eller delvis dekket. Mest vanlig er denne effekten på Vestlandet (eksempler er nevnt under temperaturavsnittet), men også langs østlandselver, som Glomma i Storelvdalen, er isen svekket langs land etter overføringen av vann til Rendalen.



**Fig. 6.** Altaelva. En stor del av Sautsosonen er synlig på bildet. Foto: A. M. Tvede

I andre elver vil redusert vannføring føre til raskere islegging pga. en raskere nedkjøling. Lavere vannstand fører imidlertid ofte til at isdekket blir mindre sammenhengende, fordi det blir mer stein som stikker opp. Dette kan være en ulempe dersom elva brukes til vinterferdsel. Redusert vårflom fører igjen til en forsinket isløsning om våren. I de aller fleste elver med redusert vannføring er nok endringene av isforholdene likevel vurdert til å være av mindre betydning.

I elver med økt vintervannføring er hovedregelen et mer ustabil isdekke eller fravær av is der vannhastigheten er stor og/eller hvor vinterklimaet er mildt. Her kommer også

effekten av magasin vann fra ovenforliggende kraftverk sterkt inn.

Ved vannhastigheter over ca. 0,6 m/s er det vanskelig å få dannet et islag på overflaten. Dersom vanntemperaturen går ned i 0 °C og vannhastigheten er over 0,6 m/s, vil det ofte dannes sarr. Sarr er små iskrystaller som flyter i vannstrømmen og indikerer at vannet er litt «underkjølt», noen 1/100-dels grader under frysepunktet. Sarr kan feste seg til elvebunnen, på stein eller til installasjoner i elveleiet (f.eks. varegrinder i kraftverksinntak). På denne måten kan det bygge seg opp isdammer. Slike isdammer vil stuve opp vannet og kan forårsake lokale oversvømmelser og isbrann på dyrka





**Fig. 7.** Altaelva ovenfor Sautsovannet. Ulik grad av isdekning. Foto fra Statkrafts webkamera. Montasjen er fra Pytte Asvall (2005).

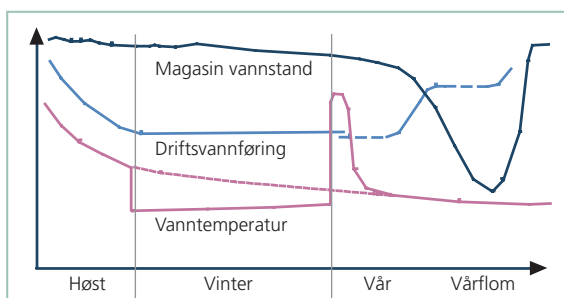
mark. Etter en periode bryter ofte isdammene sammen og det kan da utløses en vinterisgang i elva, men som oftest finner vannstrømmen etterhvert passasjer under isdammene.

Slike isproblemer i elver med økt vintervannføring finnes i mange regulerte elver på Østlandet, i Trøndelag og i Nord-Norge. I de aller fleste av disse elvene er isproblemene løst ved å bygge elvekraftverk på de fallstrekningene som forårsaket sarrdannelsen, eller ved å kjøre kraftverkene slik at det oppnås et stabilt isdekke før vintervannføringen økes. Tendensen mot mildere vintre har også bidratt til at hyppigheten av isproblemer har avtatt.

Altaelva er et eksempel på hvordan isforhold har endret seg etter en regulering, og hvor en til en viss grad har klart å styre islegging og isløsningen. Etter igangkjøringen av Alta kraftverk i 1987 forsvant isen på en strekning av Altaelva fra kraftverket og 5–6 km nedover (Sautsosonen), se fig. 6. Årsaken til dette var litt varmere vann fra Virdnejavrimagasinet og ca. 50 % økning i vintervannføringen. Videre nedover vassdraget var det fortsatt et stabilt isdekke, men noe svekket og lengre råker. Alta kraftverk har et midlertidig manøvreringsreglement og vassdragsmyndighetene har bedt Statkraft om å prøve ut muligheter som gir mer is i Sautsosonen. Dette av hensyn til lakseungenes vinteroverlevelse.

Vintrene 2002–05 har Statkraft endret bruken av vannet i Virdnejavrimagasinet. Tidligere ble magasin vannet tappet fra det nedre inntaket i dammen, på ca. 80 m dyp. Dette medførte en vanntemperatur på ca 0,6 °C midtvinters. Ved å benytte det øvre inntaket på ca. 10 meters dyp og samtidig redusere vannføringen i desember/januar, ble vanntemperaturen senket til ca. 0,3 °C. Dette ga igjen grunnlaget for mer islegging på elva i Sautsosonen når lufttemperaturen lå under –10 °C noen dager. Et problem var at alle vintrene etter 2002 har vært mildere enn normalt, og kuldeperiodene har sjeldent vart lenge. Den «nye» isen i Sautsosonen har derfor vist seg å være ustabil, se ellers fig. 7 og 8 (Pytte Asvall 2005).

Eksempler på andre kraftutbygginger hvor vannføringen bevisst manipuleres for å få til ønskete isforhold, er i Glomma mellom Aursunden og Alvdal og i Otta. Problemene her er knyttet til faren for å utløse vinterisganger og medfølgende oversvømmelser og skader på eiendommer. I Arendalsvassdraget er det brukt lenser over elva for å få til en raskere islegging. Dette for å forhindre sarrdannelsen på inntaksristene i kraftverk nedstrøms. Også i nyere reguleringer som Orkla, har regulanten måttet tilpasse driftsvannføringen til isforholdene for å unngå uheldige situasjoner nedover i vassdraget.



**Fig. 8.** Alta kraftverk. Prinsippsskisse for sammenheng mellom bruk av inntak og størrelse av driftsvannføring for variasjoner i driftsvannets temperatur. Tynn stiplet linje for vanntemperatur indikerer temperatur ved bruk av nedre inntak hele vinteren. Stiplet linje for driftsvannføring indikerer at tidspunktet for endring må tilpasses de hydrologiske forhold hvert enkelt år (fra Pytte Asvall 2005).

	Nedre inntak	Øvre inntak	Nedre inntak
<b>Magasin vannstand</b>	Nær fullt magasin.	Gradvis avtagende til en må bytte til nedre inntak pga. fare for meddriving av luft.	Raskere avtagende vannstand når en har nådd LRV i hovedmagasinet.
<b>Vann-temperatur</b>	Tømming av varmemagasin i delmagasinet.	Kaldt vann tappes fra øvre inntak. Fra tilnærmet isotermt til gradvis varmere vann på bunnen av delmagasinet.	Brå temperaturøkning som gradvis avtar når varmemagasinet i delmagasinet tømmes. Nærmer seg temperaturutviklingen en ville hatt med kun bruk av nedre inntak (striplet rød).
<b>Driftsvannføring</b>	Jevnt synkende.	Stabil. Ingen økning.	Etter noe tid en økning tilpasset aggregatstørrelse (i dag 33 m <sup>3</sup> /s). Videre økning opp mot vårflommen.

## Litteratur

- Bryn K.Ø., Rognerud B. & Aars Ø. 1986. Grunnvann. Vassdragsregulerings virkning på naturmiljøet. *Norsk Hydrologisk Komité*.
- Colleuille H., Dimakis P. & Wong W.K. 2005. Elv og grunnvann. Sluttrapport. Oppsummering og anbefalinger. *Rapport Norges vassdrags- og energidirektorat Miljøbasert vannføring 8-2005*. 41 s.
- Jensen C.S. & Tvede A.M. 2003. Laks, ørret og vanntemperatur i Suldalslågen. *Suldalslågen - miljørapport 21*, Statkraft.
- Kvambekk Å.S. 2004. Vanntemperaturen i Suldalslågen. Simuleringer av uregulert tilstand i 1931–2002 og ulike skisseforslag til nytt vannføringsregime *Suldalslågen - miljørapport 31*, Statkraft.
- Magnell J.P., Sandsbråten K. & Kvambekk Å.S. 2004. Hydrologiske forhold i Suldalsvassdraget. Sluttrapport prøvereglement. *Suldalslågen - miljørapport 38*. Statkraft.
- NTNF 1989. Minstevannføringer. Redaktør T. Ziegler. *MVU-rapport A12*, 3 deler.
- Pytte Asvall, R. 2005. Altautbyggingen. Vanntemperatur og isforhold ved bruk av øvre inntak om vinteren. *Oppdragsrapport A 21-2005*. Norges vassdrags- og energidirektorat.
- Pytte Asvall, R. & Tvede A.M. 1994. Water temperature regimes in Norwegian rivers. *Nordic Hydrological Conference 1994. NHP-Report 34*: 131-139.
- Sægrov H. 2005. Fiskeundersøkingar i Aurland og Flåm, årsrapport for 2004. *Rådgivende Biologer as, Rapport 785*.
- Tvede A.M. 1996. Vanntemperaturen i Suldalslågen 1962–1995. *Lakseforsterkingsprosjektet i Suldalslågen fase II. Rapport 23*.

# Sedimenttransport og bunns substrat

Tharan Fergus  
Jim Bogen





Vassdragene utgjør store transportsystemer for sedimenter som tilføres fra forskjellige kilder i nedbørfeltene. Elveløpenes utforming og de fysiske forhold er tilpasset den rådende sedimenttransport og vannføring. I norske vassdrag tilføres det oftest materiale fra bratte sidevassdrag til en hovedelv med et slakere fall.

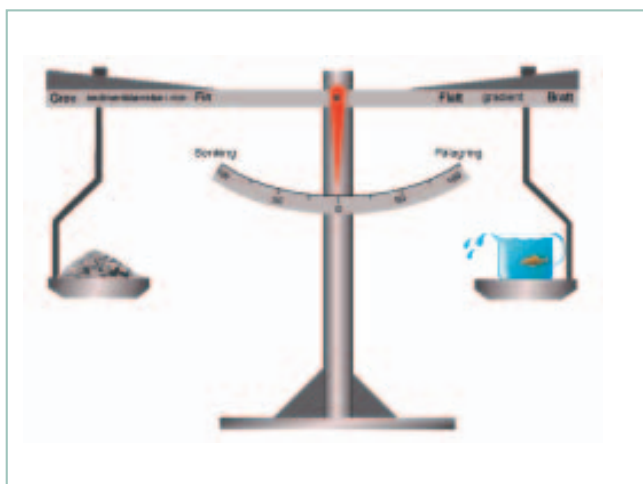
Sedimenttransportsystemet i en elv består av erosjon, transport og sedimentasjon av partikler, fra leirpartikler til store steiner. Variasjon i elveløpets form over tid er et resultat av disse prosesser, og elver eroderer bunn og banker og transporterer sediment som en respons til flommer (Gilvear & Bravard 1996). I Norge er vassdragene ofte svært sammensatte. Bratte strekninger med bergterskler og fast fjell eller grovkornet morene i elveløpet, skifter med strekninger hvor elveløpet er utformet i løsmasser som er avsatt av elven selv.

Sedimenttransporten deles inn i suspensjonstransport med leire, silt og sand som transporteres svevende i vannmassene, og bunn-

transport som består av grus og stein som ruller eller glir langs bunnen. Løsmassene rives løs, avsettes, eroderes på nytt og transporteres i en dynamisk, men diskontinuerlig prosess. Denne prosessen er med på å utforme elveløpets fysiske miljø, og drivkraften er vannføringen og tilførselen av løsmasser (fig. 1).

Elver som domineres av suspensjonstransport har bratte kanter og er typisk smale og meanderende. Det suspenderte materialet avsettes på elvesletta og i stillestående vann. Elver som domineres av bunntransport er typisk brede med flere løp og uregelmessig meanderende, og det bunntransporterte materialet avsettes i elveløpet og på midt- og sidebanker.

Endring i vannføringen og/eller tilførsel av løsmasser som følge av en regulering, vil påvirke leveområdet eller habitatet til dyr og planter. Virkningen på elvas fysiske miljø vil variere med dammens størrelse, bruksområde, plassering og fysiske rammebetingelser, men generelt kan det ventes endringer både oppstrøms og nedstrøms dammen (Knighton 1998). Endringer i sedimenttilførsel og vannføring gir imidlertid sjelden en umiddelbar respons, men initierer en endring eller serie med endringer som kan foregå over et langt tidsrom (Petts 1984, Brooks 1992). Når hovedelven får redusert transportkapasitet på grunn av redusert vannføring, vil sedimentene hope seg opp slik at elveløpet heves. Selv om sedimenttilførselen er av moderat størrelsesorden, kan habitatene likevel forandres ved at det grove bunnsubstratet etter hvert overlages av sand.



**Fig. 1.** En forenklet modell av sammenhengen mellom vannføring og gradient på den ene siden og sedimenttilførsel og sedimentstørrelse på den andre siden, og løpets mulige utvikling ved en endring i vannføring og/eller sedimenttilførsel (modifisert etter Rosgen 1996). Grafikk: R. Stubrud

## Reguleringsregimer og virkninger

Stor variasjon i sedimentkilder, sedimenter i løpet og løpsformer, kombinert med ulike reguleringsregimer, medfører at det blir mange ulike virkninger av regulering på sedimenttransport og elveløp. De mest vanlige konse-

kvensene av regulering er redusert vannføring og redusert frekvens og størrelse på flommer. Spesielt overføringer gjør at lange strekninger kan ha kraftig redusert vannføring hele året. De senere års effektkjøring (se kap.1) medfører til dels store, men kortvarige variasjoner i vannføring og vannstand, både i magasiner og i elveløpet nedstrøms kraftverket.

Inntil 1980-tallet var det få studier i Norge med kvantitative målinger av vassdragsreguleringenes virkning på erosjon og sedimenttransport i norske vassdrag. For å kunne forutsi konsekvenser av tiltak og inngrep på erosjonsprosesser og sedimentkilder, ble et nasjonalt måleprogram for sedimenttransport iverksatt av NVE i 1987–1988 (Bogen 1986, 1988). Virkninger av regulering på erosjonsprosesser i Norge er i de senere år viet langt større oppmerksomhet, både i FoU-prosjekter og konsekvensutredninger. Bogen (1993), Fergus & Bogen (1998) har også gitt sammenstillinger av kunnskap om virkninger av inngrep på sedimenttransport i Norge.

Ofte øker erosjonen og sedimentkonsentrasjonen under anleggsperioden, som resultat av masseforflytninger, veibygging o.l., inngrep som ikke nødvendigvis er knyttet til vassdraget. Når kraftverket settes i drift er også erosjonen stor i de første årene, men avtar etter hvert. Langtidsvirkningen av regulering på erosjon og sedimenttransport i vassdrag kan i hovedsak deles opp i:

1. virkninger som er knyttet til erosjon i magasiner og inntaksdammer
2. virkninger av endret vannføring som resultat av overføringer.

### **Virksomheter av reguleringsmagasiner**

Erosjon og utrasninger som følge av nedsatt stabilitet i sedimentene på grunn av endret vannstand i reguleringsmagasiner, kan øke sedimentkonsentrasjoner i elveløpet nedstrøms magasinet. Korbøl (1975) har registrert 46 maga-

siner med betydelig erosjon, og erosjonsskader i senkede vann og innsjøer Norge er beskrevet av Nielsen (1977) og Bogen (1989, 1993). I forbindelse med igangsettelsen av Svartisen kraftverk ble det observert kraftig blakking og stor sedimenttilførsel til Nordfjorden og Holandsfjorden i samband med nedtappingen av hovedmagasinet Storglomvatn (Bogen *et al.* 1996). Sedimenttransporten under de første årene av kraftverkets drift (1995 og 1996) var på rundt 30 000 t/år. Etter hvert har transporten avtatt til under 8000 t/år, men det har blitt en permanent økning i sedimentkonsentrasjonen i Nordfjorden.

Erosjon under anleggsfasen er ofte langt større enn under driftsperioden. Målinger av sedimenttransporten i Vetlefjordelva viste at suspensjonstransporten steg fra under 500 t/år under naturlige forhold til over 90 000 t/år under anleggsperioden, i sammenheng med at materialet fra tunneldriften ble tippet i elva. Under bygging av Jostedalsanlegget økte suspensjonskonsentrasjonene betydelig i sammenheng med nedtapping av Styggevanmsmagasinet når dammen ble bygd (Bogen 1993). I Dokka ble det også målt en svært høy suspensjonstransport på 12 000–13 000 tonn pr. år under anleggsperioden. Etter at reguleringen trådte i kraft ble transporten redusert til å variere mellom 2 000–3 000 tonn/år ved innløpet i Randsfjorden.

Reguleringsmagasin virker som sedimentasjonsbasseng, og reduserer på den måten sedimenttransporten til elva nedstrøms (Galay 1983, Williams & Wolmann 1984, Knighton 1998). Opptil 95 % av suspensjonstransporten og all bunntransporten blir for eksempel holdt tilbake av dammer i Ebro i Spania (Vericat & Batalla 2005). Redusert tilførsel av sedimenter fører til en økning av transportkapasiteten til vannet nedstrøms dammen, som igjen kan føre til en senking av løpet og en utvasking av fine sedimenter fra løpet (Williams & Wolman

1984). Senking av løpet nedstrøms dammer, som en følge av redusert tilførsel av sediment, har vært rapportert i mange deler av verden (se Petts 1984 og Fergus & Bogen 1998 for en oversikt). Senking av løpet kan igjen føre til endringer i elvas økologi og skade på broer og annen infrastruktur langs elva (Kondolf 1993). Galay (1983) gir en god oversikt over årsakene til og prosessene i forbindelse med senking av elveløp. Utviklingen av vegetasjon langs løpet som følge av redusert vannføring vil også påvirke løpets stabilitet (Gurnell 1995), og kan hindre sideveis erosjon og forsterke senkingen (Marston *et al.* 1995).

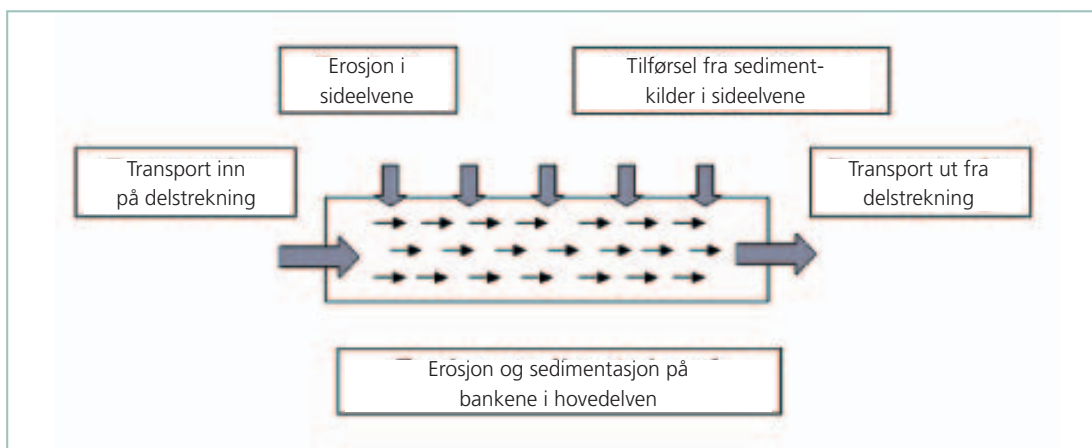
I norske vassdrag er elvebunnen oftest skjermet av et dekklag av grove steinfraksjoner, slik at det ikke forekommer noen betydelig senkning av elveløpene. Redusert tilførsel av sedimenter kan likevel føre til utvasking av sand og grusfraksjoner, og føre til endringer i substratets sammensetning.

I Norge er det rapportert om senkingen av elveløpet i Gaula på grunn av grusuttak (Dahl og Tesaker 1992). Dette ødela flomforbygninger og førte til en forringelse av vannkvaliteten,

fordi elven gravde seg ned i underliggende leire. I Surna antyder vannlinjeberegninger en senking av elveløpet i snitt på 0,78 m som følge av regulering. Det synes også som om løpet er blitt rettere og mer innsnevret. Det er mulig at forbygningsarbeider og grusuttak er en medvirkende årsak (Svelle 2003, Alfredsen *et al.* 2004).

### Virkninger av endret vannføring

Redusert størrelse og frekvens av flommer reduserer vannets transportkapasitet, spesielt for det groveste bunnmaterialet. Pålagring med påfølgende heving av løpet er konsekvensen hvis tilførselen av sedimenter overstiger vannets transportkapasitet. Dette er observert i regulerte vassdrag i en rekke land, også i Norge (se Petts 1984, Fergus & Bogen 1998, Svantesvold 1980, Fergus 1993, 1997, Grundt 1996). Sedimentkilder kan være uregulerte sideløp (Everitt 1993, Fergus 1993, Church 1995), sedimenter erodert fra elveløpet umiddelbart nedstrøms magasinene (Andrews 1986), og sediment erodert fra sideløp som følge av senket erosjonsbasis (Beidenharn 1983) (fig. 2).



**Fig. 2.** Skjematiske figur som illustrerer hvordan en elvestrekning får tilførsel av materiale fra sideelver og fra sedimentkilder oppstrøms i hovedløpet (fra Bogen *et al.* 2004).



Ukonsolidert sand i Suldalslågen nedstrøms Tjøstheimånas utløp i 1996 (fra Bogen & Bønsnes 2004).

Konsekvensen er et mer stabilt bunnsubstrat og vegetasjonsinnvandring på elvebanker (Svantesvold 1980, Fremstad 1985, Gurnell *et al.* 1990, Erlandsen 1991, Odland 1993, Everitt 1993, Fergus 1993, Bævre 1995, Carter Johnson 1997). Vegetasjon bidrar til å stabilisere bunnsedimentene ytterligere og fange finmateriale (Petts 1984).

Ulla-Førre utbyggingen i Rogaland førte til redusert vannføring og fravær av store flommer i Suldalslågen, og transportkapasiteten til elva er nå ikke tilstrekkelig stor til å transportere steinfraksjoner over lengre avstander (Bogen & Bønsnes 2004, Bogen *et al.* 2004). Steinfraksjoner som tilføres fra sideelvene vil derfor sedimentere permanent. De tidligere alluviale

strekningene er nå redusert til å være stabile med immobilt materiale. Bare sandfraksjonene er i bevegelse. Den reduserte transportkapasiteten fører til en viss opphopning, slik at stadig større deler av dypålen blir overlågt av sand. Sanden bindes av mosevegetasjon, som øker de kritiske erosjonsnivåene og forsterker innfangingen av sand.

Dette har konsekvenser for fiskehabitatet og produksjonen av laks i vassdraget. Pålagring i løpet vil på sikt føre til en økning i gradient, slik at tilførte sedimenter kan transporteres gjennom løpet med de reduserte vannføringer. Løpet vil på sikt teoretisk oppnå en ny likevekt



**Fig. 3.** Materialstrømningsmodell som illustrerer hvordan forskjellige aktiviteter i vassdraget påvirker sedimenttilførselen til hovedløpet i et vassdrag.



mellom sedimenttilførsel og erosjon. En slik likevekt ble muligens oppnådd i Fortunvassdraget (Fergus 1997). Det ble observert at gradienten hadde økt mellom 1973 og 1989, og at den årlige pålagringen hadde avtatt mellom 1989 og 1995 i forhold til perioden fra 1973.

Under naturlige forhold har klima og hydrologisk regime avgjørende betydning for hvordan

sedimentene beveger seg gjennom vassdragene. Det er imidlertid ikke bare vassdragsreguleringer som påvirker materialstrømmen i vassdragene (fig. 3). Den er et resultat av alle aktiviteter i vassdraget, som for eksempel jordbruksvirksomhet, skogsdrift og anleggsvirksomhet. Erosjonsvern og grusuttak vil kunne redusere sedimenttilførselen fra slike aktiviteter, og derved begrense effektene av endret manøvrering.

## Litteratur

- Alfredsen, K., Svelle, K., Bævre, I. & Halleraker, J.H. 2004. Altered habitat conditions caused by longterm changes in hydromorphology in a Norwegian regulated river. *I: Aquatic Habitats: Analysis & Restoration. Proceedings Fifth International Symposium on Ecohydraulics, IAHR, Madrid 2004.* s. 262-267.
- Andrews, E.D. 1986. Downstream effects of Flaming Gorge Reservoir on the Green River, Colorado and Utah. *Geological Society of America Bulletin 97:* 1012-1023.
- Beidenharn, D.S. 1983. Channel response on the Little Tallahatchie River downstream of Sardis Dam. *I: C.M. Elliot (red.), River Meandering, ASCE Special Publication.* s. 500-509.
- Bogen, J. 1986. Erosjonsprosesser og sedimenttransport i norske vassdrag. Utredning av forvaltningsansvar, faglig status og forskningsbehov. *Rapport Norsk Hydrologisk Komité 20/86.* 109 s.
- Bogen, J. 1988. A monitoring programme of sediment transport in Norwegian rivers. *Sediment Budgets. IAHS publications 174:* 149-159.
- Bogen, J. 1989. Glacial sediment production and development of hydro-electric power in glacierized areas. *Annals of Glaciology 13:* 6-11.
- Bogen, J. 1993. Fluviale prosesser. *I: Faugli, P. E, Erlandsen, A. H. & Eikenæs, O. (red). Inngrep i vassdrag; konsekvenser og tiltak – en kunnskapsoppsummering, Norges vassdrags- og energidirektorat, Publikasjon 13.* s. 96-124.
- Bogen, J. & Bønsnes, T.E. (2004). Sedimenttransport og substratforhold i Suldalslågen, sluttrapport 1998–2003, Suldalslågen – *Miljørapport 39. Statkraft SF, Oslo.*
- Bogen, J., Bønsnes, T.E., Elster, M. & Olsen, H.C. 1996. Erosjon i Storglomvatn – Magasinet, Svartisen kraftverk. *Norges vassdrags- og energidirektorat, Rapport 37.*
- Bogen, J., Bremnes, T., Bønsnes, T., Heggenes, J., Johansen, S.W. & Saltveit, S.J., 2004. Fiskehabitat i Suldalslågen: et studium av sedimentasjonsdynamikk, begroing, habitattilbud og habitatbruk hos fisk, Sluttrapport. Suldalslågen – *Miljørapport 46. Statkraft SF, Oslo.*
- Brookes, A. 1992. River Channel Change. *I: Calow, I.P. & Petts, G.E. (red.). The Rivers Handbook.* Blackwell, Oxford.
- Bævre, I. 1995. Trollheimen-reguleringens innvirkning på elveløp og hydrologi i Surna på strekningen Bulu-Harang. *Norges vassdrags- og energidirektorat, Rapport 21.* s. 39.
- Carter Johnson, W. 1997. Equilibrium response of riparian vegetation to flow regulation in the Platte River, Nebraska. *Regulated Rivers: Research & Management 13:* 403-415.
- Church, M., 1995. Geomorphic response to river-flow regulation: case studies and time scales. *Regulated Rivers: Research & Management 11:* 3-22.
- Dahl, T.E. & Tesaker E. 1992. Monitoring the effect of gravel mining on the morphology of Gaula rivers *I: Erosion and sediment transport monitoring programmes in river basins, poster contribution at IAHS/NVE – symposium in Oslo, Norway, August 1992.* s. 54–57.
- Erlandsen, A. 1991. Etterundersøkelser i Skjoma – rydding av elvekantvegetasjon i flomløp. *I: Kroken, A. & Faugli, P.E. (red.) Etterundersøkelser i Skjoma. Norges vassdrags- og energidirektorat, Publikasjon 14.*
- Everitt, B. 1993. Channel responses to declining flow on the Rio Grande between Ft. Quitman and Presido, Texas. *Geomorphology 6:* 225-242.
- Fergus, T. 1993. Geomorphological adjustments of the channel after river regulation for hydropower in the Fortun, Sogn and Fjordane, Norway. *Rapportserie: Hydrologi, Universitetet i Oslo,* 75 s.
- Fergus, T. 1997. Geomorphological response of a river regulated for hydropower: River Fortun, Norway. *Regulated Rivers: Research & Management. 13:* 449-461.
- Fergus, T. & Bogen, J. 1998. Bunntransport i vassdrag, en gjennomgang av internasjonal litteratur. *Norges vassdrags- og energidirektorat, Rapport 4.*



- Fremstad, E. 1985. Flerbruksplan for vassdrag i Gudbrandsdalen. Botaniske undersøkelser 1. Invertering av flommarkene langs Lågen. *Økoforsk rapport*. 1985, 3. 184 s.
- Galay, V. J. 1983. Causes of river bed degradation. *Water Resources Research* 19: 1057-1090.
- Gilvear, D. & Bravard, J.-P. 1996. Geomorphology of temperate rivers. I: Petts, G.E. & Amoros, C. (red.) *Fluvial Hydrosystems*. Chapman & Hall, London. s. 68-97.
- Grundt, Ø. 1996. *Koppangsøyene i Glomma. En fluvial-geomorfologisk undersøkelse med vekt på perioden etter Rendalen overføringen i 1971*. Hovedoppgave, Geografisk institutt, Universitetet i Oslo, 77 s.
- Gurnell, A.M. 1995. Vegetation along river corridors: Hydrogeomorphological interactions. I: *Changing River Channels* (red. A.M. Gurnell & G.E. Petts), Wiley, Chichester. s. 237-260.
- Gurnell, A.M., Clark, M.J. & Hill, C.T. 1990. The geomorphological impact of modified river discharge and sediment transport regimes downstream of hydropower scheme meltwater intake structures. I: *Hydrology in Mountainous Regions II - Artificial Reservoirs; Water and Slopes, IAHS Publ. 194*. s.165-170.
- Knighton, D. 1998. *Fluvial forms and processes: a new perspective*. Arnold. London. 383 s.
- Kondolf, G.M. & Swanson M.L. 1993. Channel adjustments to reservoir construction and gravel extraction along Stony Creek, California. *Environmental Geology* 21: 256-269.
- Korbøl, B., 1975. En undersøkelse omkring utrasinger og erosjon i senkede vann og innsjøer i Norge. *Norges Geotekniske Institutt, rapport 53601-1*. 119 s.
- Marston, R.A., Girel, J., Pautou, G., Piegay, H., Bravard, P. & Arneson, C., 1995. Channel metamorphosis, floodplain disturbance, and vegetation development: Ain River, France. *Geomorphology* 13: 121-131.
- Nielsen, S.A. 1977. Erosjonsforhold ved Gjevilvatnet, *Oppdal Samlerapport 1974-77. STF60 A 77063 NHL*. 36 s.
- Odland, A. 1993. Flora og vegetasjon. I: Faugli, P.E., Erlandsen, A.H. & Eikenæs, O. (red.) *Inngrep i vassdrag: konsekvenser og tiltak - en kunnskapsoppsummering, Norges vassdrags- og energidirektorat, Publikasjon 13*. s. 153-176.
- Petts, G.E. 1984. *Impounded Rivers*. Wiley, Chichester. 326 s.
- Rosgen, D. 1996. *Applied River Morphology*. Wildland Hydrology. Pagosa Springs, Colorado.
- Svantesvold, A. 1980. *Virkninger av reguleringen i Halvingdalselva*. Hovedoppgave ved Geografisk institutt, Universitetet i Oslo.
- Svelle, K. 2003. *Fysisk habitat for fisk i Surna mellom Trollheim kraftverk og samløp Rinna, Rindal*. Diplomoppgave ved Institutt for vann og miljøteknikk, NTNU.
- Vericat, D. & Battalla, R.J. 2005 Sediment transport in a highly regulated fluvial system during two consecutive floods (lower Ebro River, NE Iberian Peninsula). *Earth Surface Processes and Landforms* 30: 385-402.
- Williams G.P. & Wolman M.G. 1984. Downstream effects of dams on alluvial rivers. *US Geological Survey Professional Paper 1286*, 83 s.

# Vannkvalitet

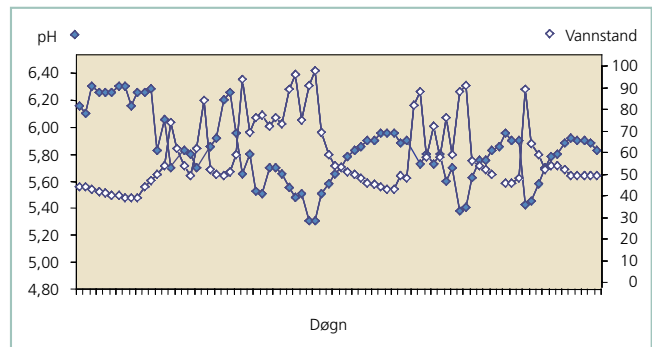
Antonio B. S. Poléo



Typisk for mange vassdrag i Norge er relativt store variasjoner og fluktuasjoner i vannføringen gjennom året (se kap. 1). I forbindelse med nedbør og flom kan disse endringene være raske og omfattende, spesielt på Vestlandet. Dette gir store fluktuasjoner i andre abiotiske faktorer, blant annet vannkvalitet (fig. 1). Med vannkvalitet menes den kjemiske sammensetningen av vannet, slik som innhold av ulike salter og organiske stoffer. Disse tilføres gjennom forvitring av berggrunnen og utvasking av løsmasser i nedbørfeltet, samt gjennom nedbryting av organisk materiale i nedbørfeltet eller selve vassdraget.

Geologien i nedbørfeltet spiller derfor en avgjørende rolle for vannkvaliteten i et vassdrag, både når det gjelder tilførsel av næringssalter, og når det gjelder omfanget av den biologiske produksjonen i nedbørfeltet forøvrig. Store deler av Norge, spesielt Vestlandet og Sørlandet, domineres av grunnfjell med tungt forvitterte bergarter, først og fremst gneis og granitt, som gir en avrenning som er fattig på elektrolytter og har liten bufferevne. Andre steder finner vi imidlertid bergarter som forvittrer lett og kan bidra til et høyere innhold av elektrolytter i avrenningsvannet. De nederste delene av vassdragene ligger under den marine grensen, hvor det er forekomster av løsmasser og marin leire med rikt innhold av salter.

Vannkvaliteten er viktig for livsgrunnlaget og produksjonen av vannlevende organismer, og er således avgjørende for økosystemet og det biologiske mangfoldet i et vassdrag. Ulike vannkvaliteter kan gi opphav til helt forskjellige økosystemer og biologisk mangfold. På den ene siden er det vannkvaliteten som bestemmer tilgangen på næringssalter og andre livsviktige sporstoffer. På den andre siden kan vannkvaliteten, gjennom tilstedeværelsen av kjemiske forurensende stoffer, begrense livskvaliteten og muligheten for mange organismer til å leve et bestemt sted. Stoffer som forurenser kan



**Fig. 1.** Variasjoner i vannstand og pH i en sidebakk til Suldalslågen, Rogaland. Grafene viser hvordan vannkvaliteten i form av pH varierer i takt med vannstanden. Ved nedbør øker vannstanden i bekken og responsen på økt avrenning fra nedbørfeltet er at pH synker. Sure episoder som dette kan være skadelige for fisk og bunndyr fordi konsentrasjonen av giftig aluminium også kan øke under episodene. Konsekvensene av slike episoder er avhengige av frekvensen og varigheten av episodene.

komme fra mange ulike kilder, som industri, landbruk, langtransportert forurensning eller kloakk. Knyttet til reguleringer av vassdrag og endringer i vannføring, er det kanskje forurensning fra landbruket i form av tilsig fra gjødsling og kalking av jorder sammen med langtransportert forurensning (først og fremst sur nedbør), som har størst relevans. Vi har imidlertid gode eksempler på elver hvor forurensning fra industri og gruvedrift også er viktig. Forurensningen fra landbruket er som regel størst langs de nedre delene av elvene hvor jordbruksområdene ligger tette, mens sur nedbør påvirker hele nedbørfeltet.

Et viktig fenomen i Norge er at vannkvaliteten kan variere relativt mye innen et vassdrag, noe som først og fremst skyldes de geologiske forholdene. Vannkvaliteten varierer dessuten mye gjennom året, fordi varierende avrenning fra nedbørfeltet i forbindelse med flommer og tørkeperioder fører til varierende utvasking av organiske og uorganiske stoffer fra jord og løsmasser. Dette har gjort at økosystemene i elvene er tilpasset relativt ustabile forhold når

det gjelder vannkvalitet. Organismene tåler derfor ganske store variasjoner i mange av de naturlige vannkjemiske komponentene. Med samme argumentasjon kan vi dermed si at disse økosystemene er sårbare for faktorer som reduserer eller fjerner denne naturlige variasjonen.

## Regulering og forurensning

Reguleringer fører til endrede vannføringsregimer, enten kvantitativt eller kvalitativt eller begge deler. Fraføringer av deler av et nedbørfelt vil redusere den årlige vannføringen i et vassdrag og fjerne eller redusere størrelsen på flommer. Dette kan bidra til å redusere de naturlige variasjonene i vannkvalitet som økosystemet er tilpasset. Ved overføringer av vann vil derimot den årlige vannføringen øke, og den opprinnelige vannkvaliteten kan endres dersom det blandes vann av ulike kvaliteter eller ved at vannet får endret oppholdstid.

En reduksjon av vannføring vil ganske åpenbart kunne få konsekvenser for vassdraget som resipient. Utslipp fra husholdning, jordbruk eller industri vil gi et relativt større bidrag av uønskede vannkjemiske komponenter enn før regulering, og dermed i sterkere grad enn før bli en trussel mot livet i elven. Virkningene blir hovedsakelig de samme som ved økt utslipp. I nedbørfeltet til Orkla har det fra gammel tid vært utstrakt gruvevirksomhet. Sideelven Øya har tilrenning fra de nedlagte kobbergrovne på Kvikne, og redusert vannføring har ført til kritiske konsentrasjoner av tungmetaller for fisk i elvevannet (Hvidsten *et al.* 2004). Her kan det innvendes at det bør prioriteres å redusere og helst eliminere forurensninger, uavhengig av om et vassdrag skal reguleres eller ikke. Overføringer av vann kan imidlertid også ha positive effekter på forurensningssituasjonen. Lenger nede på den lakseførende strekningen i Orkla, var det tidligere slik at sigevann med

høyt innhold av kobber fra Løkken gruver skapte kritiske forhold for fisk ved lave vannføringer (uregulert) (Hvidsten *et al.* 2004). Her har reguleringen bidratt med en jevnt høy vannføring som har redusert problemene med tungmetaller i denne delen av vassdraget (Hvidsten *et al.* 2004). De fleste vassdrag har imidlertid antropogene tilførsler av komponenter som påvirker vannkvaliteten, og disse vil kunne få større betydning for økosystemet dersom den fortynnende effekten av rent elvevann reduseres gjennom redusert vannføring. Overføring av næringsrikt vann fra tett befolkede områder til områder med mindre forurensning vil også kunne gi negative effekter. Dette skjedde da Rena kraftverk kom i drift og vann fra Glomma ble overført til den mer næringsfattige Storsjøen i Rendalen. Dette ga seg utslag i økt vekst av alger i Storsjøen, et problem som heldigvis har bedret seg etter at det har blitt bygget renseanlegg langs Glomma (Kjellberg 1986).

## Regulering og forsurening

I tillegg til at den årlige vannføringen endres og det blir færre og mindre flommer, kan også det relative bidraget til vannføringen fra den regulerte og den uregulerte delen av vassdragets nedbørfelt endres. Dette kan få konsekvenser for vannkvaliteten dersom de forskjellige delene av nedbørfeltet bidrar med vann av ulik kvalitet. Et godt eksempel på dette er Suldalsvassdraget i Rogaland, der nedbørfeltet til Suldalsvatn med utløpselven Suldalslågen har vært gjenstand for omfattende regulering (Kaasa *et al.* 1998). For det første overføres betydelige mengder ionefattig og relativt surt vann til Suldalsvatn fra fjellområdene sydøst for Suldal, og for det andre fraføres store mengder vann fra selve Suldalsvatn, med det resultat at den totale vannføringen i Suldalslågen er redusert og at vår- og høstflommer er nærmest fjernet (Kaasa *et al.* 1998).

Suldalsvassdraget ligger i et område av landet som har vært påvirket av sur nedbør i lang tid. I tillegg til å få tilført vann fra Suldalsvatn, får Suldalslågen tilført vann fra et uregulert nedbørfelt langs selve elven. Reduksjonen i den totale vannføringen og bortfallet av vår- og høstflommer på grunn av reguleringen, har ført til at det relative bidraget fra Suldalsvatn og fra det uregulerte nedbørfeltet til Suldalslågen har endret seg. I dag bidrar det uregulerte feltet i perioder med betydelig mer vann relativt sett enn tidligere (Kvambekk 1996, Kaasa *et al.* 1998). Vannet fra det uregulerte nedbørfeltet er svakt surt og inneholder noe aluminium (Al) som kan være giftig for fisk og andre organismer (Blakar *et al.* 2004, Poléo 2004). Det sure ionefattige vannet som overføres til Suldalsvatn inneholder lite aluminium, men har svært liten bufferevne (Blakar & Digernes 1993, Blakar & Haaland 2004). Konsekvensene av alle disse faktorene er at det i perioder med kraftig nedbør eller snøsmelting vil bli et større bidrag av surt vann, ofte med et betydelig innhold av aluminium, fra det uregulerte nedbørfeltet til Suldalslågen, enn fra Suldalsvatn. Samtidig vil vannet fra Suldalsvatn ha mindre evne til å bufre det sure Al-holdige vannet fra det uregulerte nedbørfeltet (Blakar & Haaland 2002). Disse faktorene har gitt tydelig målbare effekter på vannkvaliteten i Suldalslågen (Blakar 1995, Blakar & Haaland 2002). Vassdraget har derfor blitt grundig undersøkt for å finne ut om endringen av vannkvaliteten som følge av reguleringene har hatt konsekvenser for elven som økosystem (Blakar *et al.* 2004, Jensen *et al.* 2004, Poléo 2004, Saltveit & Bremnes 2004). Selv om resultatene fra denne forskningen ikke har gitt entydige svar når det gjelder Suldalslågen, er det neppe tvil om at endringer i vannkvalitet av denne typen kan ha konsekvenser for livet i et vassdrag.

I et annet regulert vassdrag på Vestlandet, Eksingedalsvassdraget i Hordaland, mener

man at redusert vannføring har gitt økte problemer med forsuring. Konsekvensene for elven som økosystem er vurdert å være betydelige (Barlaup *et al.* 2003, Gabrielsen & Barlaup 2005). Oppdemming av Nesevatn og føring av vann utenom elveløpet frem til Myster kraftverk, har ført til at vannkvaliteten i deler av elven Ekso har blitt forverret (Barlaup *et al.* 2003). Dette skyldes at Ekso tilføres surt Al-holdig vann fra sidevassdragene nedenfor Nesevatn. Sidevassdragene har en pH på godt under 6,0, mens pH i vannet fra Nesevatn har ligget på 6,2. Tilbakeføring av vann fra kraftverket gjør at den nederste delen av Ekso har bedre vannkvalitet. Etter reguleringen sank fangstene av laks i Ekso betydelig, og dette ble satt i sammenheng med den reduserte vannkvaliteten (Barlaup *et al.* 2003).

Otra i Aust-Agder er et annet eksempel på et vassdrag hvor man mener at redusert vannføring har gitt økte problemer med forsuring. I øvre deler av vassdraget har utbyggingen av Hekni kraftverk medført redusert vannføring over en strekning på ca. 10 km langs Otra (Gravem *et al.* 2003). Også her bidrar elver fra uregulerte sidefelt med surt Al-holdig vann, som har ført til en dårligere vannkvalitet på den regulerte strekningen. I likhet med Suldalslågen er det imidlertid uklart hva konsekvensene har vært for Otra som økosystem, men det er relativt lave tettheter av fisk på den berørte strekningen (Gravem *et al.* 2003).

Det finnes altså mange eksempler hvor problemet med vannkvalitet og forsuring blir påvirket av reguleringer gjennom tilføringer og fraføringer av vann og endrede vannføringer. Imidlertid er det ikke slik at alle elver som ligger i områder som er påvirket av forsuring påvirkes negativt i forbindelse med reguleringer. I Årdalsvassdraget i Rogaland ser det ut til at fraføring av betydelige mengder surt ionefattig vann fra vassdragets nedbørfelt har hatt en positiv effekt på vannkvaliteten. Mye



tyder på at dette også har virket positivt på bestandene av fisk (Gravem *et al.* 2000). Det er altså ingen tvil om at mange reguleringer kan ha effekter på økosystemet gjennom å føre til endret vannkvalitet. Imidlertid kan slike effekter kan være svært forskjellige avhengig av hvordan vassdraget er regulert og hvordan vannkvaliteten påvirkes av andre faktorer som forurensning. Det er ofte slik at vannkvalitet og endringer av denne er lite påaktet når

miljøkonsekvenser ved en utbygging skal vurderes, eller når et manøvreringsreglement for et regulert vassdrag skal fastsettes. Det er derfor viktig å være mer bevisst på hva vannkvaliteten og eventuelle endringer av denne betyr for livsgrunnlaget for organismene i et vassdrag. Dette bør bli et sentralt punkt i enhver utredning av miljøkonsekvenser i forbindelse med vassdragsreguleringer.

## Litteratur

- Barlaup, B.T., Bjercknes, V., Gabrielsen, S.E., Raddum, G. & Skoglund, H. 2003. Effektene av Myster kraftverk på bestandene av laks og sjøaure i Ekso. *Universitetet i Bergen. LFI-rapport*. 121 s.
- Blakar, I.A. 1995. Vannkvaliteten i Ulla-Førre og Suldalsområdet i perioden 1990-93. *LFS-Rapport 21*. 49 s.
- Blakar, I.A. & Digernes, I. 1993. Vannkvalitet i Suldalsområdet. Årsrapport 1992. *FUS-Prosjektet*. 40 s.
- Blakar, I.A. & Haaland, S. 2002. Vannkvaliteten i Røldal-Suldal og Ulla-Førre området, 2001. *Suldalslågen Miljørapport 15*. 92 s.
- Blakar, I.A. & Haaland, S. 2004. Vannkvaliteten i Suldalsvassdraget med på aluminium. Årsrapport for 2002. *Suldalslågen Miljørapport 25*. 26 s.
- Blakar, I.A., Haaland, S. & Bjørtuft, S.K. 2004. Vannkvalitet i Suldalsvassdraget med vekt på Ulla-Førre-reguleringa. *Suldalslågen Miljørapport 40*. 77 s.
- Gabrielsen, S.E. & Barlaup, B. 2005. Eksingevassdraget. Fisk. I: Kalking i vann og vassdrag. Effektkontroll av større prosjekter 2004. *Direktoratet for naturforvaltning Notat 2005-2*. s. 222-226.
- Gravem, F.R., Jensen, C.S. & Poléo, A.B.S. 2000. Ferskvannøkologiske undersøkelser i Årdalsvassdraget 1997-1999. *Statkraft Engineering, Rapport 2000/38*. 74 s.
- Gravem, F., Vethe, A., Poléo, A.B.S. & Magnell, J.P. 2003. Fiskebiologiske og vannkjemiske undersøkelser i Otra ved Hekni. Årsrapport 2002. *Statkraft Grøner, Rapport N9013G-01-2003*. 32 s.
- Hvidsten, N.A., Johnsen, B.O., Jensen A.J., Fiske, P., Ugedal, O., Thorstad, E.B., Jensås, J.G., Bakke, Ø. & Forseth, T. 2004. Orkla – et nasjonalt referansevassdrag for studier av bestandsregulerende faktorer hos laks. Samlerapport for perioden 1979 – 2002. *NINA Fagrapport 079*. 160 s.
- Jensen, C.S., Gravem, F., Schjolden, J. & Poléo, A.B.S. 2004. Fisketetthet og betydning av vannkvalitet i sidebekker til Suldalslågen. *Sluttrapport 1998-2003. Suldalslågen Miljørapport 44*. 66 s.
- Kaasa, H., Eie, J.A., Erlandsen, A.H., Faugli, P.E., L'Abée-Lund, J.H., Sandøy, S. & Moe, B. 1998. Sluttrapport 1990-1997. Resultater og konklusjoner. *LFS-Rapport 49*. 82 s.
- Kjellberg, G. 1986. Undersøkelse av Rena med Storsjøen 1983-86: Sluttrapport. *Statlig program for forurensningsovervåking. Rapport 290/87*. 89 s.
- Kvambekk, Å.S. 1996. Blandingsforholdene i Suldalslågen mellom surt og «nøytralt» vann. *LFS-Rapport 24*. 32 s.
- Poléo, A.B.S. 2004. Sluttrapport – Vannkvalitet og fisk i Suldalsvassdraget. *Suldalslågen Miljørapport 45*. 62 s.
- Saltveit, S.J. & Bremnes, T. 2004. Effekter på bunndyr og fisk av ulike vannføringsregimer i Suldalslågen. Sluttrapport. *Suldalslågen Miljørapport 42*. 156 s.

# Vegetasjon

## Effekter av vannføringsendringer på vannkantvegetasjonen

Arvid Odland



## Økologiske forhold og vegetasjon langs elvebredder

Da kantvegetasjonen langs elver og bekker er svært viktig for produksjon av bunndyr og fisk (se kap. 1), er det viktig med kunnskap om hvordan kantvegetasjonen påvirkes av endringer i vannføring. Langs en elv vil det være en avgrenset sone langs land som direkte berøres av elvestrengen. Denne kalles gjerne elvebredden, strandsonen eller littoralsonen, og defineres vanligvis som beltet eller sonen langs vassdragene som ligger mellom regulær høy- og lavvannstand (tab. 1). Over littoralsonen ligger den epilittorale sonen som sjelden oversvømmes, men som likevel påvirkes av elva, først og fremst gjennom grunnvannspeilet. Artene som vokser her kan være svært tørketålede, for eksempel furu, lyng- og lavararter. I den sublittorale sonen som aldri tørregges, finner vi de ekte vannplantene – de som formerer seg under vann, for eksempel brasmegras, tusenblad og tjønngras.

Littoralsonen påvirkes i varierende grad av vannet. Det blir derfor store forskjeller i vegetasjonsdekket fra nederst til øverst i elvebredden. Det er derfor vanlig å dele littoralsonen

ytterligere inn i soner, se tab. 1. Den øvre geolittoralsonen karakteriseres gjerne ved tett skog og kratt av bjørk, gråor, hegg og selje. Under disse kan grønnvier, svartvier, ørevier, trollhegg, rips, tindved og klåved danne tette kratt. I fjellet er lappvier, ullvier og sølvvier mest vanlige, og i Øst-Norge finnes også mer sjeldne arter som doggpil og mandelpil. Under buskene kan høgstauder, grasarter og bregner danne frodige og artsrike samfunn. Slike skoger kalles gjerne flommarksskoger fordi de settes under vann ved stor vannføring. Flommer har stor økologisk betydning fordi de ofte avsetter både organisk og uorganisk materiale. Flommarksskogene vil ofte ha høy produksjon på grunn av god tilgang på vann og næringsstoffer. I den midtre geolittoralsonen kan det også finnes et tre- og busksjikt, men det er vierarter som dominerer. Fra midtre geolittoralsonen og ned i hydrolittoralsonen dominerer de karakteristiske vannkantplantene (helofyttene), som kan ha røttene under vann hele året. Eksempler på slike er våre vanligste «vannplanter», som elvesnelle, flaskestarr, sennegras og takrør. I nedre geolittoral- og hydrolittoral sone (som sjelden eller aldri tørregges) er det vanlig å finne en del små planter (pusleplanter),

**Tab. 1.** Sonering i strandsonen langs elver og innsjøer (modifisert etter Nilsson 1999). Skillet mellom epilittoralsonen og littoralsonen går ved regulær høyvannstand. Skillet mellom geolittoralsonen og hydrolittoralsonen går ved regulær lavvannstand om sommeren, og skillet mellom sublittoralsonen og hydrolittoralsonen går ved ekstrem lavvannstand.

Sonering			Karakteristiske arter
Epilittoral			Blåbær, fugletelg, linnea, stri kråkefot
Littoral	Geolittoral	Øvre	Skogrørkvein, tre- og vierarter
		Midtre	Strandrør, tre- og vierarter, klåved
		Nedre	Flaskestarr, stolpestarr, blåtopp, evjesoleie
	Hydrolittoral		Sylblad, evjesoleie, evjebloomarter
Sublittoral			Tusenblad, tjønnaksarter, botnegras, brasmegras

for eksempel botnegras, sylblad, evjesoleie, evjebrodd og evjebloomarter. I perioder med liten vannføring står de på tørt land, og da benytter de sjansen til å blomstre, men store deler av året står de neddykket.

Littoralsonen har en mye større økologisk betydning i landskapet enn hva det totale areal tilsier. Den har ofte høy biodiversitet og fungerer som grense og korridor der det skjer energiutveksling og biotiske interaksjoner mellom terrestriske og akvatiske økosystem (Gregory *et al.* 1991, Ward *et al.* 1999, Renöfält 2004). Littoralsonen er et eksempel på det som i økologien kalles økotoner. Økotoner karakteriseres ved store økologiske og botaniske (biologiske) gradienter over relativt små avstander.

Viktige miljøfaktorer for etableringen og den karakteristiske sammensetningen av kantvegetasjonen er det naturlige hydrologiske regimet, vanntemperatur, substrat og næringsforhold. På grunn av de hydrologiske prosesser er vegetasjonen i littoralsonen svært dynamisk. Her finnes plantesamfunn i ulike stadier i sin utvikling etter siste større erosjon, fra pionersamfunn og til samfunn som har kommet langt i sin utvikling som en moden skog. Spesielt har pionersamfunnene stor verdi fordi det er i disse at sjeldne eller trua arter ofte finnes, da det her er lysåpent og lite konkurranse.

Vannføringen bestemmer hvor lenge elvebreddene blir satt under vann samt høyden på grunnvannet. Elva vil derfor i stor grad påvirke vegetasjonen langt innover «tørt land». Høy vannføring og flom er de viktigste miljøfaktorene når det gjelder utforming og vedlikehold av den karakteristiske vegetasjonen i elvenære partier. Det er dokumentert klare sammenhenger mellom flommenes størrelse, utbredelse og varighet og sammensetningen av kantvegetasjonen (Townsend 2001). Spesiell stor betydning har varigheten av oversvømmelsen, fordi den hindrer etablering av treaktige vekster.



Fosserøyk kan gi opphav til spesiell vassdragsnær vegetasjon.  
Foto: A. Haugum

Planter med spesielle tilpasninger kan ha røttene permanent under vann (helofytter), mens andre tåler maksimalt 30 dagers oversvømming uten å «drukne».

Arter og plantesamfunn i og langs vassdrag vil derfor fordele seg langs en gradient i vanndybde og varighet av neddykking. Middelvannføringen i juni har stor betydning for artenes fordeling i gradienten fra vann til vannkant. Fra en beregnet vannføringskurve for en elv eller innsjø som skal reguleres, vil konsekvensen av reguleringen



på vegetasjonen kunne forutsis basert på verdi for voksested (høyde) for en del plantesamfunn i relasjon til sommervannstanden (Odland 1997, Odland & del Moral 2002, Bøyum 2004).

Det er også store forskjeller mellom ulike plantearter når det gjelder deres evne til å kunne vokse under ulike vannhastigheter. Noen arter synes å kreve rennende vann, mens andre ikke tåler for sterk vannhastighet (Sirjola 1969).

Det viktigste for strømtoleranse er at de har et velutviklet rhizom- og/eller rotsystem og skudd som er myke og føyelige. Det er ingen karplanter som kan vokse under så sterke vannhastigheter som enkelte mosearter. Elvesnelle som er en av våre vanligste vannplanter, tåler bare vannhastigheter opp til ca. 40 cm/s før skuddene brekker (Sirjola 1969). Disse sammenhengene indikerer at diversiteten i vassdrag vil øke dersom hastigheten reduseres.

## Effekter av endret vannføring på flora og vegetasjon

Et naturlig hydrologisk regime er nødvendig for å bevare den naturlige etablerte littoralsonen (Renöfält 2004). Endring av det hydrologiske regime vil forskyve likevekten som er etablert, og dermed betinge økologiske endringer. Viktige hydrologiske endringer som vil påvirke arter og utformingen av kantvegetasjonen vil være (se også kap. 1):

1. Endringer av frekvens og varighet av tørrleggingsperiode og oversvømmelsesperiode (Toner & Keddy 1997).
2. Endringer i vannhastighet påvirker erosjon, sedimenttransport, sedimentasjon og styrken på den direkte mekaniske effekten på plantene (Sirjola 1969).
3. Fosser som danner fosserøyk reduseres eller forsvinner (Odland *et al.* 1991).
4. Endringer i grunnvannsnivået (Colleuille *et al.* 2004).

Slike endringer i vannføring vil umiddelbart initiere vegetasjonsmessige endringer, kalt «sekundære suksesjoner». Et karakteristisk trekk ved de fleste sekundære suksesjonene er at det blir ganske store vegetasjonsmessige endringer like etter et inngrep. Med tiden vil vegetasjonen stabiliseres i likevekt med de nye (Odland & del Moral 2002). I motsetning til primære suksesjoner som starter på substrat totalt uten organisk materiale, starter de sekundære suksesjonene der det allerede finnes vegetasjon og jordsmonn med en større eller mindre mengde diasporer. De sekundære suksesjonene kan være «oppbyggende», det vil si at det i utgangspunktet nesten ikke fantes vegetasjon i området (for eksempel en eksponert elvebredde) eller de kan være «nedbyggende», det vil si at artene som vokste der ikke var tilpasset de nye økologiske forholdene. Planter knyttet til lokaliteter med flom vil for eksempel gradvis kunne forsvinne, enten på grunn av mangel på vann/fuktighet eller fordi de blir utkonkurrert av andre arter.

Den tiden det vil ta for å utvikle en ny kantvegetasjon som likner den opprinnelige, vil avhenge av substrat, vanntilgang, tilgang på diasporer og inngrepets natur. På Myrkdalsdeltaet ble tette, 2–2,5 m høye vierkratt (selje og svartvier) og starrbelter etablert i den nye geolittoralsonen etter ca. 5 år (Odland & del Moral 2002). Vierkrattene hadde sitt optimum ca. 50 cm over normal junivannstand, mens selje og bjørk bare fantes på høyere nivåer. Ny elvesnellevegetasjon var imidlertid ikke utviklet selv etter 13 år de fleste stedene. Små, lyskrevende konkurransesvake arter som etablerte et tett vegetasjonsdekke like etter reguleringen, forsvant etter få år.

En senket vannstand kombinert med flomdempning, vil ofte medføre en redusert utbredelse av vannkantvegetasjonen og økt utbredelse av treaktige vekster. På Myrkdalsdeltaet ble utstrekningen av elvesnelle- og starrbeltet



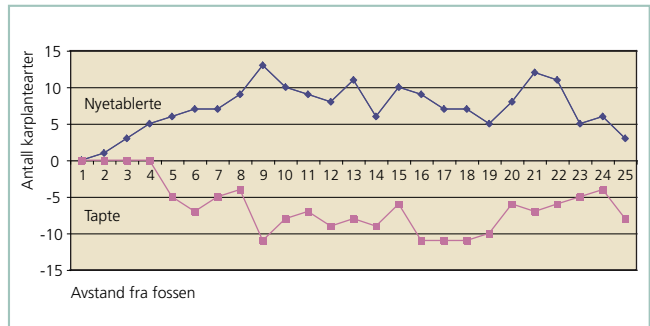
enkelte steder redusert fra ca. 200 m til 30 m (Odland & del Moral 2002) og på Rekvesøyane ved Vangsvatnet, Voss, ble vierbeltet flyttet ca. 100 m nedover i den eksponerte littoralsonen, der substratet var gunstig. Dette indikerer at senkninger og flomdemperinger generelt medfører at utbredelsen av de åpne, busk- og trebare delene av littoralsonen reduseres sterkt.

Det kan ta lang tid før den opprinnelige vegetasjonen forsvinner helt, selv om inngrepet er omfattende. På Myrkdalsdeltaet var det fortsatt rester etter elvesnelle- og sennegrasbeltene 15 år etter reguleringen, og i Aurland fantes sjeldne moser i fosselokalitetene 20 år etter reguleringen, men deres vitalitet og utbredelse var redusert.

### Endringer i biodiversitet

Siden Rio-konferansen i 1992 har det i naturforvaltningen vært stort fokus på betydningen av å bevare «biodiversiteten» i et område. «Biodiversitet» har vært definert på mange ulike måter, men ofte kvantifiseres den som antall arter innen et visst område (se kap. 2). Begrepet har både en kvantitativ og en kvalitativ side. I og med at det er definert et sett med «rødlistearter», vil det legges mer vekt på slike enn det totale artsantallet. Dersom det blir foretatt et inngrep, vil det medføre endringer i artsantallet, både på kort og lang sikt. Det er små forskjeller i antall karplantearter mellom regulerte og uregulerte elver (Jansson *et al.* 2000) og det er bare i ekstreme tilfeller at planter forsvinner helt. Tap av arter skjer først og fremst dersom substratet innenfor den nye littoralsonen ikke er gunstig.

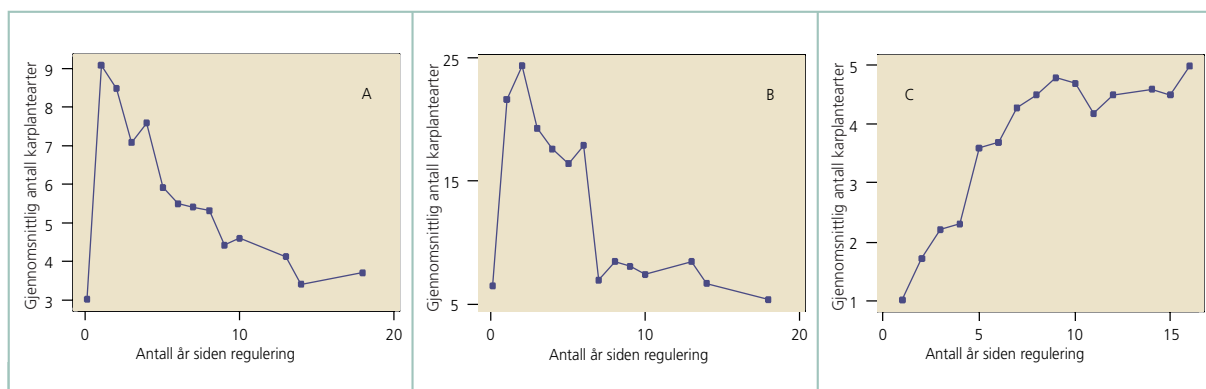
Arter som vokser på steder påvirket av fosseøyk er spesielt utsatt for uttørring. Dersom fossen blir borte eller sterkt redusert, vil det heller ikke finnes nye aktuelle voksesteder i nærheten. Reguleringen av Aurlandselva medførte sterkt redusert tilførsel av fosseøyk, noe som resulterte i store floristiske endringer.



**Fig. 1.** Endringer i antall arter karplanter som en følge av en regulering av Aurlandselva, basert på analyser av 25 prøveflater før og ca. 20 år etter regulering. Prøveflatene ligger langs en linje i ulik avstand fra en større foss, 860 moh., som før reguleringen var sterkt påvirket av fosseøyk (data basert på Odland *et al.* 1991).

Mengden fuktighetskrevede moser (rødmessingmose, blodnøkkemose, palmemose, bekkelundmose) og fjellplanter (bekkesildre, stjernesildre, fjellstjerneblom, kildemjølke) gikk sterkt tilbake. Antallet av mer tørketålende arter økte (f.eks. smyle, sauesvingel, sølvbunke, fjelltistel, tyrihjelms) (fig. 1). Størst endring skjedde i lavfloraen, der spesielt reinlavarter økte i antall og mengde. For Aurlandselva totalt ble det registrert et økt antall arter karplanter etter reguleringen (Odland 1990, Odland *et al.* 1991).

Vannstanden på Bygddeltaet i nordenden av Myrkdalsvatnet, Voss ble i 1987 senket med 1,4 m, og i tillegg ble utløpet av vannet utvidet slik at flommene skulle reduseres. Senkningen medførte at den opprinnelige littoralvegetasjonen ble «hengende» over det nye vannstands-nivået, og brede belter med sedimenter ble eksponert. Senkning initierte sekundære suksesjoner, med påfølgende store endringer i antall karplanter. Endringene var størst de første årene, men artsantallet hadde stabilisert seg etter 13 år. For elvesnelle og den opprinnelige sennegrasvegetasjonen var det også store endringer de første årene (fig. 2 B og C). Artsantallet hadde stabilisert seg etter 7–8 år på



**Fig. 2.** Endringer i gjennomsnittlig antall karplantearter innen 0,5 m<sup>2</sup> store prøveflater i den opprinnelige littoralsonen etter senkningen av Myrkdalsvatnet. A viser utviklingen på eksponerte sedimenter, B utviklingen i den opprinnelige elvenesnelle-vegetasjonen og C endringer i den opprinnelige sennegras-vegetasjonen (etter Odland & del Moral 2002, Odland 2002).

en ny, stabil littoralsoner. Der er imidlertid ikke påvist at noen nye arter har kommet inn eller har forsvunnet som en følge av denne reguleringen.

Undersøkelsene viser at det i deler av littoralsonen kan skje store variasjoner etter et reguleringsinngrep, men at en stabilisering og utvikling av ny vegetasjon i balanse med de nye hydrologiske forholdene vil kunne skje relativt raskt, dersom substratet i den nye littoralsonen er gunstig.

For å kunne si noe om sammenhenger mellom påvirkninger mellom arts mangfold og økologiske faktorer, er det utviklet en del generelle modeller. To av disse har generell interesse for å belyse og forklare sammenhenger mellom variasjon i arts mangfold i kantvegetasjonen langs vassdrag og effekter av vannføringsendringer.

«The intermediate disturbance theory» går ut på at den høyeste diversiteten generelt sett er knyttet til lokaliteter/naturtyper der det skjer en moderat forstyrrelse betinget av vannføring (Ward *et al.* 1999, Renöfält 2004). Både lite forstyrrelse (lite erosjon) og stor forstyrrelse (ekstreme flommer) vil kunne være ugunstig og

redusere biodiversiteten. Arter viser ulik grad av toleranse overfor forstyrrelse. Generelt vil små, ettårige arter ha stor toleranse, mens større og dominerende arter mindre. I vassdrag der det naturlig skjer en moderat forstyrrelse langs elveløpene, er arts mangfoldet derfor relativt høyt. Når forholdene blir for stabile, vil konkurransen øke på grunn av at større arter vil bli svært dominerende (Wassen *et al.* 2002). I enkelte tilfeller kan det være vanskelig å finne direkte sammenhenger mellom forstyrrelse og arts mangfold, fordi andre faktorer kan være mer avgjørende.

«The habitat heterogeneity theory» går ut på at arts mangfoldet i stor grad bestemmes av hvor stor variasjon det er i utvalget av habitater langs et elveløp (fig. 3). Mye benyttede parametere er utvalg av substrattyper, kornstørrelser og vertikal utstrekning av littoralsonen. Habitatdiversiteten (se også kap. 1) langs elveløpet vil i stor grad henge sammen med variasjonen i vannføringen. Mindre variasjon vil en finne i kanten av elver med jevnt liten vannføring. Ekstremt lite variasjon finnes i tradisjonelt utforma, forbygde og kanaliserte elver. Flommene vil indirekte øke habitat heterogeniteten, og være en forutsetning for naturlig biodiversitet (fig. 3) (se også kap. 2).

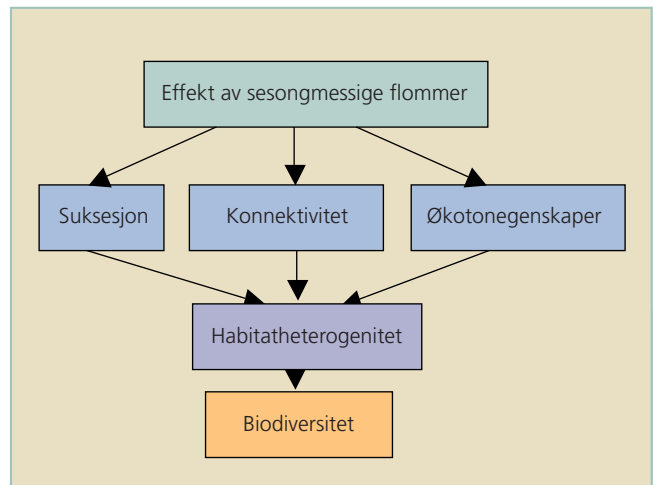
## Vannføring og spredning

Vassdragene fungerer som spredningsmedium for levende og dødt organisk materiale over lange strekninger. Det transporterte materialet påvirker vassdragenes kantvegetasjon der det avsettes. Vannføringens størrelse, og spesielt flommer, har betydning når det gjelder å «fange opp og transportere» materiale. Terskler og dammer fungerer som fangdammer.

Planters spredningsenhet kalles gjerne generelt for diasporer, og de kan enten være frø, en spore eller en vegetativ del av en plante som under gunstige forhold kan vokse opp til et nytt individ. Vassdragene har også stor betydning for spredning av disse og spredning er viktig for sammensetningen av kantvegetasjonen (Jansson *et al.* 2000, Renöfält 2004). I vassdragsnære områder i lavlandet finnes ofte fjellplanter langt nedenfor deres normale utbredelsesområde. I ethvert jordsmonn vil det ligge store mengder med sporer og frø (en såkalt spore- eller frøbank) som kan spire dersom forholdene blir gunstige. Redusert vannføring og bygging av dammer eller terskler vil fragmentere elveløpet og påvirke den naturlige spredningen av diasporer langs vassdraget. Med en viss minstevannføring vil det bli en spredning av diasporer, og dette kan gi grunnlag for en svært artsrik flommarksvegetasjon (Odland 1990). I regulerte elver er det en større andel av vindspredte arter sammenliknet med uregulerte elver (Jansson *et al.* 2000).

## Ulike effekter på ulike typer vassdrag og vegetasjonstyper

I Norge er det store variasjoner i «vassdragstype» på grunn av varierende geografisk beliggenhet, hydrologi og økologiske forhold, og stor variasjon i utformingen av elvekantvegetasjonen. Ytterpunktene vil være isbrepåvirkete vassdrag i nord eller i fjellet og stilleflytende meanderende vassdrag i lavlandet i Sør-Norge. De vegetasjonsmessige effektene av en regulering vil derfor være forskjellige. Noen generelle



**Fig. 3.** Forenkla diagram som illustrerer betydningen av et varierende hydrologisk regime, spesielt flommer. Flommene påvirker, eller er en forutsetning for at suksesjoner, økotonegenskaper, konnektivitet (grad av interaksjoner gjennom økotoner) holdes ved like. Disse er igjen en forutsetning for å bevare utvalget av habitater og dermed biodiversiteten i elvenære biotoper (etter Ward *et al.* 1999).

konsekvenser av redusert vannføring kan forutsettes, men om disse er positive eller negative kan diskuteres:

- Vassdrag med stor vannhastighet har generelt sparsom elvekantvegetasjon grunnet erosjon, og vil få økt sedimentering, en tettere og mer artsrik kantvegetasjon og vekst av skog/kratt i elveløpet.
- Vassdrag med deltaer, flommarker og flommarksskoger har flom som en betingelse for å beholde sin dynamiske karakter, og vil i mange tilfeller endre karakter. Både nasjonalt og internasjonalt er de fleste flommarkene i dag mer eller mindre påvirket av reguleringer og de som er upåvirkete har derfor stor verdi.
- Vassdrag med større fosser får redusert diversitet i utvalg av arter og naturtyper knyttet til spraysoner.
- Brepåvirka vassdrag med aktive sandursletter vil få mer stabile forhold og vil i meget stor grad endre karakter.

## Litteratur

- Bøyum, T. 2004. *Vegetasjonsendringer innan Rekvesøyane naturreservat etter senkinga av Vangsvatnet i Voss kommune. Vurdering av skjøtselstiltak*. Cand. Scient. oppgåve, Univ. i Tromsø.
- Colleuille, H., Wong, W.K. & Dimakis, P. 2004. Elv og grunnvann. Analyse av interaksjoner mellom et grunnvannsmagasin og Glomma på Rena, Hedmark (002.Z). Norges vassdrags- og energidirektorat, *Rapport Miljøbasert vannføring 3-2004*. 115 s.
- Gregory, S.V., Swanson, F.J., McKee, W.A. & Cummins, K.W. 1991. An ecosystem perspective of riparian zones. *BioScience* 41: 540-551.
- Jansson, R., Nilsson, C., Dynesius, M. & Andersson, E. 2000. Effects of river regulation on river-margin vegetation: a comparison of eight boreal rivers. *Ecological Applications* 10: 203-224.
- Nilsson, C. 1999. Rivers and streams. – *Acta Phytogeographica Suecica* 84: 135-148.
- Odland, A. 1997. Development of vegetation in created wetlands in western Norway. *Aquatic Botany* 59: 45-62.
- Odland, A. 1990. Endringer i flora og vegetasjon som følge av vannkraftutbyggingen i Aurlandsdalen. *NINA Forskningsrapport* 15: 1-76.
- Odland, A. 2002. Patterns in the secondary succession of a *Carex vesicaria* L. wetland following a permanent drawdown. *Aquatic Botany* 74: 233-244. Permanent drawdown. Myrkdalen Lake, Norway. *Ecography* 162: 185-198.
- Odland, A., Birks, H.H., Botnen, A., Tønsberg, T. & Vevle, O. 1991. Vegetation change in the spray zone of a waterfall following river-regulation in Aurland, Western Norway. *Regulated Rivers: Research and Management* 6: 147-162.
- Odland, A. & del Moral, R. 2002. Thirteen years of wetland vegetation succession following a permanent drawdown, Myrkdalen Lake, Norway. *Ecography* 162: 185-198.
- Renöfält, B.M. 2004. *Vegetation patterns and processes in riparian landscapes*. Doctoral dissertation, Umeå University.
- Sirjola, E. 1969. Aquatic vegetation of the river Teuronjoki, south Finland, and its relation to water velocity. *Annales Botanici Fennici* 6: 68-75.
- Toner, M. & Keddy, P. 1997. River hydrology and riparian wetlands: A predictive model for ecological assembly. *Ecological applications* 7: 236-246.
- Townsend, P.A. 2001. Relationships between vegetation patterns and hydroperiod on the Roanoke River floodplain, North Carolina. *Plant Ecology* 156: 43-58.
- Ward, J.V., Tockner, K. & Schiemer, F. 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems: Ecotones and connectivity. *Regulated rivers: Research and Management* 15: 125-139.
- Wassen, M.J., Peeters, W.H.M. & Venterink, H.O. 2003. Patterns in vegetation, hydrology, and nutrient availability in an undisturbed river floodplain in Poland. *Plant Ecology* 165: 27-43.



Problemvækst av krypsiv nedstrøms Håverstad Kraftverk i Mandalselva i 2002. Foto: E. Vegge

## Effekter av vannføringsendringer på vannvegetasjonen

Stein W. Johansen

### Generelt om vannvegetasjon

Vannvegetasjon er alger, moser og karplanter som lever hele eller det meste av sitt liv nede i vannet, og som tåler ingen eller lite tørrlegging. Vannføringsendringer påvirker flere viktige økologiske faktorer som er helt avgjørende for utbredelse og vekst av vannvegetasjonen. De viktigste faktorene er vannstandsvariasjoner (grad av tørrlegging) som påvirker sonasjonen, strømhastighet (hurtigstrømmende – sakteflytende) som påvirker substratets utforming, sammensetning (kornfordeling, habitat) og næringsopptak. Effekter av vannføringsendringer

på vannvegetasjonen vil i stor grad handle om endringer i mangfold (antall arter) og mengdeforhold (biomasse, dekningsgrad) mellom arter innenfor elementene alger, moser og karplanter.

### Alger

Algene omfatter flere forskjellige klasser som blågrønnalger (Cyanobakterier), grønnalger, rødalger, gullalger og kiselalger. Sett i forhold til biologisk mangfold utgjør algene den klart største andelen av vannvegetasjonen i forhold til moser og karplanter. Algene spenner fra encellede mikroskopiske usynlige belegg til



makroskopisk synlige elementer, som tepper av trådformede grønnalger (flere meter lange), eller dusker av rødalger og gullalger (10–15 cm lange). Algene koloniserer steinsubstrat eller kan vokse på andre alger og vegetasjonselementer, fortrinnsvis moser. De har næringsopptak direkte fra vannfasen og de ulike artene er tilpasset en vid gradient av strømhastigheter.

### Moser

De fleste mosene er avhengig av steinsubstrat for å etablere seg og vokse, og finnes derfor sjelden på finsubstrat. Stabiliteten i substratet er av den grunn ofte avgjørende for graden av moseetablering i vassdragene. Mosene har egne festeorganer som kun har festefunksjon og ingen funksjon i forhold til næringsopptak. Næringsopptak foregår gjennom bladene. Sett i forhold til habitat for bunndyr og fisk, finnes det to hovedtyper mosesamfunn i vassdragene våre. Elvemose-samfunnet som ofte består av dusker (opp til 1,5 meter lange), dominert av bladmoseslekten *Fontinalis*, og ulike typer av levermose-samfunn som er mer kortvokst og mer pute- og teppedannende, som bekketvebladmose (*Scapania undulata*), mattehutre (*Marsupella emarginata*) og elvetrappemose (*Nardia compressa*).

### Karplanter

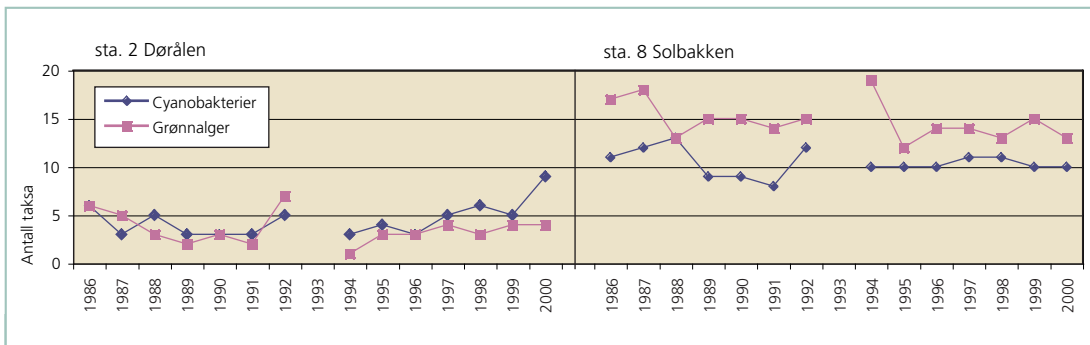
Karplanter er planter med røtter som festeorgan, og er derfor avhengig av fint substrat for å kunne etablere seg og vokse. Fint substrat er i denne sammenheng leire, sand og grus i stilleflytende partier i vassdragsstrengen, men karplanter kan også etablere seg på tepper av mose som har filtrert ut sand og finmateriale. Røttene får i slike tilfeller godt feste, og plantene kan vokse over mosedekket og skjule det helt. Karplantene har næringsopptak gjennom røtter og/eller blader, noe som varierer mellom de ulike arter. Eksempel på karplanter som kan danne store forekomster er krypsiv (*Juncus bulbosus*), flotgras (*Sparganium angustifolium*) og klovasshår (*Callitriche hamulata*).

## Vannvegetasjon i upåvirkede referansevassdrag

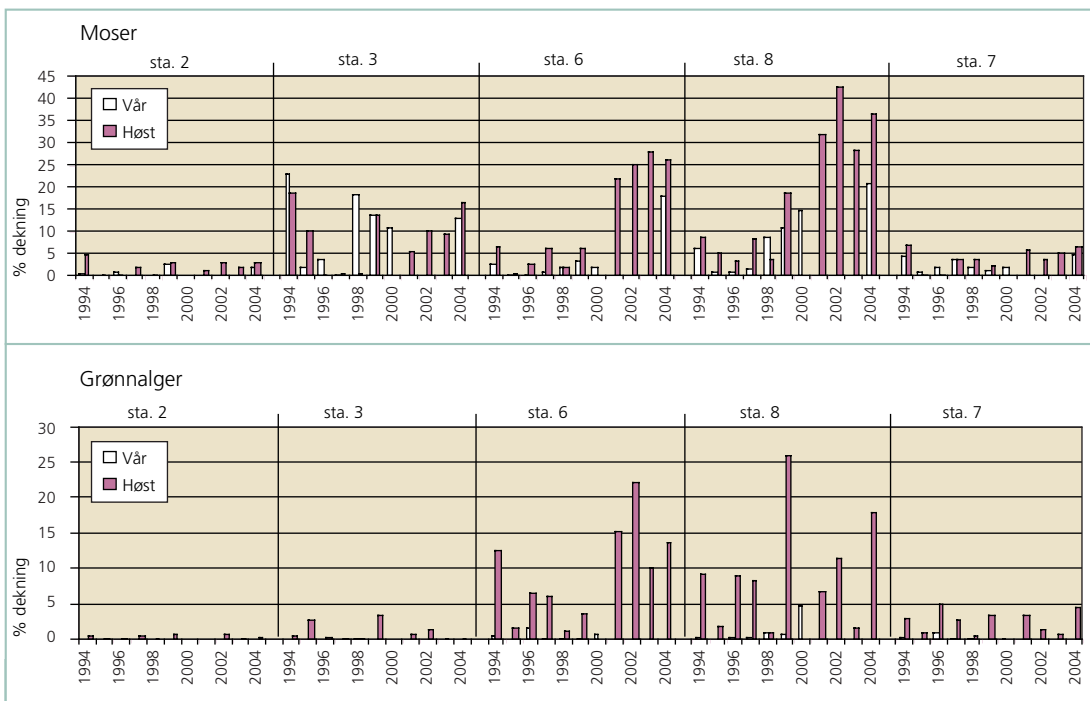
I Norge har det til nå vært lite interesse for å studere vannvegetasjon i naturlige upåvirkede vassdrag over tid, som referanse til bl.a. reguleringspåvirkede vassdrag. Det er derfor begrenset med informasjon om naturlig år til år variasjon. To vassdrag, Atnavassdraget i Hedmark/Oppland og Vikedalsvassdraget i Rogaland, er med i programmet «Overvåking av biologisk mangfold i ferskvann; Nasjonalt nettverk av elver og innsjøer» (Lindstrøm *et al.* 2002), mens det i forbindelse med effektkontroll av større kalkingsprosjekter er etablert et fåtall referansestasjoner i noen vassdrag som Tovdalsvassdraget og Mandalsvassdraget (Lindstrøm *et al.* 2004a, DN 2004).

I Atnavassdraget er det funnet en markert økning i mangfold av begroingsalger fra øverst (1150 moh.) til nederst (380 moh.) i vassdraget. Økningen er størst for grønnalgene, som i snitt har 8 ganger høyere mangfold på nedre stasjon enn på øvre (fig. 1). Artsmangfoldet har stor stabilitet fra år til år, men med tydelig sesongvariasjon vår og høst. Det er derfor etablert en referanse som kan brukes i andre vassdrag innen samme naturgeografiske regioner og med liknende hydrologiske forhold (Lindstrøm *et al.* 2002, 2004b). Selv om grønnalgedekningen har markert variasjon fra år til år, er variasjonen innenfor gitte intervaller. Det viser at det er mulig å etablere for eksempel 10-års normaler for begroingsmengde basert på lange tidsserier i upåvirkede vassdrag.

Forholdet mellom moser og grønnalger på enkelte lokaliteter i Atnavassdraget illustrerer en del grunnleggende trekk (fig. 2). Øverst i vassdraget (st. 2, 1020 moh.) har det vært stabil lav dekning med moser og tilsvarende liten dekning av grønnalger i hele 11-års perioden. Det samme er tilfelle i sidevassdraget Setninga (st. 7, 525 moh.). Lokalitet 3 (740 moh.) skiller seg ut ved å ha relativt høy mosedekning, men



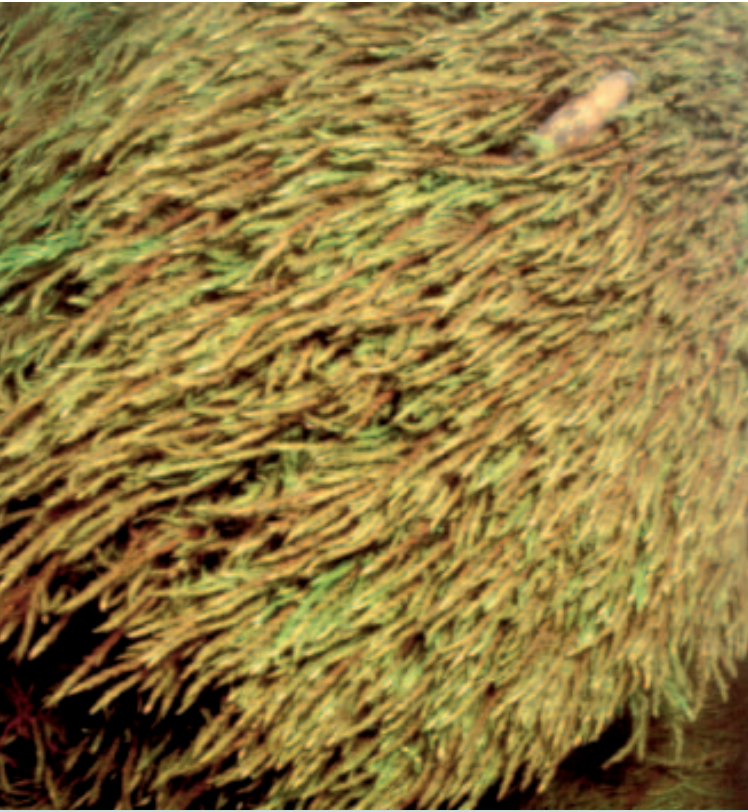
**Fig. 1.** Antall taksa (arter/ grupper av arter) av festsittende Cyanobakterier og grønnalger i høstprøver tatt på to stasjoner i Atnavassdraget i perioden 1986–2000 (etter Lindstrøm *et al.* 2002).



**Fig. 2.** Prosent dekning av moser og trådformede grønnalger på stasjonene 2, 3, 6, 8 og 7 i Atnavassdraget, vår og høst i perioden 1994–2004. For år 2000 er det bare vår-observasjoner. For 2001–2003 er det bare høst-observasjoner.

lite grønnalger. Mosene her er dominert av elvemose *Fontinalis* som ikke er godt substrat for grønnalger. På lokalitetene 6 (522 moh.) og 8 (380 moh.) nedstrøms Atnsjø, består mose-samfunnet av mer kortvokste, teppedannende arter, som har vist seg å være et godt substrat for

grønnalger. Den store flommen i 1995 sørget for mye erosjon og forflytning av grovt substrat på disse lokalitetene. I etterkant har tilveksten av moser økt, og synes å ha stabilisert seg på et betydelig høyere dekningsnivå enn før flommen. Mens store flommer må til for å rense

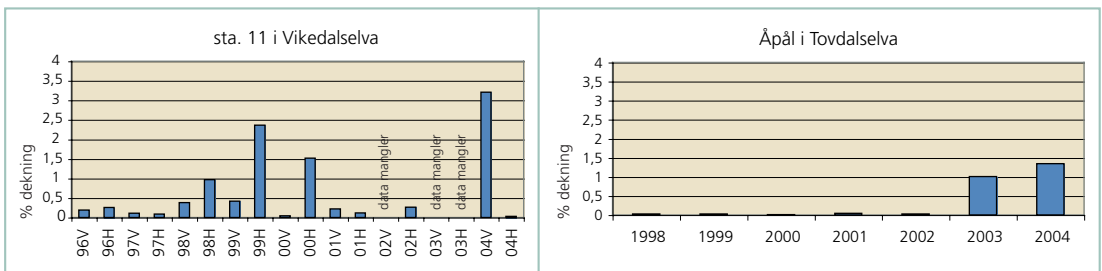


Fisk kan finne skjul i mosesamfunn dominert av elvemose. Foto: S. W. Johansen

opp i flerårig mosevegetasjon, er de ettårige grønnalgene mer påvirket av mindre endringer i vannføring, i tillegg til temperatur og nærings-tilgang. Dekningsgraden av grønnalger viser da også en noe større år til år-variasjon.

Vikedalsvassdraget ligger i et område med typisk vestlandsklima. Med en årsnedbør 5 ganger større enn i Atna og generelt milde vintre, er avrenningsmønsteret betydelig forskjellig fra Atna. Frekvensen av regnflommer, og dermed også vannføringsendringer, er stor hele året. I Vikedalsvassdraget dekker lokalitetene en høydegradient fra 50 til 420 moh. Mangfoldet av alger endres ikke vesentlig fra øvre til nedre deler av vassdraget, og heller ikke så mye gjennom sesongen fra vår til høst. Mengdemessige forhold viser stedvis stor forekomst av moser og forsuringbegunstigede trådformede grønnalger, med dekningsgrader opp mot 80 %. Nøkkelarter her er mosen *Nardia compressa* og grønnalgen *Zygonium sp.*, som ofte danner masseforekomst i sure vassdrag i Sør-Norge (Lindstrøm *et al.* 2002, 2004a). Stabilt substrat over lengre tid synes her å være forutsetningen for utviklingen av høy mosedekning.

I forbindelse med krypsiv-problematikken i sørlandsvassdrag, har det vært spekulert en del på årsaksforhold knyttet til problemvekst av krypsiv (Johansen *et al.* 2000, Hindar *et al.* 2003). Både Vikedalselva og Tovdalselva har referansestasjoner med dominans av stabilt steinsubstrat, pluss noe sand og grus med middels strømhastighet, hvor dekningsgraden av krypsiv har holdt seg meget lav over lengre perioder (1995–2004) (fig. 3). Referansestasjon-



**Fig. 3.** Tidsutvikling i dekningsgrad av krypsiv (*Juncus bulbosus*) på to referanselokaliteter i vassdrag med naturlige vannføringsendringer. Data basert på undervannsfotografering.

er i Tovdalselva på mer stilleflytende partier med større andel sand og grus har imidlertid hatt store bestander av krypsiv over en tilsvarende periode (Johansen 2006).

## Effekter av vannføringsendringer i reguleringspåvirkede vassdrag

Det finnes ikke gode erfaringsdata på vannvegetasjon i forbindelse med alle typer reguleringsinngrep. Det er derfor tatt utgangspunkt i fire ulike typer vannføringsregimer, hvor effekter av vannføringsendringer er studert over tid:

1. Redusert vannføring, liten minstevannføring.
2. Redusert vannføring, stor minstevannføring.
3. Utjevnet vannføring.
4. Døgnreguleringer.

### 1. Redusert vannføring, liten minstevannføring

Det er gjort få nyere undersøkelser på elvestrekninger med liten minstevannføring. I Otra, hvor problemer med tilgroing av krypsiv og annen vegetasjon ble undersøkt og beskrevet på slutten av 80-tallet (Rørslett *et al.* 1990), synes tilgroingen i terskelbassengene å være et vedvarende fenomen. Det arbeides nå med tiltaksplaner for å avbøte problemene (Johansen 2002, Homme *et al.* 2005). Hekni kraftverk nedstrøms Brokke kraftverk i Otra, kom i drift i 1995. Det ble bygget terskler mellom inntaksmagasin og utløpet i 1997. I perioden 1999–2003 ble 11 terskelbassenger mellom Tjurrmo dam (inntak Hekni) og utløp Hekni kraftverk undersøkt mhp. utbredelse av krypsiv. I perioden ble det gjennomført to alternative minstevannføringer på strekningen; 5 m<sup>3</sup>/s sommer og 3 m<sup>3</sup>/s vinter (1999–2001), og 3 m<sup>3</sup>/s sommer og 1 m<sup>3</sup>/s vinter (2001–2003). Det ble påvist en økning i utbredelse og tetthet av krypsiv i terskelbassengene i perioden, og størst økning i første del av perioden da minstevannføringen var størst (Gravem 2004). Dette er et nytt eksempel på at terskel-

bassenger med sterkt redusert vannføring og små vannføringsendringer kan gi gode muligheter for vekst av flerårig vannvegetasjon. I den senere tid er det også vist at terskelbassenger i Kvina med noe større vannføring og variasjon i gjennomstrømning, har utviklet store bestander med krypsiv, men også annen vegetasjon (Ousdal 2000, Johansen & Lindstrøm 2003).

### 2. Redusert vannføring, stor minstevannføring

En utjevnet, men også lavere vannføring uten store historiske flommer, er trolig årsaken til den sterke begroingen av mose i Suldalslågen i Rogaland. Det er sannsynlig at begroingen har økt i omfang etter reguleringene av Suldalslågen (Rørslett *et al.* 1989, Johansen og Lindstrøm 2004). Levermosene økte i dominans på 1990-tallet, men har deretter holdt seg stabil (Johansen 1997, Johansen og Lindstrøm 2004). Teppedannende levermoser og duskformede elvemoser (*Fontinalis*) utgjorde i 1998 vel 80 % dekning. To karplanter, klovasshår og krypsiv, hvorav klovasshår var dominerende, hadde spredte forekomster i hele elva og enkelte steder lokalt større forekomster, men < 3 % dekning totalt sett. Blant algene var trådformede grønnalger klart dominerende. Dette algesamfunnet varierte mer gjennom året og hadde størst forekomst på våren og senhøsten. Det var en gradvis reduksjon i dekningsgrad fra øverst (80–100 % dekning) til nederst (10–15 % dekning) i elva. I perioden 1998–2003 har det vært fokus på tidsutvikling i disse begroings-samfunn, som følge av ulike manøvrering av Suldalslågen (fig. 4). En absolutt minstevann-

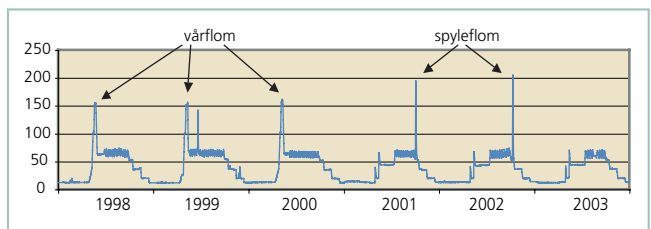
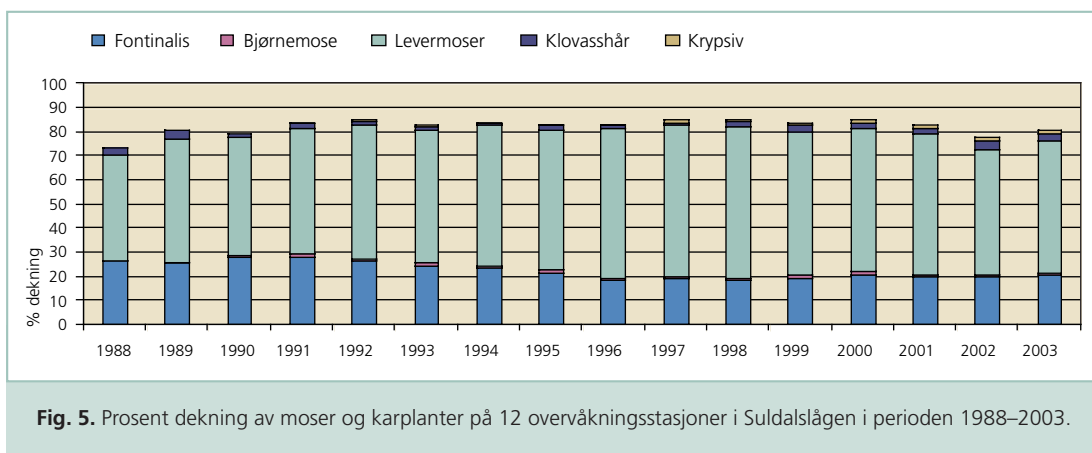


Fig. 4. Minstevannføring i Suldalslågen i perioden 1998–2003.



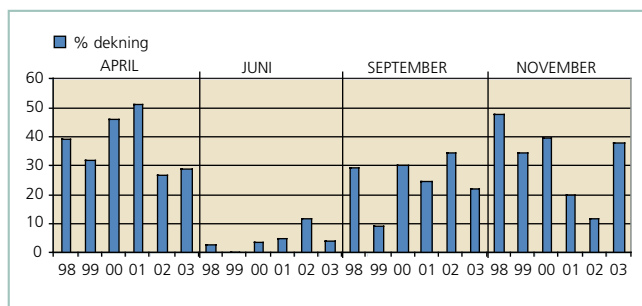
føring på 12 m<sup>3</sup>/s over mange år, har medført en skarp gradient i vannvegetasjonen ved overgangen mellom permanent vanddekt og periodisk tørrlagt areal.

Begge spyleflommene i 2001 og 2002 medførte erosjon i mosesamfunnene (reduisert dekning), som til da hadde vært stabile (fig. 5). Uten vårflom eller spyleflom om høsten, økte mosedekningen igjen i 2003. Karplantene klovasshår og krypsiv økte i dekning i hele perioden. Disse tåler mindre strømhastighet enn mosene, og vokste i områder av elveløpet hvor spyleflommene bare hadde mindre effekt.

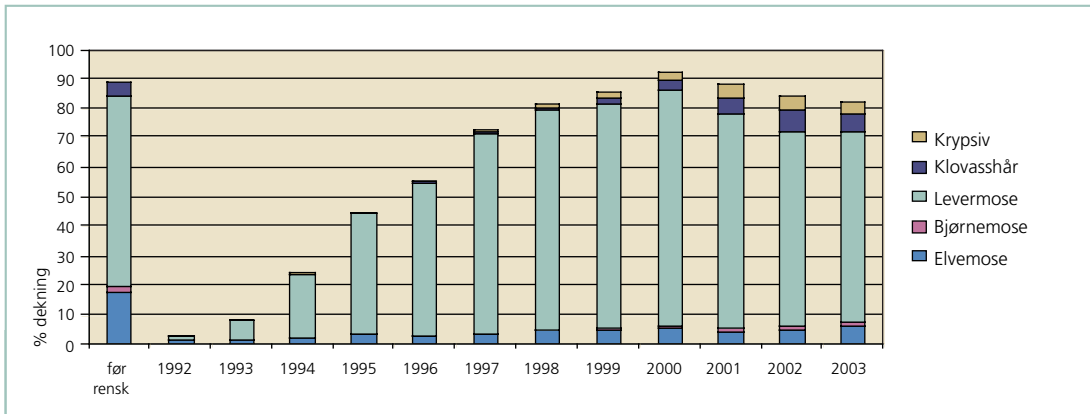
Grønnalgeutviklingen i Suldalslågen syntes å ha en klar årstidsvariasjon (fig. 6). En stor vår-

biomasse og dekning ble alltid redusert på forsommeren, og var på et minimum i slutten av juni. En ny generasjon grønnalger ble bygd opp utover høsten, med maksimal dekning i november, dersom ikke flommer sørget for en utspyling. Bare spyleflommene i 2001 og 2002 sørget for en reduksjon i grønnalgedekning fra september til november. Redusert vannføring om våren og forsommeren i perioden 2001–2003 ga ikke forhold for økende grønnalgevekst i forhold til perioden 1998–2000, med en større vårflom og generelt høyere vannføring i elva.

Ett tiltak mot økt begroing har vært mekanisk rensking. Dersom substratet får ligge i ro etter rensking etablerer levermosene seg meget raskt, og etter 5 år var dekingen av levermoser i Suldalslågen større enn utgangspunktet (fig. 7). Ved maksimal vegetasjonsdeking var alle hulrom mellom steiner dekket. Elvemose viste en meget langsom tilvekst på det renskete arealet og tapte konkurransen om plass med levermosene. Etter som levermosene vokser i høyden og danner puter, begynner de å fange opp sand. Et sandfylt mosedekke blir et godt substrat for karplanter som klovasshår og krypsiv. Både etableringen av karplanter og bjørnemose er eksempler på en klar suksessjon som skjer på denne type arealer i Suldalslågen under dagens vannføringsregime.







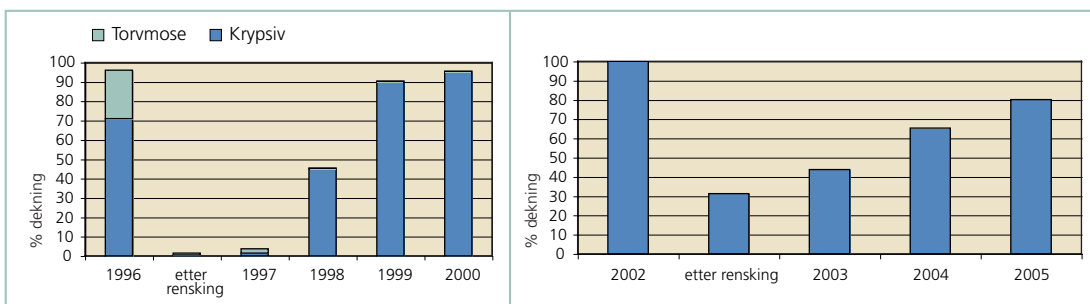
**Fig. 7.** Tidsutvikling i perioden 1992–2003 i % dekning av moser og karplanter på et areal rensket i Suldalslågen i 1992. Areal er permanent vanndekket i et område med moderat strømhastighet.

### 3. Utjevnet vannføring

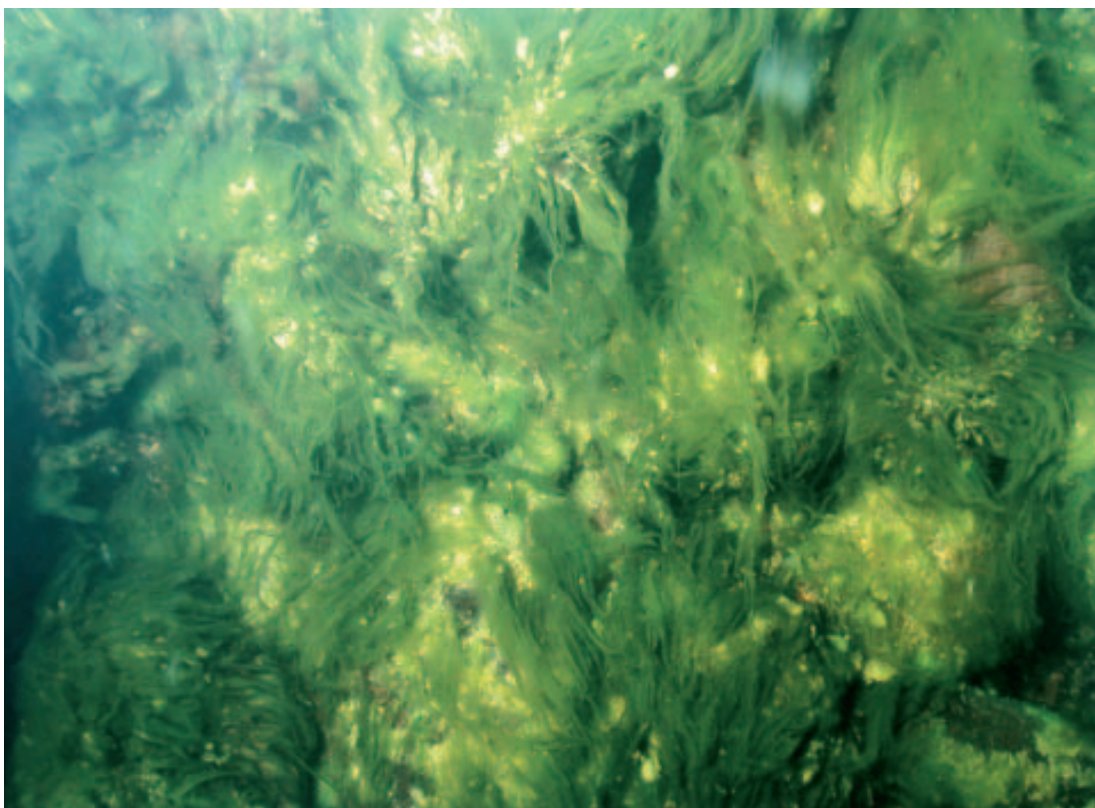
Stabilisert/utjevnet vannføring eller mangel på vannføringsendringer har ofte gitt grunnlag for betydelig utvikling av vannvegetasjon, spesielt karplanter som krypsiv og algebegroing. Dette er en situasjon som gjerne oppstår nedstrøms utløp kraftverk som kjører mye på jevn last. Store krypsiv-forekomster er et vedvarende fenomen nedstrøms slike kraftverk, både i Otra (Johansen 2002, Homme *et al.* 2005) og i Mandalselva (Johansen *et al.* 2000, DN 2004). Forsøk med mekanisk rensking av områder med krypsiv i Mandalselva har vist at tilgroing etter rensking går raskt (fig. 8). Denne type rensking er derfor ikke et varig

tiltak, dersom man samtidig opprettholder manøvreringsstrategien som gir optimale vekstforhold for denne planten.

I Altaelva er det gjort årlige undersøkelser av begroingsforhold i perioden 1995–2004 i forbindelse med Alta kraftstasjon, som ble satt i drift i 1987. Reguleringen av Alta har gitt høyere og mer stabil vintervannføring i perioden desember–april, som igjen har medført høyere vanntemperatur og mindre islegging på en begrenset strekning nedstrøms utløp kraftverket. Selv om høyere og stabil vintervannføring var utløsende årsak til store mengder begroingsalger like etter reguleringen, spekuleres det nå



**Fig. 8.** Tilgroing på renskede arealer med krypsiv nedstrøms Håverstad kraftverk ved Sveidal i Mandalselva. Manuell rensking av areal 100 m<sup>2</sup> i 1996 og maskinell rensking av areal 1000 m<sup>2</sup> i 2002.



Kraftig begroing av trådformede grønnalger kan utvikles nedstrøms utløp kraftverk. Foto: S. W. Johansen

om nedgang i mengde og endret artsammensetning spesielt i perioden etter 1999, har sammenheng med en redusert næringstilgang som følge av mindre utvasking av næringsalter fra inntaksmagasinet til kraftverket (Ugedal *et al.* 2005). Store mengder trådformede grønnalger ble nylig registrert nedstrøms utløp kraftverk i Arendalsvassdraget, hvor det normalt kjøres på jevn last og med stor grad av utjevnet vannføring. Dette er eldre reguleringer enn tilfellet Alta, og viser at også vannføringsrelatert begroingsutvikling kan være et langvarig fenomen i våre vassdrag.

#### 4. Døgnreguleringer

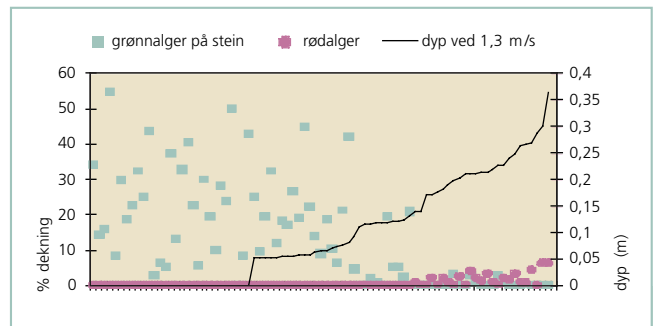
Den kanskje mest dramatiske og kontrollerbare vannføringsendring i reguleringspåvirkede vassdrag er døgnregulering eller ukependling,

og hvor produksjonsvannet slippes ut i elveløp med sterkt redusert vannføring. I perioden 1997–1999 ble konsekvenser av effektregulering på vannvegetasjon undersøkt nedstrøms Smeland kraftstasjon i Mandalsvassdraget (Johansen 2002, Harby *et al.* 2004). Normal døgnregulering ved Smeland innebærer full drift om dagen ( $30 \text{ m}^3/\text{s}$ ) og stans på natten ( $0 \text{ m}^3/\text{s}$ ). En pålagt minstevannføring ( $0,2 \text{ m}^3/\text{s}$  om vinteren og  $0,6 \text{ m}^3/\text{s}$  om sommeren) og tilslig fra et uregulert restfelt, sørger for at elveleiet aldri blir helt tørrlagt ved driftsstans.

Mosen *Nardia compressa* og grønnalger som etablerte seg på mosen, kunne vokse i hele dybdegradienten, og hadde ingen preferanse for strømhastighet. Det var likevel en tendens til at mosen hadde økende forekomst med

økende dyp, og at det var større grønnalgedekning på mose på permanent vanndekt areal. Effektkjøring syntes å begrense oppbygging av stor algebior masse i form av lange tråder ved erosjon og løsriving. Grønnalgen *Klebshormidium flaccidum* som vokste på stein var begrenset til dybdesonen som periodisk ble tørrlagt, mens rødalgen *Batrachospermum sp.* var begrenset til dybdesonen som aldri ble tørrlagt (fig. 9). Ingen av disse hadde noen preferanse for strømhastighet, men utbredelsen av begge arter var tydelig styrt av vannføringsregimet effektkjøringen ga. Krypsiv vokste i hele dybdegradienten, og hadde ingen preferanse for strømhastighet. De største bestander fantes på arealer som var permanent vanndekt.

På en strekning mellom Harpefoss og Losna i Gudbrandsdalslågen ble det bare funnet små eller ubetydelige endringer i vannvegetasjonen, i dette tilfellet karplanter og moser, som følge av døgnpendling i Nedre Vinstra kraftverk (Brandrud *et al.* 1996). Vannstandsvariasjon pr. døgn i vinterperioden kunne variere fra maksimum 65 cm umiddelbart nedstrøms Harpefoss, til ca. 15 cm ved Losna. De største observerte endringene, inkludert stedvis tilbakegang i



**Fig. 9.** Eksempel på sonasjon i algebegroing som følge av døgnregulering i Smeland kraftstasjon i Mandalsvassdraget. Grønnalger på stein (*Klebshormidium sp.*) var begrenset til dybdesonen som periodisk tørrlegges, mens rødalger (*Batrachospermum sp.*) var knyttet til den permanent vanndekte sonen av elveleiet.

dypvannsvegetasjonen, syntes mest sannsynlig å være forårsaket av flomepisoder som er normalt for flompåvirkede vassdrag. Det ble også registrert en viss negativ effekt på gruntnvannsvegetasjonen i den øvre del av strekningen i perioden med døgnregulering, men også dette langt mindre endringer enn de observerte vegetasjonsendringer som kunne tilskrives naturlig variasjon.

## Litteratur

- Brandrud, T.E., Mjelde, M. & Bendiksen, E. 1996. Vegetasjonsundersøkelser i Lågen i forbindelse med utvidelse av Nedre Vinstra kraftverk. *NIVA-rapport 3471-96*. 78 s.
- DN 2004. Kalking i vann og vassdrag. Effektkontroll av større prosjekter 2003. *DN-notat 2004-2*. 278 s.
- Gravem, F. 2004. Kartlegging av krypsiv i Otra mellom Tjurrmo og Hekni kraftverk i 1999, 2001 og 2003. *SWECO Grøner rapport N9013G-R02/04*. 34 s.
- Harby, A., Alfredsén, K., Arnekleiv, J.V., Flodmark, L.E.W., Halleraker, J.H., Johansen, S.W. & Saltveit, S.J. 2004. Raske vannstandsendringer i elver – Virkninger på fisk, bunndyr og begroing. Sluttrapport fra forskningsprosjektet «Konsekvenser av effektkjøring på økosystemer i rennende vann». *SINTEF Rapport TR A5932*: 1-39.
- Hindar, A., Johansen, S.W., Andersen, T. & Saloranta, T. 2003. Faktorer som påvirker problemvekst av krypsiv i Sør-Norge; datagjennomgang, analyser og forslag om videre studier. *NIVA-rapport 4688-2003*. 35 s.
- Homme, T.A., Haraldstad, M. & Vegge, E. 2005. Tiltaksplan for fjerning av krypsiv i øvre Otra. *Krypsivprosjektet på Sørlandet*. 32 s.
- Johansen, S.W. 1997. Begroingsundersøkelser i Suldalslågen. Tidsutvikling, effekter av tiltak og utspyling av organisk materiale. *LFS-rapport 37*. 96 s.
- Johansen, S.W. 2000. Konsekvenser av effektkjøring på økosystemer i rennende vann. Effekter på ulike begroingssamfunn. *NIVA-rapport 4322-2000*. 63 s.
- Johansen, S.W. 2002. Tiltaksplan for fjerning av krypsiv i Otra gjennom Valle kommune. *NIVA-rapport 4579-2002*. 54 s.
- Johansen, S.W. 2006. Kartlegging av miljøvariable i problemvekstområder med krypsiv. Tovdalsvassdraget. *NIVA-rapport 5223-2006*. 40 s.
- Johansen, S.W., Brandrud, T.E. & Mjelde, M. 2000. Konsekvenser av reguleringsinngrep på vannvegetasjon i elver. Tilgroing med krypsiv. Kunnskapsstatus. *NIVA-rapport 4321-2000*. 67 s.
- Johansen, S.W. & Lindstrøm, E.-A. 2003. Vannvegetasjon. I: Kalking i vann og vassdrag. Effektkontroll av større prosjekter 2002. DN-notat 2003-3. s. 110-113.
- Johansen, S.W. & Lindstrøm, E.-A. 2004. Begroingsundersøkelser i forbindelse med prøvereglement og kalkingsovervåking i perioden 1998-2003. *Sluttrapport. Suldalslågen Miljørapport 41*. Statkraft SF. 55 s.
- Lindstrøm, E.-A., Aagard, K., Bongard, T., Brettum, P., Bønsnes, T., Fjellheim, A., Kaste, Ø., Halvorsen, G., Hesthagen, T., Kvambekk, Å.S., Mjelde, M., Raddum, G., Saksgård, R. & Johansen, S.W. 2002. Overvåking av biologisk mangfold i ferskvann: Nasjonalt nettverk av elver og innsjøer. Økologisk status og årsrapport 2000. *NIVA-rapport 4503-2002*. 99 s.
- Lindstrøm, E.-A., Brettum, P., Johansen, S.W. & Mjelde, M. 2004a. Vannvegetasjon i norske vassdrag. Kritiske grenseverdier for forsuring. Effekter av kalking. *NIVA-rapport LNR 4821-2004*. 133 s.
- Lindstrøm, E.A., Johansen, S.W. & Saloranta, T. 2004b. Periphyton in running waters – long-term studies of natural variation. *Hydrobiologia* 521: 63-86.
- Ousdal, J.O. 2000. Problemvegetasjon i Kvina. En innledende registrering i tre utvalgte terskelbassenger høsten 1999. *Jørgen-Ola Ousdal, februar 2000*. 13 s.
- Rørslett, B., Johansen, S. W & Blakar, I.A. 1989. Biologiske effekter i Suldalsvassdraget fra Ulla-Førre utbyggingen. Problemidentifisering og tiltak. *NIVA-rapport O-88050 (OR-2235)*. 172 s.
- Rørslett, B., Brandrud, T.E., Johansen, S.W. 1990. Tilgroing i terskelbasseng i Otra ved Valle. Problem-analyse og forslag om tiltak. *NIVA-rapport O-88033 (OR-2442)*. 117 s.
- Ugedal, O., Thorstad, E.B., Næsje, T.F., Reinertsen, H., Koksvik, J.I., Saksgård, L., Hvidsten, N.A., Blom, H.H., Fiske, P. & Jensen, A.J. 2005. Biologiske undersøkelser i Altaelva 2004. *NINA-rapport 43*. 97 s.



# Bunndyr

Gunnar G. Raddum  
Jo Vegar Arnekleiv  
Godtfred A. Halvorsen

Svein Jakob Saltveit  
Arne Fjellheim





Bunndyr er virvelløse organismer som lever på bunnen av elver og innsjøer. De fleste hører til insektgruppene døgnfluer, steinfluer, vårfluer, fjærmygg, knott og stankelbein. I tillegg finnes fåbørstemark, snegl, muslinger og arter av krepsdyr. Forekomstene er avhengig av vannkvalitet, næringsforhold, substratets beskaffenhet, temperatur, vannhastighet og oksygeninnhold. Endringer i vannføring påvirker disse faktorene og derved indirekte bunndyrene. Vanligvis finnes det mellom 5 000 og 30 000 individ pr. m<sup>2</sup> bunnoverflate. I spesielt gunstige områder kan tettheten komme over 200 000 pr. m<sup>2</sup> (Steine 1972). Bunndyrene er viktige for omsetningen av dødt organisk materiale og utgjør i hovedsak føden for fisk (se også kap. 1).

Et heterogent substrat gir bunn med mange hulrom av forskjellig størrelse. Dette er viktig for individtettheten og kvaliteten av faunaen, da de fleste bunndyrene lever i disse hulrommene. En del bunndyr finnes også på overflaten av bunnen eller i mose og annen vegetasjon. I sand, grus eller fint organisk materiale lever det gravende former. For informasjon om hvordan vannføring påvirker substratet, se kap. 4.

Temperaturforholdene er avgjørende for vekst og aktivitet. Noen arter har bestemte temperaturkrav, antall døgngrader, for gjennomføring av livssyklus som kan være flerårig, ettårig eller bestå av flere generasjoner pr. år (Raddum & Fjellheim 2005).

For å unngå å bli tatt av strømmen søker de fleste bunndyr til steder med lav vannhastighet, som regel ned i substratet. Noen trenger strømmende vann for respirasjon og fødeopptak, og har utviklet kroppsform og festeorganer for opphold på mer strømeksponeerte steder. Vannføring og strømforhold har derfor en direkte effekt på faunaen gjennom driv, se Hynes (1970) og Brittain & Eikeland (1988). Mer informasjon om bunndyr finnes i kap. 1.



Steinfluen *Diura nanseni*. Foto: A. Fjellheim



Døgnfluen *Baetis rhodani*. Foto: A. Fjellheim

## Effekter av vannføringsendringer

Det skilles vanligvis mellom fire typer regimer: redusert vannføring, sesongmessig utjevnet vannføring, økt vannføring og korttidsfluktasjoner (effektkjøring), se kap. 1 og Ward (1976). Dette endrer de naturgitte fysiske forhold som bunndyr er tilpasset (se kap. 1). Dette får konsekvenser for sammensetningen av faunaen (Armitage 1984), men den viktigste direkte effekten på produksjon av næringsdyr er endringer i vanddekket areal ved ulike vannføringer. I Norge har det vært utført biologiske undersøkelser knyttet til vassdragsreguleringer i flere tiår. Formålene med undersøkelsene har vært forskjellige, men noen er egnet til å vurdere effektene av vannføringsendringer (tab. 1).

**Tab. 1.** Undersøkelser benyttet til å vurdere reguleringseffekter på bunndyr. Undersøkelsene omfatter enten rene før- og etterundersøkelser, eller undersøkelser av regulerte og uregulerte elvestrekninger innen samme elv.

Vassdrag	Reguleringseffekt	Undersøkt av
Alta, Finnmark	Små endringer i vannføring ( $\pm 10\%$ av naturlig, vår-sommer). Utover høsten til 15. desember reguleres vannføringen jevnt ned til maksimum 30 m <sup>3</sup> /s. Liten temperaturøkning i øvre del av elva om vinteren.	Bergersen (1992), Ugedal <i>et al.</i> (2002, 2005)
Aurlandsvassdraget, Sogn og Fjordane	Økt vintervannføring og vintertemperatur før Vangen kraftverk ble bygd. Redusert vannføring og økt sommertemperatur i Vassbygdelvi. Redusert sommertemperatur i Aurlandselvi.	Raddum (1978), Raddum <i>et al.</i> (1991) Raddum & Fjellheim (2005)
Dalåa, Nord-Trøndelag	Redusert vannføring og økt sommertemperatur.	Arnekleiv <i>et al.</i> (2002)
Ekso, Hordaland	Redusert vannføring, redusert strømhastighet etter terskelbygging og økt sedimentering.	Fjellheim <i>et al.</i> (1989, 1993)
Glomma, Hedmark	Redusert vannføring.	Brittain <i>et al.</i> (1984)
Lærdal, Sogn og Fjordane	Redusert vannføring og økt vannføring. Terskelbygging i nedre del.	Raddum (1972), Lillehammer & Saltveit (1987)
Nea med Rotla, Sør-Trøndelag	Sterkt redusert vannføring. Hyppige fluktuasjoner i vannføring.	Arnekleiv <i>et al.</i> (2000) Arnekleiv & Kjerstad (2003)
Nidelva, Sør-Trøndelag	Hyppige fluktuasjoner i vannføring.	Hvidsten & Koksвик (1983), Arnekleiv <i>et al.</i> (1994), Harby <i>et al.</i> (2004)
Nøra, Oppland	Inntørring om vinteren.	Josefsen (1953)
Holmevassåna og Tverrelva, Røldal – Suldal, Rogaland	Økt vintervannføring og økt vintertemperatur.	Raddum (1974) og Raddum (1985)
Suldalslågen, Rogaland	Økt vintervannføring og redusert sommervannføring. Liten temperaturøkning. Redusert sommer- og vintervannføring, fravær av store flommer. Økt sommertemperatur.	Lillehammer & Saltveit (1984) Saltveit & Bremnes (2004)
Surna, Møre og Romsdal	Endret vannføringsregime. Redusert sommertemperatur, svak økning i vintertemperatur.	Saltveit <i>et al.</i> (1994)
Svartavatn, Hordaland	Økt vintertemperatur.	Jensen (1986)
Søre Osa, Hedmark	Sterkt redusert vannføring.	Garnås (1985)
Stjørdalselva, Nord-Trøndelag	Utjevnet vannføring, økt vintervannføring, redusert sommervannføring, økt vintertemperatur.	Arnekleiv <i>et al.</i> (2000), Arnekleiv & Kjerstad (2003)
Skauga, Sør-Trøndelag	Liten vannføringsøkning og endret vannkjemi.	Arnekleiv (1994)



Mandalselva nedenfor Tungefoss i 1978.  
Foto: S. J. Saltveit

### Små endringer i vannføring

I perioden 1980 til 1992 ble tettheten av mange arter i Altaelva redusert, sannsynligvis på grunn av anleggsvirksomheten (Bergersen 1992). Det var også tendens til en viss fremskynding i livssyklus for en del arter de første årene etter reguleringen. Den vanligste døgnfluearten, *Baetis rhodani*, var borte i øvre deler (Sautso) fram til 1993 (Ugedal *et al.* 2002). Den dominerende vårfluearten, *Arctopsyche*

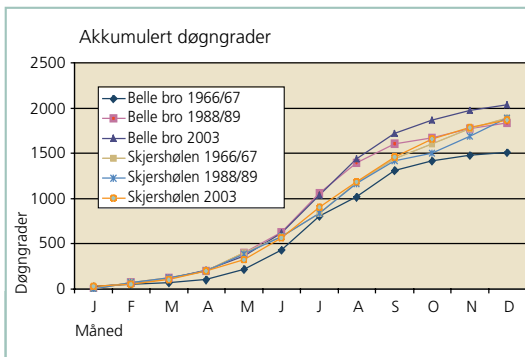
*ladogensis*, så ut til å forsvinne i øvre deler av elva rundt 1992, trolig grunnet silting, men den har senere tatt seg raskt opp igjen, og er nå dominerende art. Steinfluearten *Capnia pygmaea* påvises bare sporadisk etter 1993 i den øverste vinteråpne delen av elva, mens den før regulering var meget vanlig. I nedre deler av elva er arten fremdeles meget tallrik.

### Redusert vannføring

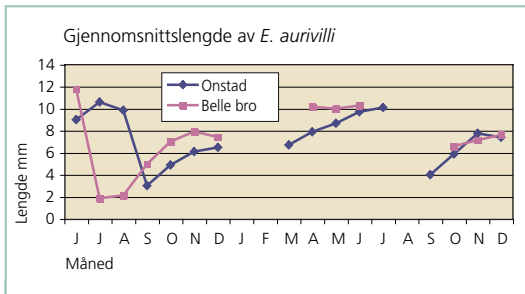
I Nøra førte fravær av vann mellom oktober og april til at flere arter ikke klarte å gjennomføre livssyklusen (Josefsen 1953). I Søre Osa ble vannføringen redusert med 90 % om vinteren og 10–20 % om sommeren. Dette resulterte i en tydelig tilbakegang i bunndyrmengden. Artssammensetningen ble også endret ved at små former økte, mens store former avtok/forsvant (Garnås 1985).

En overføring av Glomma til Rena i 1971 førte til sterkt redusert vannføring nedenfor Høyegga i perioden september til mars. Faunaen domineres av vårfluer, steinfluer og døgnfluer, og det var små forskjeller i sammensetningen ovenfor og nedenfor dammen etter overføringen. Tettheten var imidlertid betydelig lavere nedenfor dammen om vinteren, og arter av steinfluer med vintervekst ble eliminert. Videre ble vintergenerasjonen til døgnfluen *Baetis rhodani* sterkt redusert. Om sommeren dokumenteres ingen slike forskjeller ovenfor og nedenfor overføringssted (Brittain *et al.* 1984).

Sterkt redusert vannføring i sideelvene Dalåa, Tevla og Torsbjørka i Stjørdalsvassdraget i Nord-Trøndelag, ga en økning i tetthet pr. arealenhet etter regulering og en klar forskyvning i artssammensetning, med en økt andel arter av fjærmygg, døgnfluer og steinfluer med liten kroppsstørrelse (Arnekleiv *et al.* 2002). Mengden store rovinsekter av steinfluer og vårfluer ble redusert, mens arter knyttet til mer stilleflytende vann og innsjøer, som døgnfluene *Centropilum luteolum* og *Siphonurus* sp. økte.



**Fig. 1.** Antall døgngader i Vassbygdelvi (Belle bro) og Aurlandselvi (Skjærshølen) før og etter regulering. Oppstrøms fiskeanlegg = Skjærshølen.



**Fig. 2.** Vekst hos *Ephemerella aurivilli* i Vassbygdelvi, Belle bro (reduert vannføring og økt temperatur) og i Aurlandselvi, Onstad (reduert sommertemperatur).

I Nea i Sør-Trøndelag fikk en 10 km strekning sterkt redusert vannføring, mens vannføringen i sideelva Rotla ble redusert med 90 %. Elveleiet her er nesten tørrlagt i perioder, men kan være utsatt for kraftige, kortvarige flommer ved overløp. I Nea ble det registrert en større andel strømsvake arter, økt andel algespisere og arter som filtrerer vann (filtrerere) (Arnekleiv *et al.* 1997). I Rotla var det små endringer i tetthet, men det skjedde markerte endringer i artsfordelingen av døgnfluer, steinfluer og vårfluer (Bongard *et al.* 1994). Andelen rovformer og påvekstspisere ble redusert til fordel for algespisere og filtrerere. Døgnfluefaunaen ble endret fra dominans av arten *B. rhodani* til

dominans av arten *Heptagenia joernensis*. Endringene begrunnes med redusert vannhastighet, økt temperatur og økt algebegroing. Ustabile forhold favoriserer arter med kort vekstperiode, mens arter som vokser store deler av året vil være sårbare for skiftningene i miljøet, slik som store endringer i vannføring. Eksempelvis har døgnflua *Ameletus inopinatus* lang vekstsesong, og mengden av denne arten ble sterkt redusert etter reguleringen av Rotla.

I Vassbygdelvi (Aurlandsvassdraget) førte sterk reduksjon i vannføring til betydelig temperaturøkning (fig. 1). Dette ga en kraftig økning i tettheten av bunndyr (Larsen 1968, Raddum *et al.* 1991). Økningen var spesielt fremtredende hos former med relativ liten kroppsstørrelse, som døgnflua *B. rhodani*, steinfluene fra slekten *Amphinemura* og en rekke fjærmyggarter. Knott, der larvene filtrerer vannet for næring, var den eneste gruppen som hadde en kraftig tilbakegang (Raddum *et al.* 1991).

Det ble i perioden 2002–2003 påvist markert økning i veksthastighet hos døgnfluene *Ephemerella aurivilli* og *B. rhodani*, med opp til 1–2 måneders tidligere klekking i Vassbygdelvi sammenliknet med Aurlandselvi (Raddum og Fjellheim 2005) (fig. 2). *E. aurivilli* fikk i tillegg økt utbredelse i Vassbygdelvi.

Døgnflua *B. rhodani* kan ha to generasjoner i året, én som vokser raskt gjennom sommeren og én som vokser gjennom høst og vinter og klekker til imago om våren. Fig. 3 viser hvordan størrelsen på larvene har variert i forhold til ulike vannførings- og temperaturregimer, og viser en klar respons på endringer i temperatur. Fullvoksne larver > 6 mm ble registrert i perioden april–mai og september–oktober før utbygging i 1966/67. Nyklekte larver < 2 mm hadde topper i forekomst i oktober og februar. I 1988/89 har temperaturen økt om vinteren, og fullvoksne larver er fremtredende i mai. Nyklekte larver hadde nå en topp i august,

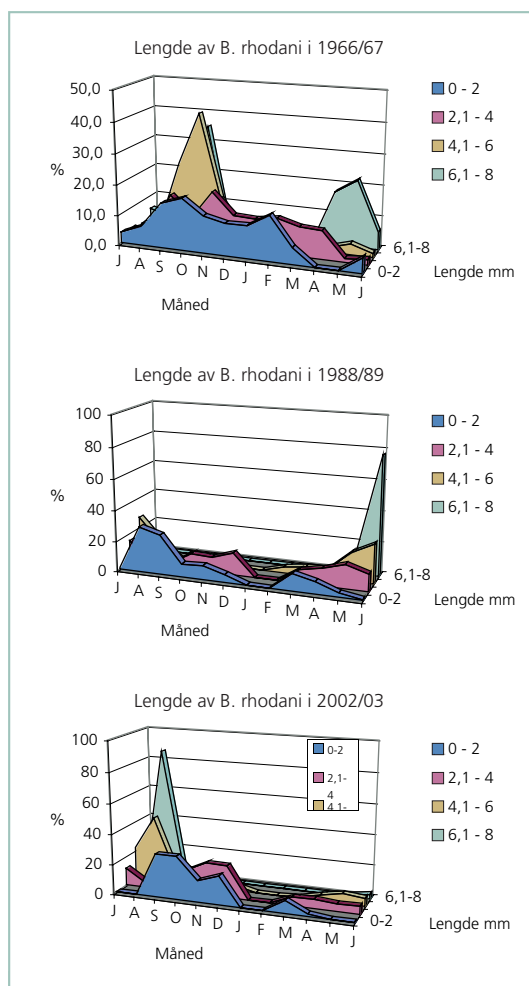


en til to måneder tidligere enn før utbygging. I 2002/03 var fullvoksne larver vanligst i august, mens nyklekte larver hadde størst forekomst i september-oktober, forhold som likner mest på situasjonen før utbygging.

Veksten hos steinfluene *Leuctra hippopus*, *L. fusca* og vårfluen *Apatania* sp., viste at også disse vokste proporsjonalt med temperaturen, mens døgnfluen *A. inopinatus* og de øvrige

steinfluene synes uberørt og hadde samme vekstforløp før og etter utbygging.

Suldalslågen er regulert to ganger. Virkningene av den første reguleringen var en økt vinter vannføring og redusert sommervannføring, en liten temperaturøkning om vinteren i forhold til uregulert tilstand. Den andre reguleringen kom på slutten av 1980-tallet, og førte til en reduksjon i vannføringen både vinter og sommer og redusert vanntemperatur. Temperaturnedgangen har vært størst i vintermånedene og i juni-juli (Tvede 1995). Vannføringen om vinteren etter 1985 er aldri lavere enn 12 m<sup>3</sup>/s, noe den kunne være i uregulert tilstand. Gjennomsnittlig årlig vannføring i Suldalslågen i uregulert tilstand var 90 m<sup>3</sup>/s, og med store årlige og sesongmessige variasjoner. Reguleringene har bidratt til å øke minstevannføringene og redusere de største flommene (Magnell *et al.* 2004). I perioden fra 1990 til 2003 har endringen i vanntemperatur vært størst i år med redusert vannføring om våren (Magnell *et al.* 2004). Suldalslågen har vært relativt sterkt påvirket av sur nedbør, og endringer i vannkvalitet har funnet sted som følge av overføring av surt vann fra andre nedbørsfelt (se kap. 5) og (Blakar *et al.* 2004). Kalking og mindre sur nedbør har i senere år ført til bedre vannkvalitet i vassdraget (Blakar *et al.* 2004). Forsuring kan gi reduksjon i arter som er ømfintlige overfor forsuret vann. Det har også vært en økning i sedimentering og i begroing av mose i elva som følge av redusert og utjevnet vannføring (se kap. 4). Generelt kan det ikke dokumenteres endringer i bunndyrfaunaen over tid i Suldalslågen, som skyldes direkte effekter av endringer i vannføringsregime.



**Fig. 3.** Stadier av *Baetis rhodani* gjennom året i Aurlandselvi før utbygging i 1966/67 (øverst), etter utbygging i 1988/89 (midten) og i 2002/03 (nederst), omarbeidet etter Raddum og Fjellheim (2005). Det mangler data for januar og februar i 1988/89 og 2002/2003.

Tetthetene av bunndyr i Suldalslågen er relativt lave og er dominert av insektlarver, som fjærmygg, døgnfluer, steinfluer og vårfluer. Faunasammensetningen har ikke endret seg. Det har imidlertid vært en markant økning i



tettheten av bunndyr etter 2000, unntatt noen steinfluearter som viste tendens til tilbakegang, trolig fordi de er følsomme for temperaturøkning og silting/begroing. Mange arter viste en markert økning som tilskrives både endringer i vanntemperatur og vannføring. Økt temperatur kan ha medført hurtigere vekst for mange bunndyr og endringer i livssyklus. Lavere vannføring uten store flomtopper om våren vil redusere utspylingen. Redusert utspyling av bunndyr i en periode hvor tettheten av bunndyr er høy, kan gi økt biomasse. Endringene som dokumenteres for Suldalslågen representerer en ny situasjon, og indikerer at bunndyrsamfunnet er ustabil og i sterk endring. Kalking har vært medvirkende til den sterke økningen av de forsuringsfølsomme artene, som de to viktigste døgnfluene, snegl og ertemusling. Den markante økningen etter 2001 av disse artene er en kombinasjon av kalking og endret vannføring (fig. 4).

På sikt kan redusert vannføring gi økt silting og begroing. Uteblivelse av spyleflommer vil redusere porøsiteten i substratet og øke begroingen av uønsket vegetasjon. Over tid forventes dette å redusere produksjonen av bunndyr eller føre til endringer i sammensetningen.

Resultater fra undersøkelser i Lærdal viser generelt en nedgang i tettheten av bunndyr om vinteren, mens det om sommeren ikke var signifikante endringer. Dette skyldes store variasjoner innen de samme gruppene, både før og etter regulering (Lillehammer & Saltveit 1987). Etter regulering ble det påvist to døgnfluearter som ikke var registrert før utbygging av vassdraget.

I mange av elvene med økte tettheter har ikke biomassen eller produksjonen økt i samme forhold som tettheten. Dette skyldes at små former har økt mye i antall, mens store former har gått tilbake. Dette er forklart med økt akkumulering av organisk materiale (føde) og færre hul-



Suldalslågen. Foto S. J. Saltveit

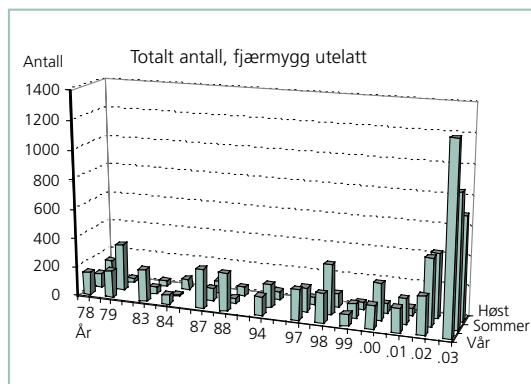


Fig. 4. Gjennomsnittlig antall bunndyr utenom fjærmygglarver pr. sparkeprøve for hele Suldalslågen vår, sommer og høst i perioden 1978–2003.

rom i substratet, slik at tilholdssteder for store former reduseres (Armitage 1984, Hermann 1985, 1991). I Aurlandsvassdraget var forholdet tetthetsøkning/biomasseøkning som 4/1 (Raddum *et al.* 1991).

I denne sammenheng må det også påpekes at produksjonsarealene kan være betydelig redusert ved lav vannføring, avhengig av bunnprofilen. Når vannføringen reduseres, avtar derfor biomassen av bunndyr både ved skifte til små former og ved redusert produktivt areal.

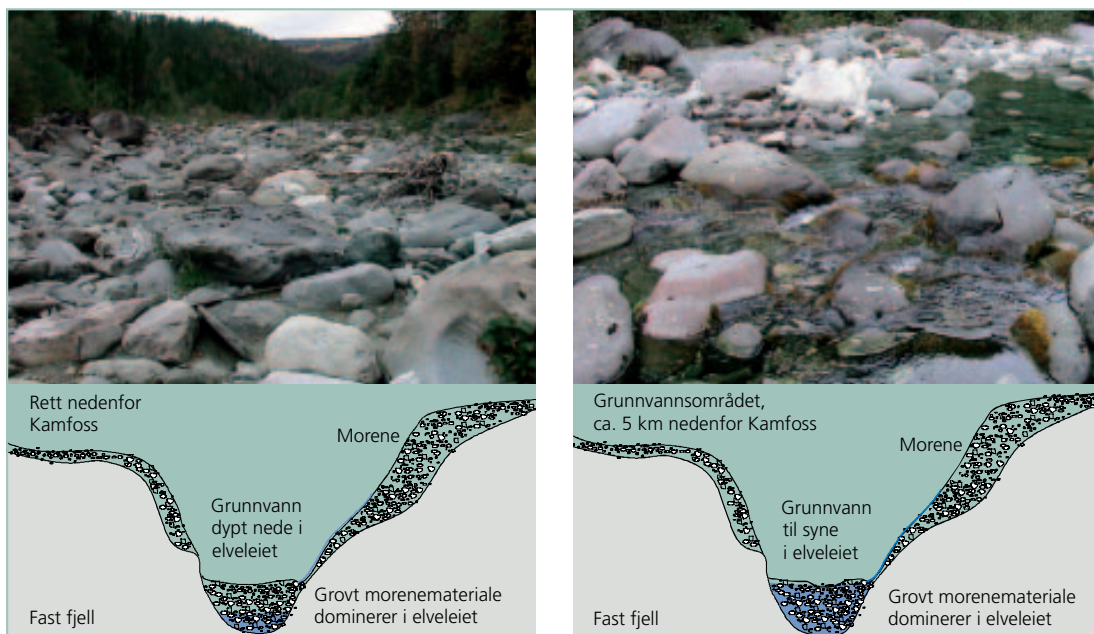
Forskjellene i resultatene fra ulike landsdeler kan forklares med at faunaen på Vestlandet i utgangspunktet har liten artsdiversitet, og består av arter med mindre grad av spesialisering og krav til miljø (se kap. 2). Arter med spesielle krav til vannhastighet, vannkvalitet og substrat er derimot sårbare ved vannføringsendringer. Dette skyldes at en eller flere av nevnte faktorer ikke oppfyller artenes krav (Saltveit *et al.* 1987, Brittain & Saltveit 1989, Herrmann 1991).

### Betydning av grunnvann

I regulerte elver med sterkt redusert vannføring, kan grunnvannsnivået og interaksjon mellom grunnvann og elvevann øke den relative betydningen av grunnvann (se kap. 3 og Brabrand *et al.* 2005). I elver uten minstevannføring, men med grunnvann som periodevis dominerende vanntype, vil temperaturen i

tørre perioder være dominert av grunnvann (stabil lav) og i perioder med nedbør være avhengig av mengdeforholdet mellom grunnvann og overflatevann, som igjen er nedbør- og lufttemperaturavhengig.

I Vinstra nedenfor Kamfoss og Hemsil nedenfor Eikradammen har liten vannføring ført til et mer stabilt bunnssubstrat. I Vinstra dominerer store immobile steinfraksjoner som har blitt liggende igjen etter at de finere fraksjonene i morenematerialet er vasket vekk (se fig. 5). Fravær av overløpsflommer gjør at substratet her i dag er mer stabilt sammenliknet med forholdene før regulering. I Hemsila nedenfor Eikradammen er sedimenttransporten nesten opphørt etter at vassdraget ble regulert. Overløpsflommer har spylt vekk grus og steinmateriale uten at nytt materiale er tilført ovenfra. Substratet før reguleringen har hatt en annen



**Fig. 5.** Vinstra elv de første km nedenfor Kamfoss har grov rullestein i tørt elveleie, med grunnvannstand nede i bunnssubstratet. Sidebekker i dette området forsvinner vanligvis ned i grunnen før de når fram til elveleiet. Bekker som når fram til hovedløpet forsvinner gradvis ned i grunnen. Ca. 5 km nedenfor Kamfoss er grunnvannstanden høyere og derved over bunnssubstratet. Elva anses med permanent vannspeil i dagen fra dette området og nedover (fra Brabrand *et al.* 2005).

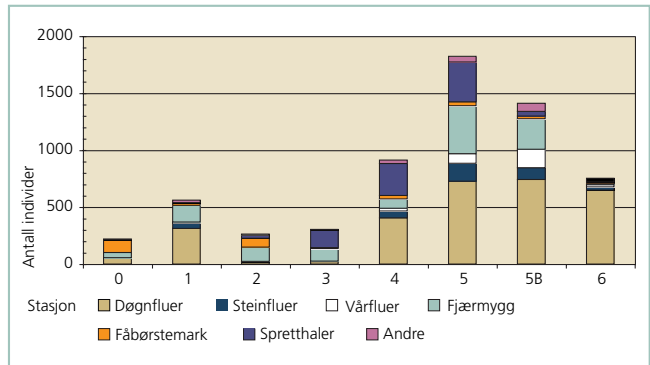
karakter enn i dag, og var sammensatt av mange forskjellige fraksjoner av varierende størrelse.

I disse elvene ble det funnet et artsrikt bunndyrsamfunn med høy diversitet. Bunndyrsamfunnene i Vinstra elv hadde høyere tetthet og flere arter til stede i kildeområdet (dominert av vekselvis grunnvann og overflatevann), sammenliknet med ovenfor der elva var temporær (overflatevanndominert) og nedenfor (permanent, men større innslag av overflatevann) (fig. 6 og 7). I kildeområdene i Vinstra var bunndyrsamfunnet dominert av døgnfluen *B. rhodani*, vårfluen *Rhyacophila nubila*, fjærmyggslekten *Diamesa* og med et påfallende stort innslag av spretthaler (*Collembola*). I Hemsil (alltid permanent vannspeil) var det også signifikant høyere diversitet på strekningen uten minstevannføring.

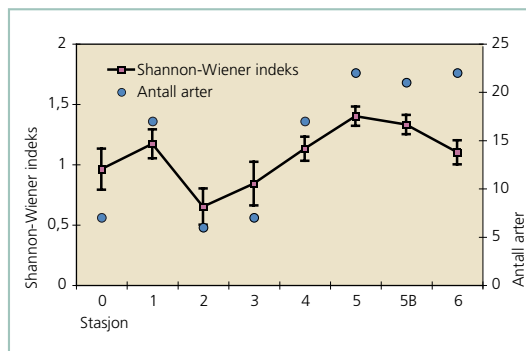
Selv svært små vannmengder (overflatevann og/eller grunnvann) vil kunne gi et diverst bunndyrsamfunn, forutsatt tilfredsstillende oksygeninnhold. Diversitet og dominans må også her skilles fra den totale produksjonen, som er avhengig av egnet habitat og størrelsen på produksjonsarealet (vanndekket areal).

## Økt vannføring

Økt vannføring forekommer først og fremst nedenfor kraftverk i vinterhalvåret. Nedenfor Vassbygdvatn i Aurland førte dette til redusert biomasse av bunndyr (Raddum 1978), noe som skyldes økt vintertemperatur og derved økt aktivitet og driv. Høy vintervannføring vil forsterke drivet ut av elva. Endringene i bunnfaunaen nedstrøms kraftverket i Surna kan tilskrives endringer både i vannføring og redusert sommer- og økt vintertemperatur. Nedenfor kraftverket ble det dokumentert lavere tetthet av bunndyr (fig. 8), men med unntak av fjærmygg ble ingen store endringer i sammensetningen av arter registrert. Kaldtvannselkende arter av

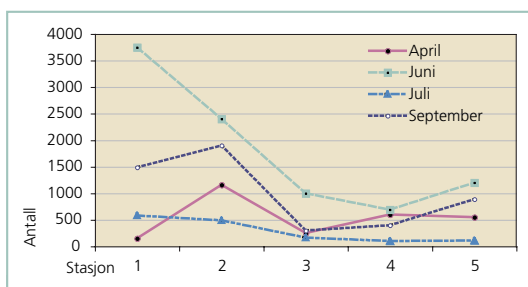


**Fig. 6.** Antall individer pr. bunnprøve av 6 hovedgrupper av bunndyr i Vinstra elv nedenfor Kamfoss i september 2004, st. 0: sidebakk, st. 1–3: temporær elvestrekning ovenfor kildeområdet. St. 4–5 der elva er temporær, st. 4, 5 og 5B i kildeområdet og st. 6 nedenfor dette (fra Brabrand *et al.* 2005).



**Fig. 7.** Shannon-Wiener indeks ( $H'$ ) og antall arter av bunndyr i Vinstra elv nedenfor Kamfoss i september 2004, st. 0: sidebakk, st. 1–3: temporær elvestrekning ovenfor kildeområdet. St. 4–5 der elva er temporær, st. 4, 5 og 5B i kildeområdet og st. 6 nedenfor dette (fra Brabrand *et al.* 2005).

fjærmygg var enten sjeldne eller fraværende nedenfor kraftstasjonen. Fem av artene som var vanlige ovenfor kraftstasjonen, var sjeldne nedenfor. Hos mer artsfattige grupper vil effekter av endret temperatur og vannføring lettere kunne dokumenteres gjennom endret tetthet, størrelse og vekst enn gjennom arts sammensetning. Grunnen er at lav artsdiversitet (se kap. 2) gir mindre grad av spesialisering og krav til miljø (Saltveit *et al.* 1994).



**Fig. 8.** Gjennomsnitt antall bunndyr pr. ett minutt sparkeprøve i Surna ovenfor og nedenfor kraftverket. Kraftverket har utløp like ovenfor stasjon 3. Omarbeidet etter Saltveit *et al.* (1994).

I elva Skauga i Sør-Trøndelag ble det ikke funnet store forskjeller i tettheten av bunndyr ovenfor og nedenfor Svartelva kraftverk (Arnekleiv 1994). Forskjellene i artssammensetning ble forklart ut fra habitatforskjeller og forskjeller i begroing og vannkjemi, og ikke endringer i vannføring.

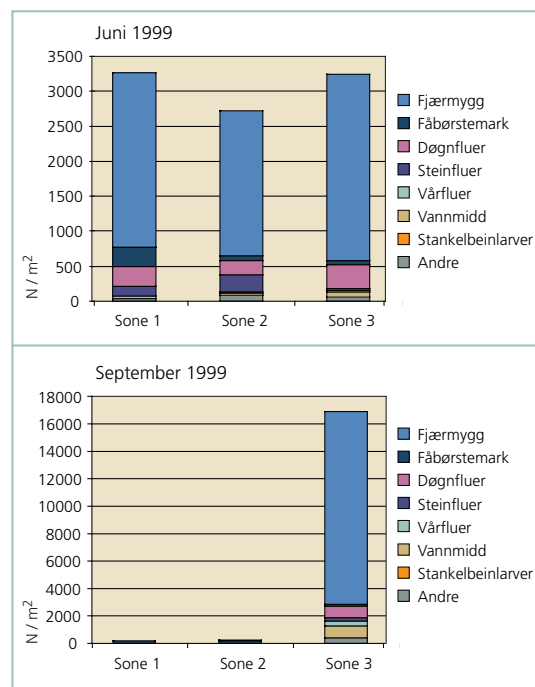
## Utjevnet vannføring

Utjevnet vannføring innebærer økt vinter-vannføring, sterk reduksjon av flomtopper gjennom året og en noe lavere sommervannføring. Virkningene på bunndyr av dette kan være tilsvarende de effekter økt vintervannføring gir. I Stjørdalselva var det en signifikant økning i bunndyrtettheten i øvre del av elva nærmest kraftverksutløpet etter regulering. Det var særlig fjærmygg, steinfluer og vårfluer som økte i antall, og spesielt steinfluen *Amphinemura borealis* (Arnekleiv *et al.* 2000, Arnekleiv & Kjærstad 2003). Samtidig ble det registrert en endring i artssammensetningen av døgnfluer, steinfluer og vårfluer i øvre del av elva, som besto av en større andel *B. rhodani*, økt andel *Amphinemura borealis* og *Leuctra sp.*, rovformen *R. nubila* og den nettspinnende *Polycentropus flavomaculatus*. Sammensetningen var mer stabil i de nedre, mindre påvirkete delene. Foruten vannføringsendringene medførte reguleringen en utvasking av næring

og humus fra magasinene. Dette sammen med økt algebegroing og sedimentering, har sannsynligvis påvirket utviklingen i bunndyrsamfunnet.

## Raske fluktasjoner i vannføring

I Nidelva, Trondheim, var bunndyrmengdene på de mest tørrlagte områdene bare 10 % av det som fantes på permanent vanddekket areal. Det var en klar, negativ sammenheng mellom antall tørleggingsepisoder og bunndyrmengde (Hvidsten & Koksvik 1983, Arnekleiv *et al.* 1994, Harby *et al.* 2004). Allerede etter fem døgn med effektregulering var faunaen betydelig redusert både i antall og mangfold, og etter en måned var det bare en restfauna av fåbørstemark og fjærmygg tilbake i sonen med hyppigst tørlegginger (sone 1) (fig. 9). Etter 30



**Fig. 9.** Bunnfauna i elveareal (soner) påvirket av effektregulering (sone 1 og 2) og sone hvor det alltid renner vann (sone 3) i Nidelva, etter en periode med stabil vannføring (øverst) og en periode med effektkjøring i kraftverket (nederst).

døgn med stabil, høy vannføring var tetthetene av bunndyr tilbake til nivået før effektregulering, men betydelig lavere enn i sonen med permanent vanddekke. Først etter flere måneder med stabil vannføring var tetthetene i sone 1 og 2 «normale» (fig. 9). Nykoloniseringen skyldes primært drift fra permanent vanddekkete områder, sone 3. På permanent vanddekket areal var faunaen artsrik og med relativt høye tettheter gjennom hele året. Også nedenfor kraftverket i Nea tilskrives reduserte tettheter og redusert arts mangfold effektregulering (Arnekleiv *et al.* 1997).

## Substratendringer

I Ekso med sterkt redusert vannføring, førte bygging av terskler til at substratet på den opprinnelige strykstrekningen gikk over fra grus og stein til stadig mer mudder nærmere terskelkronen (Fjellheim *et al.* 1989, 1993). Åtte år etter byggingen av terskelen var fjærmyggfaunaen nærmest terskelkronen dominert av arten *Stictochironomus pictulus*, som normalt lever i stillestående vann. Faunaen øverst i terskelbassenget var dominert av rennende vanns former. Fåbørstemark var dominerende i hele bassenget, men hadde også økt kraftig nederst i bassenget. Øverst i bassenget gikk imidlertid biomassen ned. Substratet og faunaen i dette partiet av elva gikk over fra det som er typisk for rennende vann, til forhold som liknet mer på stillestående vann.

Flom og høy vannføring i 1989 førte til endringer i substratet og i bunndyrfaunaen (Fjellheim *et al.* 1993). Biomassen ble sterkt redusert (fig. 10), og artsamfunnet gikk over fra et samfunn likt det i stillestående vann til en mer normal rennende vanns fauna. To av de dominerende fjærmyggene, *S. pictulus* og *Chironomus melanotus*, ble kraftig redusert på grunn av at mudderet som hadde samlet seg opp nederst i terskelbassenget, ble spylt ut (se ovenfor).

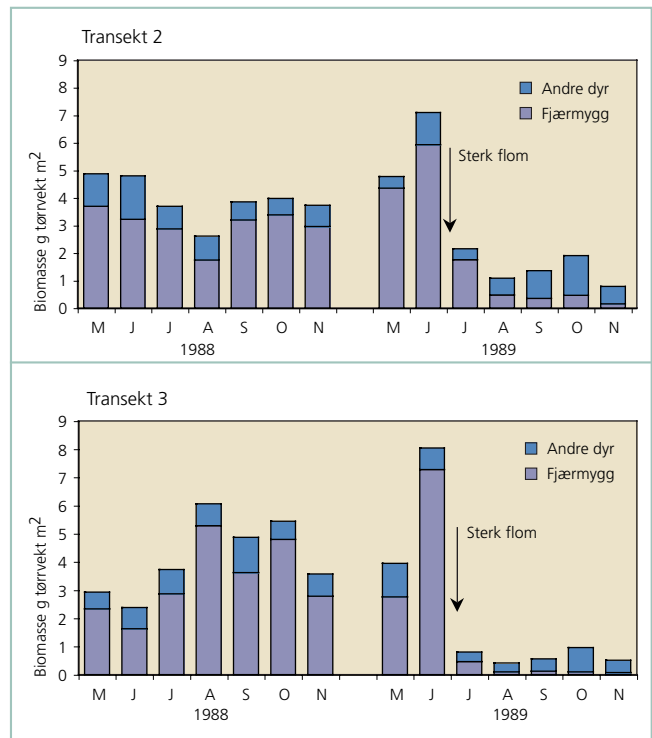


Fig. 10. Effekten av flom i 1989 på biomassen på en strykstrekning ved Ekse i Eksingedalselva.

I Suldalslågen var bunndyrarter som lever av blad og andre planterester (shredders), meget vanlige før utbygging. Etter utbygging var disse bunndyrene redusert i antall, mens arter som filtrerer ut fine partikler (collectors) utgjorde mer enn 85 % av faunaen. Årsaken til nedgangen av antall planteetere ble forklart med at høy vintervannføring sannsynligvis vasket ut blad og bladrester. Slike endringer er ofte beskrevet (Armitage 1984, Herrmann 1991).

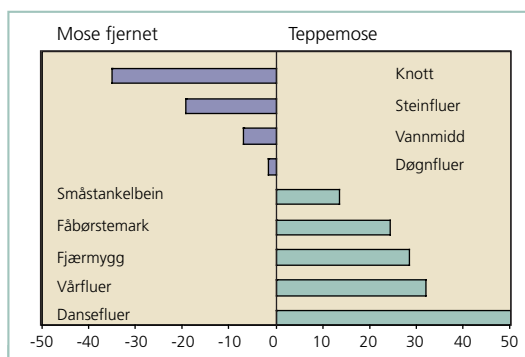
## Effekt av mose

Økt begroing av mose og trådformete alger er et problem i mange regulerte vassdrag. En viktig årsak til dette er endring i vannføringsmønsteret; mer stabile forhold og fravær av flommer (se kap. 6). Mosedeckte områder i



rennende vann har ofte en høy tetthet av bunndyr, sammenlignet med områder uten mose (Brusven *et al.* 1990). En stor del av faunaen er ofte små stadier av insektlarver, for eksempel fjærmygglarver. Begroing reduserer antall arter avhengige av rene flater. Mose kan også gi reduksjon i habitat, i og med at sand og grus akkumuleres. Mose nyttes sjelden som næring, men fungerer som et fysisk habitat som gir skjul og festemuligheter (se kap.1).

Områder i Suldalslågen med velutviklede samfunn av elvemose hadde opptil 4–5 ganger høyere tetthet av bunndyr, sammenliknet med rensket substrat (Bremnes & Saltveit 1997). Dette skyldes at elvemosen helst blir funnet på områder som er permanent vanndekket. I tillegg gir elvemosen og områdene rundt en betydelig større overflate og et større spekter av habitater. Fjærmygglarver var antallsmessig den dominerende gruppen og foretrakk klart områder med mose (fig. 11). Mikrovårfluen *Oxyethira sp.* viste også en klar preferanse for mose, både elvemose og teppemose, noe som skyldes at arten lever i små flaskeformete hus som festes i mose. Døgnfluer og enkelte arter steinfluer foretrekker også mose, mens andre arter steinfluer viste klare preferanser for mosefrie områder (se fig. 11).



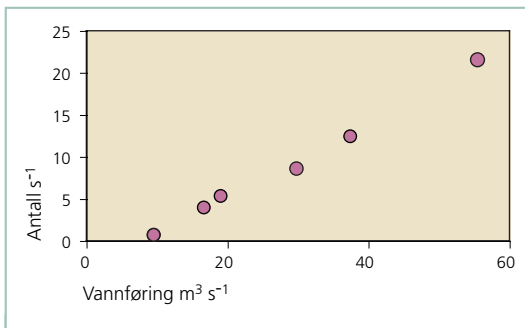
**Fig. 11.** Prosentvis avvik fra en lik fordeling på substrat av mose og ikke mose av ulike bunndyrgrupper i Suldalslågen (omarbeidet fra Bremnes & Saltveit 1997).

## Driv

I regulerte elver er det spesielt endringer av temperatur og vannføring som kan påvirke driv av bunndyr (se kap. 1). Temperaturendringer påvirker vekst- og aktivitetsmønsteret hos mange bunndyr, mens vannføringen virker direkte på drivet. Jo større vannføring, dess større del av bunndyrsamfunnet er i driv til enhver tid. Dette er illustrert av Mossestad (1972). Det passive drivet av steinfluen *Amphinemura sulcicollis* økte proporsjonalt med vannføringen (fig. 12). Arten er nattaktiv, noe som også på-



Vårfluen *Rhyacophila nubila*. Foto: A. Fjellheim



**Fig. 12.** Antall larver av steinfluen *Amphinemura sulcipectus* som passerer et tverrsnitt av Eksingedalselva pr. sekund ved ulike vannføringer, våren 1968. Data fra dagdriv (>1 lux), etter Mossestad (1972).

virker drivet i denne perioden. Stor vannføring i regulerte elver kombinert med økt temperatur til unormale tidspunkt, kan få negative konsekvenser ved et unormalt tap av bunndyr. Dette ble antatt å være årsaken til reduksjonen av store larver om vinteren i Aurlandsvassdraget, se foran og Raddum (1978). Tapping av magasin vann om vinteren i Holmevassåna førte til økt temperatur i tappeperioden, med snø og isfri elv mellom to magasin (Raddum 1985). Fjærmygg forpuppet seg ca. én måned tidligere og økt driv førte til en kraftig reduksjon av fjærmygg tidlig i sesongen.

Brå vannføringsendringer nedstrøms dammer og kraftstasjoner kan medføre katastrofedriv, og er normalt skadelige for bunndyrfaunaen, se foran om effektkjøring.

## Oppsummering

En gradering av vannføringsendringer kan generelt oppsummeres som følger:

- Redusert vannføring gir redusert areal for produksjon av bunndyr. Reduksjonen i bunnareal er proporsjonal med vannføringen, avhengig av elvens bunnprofil.
- Redusert vannføring gir vanligvis økt temperatur, økt sedimentering og uendrede eller økte tettheter av bunndyr i de vanndekte bunnarealene. Sammensetningen av arter kan endres.
- Økt vannføring øker vanddekket areal som bunndyr kan utnytte. Økt vannføring gir som regel redusert temperatur. Bunndyrfaunaen endres grunnet endret bunnsubstrat, redusert vekst og økt driv, som vasker ut larver og dødt organisk materiale.
- Sterkt fluktuerende vannstand gir store skader ved at de negative effektene av tørrlegging og høy vannføring stadig gjentas.
- Tørrlegginger i lengre perioder fører til utradering av en stor del av bunndyrene.

## Litteratur

- Armitage, P.D. 1984. Environmental changes induced by stream regulation and their effect on lotic macroinvertebrate communities. *I: Lillehammer, A. & Saltveit, S.J. (red.). Regulated Rivers. Universitetsforlaget, Oslo, s. 139-165.*
- Arnekleiv, J.V. 1994. Fisk og bunndyr i Skauga 1985-1990. Universitetet i Trondheim, *Vitenskapsmuseet, Zoologisk notat 1994-1: 1-23.*
- Arnekleiv, J.V., Koksvik, J.I., Hvidsten, N.A. & Jensen, A.J. 1994. Virkninger av Bratsbergreguleringen (Bratsberg kraftverk) på bunndyr og fisk i Nidelva, Trondheim (1982-1986). *Vitenskapsmuseet Rapport Zoologisk Serie 1994-7. 56 s.*
- Arnekleiv, J.V., Hellesnes, I., Lindstrøm, E.A. & Bongard, T. 1997. Vannkvalitet, begroing og bunndyr i Nea 1993-1995. Del II. Forholdene etter regulering. *Vitenskapsmuseet Rapport Zoologisk Serie 1997-10. 46 s.*
- Arnekleiv, J.V. Kjørstad, G., Rønning, L., Koksvik, J. & Urke, H.A. 2000. Fiskebiologiske undersøkelser i Stjørdalselva 1990-1999. Del I. Vassdragsregulering, hydrografi, bunndyr, ungfisktettheter og smolt. *Vitenskapsmuseet Rapport Zoologisk Serie 2000-3. 91 s.*
- Arnekleiv, J.V., Kjørstad, G., Rønning, L. & Koksvik, J. 2002. Fisk, bunndyr og minstevannføring i elvene Tevla, Torsbjørka og Dalåa, Meråker kommune. *Vitenskapsmuseet Rapport Zoologisk Serie 2002-5. 90 s.*
- Arnekleiv, J.V. & Kjørstad, G. 2003. Changes in density and intra-watercourse distribution of Plecoptera following hydropower regulation in a Central Norwegian river. *I: Gaino, E. (red.). Research Update on Ephemeroptera & Plecoptera. Università di Perugia-Italy. s. 255-262.*
- Bergersen, R. 1992. Bunndyr og ernæring hos lakseunger i Altaelva, 1980-1992. *Tromsura, Naturvitenskap nr. 71, Tromsø, 45 s.*
- Blakar, I.A. et al. 2004. Vannkvaliteten i Suldalsvassdraget. *Suldalslågen-Miljørapport, 40, 80 s.*
- Brabrand, Å., Bremnes, T., Saltveit, S.J., Koestler, A.G. & Bogen, J. 2005. Økologisk betydning av grunnvann for bunndyr og fisk. *Rapport Miljøbasert vannføring 2-2005. Norges vassdrags- og energidirektorat. 64 s.*
- Bremnes, T. og Saltveit, S.J. 1997. Effekt av mose på bunndyr i Suldalslågen. *Rapport Lakseforsterkingsprosjektet i Suldalslågen, 30: 1-42.*
- Bongard, T., Arnekleiv, J.V. & Solem, J.O. 1994. Bunndyr og fisk i Rotla før og etter regulering. II Etter regulering. - *Vitenskapsmuseet Rapport Zoologisk Serie 1994-9, 1-29.*
- Brittain, J.E. & Eikeland, T.J. 1988. Invertebrate drift - A review. *Hydrobiologia 166: 77-93.*
- Brittain, J.E. & Saltveit, S.J. 1989. A review of the effects of river regulation on mayflies (Ephemeroptera). *Regulated Rivers 3: 191-204.*
- Brittain, J.E., Lillehammer, A. & Bildeng, R. 1984. The impact of water transfer scheme on the benthic macroinvertebrates of a Norwegian river. *I: Lillehammer, A. & Saltveit, S.J. (red.). Regulated Rivers. Universitetsforlaget, Oslo, s. 189-199.*
- Brusven, M. A., Meehan, W.R. & Biggam, R.C. 1990. The role of aquatic moss on community composition and drift of fish food organisms. *Hydrobiologia 196: 39-50.*
- Fjellheim, A., Håvardstun, J., Raddum, G.G. & Schnell, Ø.A. 1993. Effects of increased discharge on benthic invertebrates in a regulated river. *Regulated Rivers 8: 179-187.*
- Fjellheim, A., Raddum, G.G. & Schnell, Ø.A. 1989. Changes in benthic animal production of a weir basin after eight years of succession. *Regulated Rivers 3: 183-190.*
- Garnås, E. 1985. Effekt av redusert vannføring på bunndyr og fisk fra 1982-1984 i Søre Osa, Hedmark. *Rapport DVF-Reguleringsundersøkelsene, 9-1985, 84 s.*
- Harby, A., Alfredsen, K., Arnekleiv, J.V., Flodmark, L.E.W., Halleraker, J.H., Johansen, S.W. & Saltveit, S.J. 2004. Raske vannstandsendringer i elver - Virkninger på fisk, bunndyr og begroing. Sluttrapport fra forskningsprosjektet «Konsekvenser av effektkjøring på økosystemer i rennende vann». *SINTEF Rapport TR A5932: 1-39.*
- Herrmann, J. 1985. Bottenfaunaen i reglerede vattendrag - internasjonella erfaringer. *Ab Hydroconsult, rapport nr. 85-838, Stockholm/Uppsala, 72 s.*
- Herrmann, J. 1991. Bottenfauna, vattenfløde och minimitappning. Dimensjonering av minimitappning från miljø- och fiskesynpunkt. Delrapport 3, Litteratursammanställning. Vattenfall, *FUD-rapport nr. UH 1991/26, 42-69.*
- Hvidsten, N.A. & Koksvik, J.I. 1983. Virkninger av døgnregulering på næringsfauna og fisk i Nidelva. *Fiskesymposiet 1983, Vassdragsregulantenens forening, Asker.*
- Hynes, H.B.N. 1970. *The Ecology of Running Waters.* Liverpool University Press. 555 s.
- Jensen, R. 1986. *Vekst og livssyklus hos Leucra hippopus i tre ulike temperaturregimer.* Hovedoppgave, Zool. Mus., Univ. i Bergen, 32 s.
- Josefsen, E. 1953. Reguleringsundersøkelser i Tisleia, Flya og Nøra. *I: Bunnfaunaen i Tisleia, Flya og Nøra. Virkninger av kortvarige variasjoner i vannføringen. Fiskeriinspektørens Vitenskapelige Avdeling, 80 s.*
- Larsen, R. 1968. *En faunistisk økologisk undersøkelse av bunnfaunaen i Aurlandselva, Sogn og Fjordane.* Hovedoppgave, Zool. Mus., Univ. i Bergen, 268 s.
- Lillehammer, A. & Saltveit, S.J. 1984. The effect of the regulation on the aquatic macroinvertebrate fauna in the River Suldalslågen, Western Norway. *I: Lillehammer, A. & Saltveit, S.J. (red.). Regulated rivers, Universitetsforlaget, Oslo, s. 201-210.*
- Lillehammer, L. & Saltveit, S.J. 1987. Skjønn Borgund Kraftverk. *En vurdering av reguleringsvirkninger på fisk og bunndyr i Lærdalselva, Sogn og Fjordane. 34 s.*
- Magnell, J.-P., Sandsbråten, K. & Kvambekk, Å.S. 2004. Hydrologiske forhold i Suldalsvassdraget. Sluttrapport prøvereglement. *Suldalslågen-Miljørapport, 38, 100 s.*

- Mossestad, H. 1972. Års- og døgnvariasjoner i drift-faunaen og dens relasjon til vannføringen i Eksingedalselva. I: Kauri, H. (red.) Aurlandselven. Et symposium angående rennende vanns økologi. LFI, Universitetet i Bergen, s. 62-73.
- Raddum, G.G. 1972. Benthos i Lærdalselva. *Rapport Laboratorium for Ferskvannøkologi og innlandsfiske, Universitetet i Bergen* 11. 80 s.
- Raddum, G.G. 1974. Bunndyr og drift i elver i Suldalfeltet 1970-1972. *Rapport Laboratorium for Ferskvannøkologi og innlandsfiske, Universitetet i Bergen* 14. 58 s.
- Raddum, G.G. 1978. Reguleringens virkning på bunnsfaunaen i Aurlandselven. *Rapport Laboratorium for Ferskvannøkologi og innlandsfiske, Universitetet i Bergen* 25. 49 s.
- Raddum, G.G. 1985. Effects of winter warm reservoir release on benthic stream invertebrates. *Hydrobiologia* 122: 105-111.
- Raddum, G.G. & Fjellheim, A. 2005. Populasjonsstrukturen hos bunndyr i Aurlandselva i relasjon til endringer i vannføring og temperatur. *Rapport Miljøbasert vannføring 3-2005. Norges vassdrags- og energidirektorat*. 49 s.
- Raddum, G.G., Fjellheim, A., Barlaup, B. & Åtland, Å. 1991. Undersøkelser av bunndyr i Aurlandsvassdraget: En sammenligning av forholdene før og etter utbygging. *Rapport Laboratorium for Ferskvannøkologi og innlandsfiske, Universitetet i Bergen* 70. 69 s.
- Saltveit, S.J. & Bremnes, T. 2004. Effekter på bunndyr og fisk av ulike vannføringsregimer i Suldalslågen. Sluttrapport. *Suldalslågen-Miljørapport*, 42, 137 s. + vedlegg.
- Saltveit, S.J., Bremnes, T. & Brittain, J.E. 1994. Effect og changed temperature regime on the benthos of a Norwegian regulated river. *Regulated Rivers* 9: 93-102.
- Saltveit, S.J., Brittain, J.E., & Lillehammer, A. 1987. Stoneflies and river regulation - a review. I: Craig, J.F. and Kemper, J.B. (red.). *Regulated Streams*, Plenum, New York, s. 117-129.
- Steine, I. 1972. Strondavassdraget, Voss. 1969 - 71. *Rapport Laboratorium for Ferskvannøkologi og innlandsfiske, Universitetet i Bergen* 5, 163 s.
- Tvede, A.M. 1995. Vanntemperaturen i Suldalslågen. Forholdet mellom vanntemperatur, vannføring og værforhold i perioden 15. april-15. juni. *Rapport Lakseforsterkningsprosjektet*, 6, 16 s.
- Ugedal, O., Forseth, T., Jensen, A.J., Koksvik, J.I., Næsje, T., Reinertsen, H., Saksgård, L. & Thorstad, E.B. 2002. Effekter av kraftutbyggingen på laksebestanden i Altaelva: Undersøkelser i perioden 1981-2001. *Altaelva-rapport nr. 22*: 1-166.
- Ugedal, O., Thorstad, E.B., Næsje, T.F., Reinertsen, H., Koksvik, J.I., Saksgård, L., Hvidsten, N.A., Blom, H.H., Fiske, P. & Jensen, A.J. 2005. Biologiske undersøkelser i Altaelva 2004. *NINA Rapport* 43: 1-98.
- Ward, J.V. 1976. Effects of flow pattern below large dams on stream benthos; a review. I: Orsborn, J.F. and Allan, C.H. (red.), *Instream Flow Needs Symposium* 2, American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, s. 235-253.



# Fisk

## **Gyting, rognutvikling og tidspunkt for første næringsopptak**

Bjørn T. Barlaup  
Svein Jakob Saltveit





## Gytebiologi

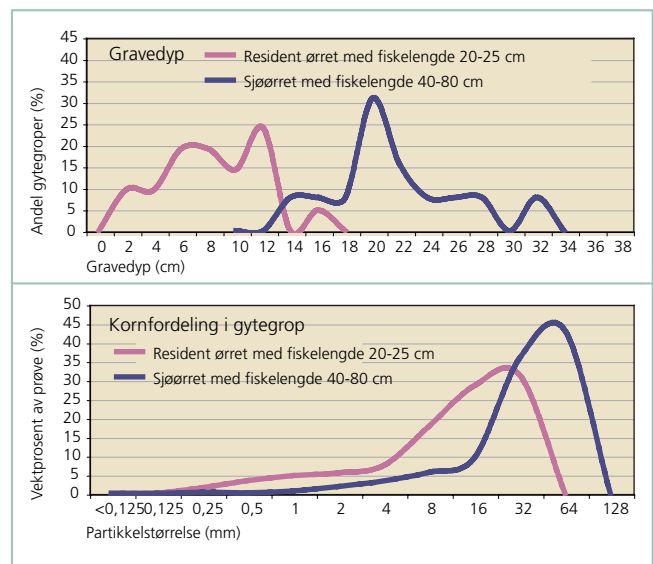
Mest kunnskap på dette området finnes for laks og ørret, og gytebiologien til disse to artene er derfor vektlagt. Laks og ørret kjønnsmodner om høsten og gyter på rennende vann hvor eggene graves ned i grusen. Det er velkjent at fisken ofte har en presis tilbakevandring til sin «barndoms elv» (Stabell 1984; Heggberget *et al.* 1988), og at de samme gyteområdene ofte benyttes år etter år. Vandringen til gyteområdet, produksjonen av kjønnsprodukter (egg og melke) samt konkurranse på gyteplassene er energetisk sett kostbart. Laks investerer mer enn for eksempel innlandsørreten (resident ørret), noe som får konsekvenser for overlevelse og andel av flergangsgytere (Jonsson *et al.* 1991, Berg *et al.* 1998).

Det er hunnfisken som velger gyteplass og som bestemmer hvor eggene skal graves ned. Etter valg av gyteplass legger hunnfisken seg på siden og slår med halen, slik at det dannes et undertrykk som virvler opp grus og stein. Ved å gjenta denne atferden flere ganger dannes det en grop. Godtar hunnfisken kvaliteten på gropa, deriblant vanngjennomstrømningen, finner gyteakten sted og eggene befruktes (Jones & King 1949). Utformingen av gropa og eggenes egenvekt gjør at eggene synker ned i bunnen av gropa. Etter gytingen dekker hunnfisken over eggene ved å grave en grop rett oppstrøms for hvor eggene er lagt. Den ferdige grusstrukturen kalles da en gytegropp (White 1942). Såkalte falske gytegropper oppstår når hunnfisken ikke er fornøyd og forkaster stedet (Barlaup *et al.* 1994).

Bunnforholdene er særlig viktige, siden de er avgjørende både for muligheten til å grave eggene ned og for miljøforholdene for eggene. Gytingen foregår på bunn av grus eller småstein. Kornfordeling og gravedyp er avhengig av størrelsen på fisken (se fig. 1). Som en tommelfingerregel kan fisken gyte i en grusavsetning med en median diameter som utgjør om lag 10 % av fiskens kroppslengde (Kondolf *et al.*

1993a; DeVries 1997). Ved gravingen modifieres grussammensetningen i gytegroppa. Det mest finpartikulære materialet føres bort av strømmen og den gjenværende grusen får økt porøsitet, noe som sikrer god vanngjennomstrømning (Kondolf *et al.* 1993b) og dermed gunstige forhold for eggoverlevelse (Chapman 1988).

Ved hver gyteakt gytes en porsjon egg som blir liggende konsentrert i en såkalt eggglomme. En gytegropp kan inneholde en eller flere slike eggglommer, avhengig av hvor mange eggglommer hunnfisken har plassert i gytegroppa (White 1942; Crisp & Carling 1989; Fleming *et al.* 1996) (se fig. 2). Avkommet fra en enkelt hunnfisk blir som regel spredt i flere gytegropper, noe som trolig er med på å spre risikoen for at alt avkommet går tapt som følge av stranding eller andre uheldige miljøforhold (Barlaup *et al.* 1994; Gaudemar *et al.* 2000).



**Fig. 1.** Liten fisk graver eggene grunnere og i finere grus enn større fisk. En vanlig bekkørret på om lag 20–25 cm vil typisk bruke en grus med en dominerende kornstørrelse på om lag 16–32 mm (nederst) og grave rognene ned til om lag 5–10 cm dyp (øverst). En større sjørørret eller laks på om lag 40–80 cm vil typisk velge en grovere kornfordeling og grave rognene ned til om lag 15–30 cm dyp. Figuren er basert på prøvetaking av gytegropper i Jostedal, Sogn- og Fjordane (Barlaup *et al.* 2003).

Eggutviklingen skjer nede i grusen, utviklingshastigheten er temperaturavhengig og artsspesifikk, og normalt vil eggene klekke på etter vinteren, se fig. 2 (Crisp 1988). Det er vanskelig å dokumentere klekkesidspunktet for rogn og også tidspunkt for når fiskungene kommer opp av grusen, «swim up». Dette kan beregnes fra gytetidspunktet og det foreligger modeller til dette formål (se kap. 8). Utviklingstiden fra klekking til plommesekkungelen tar til seg ekstern føde, er også temperaturavhengig (Jensen *et al.* 1989; 1991). Ørretyngelen kan starte næringsopptaket og vokse ved temperaturer på rundt 4 °C, mens lakseyngelen krever temperaturer over 7–8 °C (Jensen *et al.* 1989). Ørreten er derfor bedre tilpasset kalde elver enn laksen, noe som gjør at laks er svært fåtallige eller fraværende i kalde elver som for eksempel er påvirket av breavsmelting. Denne forskjellen i temperaturkrav gjenspeiles også i det forskjellige gytetidspunktet for de to artene (Heggberget *et al.* 1988; L'Abée-Lund *et al.* 1989). Ørreten gyter gjerne to til fire uker før laksen, noe som igjen gjør at ørretyngelen kommer opp av grusen tidligere og på en lavere temperatur enn lakseyngelen.



**Fig. 2.** Skjematisk framstilling av en gytegrøp hvor eggene ligger konsentrert i en eggelomme. Vannstrømmen gjennom grusen sikrer tilførsel av oksygenrikt vann. Nyklekket yngel har en stor plommesekk under buken til næring i den tiden den ligger nede i grusen, som såkalt plommesekkungel. Når plommesekken er nær oppbrukt, søker den seg opp av grusen og starter sitt frittlevende liv som yngel med en størrelse på om lag 2–3 cm.

Avkommet er altså beskyttet for predasjon og andre farer i hele 6–8 måneder. Dette er en effektiv strategi for å ta vare på avkommet, og er en av hovedgrunnene til den vanlige forekomsten av laks og ørret i våre vassdrag.

Fiskens snevre krav til gyteplass gjør at det som regel bare er avgrensede områder som er egnet for gyting. Større sammenhengende gyteområder finnes typisk på utløp av større høler eller på andre strekninger der de hydrologiske forholdene gjør at det riktige gyte-substratet blir liggende stabilt. På mer hurtigrennende partier vil som regel bunnforholdene bestå av grov stein og blokk, og gytemulighetene vil ofte være fraværende eller begrenset til mindre områder. Blir vannhastigheten for lav vil ofte fint materiale, sand og silt, dekke elvebunnen og gjøre slike strekninger mindre egnet for gyting.

## Effekter av reguleringsinngrep

Gytestrategien med en eller få gytinger per hunnfisk kombinert med et snevert krav til kvaliteten på gytehabitatet, gjør bestandene av laks og ørret sårbare for menneskeskapte inngrep. En regulering endrer vannføring, vann-temperatur og sedimentasjonsforhold, som er grunnleggende betingelser for gyting, eggutvikling og yngelens overlevelse når den kommer opp av grusen. En oversikt over årsak og virkning av regulering på gytetsuksess er gitt i tab. 1.

## Redusert tilgang til gyteområder

Fiskens tilgang på gyteområder tapes eller reduseres ved bygging av en dam på utløpsos, eller ved senking eller avkorting av elveleiet. Redusert vannføring medfører tørrlegging av gyteområder eller at vannføringen blir for lav til at fisk kan gyte. Fravær av normale flommer bidrar til økt sedimentering og begroing (Reiser *et al.* 1989; Sear 1993) med påfølgende forringelse eller tap av gyteområder (Adams &

**Tab. 1.** Mulige negative virkninger av regulerings effekter på gytesuksess hos laks og ørret. Konsekvensene er fordelt på effekter som påvirker hhv. gyteforhold, eggstadiet og plommesekkstadiet.

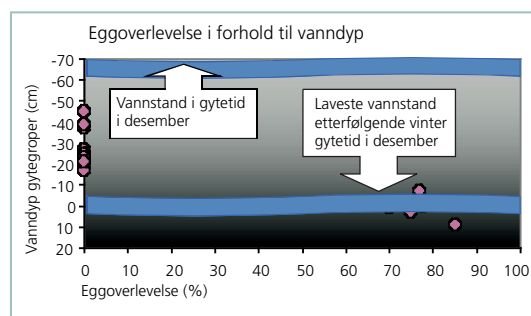
Effekt av regulering	Mulig negativ effekt for		
	Gyteforhold	Eggstadiet	Plommesekkstadiet
Fysiske inngrep	Redusert areal tilgjengelig for gyting	Økt fare for tørrlegging eller utspyling	
Endret vannføringsregime		Økt silting reduserer vanngjennomstrømming i gytegroper, og kan medføre oksygenmangel og derav eggdødelighet	Økt silting kan tette porene i grusen, og kan medføre dødelighet ved at yngelen ikke kommer seg ut av grusen
Endret sedimentasjonsrate	Naturlig tilpasset gytetidspunkt ut av fase med nytt temperaturregime		Fremskyndet eller forsinket utvikling ved hhv. økt eller redusert temperatur
Endret temperaturregime			

Beschta, 1980; Nelson *et al.* 1987). I vassdrag hvor tilgangen på gyteområder i utgangspunktet er begrenset, kan dette forsterke tilgangen på gyteområder som en flaskehals for rekrutteringen og fiskeproduksjon (Beard & Carline 1991; Einum & Nislow 2005).

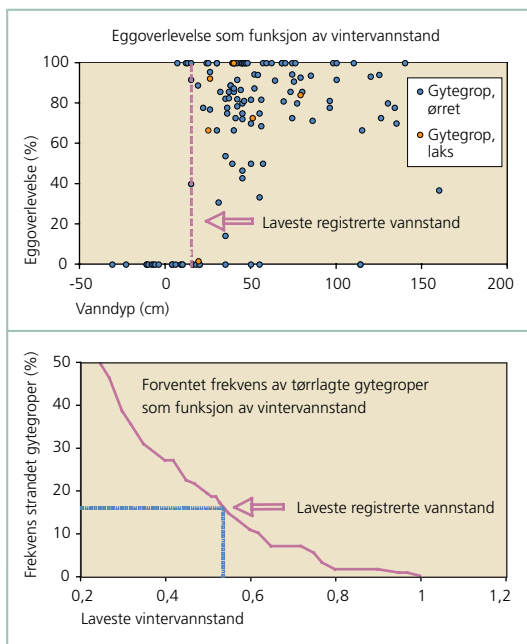
## Effekt på overlevelsen til egg og plommesekkyngel

Høy vannføring i gytetiden gjør at fisken kan bli «lurt» til å gyte på områder som senere blir tørrlagt. Tørrlegging av gytegroper vil normalt føre til høy dødelighet grunnet uttørring eller frost. Andelen tørrlagte gytegroper og eggoverlevelse er i den regulerte Byglandsfjorden en direkte funksjon av vannføringsregime fra gytetiden i desember til yngelen kommer opp av grusen påfølgende vår (fig. 3). Selv om ikke gytegroper direkte strander, kan unormalt lav vintervannføring medføre redusert vannhastighet og oksygentilførsel, som igjen gir økt eggdødelighet (Gibson & Myers 1988).

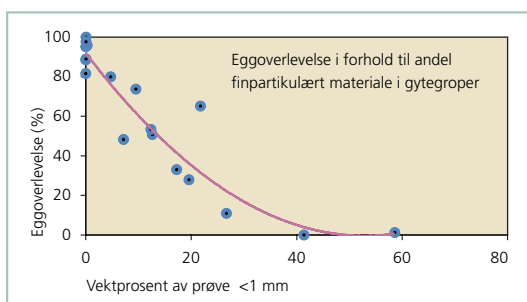
I den regulerte elva Bjoreio i Eidfjord var også andelen tørrlagte gytegroper og eggoverlevelse en direkte funksjon av vannføringsregime i gytetiden i desember til yngelen kommer opp av grusen etterfølgende vår. Av 130 gytegroper



**Fig. 3.** Høy vannføring og vannstand i gytetiden, etterfulgt av lav vannstand om vinteren, fører til tørrlegging og full dødelighet i gytegroper som er gytt relativt grunt i den regulerte Byglandsfjorden. Hvert punkt representerer en gytegrope. Den lave vannstanden vinterstid skyldes høy etterspørsel av kraft og nedtapping av fjorden. Omarbeidet etter Barlaup *et al.* 2004.



**Fig. 4.** Høy vannføring og vannstand i gytetiden, etterfulgt av lav vannstand om vinteren, fører til tørrlegging og dødelighet i gytegrøper som er gytt på grunt vann i den regulerte Bjoreio i Eidfjord i sesongen 2003/04 (øverste figur). Laveste registrerte vintervannstand i 2004 var 0,53 m. Av nederste figur framgår det at en ytterligere reduksjon i vintervannføringen vil føre til en betydelig økning i andelen tørrlagte grøper.



**Fig. 5.** Forholdet mellom eggoverlevelse og innholdet av finpartikulært materiale med diameter mindre enn 1 mm på en gyteplass for ørret i Bjornesfjorden på Hardangervidda. Mye av gytegrusen ble fjernet ved en midlertidig senkning av fjorden. Dette medførte et høyt innslag av sand og lav eggoverlevelse. Gyte-plassen ble deretter restaurert ved utlegging av ny grus med mindre sand og ga høyere eggoverlevelse. Upubliserte data fra LFI-Bergen.

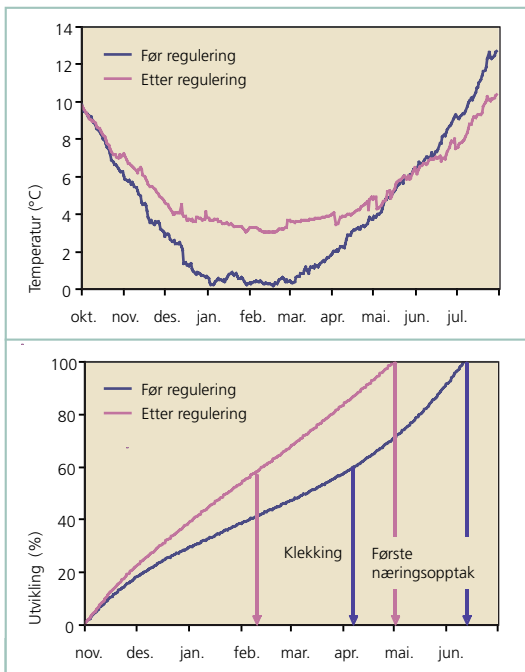
undersøkt våren 2004, var 17 % strandet og eggdødeligheten var 100 % i de fleste av disse (fig. 4). En ytterligere reduksjon i vintervannføringen vil føre til en betydelig økning i antallet tørrlagte grøper. I Bjoreio brukes denne type informasjon til å fastsette en vintervannføring som tar hensyn til gytegrøpenes dybdefordeling, og som derfor motvirker tørrlegging av gyteområdene.

Økt sedimentering av finpartikulært materiale på gyteområdene kan føre til tetting av porene i grusen, slik at vann- og dermed oksygentilførselen til eggene reduseres (Chapman 1988). Dette kan føre til økt dødelighet på rognstadiet, men også på plommesekestadiet, idet porene i grusen blir tett slik at yngelen blir «stengt inne» og dør i grusen (Phillips *et al.* 1975; Witzel & MacCrimmon 1980). Et eksempel på redusert eggoverlevelse som følge av økt innhold av sand på gyteplassen, er vist i fig. 5.

Flommer som medfører masseforflytninger, vil forekomme i både uregulerte og regulerte vassdrag. Ved spesielt store flommer kan dødelighet på egg- eller plommesekestadiet oppstå om skuredypet, dvs. forflytning av grus i vertikalplanet, overgår gravedypet hvor eggene er gytt. I Suldalslågen viste høy vannføring seg å være uheldig for yngel av laks som kom opp av grusen (Saltveit *et al.* 1995), noe som ga driv av fiskeunger. Dette skyldes at eggene ble lagt ved lav vannføring om vinteren, og at «swim up» derved foregikk ute i elva langt fra de strømsvake områdene langs land.

## Effekter av temperaturendringer

Gytetidspunktet hos laksefisk er over lang tid tilpasset de lokale temperaturforholdene, og typisk vil fisk som lever i kalde elver gyte tidligere enn fisk i varmere elver. Årsaken til dette er trolig en tilpasning til det lokale temperaturregime, som sikrer at yngelen kommer opp av grusen til et mest mulig gunstig tidspunkt



**Fig. 6.** Økning av vanntemperaturen om vinteren er et resultat av tapping av bunnvann fra reguleringsmagasin. I den øverste figuren er en slik økning illustrert, og i den nedre figuren ser en hvordan dette tenkte tilfelle i endret temperatur vil framskynde klekking og tidspunktet for når lakseyngelen kommer opp av grusen og starter sitt første næringsopptak.

med tanke på vannføring, temperatur og næring (Godin 1982, Heggberget 1988, Jensen *et al.* 1991). Gytetidspunktet er følgelig et karaktertrekk som viser stor variasjon mellom elver, men liten variasjon innen samme elv. Dette faste gytetidspunktet har trolig en genetisk forankring, og gjør bestandene sårbare for reguleringsinngrep som medfører større endringer i temperaturregimet. Endringer kan medføre at gytetidspunktet ikke lenger er optimalt, og at utviklingstiden fram til yngelen kommer opp av grusen ikke lenger er i fase med de naturgitte forhold. Kommer yngelen for tidlig opp av grusen kan for lav temperatur medføre et lite effektivt næringsopptak, slik at yngelen dør eller får en dårlig startvekst eller

den kan bli mer utsatt for flomeepisoder (Jensen & Johnsen 1999). I det motsatte tilfelle der temperaturen er blitt redusert, kan dette føre til en forsinkelse som igjen vil avkorte lengden på vekstsesongen og påvirke overlevelsen negativt (Einum & Fleming 2000). Generelt er det laksen som vil være mest ømfintlig for temperaturendringer siden den som nevnt krever høyere temperaturer for å vokse enn ørreten. Effektene av temperaturøkning vinterstid og hvordan det påvirker utviklingshastigheten fram til yngelen kommer opp av grusen, er illustrert i fig. 6.

Observerte tidspunkt for «swim up» av laksyngel i Suldalslågen har ikke endret seg fra før og etter regulering. Dette til tross for at det har vært en reduksjon i vanntemperatur om vinteren. Årsaker kan være endring i gytetidspunkt eller en dominerende effekt av grunnvann på eggutvikling.

## Andre arter

Harren er en vårgyter og graver ned eggene i grus som i hovedsak vil ligge innenfor størrelsesintervallet 16–32 mm (Crisp 1996; Nykanen & Huusko 2002). Redusert tilgang på gyteområder som følge av regulering og kanalisering, er i flere tilfeller gitt som hovedårsak til tilbakegang av harrbestander (Northcote 1995). Røye gyter normalt i strandsonen i innsjøer, men kan også gyte på rennende vann. Effekter av regulering på gyteområdene til harr og elvegytende røye vil i stor grad bli som beskrevet for laks og ørret.

Enkelte populasjoner av sik gyter på rennende vann, for eksempel i Mjøsa og Randsfjorden. Den såkalte «strømsiken» i Randsfjorden vandrer opp i de nedre deler av Dokka i september/oktober for å gyte. Rogna graves ikke ned, men spres ut over elvebunnen. Eggutviklingen skjer over vinteren, og siklarvene driver passivt etter klekking i april/mai ut i Randsfjorden. Rognutviklingen er temperaturavhengig, men



det er dokumentert at klekking utløses av mekanisk påvirkning, for eksempel i forbindelse med flom (Saltveit & Brabrand 1987, Næsje & Jonsson, 1988). Økt vanntemperatur

i utviklingsperioden er eksperimentelt funnet å gi tidligere klekking (Saltveit & Brabrand 1987). Redusert vannføring kan gi mangel på ytre stimuli for klekking.

## Litteratur

- Adams, J.N. & Beschta, R.L. 1980. Gravel bed composition in Oregon coastal streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 1514-1521.
- Barlaup, B.T., Lura, H., Sægrov, H. & Sundt R.C. 1994. Inter- and intra-specific variability in female salmonid spawning behaviour. *Canadian Journal of Zoology* 72: 636-642.
- Barlaup, B.T., Gabrielsen, S.E., Gladsø, J.A., Kleiven, E., Skoglund, H., Wiers, T. & Andersen, A.L. 2003. Fiskebiologiske undersøkelser i Jostedøla i perioden 2000 – 2002. *Rapport Laboratorium for Ferskvannøkologi og innlandsfiske. Universitetet i Bergen*, 124 s.
- Barlaup, B.T., Kleiven, E., Christensen, H., Kile, N.B., Martinsen, B.O. & Vethe, A. 2005. Bleka i Byglandsfjorden – bestandsstatus og tiltak for økt naturlig rekruttering. *Direktoratet for naturforvaltning, DN-utredning 2005-3*. 72 s.
- Beard, T.D. & Carline, R.F. 1991. Influence of spawning and other stream features on spatial variability of wild brown trout. *Transactions of the American Fisheries Society* 120: 711-722.
- Berg, O.K., Thronæs, E. & Bremset, G. 1998. Energetics and survival of virgin and repeat spawning brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 47-53.
- Chapman, D.W. 1988. Critical review of variables used to define effects of fines in redds of large salmonids. *Transactions of the American Fisheries Society* 117: 1-21.
- Crisp, D.T. 1988. Prediction, from temperature, of eyeing, hatching and «swim-up» times for salmonid embryos. *Freshwater Biology* 19: 41-48.
- Crisp, D.T. & Carling, P.A. 1989. Observations on siting, dimensions and structure of salmonid redds. *Journal of Fish Biology* 34: 119-134.
- Crisp, D.T. 1996. Environmental requirements of common riverine European salmonid fish species in freshwater with particular reference to physical and chemical aspects. *Hydrobiologia* 323: 211-221.
- DeVries, P. 1997. Riverine salmonid egg burial depths: review of published data and implications for scour studies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 1685-1698.
- Einum, S. & Fleming, I. 2000. Selection against late emergence and small offspring in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Evolution* 54: 628-639.
- Einum, S. & Nislow, K.H. 2005. Local-scale density-dependent survival of mobile organisms in continuous habitats: an experimental test using Atlantic salmon. *Oecologia*. 143: 203-210.
- Fleming, I.A., Jonsson, B., Gross, M.R. & Lamberg, A. 1996. An experimental study of the reproductive behaviour and success of farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of Applied Ecology* 33: 893-905.
- Gaudemar, B., Schroder S.L. & Beall, E.P. 2000. Nest placement and egg distribution in Atlantic salmon redds. *Environmental Biology of Fishes* 57: 37-47.
- Gibson, R.J. & R.A. Myers. 1988. Influence of seasonal river discharge on survival of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 344-348.
- Godin, J.-G.J. 1982. Migrations of salmonid fishes during early life history phases: daily and annual timing. I: Brannon, E.L & Salo, E.O. (red.). Proceedings of the Salmon and Trout Migratory Behaviour Symposium. s. 22-50.
- Heggberget, T.G. 1988. Timing of spawning in Norwegian Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 845-849.
- Heggberget, T.G., Hansen, L.P. & Næsje, T.F. 1988. Within river spawning migration of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 1691-1698.
- Jensen, A.J. & Johnsen, B.O. 1999. The functional relationship between peak spring floods and survival and growth of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*). *Functional Ecology* 13: 778-785.
- Jensen, A.J., Johnsen, B.O. & Saksgård, L. 1989. Temperature requirements in Atlantic salmon (*Salmo salar*), brown trout (*Salmo trutta*), and arctic char (*Salvelinus alpinus*) from hatching to initial feeding compared with geographic distribution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 786-789.
- Jensen, A. J., Johnsen B.O. & Heggberget, T.G. 1991. Initial feeding time of Salmon, *Salmo salar*, alevins compared to river flow and water temperature in Norwegian streams. *Environmental Biology of Fishes* 30: 379-385.
- Jones, J.W. & King, G.M. 1949. Experimental observations on the spawning behaviour of the Atlantic salmon (*Salmo salar* Linn.) *Proceedings of the Zoological Society, London* 119: 33-48.

- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L.P. 1991. Energetic cost of spawning in male and female Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of Fish Biology* 38: 739-744.
- Kondolf, G.M., Sale, M.J. & Wolman, M.G. 1993a. The size of salmonid spawning gravels. *Water Resources Research* 29: 2275-2285.
- Kondolf, G.M., Sale, M.J. & Wolman, M.G. 1993b. Modification of gravel size by spawning salmonids. *Water Resources Research* 29: 2265-2274.
- L'Abée-Lund, J.H., Jonsson, B., Jensen, A.J., Sættem, L.M., Heggberget, T.G., Johnsen, B.O. & Næsje, T.F. 1989. Latitudinal variation in life-history characteristics of sea-run migrant brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology* 58: 525-542.
- Nelson, R.W., Dwyer, J.R. & Greenberg, W.E. 1987. Regulated flushing in a gravel-bed river for channel habitat maintenance: a Trinity River fisheries case study. *Environmental Management* 11: 479-493.
- Northcote, T.G. 1995. Comparative biology and management of Arctic and European grayling (Salmonidae, *Thymallus*). *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 5: 141-194.
- Næsje, T.F. & Jonsson, B. 1988. Impacted stress: A causal agent of reduced whitefish (*Coregonus lavaretus*) egg incubation time. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 27-31.
- Nykanen, M. & Huusko, A. 2002. Suitability criteria for spawning habitat of riverine European grayling. *Journal of Fish Biology* 60: 1351-1354.
- Phillips, R.W., Lantz, R.L., Claire E.W. & Moring, J.R. 1975. Some effects of gravel mixture on emergence of Coho salmon and Steelhead trout fry. *Transactions of the American Fisheries Society* 3: 461-466.
- Reiser, D.W., Ramey, M.P., Beck, S., Lambert, T.R. & Geary, R.G. 1989. Flushing flow recommendations for maintenance of salmonid spawning gravels in a steep regulated stream. *Regulated Rivers* 3: 267-275.
- Saltveit, S.J. & Brabrand, Å. 1987. Predicting the effects of a possible temperature increase due to stream regulation on eggs of whitefish (*Coregonus lavaretus*) – a laboratory approach. I: J.F. Craig & Kemper, J.B. (red.). *Regulated Streams. Advances in Ecology*. Plenum Press. New York. s. 219-229.
- Saltveit, S.J., Bremnes, T. og Lindås, O.R. 1995. Effect of sudden increase in discharge in a large river on newly emerged Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) fry. *Ecology of Freshwater Fish* 4: 168-174.
- Sear, D.A. 1993. Fine sediment infiltration into gravel spawning beds within a regulated river experiencing floods: ecological implications for salmonids. *Regulated Rivers: Research & Management* 8: 373-390.
- Stabell, O.B. 1984. Homing and olfaction in salmonids: a critical review with special reference to the Atlantic salmon. *Biological Reviews* 59: 333-388.
- White, H.C. 1942. Atlantic salmon redds and artificial spawning beds. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 6: 37-44.
- Witzel, L.D. & MacCrimmon, H.R. 1980. Role of gravel substrate on ova survival and alevin emergence of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Canadian Journal of Zoology* 59: 629-636.



Surna. Foto: S. J. Saltveit

## Ungfisk

Svein Jakob Saltveit, Åge Brabrand, Bjørn T. Barlaup

Opphold i rennende vann er en viktig del av livssyklusen for mange fiskearter. Ungfisk av laks, sjøørret, innsjøørret, harr og sjørøye kan være opptil flere år på elv før de vandrer til en innsjø eller ut i havet, mens yngel av elvegytende sik, lagesild og flere arter karpefisk kan forlate elva like etter at rognen har klekket. Mengden ungfisk i et vassdrag reguleres både av faktorer som er avhengige av fisketettheten (biotiske faktorer) og av faktorer som er tetthetsuavhengige (abiotiske) (vannføring, temperatur) (se kap. 1). De tetthetsavhengige faktorene sørger for at populasjonens størrelse tilpasses oppvekstområdets «bæreevne» gjennom kon-

kurransen, predasjon og sykdom. De tetthetsuavhengige faktorene forårsaker variasjon i vekst og overlevelse, for eksempel ved at kraftige endringer av vannføring og temperatur kan gi endret næringstilbud eller gi stor dødelighet (Elliott 1994, 2001). Disse tetthets- og tetthetsuavhengige faktorene gir altså rammebetingelsene for produksjon (produksjonskapasitet). Vannføringen bestemmer, sammen med temperaturen, altså i stor grad hvor mye fisk en elv kan produsere pr. arealenheter. En regulering i et vassdrag kan påvirke dødeligheten ved å endre rammebetingelsene gjennom endring av vannføring og/eller temperatur.

Et metodisk problem med å vurdere effekter av vannføringsendringer er at det ofte blir iverksatt tiltak for å redusere de negative virkningene av reguleringer, samtidig med at vannføringen endres. Tiltak som utsetting og bygging av fisketrapper, kan medføre endringer i bestandsforhold som kan være vanskelig å skille fra effekten av endring i vannføring. For anadrome fiskebestander, som laks og sjøørret, vil miljøendringer og overlevelse i havet påvirke bestandsstruktur og sammensetning uavhengig av hendelser i elva. Det er derfor viktig med lange tidsserier på ungfisk, fordi lange serier gir viktig informasjon om virkninger av en endring i vannføring direkte, og mer langsomme endringer som viser seg etter mange år, som f.eks. sedimentasjon og begroing. Slike serier er en mangelvare.

### Vannføring

Endringer i vannføring har både direkte og indirekte effekter på ungfisk. Vannføring er viktig fordi den styrer en rekke andre faktorer; substrat, dyp, vannhastighet, vannkvalitet og næringsforhold. Substrat gir habitat, næring og skjul, og er bestemmende for utbredelse og mengde av fisk. En rekke mulige kritiske perioder for produksjon og overlevelse hos fisk kan knyttes til endringer i disse faktorene, fordi det får effekter på oppvekstområdenes størrelse og kvalitet. Fisk har bestemte preferanser for enkelte bunntyper, avhengig av fiskeart og ikke minst hvilket livssyklusstadium fisken er i. Endres de fysiske forholdene i en elv, også vannhastighet og dyp, får dette direkte konsekvenser for hvor fisken vil oppholde seg. Indirekte kan dette derfor få konsekvenser for bestandsstørrelsen, fiskeproduksjonen og derved fangsten av laks og ørret. Det foreligger modeller for beregning av oppvekstområdenes kvalitet, og som kvantifiserer tilgjengelige arealer og beregner hvilke vannføringer som sikrer optimale habitat (se kap. 8).

### Vanntemperatur

Vanntemperatur påvirker vekst hos fisk og kan gi redusert eller økt dødelighet på elv. Vekst hos laksefisk foregår innen bestemte temperaturintervaller (Elliott 1975a,b, Gardiner & Geddes 1980, Jensen & Johnsen 1986) og fisk har temperaturområder for optimal vekst (Saksgård *et al.* 1992, Forseth *et al.* 1994). Det er en nær sammenheng mellom vanntemperatur og vekst (Elliott 1989, Elliott & Hurley 2000, Forseth *et al.* 2001), og dermed påvirkes også produksjonen og muligens også tettheten. Generelt har ørret noe bedre vekst enn laks, noe som bl.a. kan skyldes at ørret klekker tidligere og at den vokser over et større temperaturintervall (Allen 1940, Elliott 1975a,b, Gardiner & Geddes 1980, Jensen & Johnsen 1986, Forseth *et al.* 2001). Etersom laks og ørret generelt vokser mest tidlig i vekstsesongen (Forseth *et al.* 2001), vil en temperaturendring ha størst effekt relativt tidlig i sesongen. Det er imidlertid dokumentert en viss fleksibilitet i dette. Forseth *et al.* (2001) beregnet at optimal temperatur for vekst hos laks i norske elver var så høy som 18,4 til 18,7 °C, noe som var overraskende fordi laksunger i norske elver sjelden utsettes for slike temperaturer.

### Metodikk for undersøkelser av ungfisk

Elektrofiske er den metode som hovedsakelig benyttes til studier av ungfisk på rennende vann. I Norge benytter de fleste fagmiljø et bærbart elektrisk fiskeapparat, konstruert av ingeniør Paulsen. Strømkilden til dette er et akkumulatorbatteri. Dette leverer kondensatorpulser med spenning på ca. 1600 V. Fremgangsmåten for ulike typer av undersøkelser er gitt i Norsk Standard for elektrofiske, som inngår i Norsk Standard for gjennomføring av ferskvannsbiologiske undersøkelser (NS 9455). Metoden er egnet til å beskrive artssammensetning, alderssammensetning og beregning av fisketetthet. Viktig ved undersøkelser av





Elektrofiske. Foto S. J. Saltveit

rennende vann er antall lokaliteter og størrelsen på disse. Videre må undersøkelser i større elver dekke hovedtyper av oppvekstområder (habitat) for fisk og fordeles etter hvor stort areal disse habitattypene utgjør (stratifisert).

Fisken artsbestemmes og lengdemåles i felt. Da det ikke alltid er like lett å skille de ulike årsklassene fra hverandre basert på lengdefrekvenskurver, må fisk aldersbestemmes. Dette gjøres vha. skjell eller ørestein (otolitt). Beregninger av tetthet gjøres som oftest ut fra avtak i fangst basert på gjentatte uttak med tre gangers overfisking av arealet (Zippin 1958, Bohlin *et al.* 1989).

Elektrofiske kan bare utføres på relativt grunt vann, og er derfor i større elver bare mulig på en begrenset del av elva nær land. I mindre

elver og bekker er det mulig å fiske i en større del av det vanddekkete areal, og de tilgjengelige områdene vil her være mer representative for elva enn i store elver. I store elver er det også lettere for fisk å bli skremt bort fra de områdene som undersøkes. Resultatene fra store elver gir derfor minimumsestimater, og kan for eksempel vanskelig brukes til å estimere hele fiskebiomassen (Bohlin *et al.* 1989, Saksgård & Heggberget 1990). Derimot kan de beskrive bestandsendringer over tid på de valgte områder, dersom de samme lokalitetene undersøkes hvert år. I Alta ble det funnet redusert tetthet ved høy vannføring, noe som skyldes spredning av fisken på et større areal og derved en lavere tetthet. Ved lav vannføring vil forholdet bli motsatt (Jensen & Johnsen 1988). Svært høye fisketettheter i den regulerte elven Surna i 2002, ble til en viss grad forklart med at vannføringen dette året var lavere enn ved de tidligere års undersøkelser (Lund *et al.* 2003). Selv om det er mulig å beregne tettheten av en fiskepopulasjon i store elver, må likevel en sammenlikning mellom elver gjøres med forsiktighet (Bohlin *et al.* 1989). I stor grad vil elvas beskaffenhet bestemme fiskehabitat og derved sammensetningen av bestanden på de områdene som undersøkes.

## Redusert vannføring

På elvestrekningen nedstrøms et innsjømagasin eller elvemagasin kan vannføringen være redusert (minstevannføring), eller i enkelte tilfeller helt tørrlagt store deler av året. Redusert vannføring vil gi reduksjon i produksjons- og oppvekstareal, økt vanntemperatur og endring av oppvekstområdene (habitat) som følge av økt sedimentering (substrat endringer) og begroing. Lengre tids tørrlegging fører til etablering av landvegetasjon i elveløpet, og grunnvann kan få større betydning.

I prosjektet «*Krav til vannføring i sterkt regulerte smålaksvassdrag*» ble effekten på lakse-

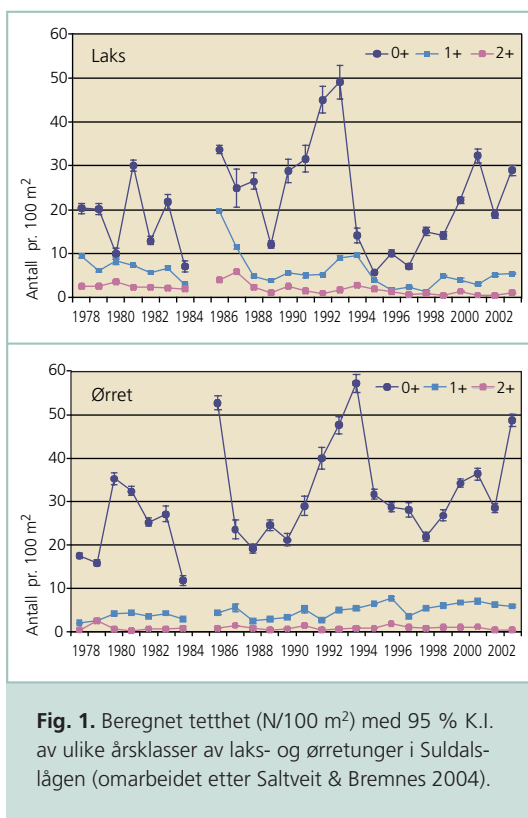




Børsaelva i Trøndelag. Foto: B. O. Johnsen

bestanden i fire vassdrag med konstant eller periodevis sterkt redusert vannføring undersøkt (Johnsen & Hvidsten 2004). I den av elvene som hadde sterkt redusert vannføring gjennom hele året, var tettheten av ungfisk svært lav, noe som korresponderte med lav smoltproduksjon og ødelagt laksefiske. I de tre andre elvene med sterkt varierende vannføring, men med tidvis sterkt redusert vannføring, ble det målt høye tettheter av ungfisk og en smoltproduksjon som var tilsynelatende upåvirket av reguleringen. Effekter på totalbestanden av ungfisk i elv med redusert vannføring er vanskelig å beregne (se ovenfor). Høye tettheter av ungfisk pr. arealenhet betyr nødvendigvis ikke at det produseres mye fisk, da totalt produktionsareal er avgjørende. Ved lav vannføring vil fisk stå konsentrert i enkelte områder, og bestandstettheter må derfor brukes sammen med andre bestandsmål, som smolt og gytefisk.

Ulla-Førre utbyggingen førte generelt til en reduksjon i både sommer- og vintervannføringen i Suldalslågen. Undersøkelsene er alle år utført om høsten og ved samme vannføring, og endringer i ungfiskbestand over tid lar seg derfor vurdere (Saltveit & Bremnes 2004). Fra 1994 til 1999 ble det beregnet svært lave tettheter av årsunger 0+ laks i elva, noe som ble tilskrevet liten rekruttering som følge av mangel på gytefisk, mens hurtige reduksjoner i vannføring og stranding ga svært lave 0+ tettheter i 1980–1984 og i 1989 (fig. 1). For hele perioden 1978 til 2003 beregnes det en reduksjon over tid i tettheten av både 1+ og 2+ laksunger. Den beregnede tettheten av årsunger 0+ av ørret i perioden 1978 til 2003 var de fleste år enten signifikant høyere ( $p < 0,05$ ) eller like stor som tettheten av årsunger av laks. For hele perioden fra 1978 har det vært en økning i tetthet av 0+ og 1+ ørret. For begge arter angir resul-



tatene imidlertid en betydelig dødelighet fra 0+ til 1+ (fig. 1). Dette tilskrives lavere vinter- vannføring enn sommervannføring.

Oppvekstområdene om vinteren er en sannsynlig begrensende faktor for overlevelse. Oppvekstområdene om sommeren er neppe en begrensende faktor for årssunger 0+, men kan være begrensende for 1+ fisk og eldre på grunn av sand, mose og finmateriale (se side 91).

### Habitatendringer

Vinteren er generelt sett en flaskehals for laksefisk i elver, og liten tilgjengelighet som følge av lav vannføring av viktige habitattypene for skjul og lavt energiforbruk, vil kunne gi redusert overlevelse (Cunjak 1988, Heggenes *et al.* 1993, Wahlen *et al.* 1999). Om vinteren vil laksunger søke skjul i substrat eller forflytte seg til mer strømsvake områder. Et hovedkrav til opp-

vekstområder for ørret og laks om vinteren er grovt substrat med hulrom for skjul og nok oksygen (Rimmer *et al.* 1983, Cunjak 1988, Heggenes & Saltveit 1990). Forholdene om sommeren kan også begrense produksjon av laks og ørret. Ofte er oppvekstarealer og næring for større laks- og ørretunger en begrensende faktor (Saltveit & Bremnes 2004). Arealkravene er trolig større pga. høyere aktivitet. Områder med mye fint substrat eller teppemose foretrekkes ikke av fiskeungene og dette gir lave fisketettheter (se nedenfor).

Områder med mye sand og annet finpartikulært materiale gir reduserte skjulmuligheter. Stor utvandring av presmolt (primært 1+) om våren etter lav vinter vannføring i Suldalslågen kan henge sammen med at skjulmuligheter i lavvannperioden har vært en begrensende faktor. I andre undersøkelser er det vist at utvandring av de minste fiskeungene er en av de viktigste tetthetsavhengige faktorer som regulerer populasjonsstørrelsen hos ørret (Elliott 1994).

### Sedimentasjon

Det er mange kilder som bidrar til sammensetningen av bunnsedimenter og til selve sedimenttransporten i en elv (se kap. 4). Strømhastigheten er den viktigste faktoren som innvirker på mengden og kornstørrelsen på materialet som sedimenteres. Overføringer og regulering fører til redusert midlere vannføring og reduksjon i størrelsen på flommer. Dette gir også en lavere vannstand, og finfordelt materiale kan derfor sedimentere flere områder i elva fordi transportkapasiteten blir redusert. Ved visse vannføringer kan hulrom mellom steiner og ansamlinger med moser fungere som sedimentfeller.

Effekter på oppvekstområder av sand og grus er trukket fram som årsaker til lave tettheter og liten overlevelse av ungfisk i elver. På strekningen nedenfor kraftverket i Surna er vannføringen ikke stor nok til å spyle ut sedimenterte finmasser, og dette har økt andelen av

mindre egnede oppvekstområder. Dette er trukket fram som årsak til lavere fisketetthet og større dødelighet (Lund *et al.* 2003). I Lærdalselva ble det et år dokumentert en betydelig negativ effekt både på tetthet og vekst, som følge av at sand fra en utrasning tettet hulrom i substratet (Saltveit 1986). Vurderes substratforholdene i Suldalslågen isolert, kan finpartikulært materiale og dermed lite skjul for fisk om sommeren og vinteren være en begrensende faktor for produksjon av særlig laks (Saltveit & Bremnes 2004).

For elver og bekker spiller den *hyporeiske* sone en viktig rolle (se kap. 1). Denne sonen er viktig fordi den tjener som refugie og skjul ved flom, tørke og ekstreme temperaturer, og den kan gi egnede betingelser for egg (se kap. 8). For bunndyr og fisk er denne biotopen tilgjengelig i elver med grov grus og stein, men med lite fine masser. Her kan det være lett å vandre mellom grunnvann og ellevannet, og grunnvann er i elver med sterkt redusert vannføring ofte bestemmende for vannføring, vanntemperatur og vannkvalitet. Den vertikale og horisontale utstrekningen på den hyporeiske sonen varierer med substratets porøsitet, høydegradienten i dalsidene og løsmassenes mektighet og beskaffenhet i området. Økt sedimentering som følge av redusert vannføring, får derfor store konsekvenser for denne biotopen som habitat og refugie for ungfisk, for eksempel ved stranding (se Effektkjøring).

#### Begroing

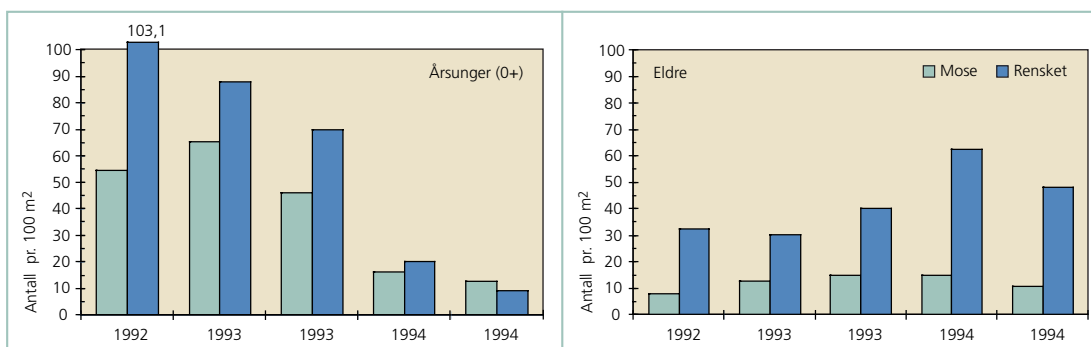
Lav og utjevnet vannføring uten store flommer er trolig årsaken til den sterke begroingen av mose og/eller alger i mange i regulerte elver (se kap. 6). To mosesamfunn er vanlige i norske elver, levermosesamfunnet (teppemose) og *Fontinalis*-samfunnet (elvemose). Levermosene er kortvokste arter som danner et tett teppe på steiner og som er meget strømtolerante. Elvemosene har lange dusker og gir et mer variert bunnhabitat.



Bildet viser sand, grus og teppemose på oppvekstområdet som nyttes av fisk om sommeren. Bildet er tatt i april 2003 ved vannføringer på 12 m<sup>3</sup>/s ved Suldalsosen. Om sommeren er området dekket av vann. Foto: S. W. Johansen

Mosebegrøinger kan tenkes å ha positive effekter på ungfisk, spesielt som skjul (Bremnes & Saltveit 1992, Heggenes & Saltveit 1997, 2002). Dette vil særlig være tilfelle for elvemose, *Fontinalis*. Teppemose er funnet å være et lite egnet substrat for laksefisk. I Suldalslågen hadde områder med mye teppemose lavere tetthet av årsunger (0+) av laks og laksunger eldre enn 0+, enn områder uten slik mose eller med elvemose (Heggenes & Saltveit 1997, 2002) (fig. 2).

Det er også funnet visse forskjeller i preferanse hos fisk mellom disse to mosesamfunnene. Teppemose gir ikke skjul fordi den reduserer hulrom og variasjon i substratet, og øker dermed risikoen for å bli spist (Reice 1982). Mosen har også en jevn overflate som gir færre mikronisjer med lave vannhastigheter, særlig for større ungfisk. Dette vil ha konsekvenser for fiskens energibudsjett over vinteren og være en viktig faktor til økt dødelighet i bestanden.



**Fig. 2.** Beregnet tetthet av laksunger (antall pr. 100 m<sup>2</sup>) i Suldalslågen i område med teppepose og et der teppepose er fjernet i 1992 og i august og oktober 1993 og 1994 (fra Heggenes & Saltveit 1997, 2002).

Store grønnalger med lange tråder vil delvis kunne fungere som skjul for fisken på samme måte som dusker av *Fontinalis*. På den annen side kan slike algetråder hindre næringsopp-taket og fysisk hindre fisken i å komme til hulrom i substratet (Næsje *et al.* 1998).

### Konkurrans og predasjon

Mindre vanddekket areal gir reduksjon i viktig habitat, økt fisketetthet og derved økt predasjon og mer inter- og intraspesifikk konkurranse. Dette kan resultere i økt utvandring, lavere vekst og økt dødelighet. På grovsteinete og strykharde strekninger kan den bunnlevende steinsmett ha et konkurransemessig fortrinn overfor laks. Næringsvalget hos steinsmett i Reisaelva er svært likt det funnet hos laks (Gabler 1994), men steinsmett tar næringsdyr direkte fra bunnen, mens laks i hovedsak tar dyr som driver i strømmen. Gabler (1994) konkluderer likevel med at steinsmett er en sterk konkurrent til laksunger. Lave tettheter av laks- og ørretunger og andre arter er et gjennomgående trekk i elver med steinsmett (Gabler 1994). Det er antydnet konkurranse mellom steinsmett og laks og ørret både om næring og habitat (Halvorsen *et al.* 1994, Gabler 1994). Arten lever mer skjult enn laks, og er sannsynligvis konkurransesterk i områder med ustabil substrat.

I Øyreselva i Hardanger ga lav vannføring og grovt substrat i vanddekkete kulper små endringer for større ørret, mens det ble betydelig reduksjon i arealer for småfisk på grunne stryk og grunnområdet nær land. Dette ga økt dødelighet hos laks- og ørretunger, som følge av økt predasjon fra større ørret (Vik *et al.* 2001).

### Betydning av grunnvann

Redusert vannføring på grunn av regulering kan øke den relative betydningen av grunnvann i elvestrengen. I prosjektet «Grunnvannstilstrømning til elveavsnitt: økologisk betydning for bunndyr og fisk» var hensikten å karakterisere biologiske samfunn i grunnvannsdominerte vannforekomster, og grunnvannets betydning for vannlevende organismer i regulerte elver (Brabrand *et al.* 2005).

I de regulerte elvene uten minstevannføring, men med grunnvannstilsig, ble det funnet naturlig rekruttering hos ørret. Selve rekrutteringen så ut til å kreve bare ganske små vannmengder. Kontinuerlig vannstrøm, egnet gytesubstrat og forekomst av gytende fisk, er forutsetninger som må være til stede for at rekruttering skal skje hos ørret og røye. I Vinstra elv ble det for eksempel ikke påvist ørret på elvestrekninger som av og til var tørr-



lagte, mens det på grunnvannsdominerte strekninger som alltid hadde vann, ble funnet både ungfisk og enkelte gytefisk. Mangel på større fisk skyldes fravær av større kulper.

I Hemsila nedenfor Eikradammen ble det påvist naturlig rekruttering hos ørret på enkelte områder der det var grunnvannssig og egnet bunnsstrat, men årsak til begrenset rekruttering her var at sedimenttransporten nesten hadde opphørt etter at vassdraget ble regulert (Brabrand *et al.* 2005). Overløpsflommer på denne strekningen hadde spylt vekk egnet gyte- og oppvekstsstrat som grus og stein av varierende størrelse. Før reguleringen ble iverksatt må det stadig ha blitt tilført materiale til denne strekningen.

Uregulerte grunnvannsbekker hadde forekomst av årsunger av ørret eller røye i høye tettheter helt opp til frembruddspunktet, forutsatt at gytefisken hadde muligheter til å vandre opp fra hovedelva. Dette bekrefter at det i grunnvannsbekker i tilknytning til større vassdrag skjer gyting, og at ungene holder seg her i første og annet leveår. Slike bekker er derfor viktige for elver med redusert vannføring, der det er liten eller ingen egen rekruttering.

Det vil være substrattypen i elveleiet og lokal avrenning som avgjør hvorvidt (grunn)vannstanden kommer fram i dagen. Lite løsmasser krever lite vann for å gi vannspeil, mens bunn dominert av løsmasser krever mye vann. Den biologiske konsekvensen av grunnvann er derfor knyttet både til temperatur og substrat. Små arealer med egnet gytesubstrat kan gjøre at ørretbestanden er begrenset, mens økt stabilitet i seg selv kan gi et mer diversst bunndyrsfunn. Den praktiske konsekvensen i sterkt regulerte elver er at grunnvannsmengden må sees i sammenheng med sluppet minstevannføring.



Hemsila nedenfor Eikradammen. Foto: S. J. Saltveit

### Økt vannføring eller utjevnet vannføring

Magasinering og drift fører generelt til økt vannføring ved kraftproduksjon, men gir reduserte flommer vår, sommer og høst (utjevnet vannføring). Avløpsvannet nedstrøms kraftstasjonen inneholder lite partikler. Dette kan gi økt utvasking av grus og små stein og organisk materiale, med påfølgende reduksjon i rekrutteringen (se kap. 4). Reduksjon i størrelse på flommer kan gi økt sedimentering og begroing lenger ned i vassdraget.

I Orkla viste Hvidsten (1993) at økt vannføring om vinteren hadde stor betydning for smoltproduksjonen, og tilsvarende fant Gibson og Myers (1988) og Cunjak og Therrien (1998) en positiv sammenheng mellom overlevelse hos laks og vintervannføring. Økt overlevelse i vintre med høy vannføring ble antatt å være forårsaket av habitattilgjengelighet (Cunjak *et al.* 1998).



## Økt vanntemperatur

Økt vanntemperatur i Suldalslågen som følge av redusert vannføring om våren og tidlig på sommeren, ga bedre vekst hos laksungene (Saltveit & Bremnes 2004). En konsekvens av dette var en tidligere smoltifisering allerede etter to vekstsesonger. Dødelighetstapet på elv ble da redusert fordi fisken sto kortere tid på elv, og dette førte til økt smoltutvandring. Tilsvarende førte redusert vannføring i Ekso til økt vanntemperatur og ett til to år lavere smoltalder. Fraføring av kaldt vann i Skjomen førte til økt vanntemperatur og til økt årsvekst hos laksungene med 1,5–2,0 cm.

Bedre vekst som følge av høyere vanntemperatur i vekstsesongen i Suldalslågen, førte til større fiskeunger i alle årsklasser, men større fisk ga ikke økt overlevelse målt som høyere tetthet påfølgende høst (Saltveit & Bremnes 2004). Selv år som både hadde store årsunger og høye tettheter, ga ikke høyere tettheter av 1+ påfølgende høst enn år med liten 0+. Forklaringen kan knyttes til metabolismen hos fisk, som øker med økende temperatur. Det er dokumentert at stor størrelse ved start av vinteren for årsunger ikke alltid trenger å være den beste strategi for å oppnå høyere overlevelse gjennom vinteren (Schultz & Connover 1999, Connolly & Petersen 2003). Hvis næring er begrensende faktor, vil høye vanntemperaturer om vinteren skape større relativt energiforbruk for stor enn liten fisk (Hayes 2000, Connolly & Petersen 2003).

Vinteren kan i så måte være kritisk og bli et større problem i elver med økt vanntemperatur. I Alta har vintertemperaturen i den øverste delen økt etter reguleringen og økt energitapet som følge av økt metabolisme. Dette ble trukket fram som en mulig årsak til lavere ungfisktetthet her etter reguleringen (Næsje *et al.* 1998), og at det trolig skjer en energiavhengig dødelighet i løpet av vinteren (Ugedal *et al.* 2002).

## Redusert vanntemperatur

En generell effekt ved utjevnet eller økt vannføring som følge av overføringer, er redusert vanntemperatur. Tappes det fra bunnen av et magasin, vil temperaturen som oftest være 6–7 °C. Dette fører til at elvestrekningen nedenfor får økt vanntemperatur om vinteren og redusert vanntemperatur ved drift om sommeren. I Surna er lav temperatur om sommeren trukket fram som den viktigste faktor for redusert fiskevekst nedstrøms kraftstasjonen (Saltveit 1990b, Lund *et al.* 2003). Redusert fiskevekst i Surna medførte at laksunger på strekningen nedenfor kraftstasjonen oppnådde smoltstørrelse ett år senere enn fisk på den ovenfor liggende strekning, henholdsvis etter 4 og 3 år. Dette gir økt dødelighet i bestanden og lavere produksjon av smolt, ved at fisk nedenfor kraftstasjonen har et lengre opphold på elv (Saltveit 1990b). I Orkla økte smoltalderen med 0,5 år som følge av kaldt magasin vann (Hvidsten *et al.* 1996), og smolttapet ble her beregnet til 20–24 % som følge av redusert vekst hos ungfisk. I Alta er redusert temperatur nedstrøms kraftstasjonen tidlig på sommeren trukket fram som en årsak til redusert fiskevekst og fisketetthet i den øverste delen av elva (Forseth *et al.* 1996, Jensen 2003). Imidlertid observeres her bare minimale endringer i årlig vekstrate, fordi tidspunktet for best vekst endret seg i henhold til endringene i temperatur, altså fra å være best tidlig på sommeren til nå å være best sent i vekstsesongen (Jensen 2003). I Lærdalselva har reguleringen kun ført til små endringer i temperaturforhold, og endret fiskevekst og smoltalder etter reguleringen kan ikke påvises (Brooks *et al.* 1989).

## Effektkjøring

Effektkjøring av kraftverk er aktualisert gjennom den nye energiloven og medfører hurtige endringer i vannstand («hydropeaking»). En av de mest åpenbare konsekvensene når vannet trekker seg hurtig tilbake, er tørrelegging og



Innhengninger brukt til eksperimentelle studier av stranding hos laks- og ørretunger. Foto: S. J. Saltveit

avstengning av fisk i pytter, såkalt stranding. Særlig berører dette grunne produktive stryk-områder og grunnområder nær land. Dette kan forårsake høy dødelighet hos fiskeunger eller at fisk permanent forflytter seg fra området. Strandet, død fisk er observert i den tørrlagte strandsonen i flere norske regulerte elver, som Nidelva, Suldalslågen og Jølstra (Hvidsten 1985, Saltveit 1996, 2001). Lavere tettheter av laksunger i Surna og Alta nedstrøms kraftverk er også antatt å være forårsaket av hurtige reduksjoner i vannføring (Saltveit 1990, Forseth *et al.* 1996).

Ekspimentelle forsøk har vist at svært mange årsunger kan strande, opptil 40–50 % av en utgangsbestand (Saltveit *et al.* 2000). Forsøk viste også at strandet laks og ørret kunne overleve flere timer nede i substratet eller dekket av fuktig vegetasjon (mose) (Saltveit *et al.* 2001). Andelen fisk som overlevde varierte med

temperatur, og var størst om vinteren. Typen bunnssubstrat og utformingen av elvebunnen er også avgjørende (Saltveit *et al.* 2000, 2001). Ved hurtige og kortvarige endringer i vannføring vil derfor stranding ikke alltid være ensbetydende med dødelighet. Stranding kan reduseres ved å bruke mer tid på stenging av kraftverk. En senkningshastighet lavere enn 0,22 cm/min. kan bidra til å redusere stranding ved at fisk gis mulighet til å forflytte seg. Imidlertid vil denne hastigheten variere avhengig av art, størrelse, skjulmuligheter og oppvekstområdets utforming. Driftsmessige tilpasninger av effektkjørt kraftverk kan således bidra til å redusere stranding av ungfisk.

På samme måte som stans i drift av kraftstasjon kan medføre reduksjon i vannføring, vil driftsstart medføre *hurtige økninger* i vannføring i elv nedenfor kraftverket. Hurtige økninger i vannføring kan også forekomme ved påslipp av lokkeflommer og spyleflommer i regulerte vassdrag. De viktigste faktorer for eventuell drift av fiskeunger er vannhastighet, temperatur, alder og kondisjon. Hurtig økning i vannføring kan medføre økt driv eller utspyling av fiskeunger, spesielt den minste fisken like etter at den har kommet opp fra grusen, «swim-up» (Saltveit *et al.* 1995 a,b). Driv av yngel reduserte utgangsbestanden av årsunger av laks i Suldalslågen med mellom 0,1 og 4 %. Elliott (1987) antok at populasjonstap hos ørret i en bekk den første måneden etter klekking ikke skyldes migrasjon forårsaket av driv, men dødelighet på elva.

## Litteratur

- Allen, K.R. 1940. Studies on the biology of the early stages of the salmon (*Salmo salar*). I: Growth in the river Eden. *Journal of Animal Ecology* 9: 1-23.
- Bohlin, T., Hamrin, S., Heggberget, T.G., Rasmussen, G. & Saltveit, S.J. 1989. Electrofishing – Theory and practice with special emphasis on salmonids. *Hydrobiologia* 173: 9-43.
- Brabrand, Å., Bremnes, T., Saltveit, S.J., Koestler, A.G. & Bogen, J. 2005. Økologisk betydning av grunnvann for bunndyr og fisk. *Norges vassdrags- og energidirektorat. Miljøbasert vannføring, Rapport 2-05*. 64 s.
- Bremnes, T. & Saltveit, S. J. 1992. Effekt av mose- og algebegroing på bunndyr og fisk: Et litteraturstudium. *Rapport Lakseforsterkingsprosjektet 1*. 40 s.
- Brooks, R.J., Nielsen, P.S. & Saltveit, S.J. 1989. Effect of stream regulation on population parameters of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the River Lærdalselva, Western Norway. *Regulated Rivers* 4: 347-354.
- Connolly, P.J. & Petersen, J.H. 2003. Bigger is not always better for overwintering young-of-year steelhead. *Transactions of the American Fisheries Society* 132: 262-274.
- Cunjak, R.A. 1988. Physiological consequences of overwintering in streams. The cost of acclimatization? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 443-452.
- Cunjak, R.A. & Therrien, J. 1998. Inter-stage survival of wild juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Fisheries Management and Ecology* 5: 209-223.
- Cunjak, R.A., Prowse, T.D. & Parrish, D.L. 1998. Atlantic salmon (*Salmo salar*) in winter: «the season of parr discontent»? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (Suppl. 1): 161-180.
- Elliott, J.M. 1975a. The growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) fed on maximum rations. *Journal of Animal Ecology* 44: 805-821.
- Elliott, J.M. 1975b. The growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) fed on reduced rations. *Journal of Animal Ecology* 44: 823-842.
- Elliott, J.M. 1987. The distance travelled by down-stream moving trout fry, *Salmo trutta*, in a Lake District stream. *Freshwater Biology* 17: 491-499.
- Elliott, J.M. 1989. The natural regulation of numbers in contrasting populations of brown trout, *Salmo trutta*, in two Lake District streams. *Freshwater Biology* 21: 7-19.
- Elliott, J.M. 1994. *Quantitative Ecology and Brown Trout*. Oxford University Press, Oxford.
- Elliott, J.M. 2001. The relative role of density in stock-recruitment relationship of salmonids. I: Prévost, É. & Chaput, G. (red.). Stock, recruitment and reference points. Assessment and management of Atlantic salmon. INRA editions, Fisheries and Oceans Canada. s. 25-66.
- Elliott, J.M. & Hurley, M.A. 2000. Optimum energy intake and gross efficiency of energy conversion for brown trout, *Salmo trutta*, feeding on invertebrates or fish. *Freshwater Biology* 44: 605-615.
- Forseth, T., Jonsson, B. & Damsgård, B. 1994. Growth adaption to temperature in brown trout populations. I: Forseth, T. Bioenergetic in ecological and life history studies of fishes. Dr. scient. avhandling, Univ i Trondheim.
- Forseth, T., Hurley, M.A., Jensen, A.J. & Elliott, J.M. 2001. Functional models for growth and food consumption of Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, from a Norwegian river. *Freshwater Biology* 46: 173-186.
- Forseth, T., Næsje, T., Jensen, A.J., Saksgård, L. & Hvidsten, N.A. 1996. Ny forbitappingsventil i Alta kraftverk: Betydning for laksebestanden. *NINA Oppdragsmelding* 392: 1-26.
- Gabler, H.M. 1994. *Næringsinteraksjoner mellom laksunger (Salmo salar) og steinulke (Cottus poecilopus) i Reisaelva*. Hovedoppgave (Cand. scient.). Universitetet i Tromsø. 66 s.
- Gardiner, W.R. & Geddes, P. 1980. The influence of body composition on survival of juvenile salmon. *Hydrobiologia* 69: 67-72.
- Gibson, R.J. & Myers, R.A. 1988. Influence of seasonal river discharge on survival of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 344-348.
- Halvorsen, M., Kristoffersen, K. & Gravem, F.R. 1994. Fiskeribiologiske undersøkelser i Reisaelva. *Rapport Fylkesmannen i Troms*, 58, 51s.
- Hayes, J.W., Stark, J.D. & Shearer, K.A. 2000. Development and test of a whole-lifetime foraging and bioenergetics growth modell for drift-feeding brown trout. *Transactions of the American Fisheries Society* 129: 315-332.
- Heggenes, J. & Saltveit, S.J. 1990. Seasonal and spatial microhabitat selection and segregation in young Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *S. trutta* L., in a Norwegian stream, *Journal of Fish Biology* 3: 707-720.
- Heggenes, J. & Saltveit, S.J. 1997. Effekt av mose på fisk i Suldalslågen. *Rapport Lakseforsterkingsprosjektet i Suldalslågen* 39, 37 s.
- Heggenes, J. & Saltveit, S.J. 2002. Effect of aquatic mosses on the juvenile fish density and habitat use in the regulated River Suldalslågen. *Regulated Rivers: Research and Management* 18: 249-264.
- Heggenes, J., Krog, O.M.W., Lindås, O.R., Dokk, J.G. & Bremnes, T. 1993. Homeostatic behavioural responses in a changing environment: brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal during winter. *Journal of Animal Ecology* 62, 295-308.
- Hvidsten, N.A. 1985. Mortality of pre-smolt Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L., caused by rapidly fluctuating water levels in the regulated River Nidelva, Central Norway. *Journal of Fish Biology* 27: 711-718.

- Hvidsten, N.A. 1993. High winter discharge after regulation increases production of Atlantic salmon smolts in the river Orkla. I: Gibson J.E. & Cutting R.E. (eds.). Production of Juvenile Atlantic salmon. Canadian Special Publications in Fisheries and Aquatic Sciences 118: 175-177.
- Hvidsten, N.A., Jensen, A.J., Johnsen, B.O. & Jensås, J.G. 1996. Bestand og rekruttering av laks i Orkla. *NINA Oppdragsmelding 389*: 1-27.
- Jensen, A.J. 2003. Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the regulated river Alta: Effects of altered temperature on parr growth. *River Research and Applications 19*: 733-747.
- Jensen, A.J. & Johnsen, B.O. 1986. Different adaption strategies of Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations to extreme climates with special reference to some cold Norwegian rivers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 42*: 980-984.
- Jensen, A.J. & Johnsen, B.O. 1988. The effect of flow on the results of electrofishing in a large Norwegian salmon river. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie 23*: 1724-1729.
- Johnsen, B.O. & Hvidsten, N.A. 2004. Krav til vannføring i sterkt regulerte smålaksvassdrag. Norges vassdrags- og energidirektorat, Oslo. *Miljøbasert vannføring, Rapport nr. 4-04*. 68 s.
- Lund, R.A., Johnsen, B.O. & Hvidsten, N.A. 2003. Fiskeribiologiske undersøkelser i Surna 2002. *NINA Oppdragsmelding 788*, 41 s.
- Næsje, T.F., Saksgård, R., Forseth, T., Aursand, M. & Strand, R. 1998. Lakseungenes fysiologiske kondisjon i Altaelva. *Rapport Altaelva, 8*. Statkraft Engineering.
- Reice, S.R. 1982. Predation and substratum: factors in lotic community structure. p. 325-345. I: T. Fontaine & S. Bartell (red.). Dynamics of lotic ecosystems. Ann Arbor Science, Ann Arbor, Michigan.
- Rimmer, D.M., Paim, U. & Saunders, R.L. 1983. Autumnal habitats shift of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a small river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 40*: 671-680.
- Saksgård, L. & Heggberget, T.G. 1990. Estimates of density of presmolt Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a large north Norwegian river. s. 102-108. I: Cowx, I.G. (Ed.). *Developments in Electric Fishing*. Fishing News Books, Oxford.
- Saksgård, L.M., Heggberget, T.G. Jensen, A.J. og Hvidsten, N.A. 1992. Utbygging av Altaelva-virkninger på laksebestanden. *NINA Forskningsrapport 34*, 98 s.
- Saltveit, S.J. 1990a. Studies on juvenile fish in large rivers. s. 109-114. I: Cowx, I.G. (Ed.). *Developments in Electric Fishing*. Fishing News Books, Oxford.
- Saltveit, S.J. 1990b. Effect of decreased temperature on growth and smoltification of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in a Norwegian regulated river. *Regulated Rivers 5*: 295-303.
- Saltveit, S.J. 1996. Skjønn Ulla Førre. Fiskeribiologisk uttalelse begroing og ungfisk. *Rapport Laboratorium for ferskvannøkologi og innlandsfiske, Universitetet i Oslo 162*, 48 s.
- Saltveit, S.J. 2001. Vurdering av hurtige vannstands- endringer som kan ha ført til stranding av fisk i Jølstra nedenfor Bruland kraftstasjon i perioden 1989 til 1998. *Notat Laboratorium for ferskvann- økologi og innlandsfiske, Universitetet i Oslo*, 13 s.
- Saltveit, S.J. 2000. Alderssammensetning, tetthet og vekst av ungfisk av laks og ørret i Suldalslågen i perioden 1976 til 1999. *Suldalslågen-Miljørapport, 7*, 29 s.
- Saltveit, S.J., Bremnes, T. & Lindaas, O.R. 1995a. Effekt av økning i vannføring på fisk og bunndyr. *Rapport Lakseforsterkingsprosjektet i Suldalslågen, 17*, 40 s.
- Saltveit, S.J. & Bremnes, T. 2004. Effekter på bunndyr og fisk av ulike vannføringsregimer i Suldalslågen. Sluttrapport. *Suldalslågen-Miljørapport, 42*, 137 s. + vedlegg.
- Saltveit, S.J., Bremnes, T. & Lindaas, O.R. 1995b. Effect of sudden increase in discharge in a large river on newly emerged Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) fry. *Ecology of Freshwater Fish 4*: 168-174.
- Saltveit, S.J., Arnekleiv, J.V., Halleraker, J.H. & Harby, A. 2000. Effektkjøring av kraftverk og stranding av fisk. Fiskesymposiet, *Enfo publ.nr. 444-2000*: 83-89.
- Saltveit, S.J., Halleraker, J.H., Arnekleiv, J.V. & Harby, A. 2001. Field experiments on stranding in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) during rapid flow decreases caused by hydropeaking. *Regulated Rivers: Research and management 17*: 609-622.
- Schultz, E.T. & Connover, D.O. 1999. The allometry of energy reserve depletion: test of mechanism for size - dependent winter mortality. *Oecologia 119*: 474-483.
- Ugedal, O. Næsje, T.F., Forseth, T., Saksgård, R., Thorstad, E.B. & Aursand, M. 2002. Fysiologisk kondisjon hos laksunger fra Altaelva 2001. *Altaelva- Rapport nr. 21*. Statkraft Grøner, 35 s.
- Vik, J.O., Borgstrøm, R. & Skaala, Ø. 2001. Cannibalism governing mortality of juvenile brown trout, *Salmo trutta*, in a regulated stream. *Regulated Rivers: Research and management 17*: 583-594.
- Whalen, K.G., Parrish, D.L. & Mather, M.E. 1999. Effect of ice formation on selection of habitats and winter distribution of post-young-of-the-year Atlantic salmon parr. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 56*: 87-96.
- Zippin, C. 1958. The removal method of population estimation. *Journal of Wildlife Management 22*: 82-90.





Laks og sjørøret fanges både i kommersielt fiske og sportsfiske på vei fra oppvekstområder i sjøen til gyteområder i elvene. Kunnskap om hvordan ulike faktorer påvirker vandring hos fisk er viktig for forvaltningen av vandrende fiskearter. Foto: E. B. Thorstad

## Fiskevandring og effekter av endringer i vannføring

Eva B. Thorstad, Jo Vegar Arnekleiv, Torbjørn Forseth, Odd Terje Sandlund, Arne J. Jensen, Tor F. Næsje

Fisk kan benytte ulike områder til å formere seg, finne mat og søke tilflukt i perioder med ugunstige forhold. Hva som er de mest gunstige tilholdsstedene kan variere i løpet av fiskens liv, og fisken kan maksimere sin «fitness» – det vil si reproduktive suksess i form av bidrag til neste generasjon – ved å vandre mellom ulike områder. *Vandringer* er store, synkroniserte forflytninger som foregår ved en viss regelmessighet i livssyklusen (se definisjon i tekst-

boks). Vandringer kan deles inn i 1) gytevandring, 2) næringsvandring og 3) tilfluktsvandring.

Det finnes mest kunnskap om vandringer hos laks under norske forhold, men også en del om ørret. Inkludert i dette kapitlet er også sjørøye, harr, ørekyt, gjedde, sik og ål. Kapitlet er basert på kunnskap både fra norske og utenlandske undersøkelser.



**Vandring er bevegelser som:**

- resulterer i forflytninger mellom to eller flere ulike habitater
- forekommer i regelmessige perioder av individers levetid
- involverer en stor andel av bestanden
- involverer retningsbestemte forflytninger i noen faser av livssyklusen

**Diadrome fisk:**

Vandring forekommer mellom ferskvann og marine miljøer.

- *Anadrome* fisk gyter i ferskvann, men har vandring til sjøen. Eksempler er laks og sjøørret.
- *Katadrome* fisk gyter i sjøen, men har vandring til ferskvann. Eksempel er ål.

**Potamodrome fisk:**

Vandring forekommer kun innen ferskvann.

**Oceanodrome fisk:**

Vandring forekommer kun innen marine miljøer.

## Livshistorie og vandringsmønstre

### Laks

Det finnes noen få bestander av laks i Norge som lever hele livet i ferskvann. De aller fleste bestander har imidlertid en anadrom livssyklus (Klemetsen *et al.* 2003). Laksen gyter i elvene om høsten eller tidlig vinter, og eggene klekkes våren etter. Laksungene lever vanligvis 2–5 år i ferskvann før de vandrer ned vassdragene som smolt om våren og sommeren, og til oppvekstområder i havet. Etter 1–3 år vandrer de tilbake til elvene for å gyte. En del kan overleve gytingen (kalles da vinterstøing), vandre til havet igjen og komme tilbake til elvene for å gyte på nytt. Nesten all laks gyter i den samme elva der de selv vokste opp. Undersøkelser tyder også på at de gyter i samme del av elva som de vokste opp.

### Sjøørret og innlandsørret

Få andre europeiske fiskearter utnytter så varierte leveområder som ørret (Klemetsen *et al.* 2003). De kan ha en anadrom livssyklus (sjøørret), leve hele livet i elver (stasjonær ørret) eller vandre mellom innsjøer og elver. I større, kystnære vassdrag kan alle disse økologiske livsformene leve sammen i samme elv. Ørreten gyter vanligvis i elver og bekker om høsten, ofte litt tidligere enn laksen, men innsjøgyting forekommer også. Eggene klekkes neste vår. Ørretungene lever vanligvis 1–6 år i elva før de vandrer ut i innsjøen eller fjorden. Sjøørreten foretar relativt korte næringsvandring i sjøen, og oppholder seg vanligvis i kystnære områder i nærheten av oppvekstelva. Etter noen måneder eller år i sjøen vandrer de tilbake til elva for å gyte eller overvintre. De aller fleste vandrer tilbake til oppvekstelva, i alle fall når de blir kjønnsmodne. Stasjonær innlandsørret foretar vanligvis korte gytevandring innen elva eller mellom innsjø og gytebekk. I store innsjøer eller lange, vannrike elver som for eksempel Glomma, finnes storørretbestander som foretar lange vandring mellom næringskammeret i innsjøen og gyteområdene i elva. Hos ørret er det vanlig at individer gyter både to og tre ganger. Etter gyting kan utgytt fisk (vinterstøing) vandre ned til fjorden, innsjøen eller vannrike deler av elva samme høst, eller overvintre i gyteelva og vandre ned under vårflommen.

### Sjørøye

Sjørøye finnes i Norge bare fra Nord-Trøndelag og nordover. Sjørøyas livshistorie likner mye på sjøørretens, med relativt korte næringsvandring til sjøen (Berg 1995). Sjørøye oppholder seg imidlertid kortere tid i sjøen.

### Harr

I Norge finnes harr i Glommavassdraget, Gudbrandsdalslågen, Møre og Romsdal, i store deler av Finnmark, og i enkeltvassdrag i Troms, Nordland og Nord-Trøndelag. Harr

vandrer både innen elvesystemer og mellom innsjøer og gyteplasser i elver. Vandringen starter i isløsningsen om våren, det vil si på tidlig stigende vannføring. For voksen fisk er dette en kombinert gyte- og næringsvandring, for ungfisk vandring til områder med bedre næringstilbud. I innsjøer vandrer harr opp i bekker for å gyte, og det er dokumentert stor grad av tilbakevandring til samme gytebekk (Kristiansen & Døving 1996). I større elvesystemer, for eksempel Trysilelva, er det dokumentert omfattende vandring av harr, og de fleste undersøkelser tyder på at det finnes adskilte lokale gytebestander, slik som hos laks og ørret (Taugbøl *et al.* 2003, Kjøsnes *et al.* 2004). Vandringene kan føre fisken over strekninger på mange mil. I Løpsjøen, Rena, var det bare tre fisk som utnyttet mindre enn 2 km av elvas lengde, andre vandret vesentlig lengre, opp til ca. 12 km. I Trysilelva er lengste registrerte vandring 105 km.

### Sik

Sik er en høstgyter som for det meste lever i innsjøer, men også i relativt stilleflytende elver. I mange innsjøer, for eksempel Randsfjorden og Femund, finnes det både bestander som gyter i innsjøen og bestander som gyter i inn- eller utløpselv (Sandlund 1986, Sandlund & Næsje 2000). Mange utløpsgytende bestander har fått problemer på grunn av damanlegg, men sik har stor evne til å tolerere vassdragsreguleringer.

### Ørekyt

Ørekyt er en liten karpefisk som gyter om våren eller forsommeren. Ørekyt lever både i innsjøer og elver, der de er knyttet til grunne områder langs land i grunne loner og bakevjer (Taugbøl *et al.* 2002). Det er ikke kjent om ørekyt har systematiske vandring, men arten har etter introduksjon til nye vassdrag stor evne til spredning og etablering (Hesthagen & Sandlund 1997). Våre kunnskaper om øre-

kytens foretrukne habitat tilsier at terskel-dammer og andre tiltak som reduserer strømhastigheten og skaper grunne og stilleflytende partier, vil favorisere denne arten.

### Gjedde

Gjedde er en vårgyter som finnes på Østlandet og i Finnmark. Introduksjoner har ført til at gjedde nå også finnes i Trøndelag og enkelte steder på Vestlandet. Den er vår mest typiske rovfisk, og er knyttet til grunne områder i innsjøer eller stille partier av elver. Gytinga om våren skjer ofte på oversvømt mark under flommen, og det skjer en vandring fra næringsområdene til gyteplassene (Rosell & Macoscar 2002, Taugbøl *et al.* 2004). Det ser ut til å være store individuelle forskjeller i vandringslyst hos gjedde, og tendensen er at de største gjeddene vandrer mest (Almestad & Langdahl 2001).

### Ål

Ål finnes langs hele det kystnære Norge. De antas å gyte i Sargassohavet og driver med havstrømmer til Europa, hvor de vokser opp i ferskvann eller langs kysten. Gjennom livet gjennomgår ålen store endringer i utseende og fysiologi (Tesh 1977). Etter klekking forvandles plommeseckklarvene til leptcephaluslarver, som er gjennomskjennlige og flattrykte fra siden. Senere, når de når kysten av Norge, endrer ålen igjen utseende og blir glassål og vandrer opp i vassdrag som ålefaring, vanligvis om våren og sommeren. Under oppvekstfasen i ferskvann, brakkvann eller sjøen kalles ålen gulål. Den siste forandringen fra gulål til blankål skjer om sommeren og gjør fisken klar til å vandre tilbake til havet og gyteområdet. Utvandringen skjer om høsten (Vøllestad *et al.* 1986, Vøllestad & Jonsson 1988). Liten gjelleåpning og tykt slimlag gjør at ålen kan oppholde seg lengre tid på land.

## Metoder for å studere fiskevandring

### Voksen fisk

Studier av fiskevandring og effekter av vannføring har tradisjonelt vært basert på registreringer av fisk som passerer fisketellere (se foto), fangster i sportsfisket eller merking og gjenfangst. Videoovervåking er de senere årene også benyttet til å overvåke fiskevandring i elver med klart vann. Ulempen med å benytte resultater fra fisketellere til å studere effekter av vannføring på vandring, er mangel på informasjon om hvor mye fisk som er tilgjengelig i området nedenfor eller ovenfor telleren. Selv om vannføringen eller andre forhold er gunstige, kan resultatene fra fisketelleren vise liten vandring fordi det ikke finnes fisk i området. På samme måte behøver ikke økning i antall fisk forbi telleren å bety at forholdene er gunstige for vandring, hvis dette er en periode med mye fisk i området av andre årsaker.

De siste tjue årene har bruken av telemetri i slike undersøkelser økt betydelig. Telemetri er merking av fisk med en radiosender eller akustisk sender (se foto). Radiomerking er mest benyttet i elver, fordi akustiske signaler ofte har



Fisketellere er gjerne plassert i fisketrapper eller andre fiskepassasjer, her Logieteller og videokamera ved Bjørsetdammen i Orkla. Effekter av vannføring og andre faktorer på fiskevandring kan ofte være spesifikke for ulike passasjer, og effektene kan være forskjellige fra uberørte elvestrekninger. Foto: E. B. Thorstad

dårlig rekkevidde i stillestående vann. Bevegelser av merket fisk registreres ved å følge signalene fra radiosenderen ved bruk av en radiomottaker og antenne (se foto). Informasjon om for eksempel vanntemperatur, fiskens dybde, muskelbruk, svømmehastighet eller hjerterate kan også registreres ved bruk av slike sendere.



Fisk med radiosender kan posisjoneres ved manuell peiling fra bil, båt eller til fots med bærbar radiomottaker. Individuer kjennes igjen ved ulike koder eller frekvenser på signalene. Merket fisk som passerer et bestemt sted, eller oppholder seg for eksempel utenfor et kraftverksutløp, kan registreres ved å sette opp en fast lyttestasjon. Foto: E. B. Thorstad





Fangstposer i notlin som blir hengt ut i elva fra bruer kan være effektive til å fange smolt (her ved Meldal i Orkla), men ulempen er at fisken drepes. Smolthjul som skovler opp smolten og fører dem uskadd inn i et fangstkammer er derfor tatt i bruk i flere vassdrag. Foto: E. B. Thorstad

## Smolt

Den vanligste metoden for å studere utvandring av laks-, ørret og sjørøyesmolt er daglige fangster av smolt på et punkt i elva ved hjelp av ulike typer feller. Noen feller, som Wolf-fellene i Imsa i Rogaland og Halselva i Finnmark, fanger all utvandrende smolt. Andre felletyper, som notpose festet til metallramme, smolthjul og «River Fish Lift», fanger bare en liten andel av den utvandrende smolten. De ulike metodene har vært benyttet i en rekke studier i Norge med ulike formål. Mange studier er rettet mot å studere miljøfaktorer som påvirker utvandringsmønstrer, mens andre søker å beregne smoltproduksjonen i vassdragene. Flere studier har også fokusert på vandringsmønstre i forbindelse med kraftverksinntak, hvor målet har vært å hindre at smolt går inn i kraftverksturbiner. De fast installerte Wolf-fellene er også benyttet til å studere utvandring av voksen fisk, som for eksempel ørret, sjørøye og ål.

## Effekter av endringer i vannføring

### Smoltutvandring av laks, sjørøret og sjørøye

Utvandring av smolt er et sentralt tema i forhold til endringer i vannføring:

- Smoltifiseringen påvirkes av endringer i vanntemperatur og lysforhold, som følge av endret vannføring.
- Utvandringsmønster påvirkes av endringer i vannføring og vanntemperatur.
- Smoltens overlevelse i fjorden kan påvirkes av vannføringsforhold under utvandringen.

Disse temaene blir gjennomgått nedenfor, med hovedfokus på laksesmolt.

### Smoltifisering

Når laks-, ørret- og røyeunger har levd vanligvis to til fem år i elva, gjennomgår de forandringer i utseende, atferd og fysiologi, som

forberedelse til livet i saltvann. Denne såkalte smoltifiseringsprosessen er styrt av daglengde og vanntemperatur. Endringer i is- og snødekke på elver etter regulering kan påvirke prosessen, fordi det påvirker fiskens oppfatelse av daglengde. Økt vanntemperatur om vinteren kan også påvirke prosessens hastighet og føre til tidligere smoltifisering. Det er ikke dokumentert at slike miljøendringer har påvirket smoltifiseringen så mye at det har påvirket bestandene. I Altaelva er det imidlertid diskutert om endringer i isforhold i øvre del av elva har medført at smoltifisering og utvandring ikke skjer samtidig med smolten lengre ned i elva, der isforholdene er lite påvirket (Ugedal *et al.* 2005). Merkestudier har vist at smolten fra øvre del vandrer ut sist, men det er uklart om dette er et resultat av endrede miljøforhold eller et normalt fenomen (Næsje *et al.* 2005).

### Utvandringsmønster og -tidspunkt

Når smoltifiseringen er fullført, er smolten klar til å vandre ut av elva. Vandringsstarten er sjeldent umiddelbart, og miljøforhold i elva ser ut til å stimulere utvandringen (f.eks. Jonsson & Ruud-Hansen 1985, Hvidsten *et al.* 1995). Smolten ser ut til å vandre ut i mindre stimer, og mye av smolten går samlet ut (synkront) i løpet av relativt få dager. Utvandringstiden fra første til siste smolt varer imidlertid ofte mer enn en måned.

Vannføring, vannføringsøkning, vanntemperatur og økning i vanntemperatur er de viktigste miljøfaktorene som stimulerer til utvandring. Laksesmolt fra ulike bestander stimuleres i ulik grad av de ulike miljøfaktorene (Österdahl 1964, 1969, Thorpe & Morgan 1978, Orciari & Leonard 1996, Hvidsten *et al.* 1998, Antonsson & Gudjonsson 2002, Byrne *et al.* 2003). Dette gjør det vanskelig å trekke generelle konklusjoner for hvordan endringer i vannføring etter regulering påvirker smoltutvandringen. Vannføringsøkning i forbindelse med vårflo



ser ut til å være viktig stimuli i mange elver (f.eks. Orkla, Stjørdalselva, Suldalslågen og Numedalslågen) (Hvidsten *et al.* 1995, 2004, Arnekleiv *et al.* 2000, Forseth *et al.* 2003). I lavlandselver i sørvestlige deler av Norge og i elver i Finnmark synes andre faktorer viktigere som stimuli for utvandringen (Jonsson & Ruud-Hansen 1985, Næsje *et al.* 2005). Lavlandselvene i Sørvest-Norge mangler vårflokker, og i Imsa stimuleres smolten til å vandre av en kombinasjon av vanntemperatur og vanntemperaturendringer (Jonsson & Ruud-Hansen 1985). Smolten vandrer ut fra midten av april til midten av mai. I Finnmark viser studier i Altaelva, Halsvassdraget og Utsjoki at smolten vandrer ut mye senere (i juni-juli) og etter vårflokken (Hvidsten *et al.* 1998, David- sen *et al.* 2005, Næsje *et al.* 2005). Også her ser vanntemperatur og endringer i denne ut til å være viktige stimuli for utvandring, men også vannføringsøkninger har betydning. Fordi vannføring og vanntemperatur ser ut til å være de viktigste miljøfaktorene i alle elvene, er en generell modell nå under utvikling. Den kan gi en grov vurdering av hvordan reguleringer kan påvirke smoltutvandringen, mens elvespesifikke modeller vil være nødvendig for mer detaljerte studier. Utvandringstudier og modeller er viktige fordi det i regulerte vassdrag er mulig å skape et vannføringsmønster som gir synkron smoltutvandring til rett tid. I Stjørdalselva har forsøk med lokkeflokker vist god respons i form av økt utvandring (Arnekleiv *et al.* 2000).

De ulike bestandene bruker altså ulike stimuli som grunnlag for å starte utvandringen, men alle har som mål å nå sjøen når sjøtemperaturen er gunstig. Laksesmolt fra hele landet kommer ut i sjøen når sjøtemperaturen er ca. 8 grader eller høyere (Hvidsten *et al.* 1998). En sannsynlig forklaring på fenomenet er at smoltens evne til å osmoregulere i saltvann er temperaturavhengig og dårligst på lave temperaturer (Sigholt & Finstad 1990), og at

smoltens viktigste næringsdyr blomstrer opp i forbindelse med temperaturøkningen i sjøen om våren. Det er derfor å forvente at smolt som vandrer ut for tidlig vil oppleve høyere dødelighet i sjøen, og at det er en seleksjon mot individer som vandrer for tidlig. Synkron utvandring reduserer predasjonen i munningsområdet. Det ble anslått at opp mot 25 % av den utvandrende smolten fra Orkla og Surna ble spist av marine fiskepredatorer i munningsområdet (Hvidsten & Møkkelgjerd 1987, Hvidsten & Lund 1988). Også fugler kan spise smolt (Kålås *et al.* 1993). I tillegg til den beskyttelse stimdannelse kan gi fra predatorer, er det slik at predatorer aldri kan spise seg mer enn mett. En synkron utvandring kan derfor øke smoltoverlevelsen (Finstad & Jonsson 2001).

Utvandring av sjørretsmolt synes å bli stimulert av en kombinasjon av økt vannføring og økt vanntemperatur. I Stjørdalselva varierte den relative betydningen av vannføring og temperatur gjennom tre undersøkelsesår. Få smolt vandret ved lav vannføring og vanntemperatur under 4 °C, mens maksimum utvandring skjedde ved middels vannføring (70–150 m<sup>3</sup>/s) og økende temperatur (6–8 °C) (Hembre *et al.* 2001). Senere undersøkelser har vist at de stort sett følger laksesmolten i utvandringmønster i Stjørdalselva, men at sjørretsmolten vandrer over en noe lengre periode og ikke responderer like mye på vannføringsøkninger som laksen. Utjevnet vannføring og reduserte flomtopper etter regulering har gitt mer spredt utvandring av sjørret enkelte år (Arnekleiv *et al.* 2000). I Imsa var temperatur viktigste faktor for utvandring også for ørret (Jonsson & Jonsson 2002). Radiomerking av sjørretsmolt i en dansk elv viste at utvandringshastigheten økte med økt vannføring. Videre har telemetriundersøkelser vist at dammer, terskler og innsjøer forsinket smoltutvandringen hos både laks og ørret, og at dødeligheten ved passering av stillestående vannlokaliteter kan være høy (Aarestrup & Koed 2003).

I Halselva vandrer laksen først, fulgt av sjørøya og til slutt sjørreten (Jensen *et al.* 2005).

Røyas utvandringsperiode er mer konsentrert og varierer mindre mellom år enn hva tilfellet er for de to andre artene. Både i Vardneselva og Halselva synes smoltutvandringen å være styrt av vannføringen, slik at flest smolt går på høy vannføring.

### Fjordoverlevelse

Høy vannføring i elva ved smoltutvandring kan øke smoltoverlevelsen i første fase av fjordvandringen. Dette er observert i Gaula, Surna og i Suldalslågen (Hvidsten & Johnsen 1993, Hvidsten & Hansen 1988). Med økt vannføring blir ferskvannslaget i fjorden tykkere, og økt turbiditet reduserer faren for å bli oppdaget av predatorer. I større vassdrag kan høy vannføring gi økt strøm i fjordsystemene og bidra til at smolten kommer raskere ut fjorden. Redusert vannføring kan derfor gi økt dødelighet.

Lavere ferskvannstilførsel til fjordsystemene på grunn av vassdragsregulering kan skape gunstigere forhold for lakseluslarver (som ikke tåler ferskvann), og på den måte forsterke problemene knyttet til dødelighet på grunn av lakselus. Denne påstanden er imidlertid ikke undersøkt. Problemene med lakselus er hovedsakelig knyttet til økt tilgang av luselarver på grunn av lakseoppdrett.

### Andre effekter

Temperaturrendringer på grunn av endringer i vannføringsmønster over året og tapping av magasin vann, kan påvirke smoltalder og størrelse. Høyere vanntemperatur kan gi flere, men yngre og mindre smolt. Motsatt kan lavere temperatur gi færre, men større smolt. Stor smolt ser ut til å ha større sjøoverlevelse enn liten smolt.

Kraftverksinntak på lakseførende strekning er et særlig problem. I de minst skadelige tur-

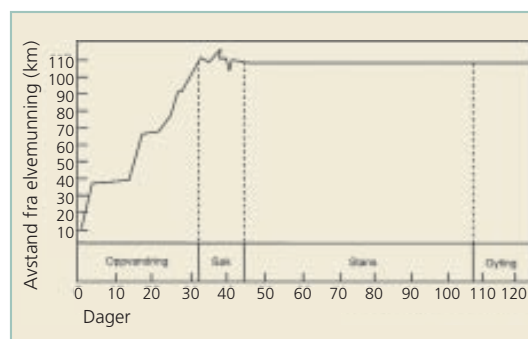
binene (Kaplanturbin) er det vist en direkte smoltdødelighet på 7–25 % (jf. Arnekleiv & Rønning 2005), mens dødeligheten er beregnet til 73 % i Francisturbinene i Svorkmo kraftverk i Orkla (Hvidsten *et al.* 2004). Hvis mye av vannføringen føres inn i turbinene, kan bestandene påføres en betydelig dødelighet. Forsøk i Mandalselva viste at smoltens valg av utvandringsrute kan påvirkes ved endringer i vannføring gjennom kraftverket (Uglem *et al.* 2005).

## Oppvandring av voksen laks

### Uberørt oppvandringsmønster

Oppvandring som ikke er påvirket av naturlige eller menneskeskapte vandringshindre, består av to eller tre faser (se også fig. 1, Økland *et al.* 2001, Finstad *et al.* 2005):

1. *Oppvandringsfase.* Oppstrøms vandring avbrutt av hvileperioder underveis.
2. *Søkefase.* Opp- og nedstrøms forflytninger over en strekning på noen hundre meter eller noen få km i nærheten av senere gyteplass. Ikke alle individer har en søkefase.
3. *Stansfase.* Fisken står i ro på samme sted i elva fram til gyteperioden. Denne fasen kan vare 1–2 måneder, avhengig av når i sesongen laksen kom opp i elva og hvor lang tid de brukte på oppvandringen.



**Fig. 1.** Typisk oppvandringsmønster av voksen laks i en elv uten vandringshindre (dag 0 = oppvandring fra sjøen til elva). Vandringen kan deles opp i oppvandringsfase, søkefase og stansfase. Etter Økland *et al.* (2001).

### Faktorer som påvirker oppvandringen

Vannføring er den faktoren som oftest er omtalt som kontrollerende faktor i forhold til oppvandring av laks (Banks 1969, Jonsson 1991, Erkinaro *et al.* 1999). Forholdet mellom vandring og vannføring er imidlertid komplisert, fordi andre faktorer som vanntemperatur, turbiditet, atmosfæretrykk, skydekke, vannkvalitet, tidevann og fiskens motivasjon også påvirker oppvandringen. Effekter av vannføring og andre faktorer kan være forskjellig for oppvandring fra sjø til elv, for videre oppstrøms vandring, for vandring på uberørte elvestrekninger uten store vandringshindre sammenliknet med passering av naturlige eller menneskeskapte vandringshindre, for fiskepassasjer, kraftverksutløp og for elvestrekninger med redusert vannføring. Resultater fra undersøkelser av én fase av oppvandringen er derfor ikke nødvendigvis overførbare til andre faser av oppvandringen.

### Strekninger med redusert vannføring, minstevannføringsløp

Selv om laks fysisk sett er i stand til å passere strekninger ved lav vannføring, for eksempel i små vassdrag med generelt lav vannføring, så kan strekninger med redusert vannføring medføre betydelige forsinkelser i oppvandringen. Overgangen fra å befinne seg i et stort vassdrag til å komme til en strekning med restvannføring eller svært lav minstevannføring, medfører at laksen stanser opp eller snur og vandrer nedstrøms igjen (Thorstad & Heggberget 1997, Thorstad & Hårsaker 1998, Thorstad *et al.* 1998a, 2000, 2003b,c, 2005). I Mandalselva kan vannføringen i hovedelva nedenfor utløpet fra Laudal kraftverk være  $113 \text{ m}^3/\text{s}$ , mens den er  $3 \text{ m}^3/\text{s}$  i løpet hvor laksen skal videre opp. I Nidelva (Arendalsvassdraget) kan vannføringen i hovedelva nedenfor utløpet fra Rygene kraftverk være  $113 \text{ m}^3/\text{s}$ , mens den ovenfor er  $5 \text{ m}^3/\text{s}$ . Slike reduksjoner i vannføringen medfører store forsinkelser i laksens oppvandring (Thorstad & Heggberget 1997,

Thorstad & Hårsaker 1998, Thorstad *et al.* 1998a, 2000, 2003b,c, 2005). I Mandalselva passerte kun 16 % av laksen det 6 km lange minstevannføringsløpet, og de brukte gjennomsnittlig 41 dager (Thorstad & Heggberget 1997). Terskler som er bygd for å øke vannspeilet, bidrar også til denne forsinkelsen. I Orkla, hvor reduksjonen i vannføring er mye mindre (vannføringen kan være  $80 \text{ m}^3/\text{s}$  i hovedelva nedenfor Svorkmo kraftverk og  $20 \text{ m}^3/\text{s}$  i det 22 km lange minstevannføringsløpet), ble ikke laksen forsinket i minstevannføringsløpet (Thorstad *et al.* 2003c).

### Variasjoner i vannføring og kunstige lokkeflommer

Økninger i vannføring kan stimulere oppvandring av laks, både fra sjøen og videre oppover i elva (Banks 1969, Jonsson 1991). Resultater fra ulike undersøkelser spriker, og det er vanskelig å finne klare sammenhenger mellom variasjoner i vannføring og oppvandring innen elver (f.eks. Aarestrup *et al.* 2000, Bergan *et al.* 2003, Thorstad *et al.* 2003c). De fleste undersøkelser av oppvandring i forhold til variasjoner i vannføring er foretatt i elver med relativt høy vannføring. I små vassdrag, hvor lav vannføring i større grad begrenser oppvandringen, må det antas at betydningen av økt vannføring er større.

I regulerte elver kan kunstige lokkeflommer slippes. I Orkla hadde lokkeflommer ingen påvisbar betydning for passering av utløpet fra Svorkmo kraftverk, selv om lokkeflommer ble sluppet både i perioder med og uten nedbør (Thorstad *et al.* 2003c). I Mandalselva økte vandring og terskelpasseringer hos laks i minstevannføringsløpet ved Laudal i forbindelse med lokkeflommer i ett av to studieår, men til tross for dette ble laksen betydelig forsinket i passering av minstevannføringsløpet (Thorstad & Heggberget 1998, Thorstad *et al.* 2003c, 2005). Det kan derfor være grunn til å stille spørsmål ved bruk av ressurser på relativt små og kort-

varige lokkeflommer for å stimulere laks til oppstrøms vandring i store vassdrag. Effekten av større og mer langvarige lokkeflommer på oppvandring hos laks er ikke undersøkt, men har hatt en positiv effekt på oppvandring hos ørret (Arnekleiv & Kraabøl 1996, 1999).

### Kraftverksutløp

Kraftverksutløp kan medføre at laksen stanser gjennomsnittlig 3–6 uker under oppvandringen (Thorstad *et al.* 1998a, 2000, 2003b, 2005). Laksen kan også gå inn i kraftverkstunnelen hvis de ikke hindres av en sperre, og kan oppholde seg der i dager og uker. Vannføringen som kommer ut av et kraftverksutløp er gjerne stor i forhold til i elveleiet hvor laksen skal vandre videre opp. I Mandalselva ved Laudal kraftverk blir laksen tiltrukket av den store vannmengden fra kraftverksutløpet, og har problemer med å finne den forholdsvis lille vannstrømmen der de skal vandre videre opp, selv om tunnelutløpet er stengt med ei sperre. Ei sperre vil likevel øke sjansen for at de raskere finner veien videre opp elva.

Hylen kraftverk i Rogaland er et spesielt tilfelle hvor vann er overført fra Suldalsvatnet, hvor Suldalslågen også har sin opprinnelse, men hvor kraftverket har utløp i en nabofjord. Undersøkelser av laksens fjordvandring viste at kraftverksutløpet ikke tiltrakk seg laksen eller påvirket deres tilbakevandring til Suldalslågen (Thorstad *et al.* 1998b, 2003a).

### Andre typer vandringshindre

Vandringshindre som terskler, dammer eller naturlige fosser kan innebære overraskende store hindre og forsinkelser i oppvandringen, selv om de ser tilsynelatende uproblematiske ut og ikke nødvendigvis utgjør en fysisk vanskelig passasje (Johnsen *et al.* 1996, Fiske *et al.* 2001, Ovidio & Philippart 2002, Thorstad *et al.* 2003c). Stimuli for passering av vandringshindre synes å være en kompleks kombinasjon av fysiske forhold og laksens motivasjon.

Vandringshindre kan ha en øvre og nedre grense som vannføringen bør være innenfor for at laks skal kunne passere (Jensen *et al.* 1986, 1998, 2005). Innenfor disse grensene er det imidlertid vanskelig å finne klare og systematiske sammenhenger mellom passering og vannføring.

Problemer med passering av fisketrapper og andre fiskepassasjer er knyttet både til å finne inngangen til trappa og til å passere selve trappa eller passasjen. Plasseringen av inngangen og vannføringen fra og i trappa er her viktig.

### Betydningen av forsinkelser i oppvandringen

Laksen vandrer gjerne opp i elvene i flere måneder før gyteperioden, og de kan stå i ro på gyteplassen i én til to måneder før gyting. Hvorfor laksen vandrer så tidlig opp i elvene vet vi ikke. Hvis den tidlige oppvandringen er knyttet til økt gytesuksess, vil forsinkelser under oppvandringen ha tilsvarende negative effekter. Forsinkelser i oppvandringen kan skape konflikter i organiseringen av sportsfisket, ved at laksen ankommer de øvre delene av elva sent i forhold til fiskesesongen. Opphoping av et stort antall laks nedenfor vandringshindre kan også øke faren for sykdomsutbrudd, særlig ved høye vanntemperaturer.

### Vandring av voksen ørret – sjørørret og innlandsørret

#### Opp- og nedvandringmønster

I store vassdrag kan oppvandringen starte 4–5 måneder før gytetida, og forutsatt at det ikke er vandringshindre, følger oppvandringen fasene beskrevet for laks (se fig. 1, Finstad *et al.* 2005). I Lærdalselva brukte imidlertid sjørørreten lengre tid enn laksen både i oppvandringfasen og søkefasen (Finstad *et al.* 2005). I innlandsvassdrag kan ørret oppholde seg i dager og uker i enkelte holer før de fortsetter oppvandringen mot gyteplassen (Kraabøl & Arnekleiv 2000, Arnekleiv & Rønning 2004).



Ørret som vandrer nærmere gytetida synes å ha en raskere oppvandring. Både sjøørret og innlandsørret som gyter i små sidevassdrag og bekker, har vanligvis en rask og kortvarig opp- og nedvandring rundt gytetida.

Et lite påaktet tema er utvandring av vinterstøing etter gyting både for sjøørret og innlandsørret. Fordi ørreten normalt gyter flere ganger, er det viktig at de lett kan komme tilbake til matfatet i innsjøen eller fjorden etter gyting. I sjøørretvassdrag synes denne utvandringen hovedsakelig å skje på våren (Jensen 1968, Berg & Berg 1987, Jonsson & Jonsson 2002). Hos stor innlandsørret, som i Gudbrandsdalslågen og Nea, startet en stor del av nedvandringen like etter gyting (Arnekleiv & Kraabøl 1996, 1999, Arnekleiv & Rønning 2004). I den mindre Brumunda vandret all storørreten tilbake til Mjøsa på høsten etter gyting (Rustadbakken *et al.* 2004). Opp- og nedvandring av voksen ørret skjer også utenom de vanligste vandringsperiodene (Jonsson & Jonsson 2002, Carlsson *et al.* 2004).

#### Faktorer som påvirker vandringen

Forandringer i vannføring og vanntemperatur synes å utløse opp- og nedvandring hos ørret (Jonsson 1991). Økning i vannføring er en viktig faktor for oppvandring, men også kombinasjonen av temperatur og vannføring, partikkelinnhold, tid på døgnet og skydekke er vist å påvirke vandringen (Svendsen *et al.* 2004). Samspillet mellom vandring og ulike fysiske faktorer er imidlertid komplisert. Sannsynligvis er fiskens motivasjon for vandring viktig. Virkningen av fysiske faktorer synes å variere både i tid og rom. Det var ingen sammenheng mellom vannføring, temperatur, atmosfæretrykk og oppvandring i Brumunda (Rustadbakken *et al.* 2004), mens vannføring var viktigste faktor for å forklare oppvandring av sjøørret fra sjø til elv i Imsa (Jonsson & Jonsson 2002). Effekten av endringer i vannføring og temperatur vil også variere i forhold til vandrings-

hindre, elvetopografi og total elvestørrelse. Virkningen av en vannføringsøkning på en gitt elvestrekning til en gitt tid er derfor ikke nødvendigvis overførbart til andre elver, situasjoner og tidspunkter.

#### Kraftverksutløp

Kraftverksutløp i elv kan medføre betydelig forsinkelse eller sågar stopp i gytevandringen til innlandsørret. Ved Hunderfossen i Gudbrandsdalslågen stanset all videre oppvandring av storørret ved kraftverksutløpet da kraftverket var i drift (120–300 m<sup>3</sup>/s) og vannføringen i elveløpet sank under ca. 20 m<sup>3</sup>/s (minstevannføring 2–20 m<sup>3</sup>/s). Flere ørret sto i samløpet og inne i tunnelen i opp til 20 dager. Noen vandret videre oppover elva under senere høstflommer, mens andre foretok en nedvandring. Selv ved vannføringer på 20–50 m<sup>3</sup>/s i elveløpet ble ørreten forsinket ved kraftverksutløpet (Arnekleiv & Kraabøl 1996, 1999). Også i Nea i Sør-Trøndelag ble ørreten forsinket opp til fire uker ved kraftverksutløpet da vannføringen i elveløpet var lav (Arnekleiv & Rønning 2004). Dokka kraftverk med sitt utløp i Randsfjorden forårsaket bare en ubetydelig forsinkelse i ørretens oppvandring til Etna-Dokka (Kraabøl & Arnekleiv 2000, 2002). Foruten vannføring synes den fysiske utformingen av samløpet mellom kraftverksutløp og elv å være viktig for hvor lett ørreten finner veien videre oppover.

#### Strekninger med redusert vannføring og terskler

Elvestrekninger med minstevannføring eller lav restvannføring gir forsinkelser i vandring, som i Mandalselva (Thorstad & Heggberget 1997). I Nea vandret de fleste storørretene minstevannføringsstrekningen på høy vannføring (> 100 m<sup>3</sup>/s), og passerte opp til 35 terskler under vandringen. Noen ørret passerte også terskler på relativt lave vannføringer (10–40 m<sup>3</sup>/s, årlig middelvannføring 60 m<sup>3</sup>/s), men vandringshastigheten var da lavere (Arnekleiv & Rønning 2004). I Hunderfossen vandret ørret som hadde

klart å passere tunnelutløpet fra kraftverket videre i det storsteina elveløpet på minste vannføringer ned mot 5 m<sup>3</sup>/s (årlig middelvannføring er 235 m<sup>3</sup>/s) (Arnekleiv & Kraabøl 1996). Andre undersøkelser har vist at ørret på gytevandring bare vandret i den mørkeste del av døgnet ved lave vannføringer, sannsynligvis som en beskyttelse mot predatorer. I tillegg er det vist at vanntemperaturen kan være en viktig faktor ved passering av terskler og vanskelige elvepartier.

Samløpet mellom elver representerer ofte en naturlig forsinkelse i oppvandringen, og denne kan øke betydelig dersom en av elvene har fått redusert vannføring, som Dokka (regulert) og Etna (uregulert). I et vått år var gytefiskens oppholdstid ved samløpet gjennomsnittlig 1,2 dager, mens den i et tørt år var 6,4 dager. I det tørre året benyttet ørreten seg også av en kortere gytestrekning i Dokka (Kraabøl & Arnekleiv 2000).

#### **Kraftverksdammer og andre fysiske hindringer**

Terskler, dammer eller naturlige fosser innebærer forsinkelser eller helt stopp i oppvandringen (Ovidio & Phillipart 2002). Selv små, loddrette fossefall på bare 45 cm i småbekker (kulverter) kan være oppgangshinder for sjøørret, dersom det ikke er en tilstrekkelig kulp under. Flere undersøkelser tyder på at kombinasjonen av vannføring og vanntemperatur er viktige faktorer for at ørret passerer større hindringer. I Vefsna passerte verken sjøørret eller laks et 10 m høyt fossefall før vannføringen hadde sunket under 300 m<sup>3</sup>/s og vanntemperaturen økte til over 8 °C (Jensen *et al.* 1986, 1998). I Brumunda stoppet 11 av 34 ørret oppvandringen ved en gammel terskeldam. Ørretene som passerte, vandret ved en høyere temperatur enn de som stanset (Rustadbakken *et al.* 2004).

#### **Tiltak som fisketrapper, lokkeflommer og andre vannføringsmanøvreringer**

Effekten av fisketrapper og kunstige fiskepassasjer er varierende, og vannføring og tem-

peratur er viktige faktorer for om fisken passerer. Eksempelvis var vannføring over dammen avgjørende for oppgangen av ørret i fiske-trappa i Hunderfossen (Jensen & Aass 1995).

Forsøk med lokkeflommer er gjennomført både i sjøørret- og innlandsvassdrag. I Hunderfossen medførte lokkeflommer på 60 m<sup>3</sup>/s i et døgn at ørreten passerte kraftverksutløpet, mens forsøk med halve vannføringen ga liten effekt (Arnekleiv & Kraabøl 1996, 1998). I Dokka og Mandalselva ga lokkeflommer liten eller ingen effekt på oppvandringen (Thorstad & Heggberget 1997, 1998, Kraabøl & Arnekleiv 2002).

Voksen ørret kan vandre opp og ned i vassdrag også utenom gytevandningsperioden. Bare et fåtall fisk fant for eksempel åpningen til fiske-trappa i Hunderfossen under nedvandring. Forsøk med overflatetapping i ei isluke i kraftverket både om høsten og våren, ga stor utvandring av vinterstøing ved første vannslipping, noe som viser at lukemanøvrering har stor betydning for muligheter til nedvandring (Arnekleiv & Kraabøl 1999).

#### **Oppvandring av sjørøye**

Oppvandringen av sjørøye antas å ha et liknende mønster som sjøørret. Det er liten kunnskap om endringer i vannføring og sjørøyas oppvandring.

#### **Vandring av harr**

Kunnskap om harrens vandring i forhold til vannføring er mangelfull. I Glomma og de større sideelvene i Østerdalen tydet merkeforsøk på at det fantes et relativt stort vandringssystem for harr og ørret før kraftutbyggingen startet (Taugbøl *et al.* 2004). Kombinasjonen av fiske-trapper og elvemagasin har trolig fungert som vandringshindre og bidratt til å redusere omfanget av lange vandring. Dette har ført til fragmentering av bestandene, slik det blant annet er påvist for harr i danske elver (Meldgård



Dammer, terskler, fisketrappene og kraftverksutløp kan forsinke oppvandringen av både laks og ørret, selv i tilfeller hvor de ikke utgjør et fysisk vanskelig hinder å passere. Manipulering av vannføring kan i enkelte tilfeller være et egnet tiltak for å lette vandringsforbi slike hindre, men undersøkelsene viser at det sjelden finnes enkle terskelverdier og sammenhenger mellom vannføring og vandringsforbi, verken hos laks eller ørret. Foto: E. B. Thorstad

*et al.* 2003). Nyere undersøkelser av harr i Glomma viser at nye vandringsmønstre etableres mellom dammene (Taugbøl *et al.* 2004). Svært få fisk går både nedstrøms gjennom dammene og oppstrøms gjennom fisketrappene. Dette kan føre til at bestandene får dårligere tilgang til egnede gyteområder. På den annen side kan elvemagasiner sammen med terskelbasseng skape nye og gunstige overvintringsplasser for harr. I vassdrag med

gjedde kan terskeldammer og elvemagasiner føre til økt predasjon. Endringer i vannføring påvirker harr hovedsakelig ved at vårflommen som utløsende faktor for vandringsforbi gyteplassene reduseres.

### Vandring av sik

Elvegrytende sik stiller så vidt vi vet ikke spesielle krav til vannføring under gyting, men eggens overlevelse gjennom vinteren er avhengig av at

de ikke tørrlegges eller fryser inne. Endringer i vannføring kan imidlertid føre til endret atferd. Etter utbyggingen i Dokka vandrer nå siken fra Randsfjorden mot utløpet av kraftstasjonen i stedet for opp i elva (Lindås *et al.* 1996).

### Vandring av gjedde

Det er gjort svært få undersøkelser av vandringer hos gjedde i Norge. Trolig er gjeddass forflytninger knyttet til næringssøk innen et område, snarere enn til sesongmessige vandringer. Arten er derfor forholdsvis stasjonær, men enkeltindivider kan foreta ganske lange forflytninger. I Løpsjøen i Rena forflyttet gjeddass seg stort sett over korte strekninger, og 72 % av fisken utnyttet mindre enn 2 km elvestrekning (Taugbøl *et al.* 2004). Radiomerking av gjedde i Fossemvatnet i Nord-Trøndelag viste at hjemmeområdet kunne variere fra 0,02 til 2,09 km<sup>2</sup> hos ulike individer (Almestad & Langdahl 2001). Det synes ikke å være noe mønster i gjeddass vandringer i forhold til vannføring.

### Vandring av ål

Ålefariningene, som vandrer motstrøms i elvene, er relativt dårlige svømmere (Tesh 1977). Oppvandringen skjer hovedsakelig langs bunnen og nær land. En kanalisering av elveløpet antas derfor å ha en negativ effekt på oppvandringen. Ålefariningene kan bevege seg på land og er derfor i stand til å forsere relativt store hindringer. Området de beveger seg over må imidlertid ikke være for tørt eller for glatt, og det kan i mange tilfeller være nødvendig å anlegge enkle «åletrapper». Hovedtyngden av blankålen vandrer ut om høsten under den første større høstflommen. Hvis denne uteblir, vil utvandringen strekke seg over flere måneder (Vøllestad *et al.* 1986, Vøllestad & Jonsson 1988). Reduksjon i vannføring om høsten og fjerning av flomtopper kan derfor påvirke blankåleens utvandringsmønster. Den høye vannføringen vil også virke som beskyttelse mot predatorer. Ålefariningene og blankålen vandrer på den mørkeste tiden av døgnet.

## Oppsummering, anbefalinger og kunnskapsbehov

### Smoltutvandring hos laks, sjørøret og sjørøye

- Smoltutvandringen er en viktig fase i livet til både sjørøret, sjørøye og laks, og en høy andel av den marine dødeligheten ser ut til å foregå i den første perioden i sjøen.
- Endringer i vannføring kan påvirke smoltifiseringsprosessen, utvandringsmønsteret, overlevelsen under utvandringen og den tidlige marine overlevelsen.

Kunnskapen om avvik i utvandringsmønster og smoltens overlevelse i sjøen er mangelfull, og sammenhengen mellom vannføring under utvandringen og smoltoverlevelse er dårlig dokumentert. Det mangler også kunnskap om hvordan endringer i vekst i ferskvann gir endringer i smoltstørrelse, og dermed påvirker smoltens overlevelse i sjøen. Forsøk med manøvreringstiltak for å hindre smolt i å gå inn i turbiner i kraftverk er lovende, men mye utviklingsarbeid gjenstår.

- Modeller utviklet for smoltutvandring er viktige verktøy i regulerte vassdrag.

Modeller gir mulighet til å utvikle kjørestrategier som sikrer god utvandring og overlevelse. Ved å kombinere modeller for smoltutvandring som sier når smolten går, med modeller for valg av utvandringsrute og eventuelle tiltak ved kraftverksinntaket, kan smolttapet i turbiner trolig reduseres.

### Vandring hos voksen laks og ørret

- Det finnes ikke enkle sammenhenger mellom vannføring og oppvandring av laks og sjørøret.
- Stimuli for oppvandring synes å være en kompleks kombinasjon av fysiske forhold og fiskens motivasjon til vandring.



- Effekter av vannføring på vandring kan være forskjellig mellom små og store vassdrag, og generelt mangler kunnskap fra små vassdrag.
- Effekter av vannføring kan være forskjellig på ulike vandringsstadier.
- Laks har generelt liten motivasjon for å passere kunstige vandringshindre, og forsinkelsen ved vandringshindre kan strekke seg over flere uker.
- Referansedata fra vandring i uberørte vassdrag og kunnskap om generelle mekanismer mangler.

Selv om vannføring og vanntemperatur synes å være de viktigste faktorene, er det vanskelig å finne generelle sammenhenger og terskelverdier for vandring i ulike vassdrag og tidsrom. Som et føre-var-prinsipp anbefales derfor variasjoner i vannføring i løpet av sesongen i regulerte vassdrag, noe som øker sannsynligheten for å treffe med en gunstig vannføring i ulike faser av oppvandringen og med ulik motivasjon for vandring. Variasjoner i vannføringen må imidlertid ikke skje med hyppige og raske opp- og nedkjøringer, slik at det medfører stranding og stress for fisk. Store reduksjoner i vannføringen på elvestrekninger, for eksempel mellom kraftverksinntak og -utløp, forsinkes og i verste fall hindrer oppvandringen av laks, mens moderate reduksjoner i vannføring ikke synes å påvirke oppvandringen i stor grad. Vurdert ut fra oppvandring av laks, bør antall dammer, terskler og tilsvarende installasjoner begrenses til et minimum i lakseførende vassdrag. Utvidet kunnskap om atferd hos laks og ørret på uberørte elvestrekninger vil sette resultater fra regulerte vassdrag i et nytt lys. Undersøkelser av vandringsatferd med høy oppløsning i tid og rom, og spesielt kombinert med hydrauliske data, er nødvendig for å kunne forutsi og utbedre passasje ved ulike typer vandringshindre.

Mye tyder på at ørreten i mange sammenhenger kan vandre på noe lavere vannføringer enn laks. De få undersøkelsene som er gjort på utvandring av sjøørret og innlandsørret etter gyting, viser behovet for å sikre vandringsruter med nok vannføring og variasjoner i vannføring også utenom oppvandringsperioden. I tillegg viser ørret stor variasjon i livsformer og livshistorie, noe som tilsier at tiltak for å lette vandringene må tilpasses de enkelte bestander og lokale forhold. Vi mangler enda mye kunnskap om sjøørretens vandring, spesielt i forbindelse med overvintring, og om ørretens vandringsmønster etter gyting.

### Vandring hos andre arter

- Det er stor mangel på kunnskap når det gjelder forholdet mellom vannføring, økologi og vandring hos andre arter enn laks og ørret.
- De fysiske faktorene som påvirker vandringene til harr er lite undersøkt. For andre arter er slik kunnskap enda mer mangelfull.
- Vandringsmønsteret hos harr i større elvesystemer brytes opp av dambygging.

Elvekraftverk utgjør vandringshindre for harr, selv der fisketrappene fungerer brukbart for andre arter. Ved etablering av elvemagasin og terskeldammer vil flere predatorer, særlig gjedde, få gode betingelser og ofte utvikle tette bestander. Det er derfor uklart om det er økt predasjonstrykk i elvemagasiner eller vandringshindre i form av fisketrapper som er den viktigste faktoren. Det kan tenkes at den kraftige økningen i predasjonstrykk fører til en effektiv seleksjon mot vandringsatferd. Over tid blir resultatet at færre individer blir langtvandrende.

Et praktisk og økonomisk mulig tiltak i denne sammenheng kan være å manøvrere vannstan-

den i elvemagasin med sikte på tørrlegging av gjedderogn om våren. I slike vassdrag bør også terskelbygging vurderes etter andre kriterier enn i vassdrag med kun laksefisk. Dette gjelder også vassdrag med ørekyt. Det viktigste tiltaket mot ørekyt er å hindre spredning, men dersom arten først forekommer i et vassdrag, bør tiltak for å endre habitatene vurderes nøye i lys av ørekytens habitatkrav.

Det kan se ut til at artenes vandringsmønstre er av stor betydning for i hvilken grad de blir utsatt for predasjon og konkurranse om ressurser. Tiltaksrettet forskning er derfor nødvendig omkring effekten av gjeddepredasjon i elvemagasiner og terskelbassenger, samt på forholdet mellom ørekyt og laksefisk.

- For ål bør høstflommer sikres for at blankålen skal vandre ut, mens enkle vandringsveier kan bygges forbi dammer og andre vandringshindre, slik at ålefaringenes oppvandring sikres.

Bestanden av ål har gått sterkt tilbake de siste årene, og det er usikkert hva som er årsakene til dette. En av årsakene er sannsynligvis at oppvekstområdene i ferskvann er sterkt forringet ved at ålens vandringer hindres av fysiske installasjoner, samtidig som vannkvaliteten i mange oppvekstområder er forverret. Ålen er sterkt neglisjert i forvaltningen av norske vassdrag, men økt bevisstgjøring og relativt enkle tiltak kan ha en stor positiv betydning for ålens vandringer og tilgang til gunstige leveområder. På lik linje med utvandrende smolt av laksefisk kan blankålen bli fanget og drept i turbiner og rørgater under utvandring til havet. Hvis det kommer en større høstflom vandrer det meste av ålen ut i løpet av noen få dager om høsten. I slike tilfeller kan en unngå dødelighet ved at vanninntaket i aktuelle installasjoner, som for eksempel kraftverk, reduseres i korte perioder. Bruken av belysning på installasjoner bør også reduseres til et minimum i perioder med oppvandring og utvandring, da lys kan stoppe ålens vandringer.

## Litteratur

- Almestad, S.R. & Langdahl, R. 2001. Telemetristudie av gjedde (*Esox lucius*, L.) i Fossemvatnet. Kandidatoppgave, Høgskolen i Nord-Trøndelag. 54 s.
- Antonsson, T. & Gudjonsson, S. 2002. Variability in timing and characteristics of Atlantic salmon smolt in Icelandic rivers. *Transactions of the American Fisheries Society* 131: 643-655.
- Arnekleiv, J.V. & Kraabøl, M. 1996. Migratory behaviour of adult fast-growing brown trout (*Salmo trutta*, L.) in relation to water flow in a regulated Norwegian river. *Regulated Rivers: Research & Management* 12: 39-49.
- Arnekleiv, J.V. & Kraabøl, M. 1999. Opp- og nedvandring av ørret ved Hunderfossen kraftverk. I: Kamula, R. & Laine, A. (red.) Foredrag fra Nordisk symposium om fiskepassasjer. DN-notat 1999-1: 49-55, Direktoratet for Naturforvaltning.
- Arnekleiv, J.V. & Rønning, L. 2004. Migratory patterns and return to the catch site of adult brown trout (*Salmo trutta* L.) in a regulated river. *River Research & Applications* 20: 929-942.
- Arnekleiv, J.V. & Rønning, L. 2005. Smoltutvandring og kraftverk – en undersøkelse i forbindelse med planlagt rehabilitering av Nustadfoss kraftverk i Stjørdalsvassdraget, Meråker kommune. *NTNU Vitenskapsmuseet Zoologisk Rapport 2005-1*: 1-29.
- Arnekleiv, J.V. Kjærstad, G., Rønning, L., Koksvik, J. & Urke, H.A. 2000. Fiskebiologiske undersøkelser i Stjørdalselva 1990–1999. Del I. Vassdragsregulering, hydrografi, bunndyr, ungfisktettheter og smolt. *Vitenskapsmuseet Rapport Zoologisk Serie 2000-3*: 1-91.
- Banks, J.W. 1969. A review of the literature on the upstream migration of adult salmonids. *Journal of Fish Biology* 1: 85-136.
- Berg, O.K. 1995. Downstream migration of anadromous Arctic char (*Salvelinus alpinus* L.) in the Vardenes River, northern Norway. *Nordic Journal of Freshwater Research* 71: 157-162.
- Berg, O.K. & Berg, M. 1987. Migrations of sea trout, *Salmo trutta* L., from the Vardnes River in Northern Norway. *Journal of Fish Biology* 31: 113-121.
- Bergan, P.I., Jensen, C.S., Gravem, F.R., L'Abée-Lund, J.H., Lamberg, A. & Fiske, P. 2003. Krav til vannføring og temperatur for oppvandring av laks og sjøørret. *Rapport nr. 2-2003, Miljøbasert vannføring, Norges vassdrags- og energidirektorat*. 64 s.
- Byrne, C.J., Poole, R., Rogan, G., Dillane, M. & Whelan, K.F. 2003. Temporal and environmental influences on the variation in Atlantic salmon smolt migration in the Burrishoole system 1970–2000. *Journal of Fish Biology* 63: 1552-1554.
- Carlsson, J., Aarestrup, K., Nordwall, F., Näslund, I., Eriksson, T. & Carlsson, J.E.L. 2004. Migration of landlocked brown trout in two Scandinavian streams as revealed from trap data. *Ecology of Freshwater Fish* 13: 161-167.
- Davidson, J., Svenning, M.A., Orell, P., Yoccoz, N., Dempson, J.B., Niemelä, E., Klemetsen, A., Lamberg, A. & Erkinaro, J. 2005. Spatial and temporal migration of wild Atlantic salmon smolts determined from a video camera array in the sub-Arctic River Tana. *Fisheries Research* 74: 210-222.
- Erkinaro, J., Økland, F., Moen, K., Niemelä, E. & Rahiala, M. 1999. Return migration of Atlantic salmon in the River Tana: the role of environmental factors. *Journal of Fish Biology* 55: 506-516.
- Finstad, A.G., Økland, F., Thorstad, E.B. & Heggberget, T.G. 2005. Comparing upriver spawning migration of Atlantic salmon *Salmo salar* and sea trout *Salmo trutta*. *Journal of Fish Biology* 67: 919-930.
- Finstad, B. & Jonsson, N. 2001. Factors influencing the yield of smolt release in Norway. *Nordic Journal of Freshwater Research* 75: 37-55.
- Fiske, P., Thorstad, E.B., Økland, F. & Johnsen, B.O. 2001. Oppvandring hos radiomerket laks i Suldalslågen i forhold til vannføring, vannkvalitet og vanntemperatur. *NINA Oppdragsmelding 675*: 1-42.
- Forseth, T., Fiske, P., Hvidsten, N.A. & Saltveit, S.J. 2003. Smoltoverlevelse i Suldalslågen. Miljøfaktorer som påvirker smoltutvandring og overlevelse i fjorden. *Suldalslågen Miljørapport 30*: 1-59.
- Hembre, B., Arnekleiv, J.V. & L'Abée-Lund, J.H. 2001. Effects of water discharge and temperature on the seaward migration of anadromous brown trout, *Salmo trutta* smolts. *Ecology of Freshwater Fish* 10: 61-64.
- Hesthagen, T. & Sandlund O.T. 1997. Endringer i utbredelse av ørekyt i Norge: Årsaker og effekter. *NINA Forskningsrapport 013*: 1-16.
- Hvidsten, N.A. & Hansen, L.P. 1988. Increased recapture rate of adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., stocked as smolts at high water discharge. *Journal of Fish Biology* 32: 153-154.
- Hvidsten, N.A. & Johnsen, B.O. 1993. Increased recapture rate of adult Atlantic salmon released as smolts into shoals of wild smolts in the River Orkla, Norway. *North American Journal of Fisheries Management* 13: 272-276.
- Hvidsten, N.A. & Lund, R.A. 1988. Predation on hatchery reared and wild smolts Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the estuary of River Orkla, Norway. *Journal of Fish Biology* 33: 121-126.
- Hvidsten, N.A. & Møkkelgjerd, P.I. 1987. Predation on salmon smolts (*Salmo salar* L.) in the estuary of the River Surna, Norway. *Journal of Fish Biology* 30: 273-280.
- Hvidsten, N.A., Heggberget, T.G. & Jensen, A.J. 1998. Sea water temperatures at Atlantic salmon smolt entrance. *Nordic Journal of Freshwater Research* 74: 79-86.
- Hvidsten, N.A., Jensen, A.J., Vivås, H., Bakke, Ø. & Heggberget, T.G. 1995. Downstream migration of Atlantic salmon smolts in relation to water flow, water temperature, moon phase and social interaction. *Nordic Journal of Freshwater Research* 70: 38-48.

- Hvidsten, N.A., Johnsen, B.O., Jensen, A.J., Fiske, P., Ugedal, O., Thorstad, E.B., Jensås, J.G., Bakke, Ø. & Forseth, T. 2004. Orkla – et nasjonalt referanseverk for studier av bestandsregulerende faktorer hos laks. Samlerapport for perioden 1979–2002. *NINA Fagrapport 79*: 1-96.
- Jensen, A.J. & Aass, P. 1995. Migration of a fast-growing population of brown trout (*Salmo trutta* L.) through a fish ladder in relation to water flow and water temperature. *Regulated Rivers: Research & Management 10*: 217-228.
- Jensen, A.J., Heggberget, T.G. & Johnsen, B.O. 1986. Upstream migration of adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the River Vefsna, Northern Norway. *Journal of Fish Biology 29*: 459-465.
- Jensen, A.J., Hvidsten, N.A. & Johnsen, B.O. 1998. Effects of temperature and flow on the upstream migration of adult Atlantic salmon in two Norwegian rivers. I: Jungwirth, M. Schmutz, S. & Weiss, S (red.) Fish Migration and Fish Bypasses. Fishing News Books, Oxford. s. 45-54.
- Jensen, A.J., Johnsen, B.O. & Forseth, T. 2005. Oppvandring av laks i Vefsna. Virkninger av «Muligheter Helgeland». *NINA Rapport 59*: 1-58.
- Jensen, A.J., Finstad, B., Forseth, T. & Rikardsen, A. 2005. Sjørret, sjørøye og klima. *NINA Temahefte 31*: 55-61.
- Jensen, K.W. 1968. Sea trout of the River Istra, western Norway. *Report of the Institute of Freshwater Research Drottningholm 48*: 187-213.
- Johnsen, B.O., Økland, F., Lamberg, A., Thorstad, E.B. & Jensen, A.J. 1996. Undersøkelser av laksens vandringer i Sandsfjordsystemet og i Suldalslågen i 1995 ved hjelp av radiotelemetri. *NINA Oppdragsmelding 421*: 1-44.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2002. Ørretens vandring i vassdrag: betydningen av vannføring og temperatur. *NINA Oppdragsmelding 728*: 1-19.
- Jonsson, B. & Ruud-Hansen, J. 1985. Water temperature as the primary influence on timing of seaward migrations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 42*: 593-595.
- Jonsson, N. 1991. Influence of water flow, water temperature and light on fish migration in rivers. *Nordic Journal of Freshwater Research 66*: 20-35.
- Jonsson, N. & Jonsson, B. 2002. Migration of anadromous brown trout *Salmo trutta* in a Norwegian river. *Freshwater Biology 47*: 1391-1401.
- Kjøsnes, A.J., Museth, J., Nashoug, O. & Qvenild, T. 2004. Studier av vandringer hos harr og ørret i Femund/Trysilvassdraget 1999–2003. Fylkesmannen i Hedmark. Miljøvernnavdelingen. *Rapport 2-2004*: 1-22.
- Klemetsen, A., Amundsen, P.-A., Dempson, J.B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M.F. & Mortensen, E. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish 12*: 1-59.
- Kraabøl, M. & Arnekleiv, J.V. 2000. Spawning migration of brown trout (*Salmo trutta* L.) in a regulated Norwegian watercourse: impact of turbine water outlet into the lake and reduced water flow in the spawning tributaries. I: Moore, A. & Russell, I. (red.) Advances in Fish Telemetry. CEFAS, Lowestoft. s. 237-244.
- Kraabøl, M. & Arnekleiv, J.V. 2002. Lokkeflommer og oppvandring av gytefisk i elvesystemet Etna og Dokka i 2000. *NTNU Vitenskapsmuseet Zoologisk notat 2002-4*: 1-14.
- Kristiansen, H. & Døving, K.B. 1996. The migration of spawning stocks of grayling *Thymallus thymallus*, in Lake Mjøsa, Norway. *Environmental Biology of Fishes 47*: 43-50.
- Kålås, J.A., Heggberget, T.G., Bjørn, P.A. & Reitan, O. 1993. Feeding behaviour and diet of goosanders (*Mergus merganser*) in relation to salmonid seaward migration. *Aquatic Living Resources 6*: 31-38.
- Lindås, O.R., Eriksen, H. & Hegge, O. 1996. Fiskeribiologiske undersøkelser i Randsfjorden og Dokka-Etna etter regulering av Dokka. Fylkesmannen i Oppland, miljøvernnavdelingen. *Rapport 8/1996*: 1-34.
- Meldgaard, T., Nielsen, E.E. & Loeschcke, V. 2003. Fragmentation by weirs in a riverine system: a study of genetic variation in time and space among populations of European grayling (*Thymallus thymallus*) in a Danish river system. *Conservation Genetics 4*: 735-747.
- Northcote, T.G. 1978. Migratory strategies and production in freshwater fishes. I: S.D. Gerking (red.) Ecology of freshwater production. Blackwell, Oxford. s. 326-359.
- Northcote, T.G. 1984. Mechanisms of fish migration in rivers. I: McCleave, J.D. Dodson, J.J. & Neill, W.H. (red.) Mechanisms of migration in fishes. Plenum, New York. s. 317-355.
- Næsje, T.F., Fiske, P., Forseth, T., Thorstad, E.B., Ugedal, O., Finstad, A.G., Hvidsten, N.A., Jensen, A.J. & Saksgård, L. 2005. Biologiske undersøkelser i Altaelva. Faglig oppsummering og kommentarer til forslag om varig manøvreringsreglement. *NINA Rapport 80*: 1-99.
- Orciari, R.D. & Leonard, G.H. 1996. Length characteristics of smolts and timing of downstream migration among three strains of Atlantic salmon in a southern New England stream. *North American Journal of Fisheries Management 16*: 131-136.
- Ovidio, M. & Philippart, J.-C. 2002. The impact of small physical obstacles on upstream movements of six species of fish. *Hydrobiologia 483*: 55-69.
- Rosell, R.S. & Macoscar, K.C. 2002. Movements of pike, *Esox lucius*, in lower Lough Erne, determined by mark-recapture between 1994 and 2000. *Fisheries Management and Ecology 9*: 189-196.
- Rustadbakken, A., L'Abée-Lund, J.H., Arnekleiv, J.V. & Kraabøl, M. 2004. Reproductive migration of brown trout in a small Norwegian river studied by telemetry. *Journal of Fish Biology 64*: 2-15.
- Sandlund, O.T. 1986. Sik, lagesild og krøkle. I: Borgstrøm, R. & Hansen, L.P. (red.) Fisk i ferskvann. Biologi og forvaltning. Landbruksforlaget, Oslo. s. 87-106.



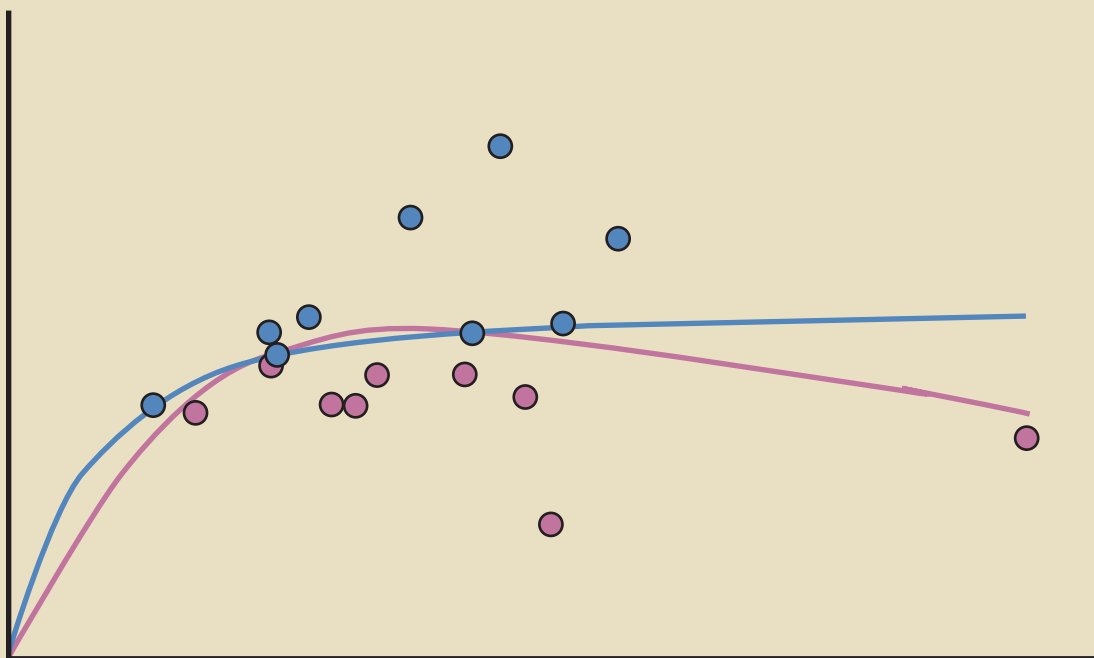
- Sandlund, O.T. & Næsje T.F. 2000. Komplekse, laksefiskdominerte fiskesamfunn på Østlandet. I: Borgstrøm, R. & Hansen, L.P. (red.) Fisk i ferskvann. Landbruksforlaget, Oslo.
- Sigholt, T. & Finstad, B. 1990. Effect of low temperature on seawater tolerance in Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Aquaculture* 84: 167-172.
- Svendsen, J.C., Koed, A. & Aarestrup, K. 2004. Factors influencing the spawning migration of female anadromous brown trout. *Journal of Fish Biology* 64: 528-540.
- Taugbøl, T., Museth, J., Berge, O. & Borgerås, R. 2004. Ørret, harr og gjedde i Løpsjøen og søndre Rena. Undersøkelser før anlegg og militær aktivitet etableres. *NINA Oppdragsmelding* 861: 1-48.
- Taugbøl, T., Hesthagen, T., Museth, J., Dervo, B. & Andersen, O. 2002. Effekter av orekyteintroduksjoner og utfiskingstiltak – en vurdering av kunnskapsgrunnlaget. *NINA Oppdragsmelding* 753: 1-31.
- Taugbøl, T., Jonsson, N., Sandlund, O.T., Hindar, K., Jonsson, B., Aanes, K.J., Museth, J., Langdal, K. & Linløkken, A. 2003. Fisk og bunndyr i Rena og Glomma mellom Skjefstadfoss og Røros – en kunnskapsoversikt. *NINA Oppdragsmelding* 802: 1-36.
- Tesh, F.-W. 1977. *The eel. Biology and management of anguillid eels*. Chapman and Hall, London.
- Thorpe, J.E. & Morgan, R.I.G. 1978. Periodicity in Atlantic salmon *Salmo salar* L. smolt migration. *Journal of Fish Biology* 12: 541-548.
- Thorstad, E.B. & Heggberget, T.G. 1997. Oppvandring hos radiomerket laks og sjøørret i Mandalsvassdraget i forhold til minstevannføring, terskler og kalking. *NINA Oppdragsmelding* 470: 1-41.
- Thorstad, E.B. & Heggberget, T.G. 1998. Migration of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*); the effects of artificial freshets. *Hydrobiologia* 371/372: 339-346.
- Thorstad, E.B. & Hårsaker, K. 1998. Vandring hos radiomerket laks i Mandalselva i forhold til minstevannføring, lokkeflommer, terskler og kalking – videreføring av tidligere undersøkelser. *NINA Oppdragsmelding* 541: 1-31.
- Thorstad, E.B., Økland, F. & Kroglund, F. 1998a. Vandring hos laks og sjøørret ved Rygene kraftverk i Nidelva, Aust-Agder – telemetriundersøkelser 1997. *NINA Oppdragsmelding* 545: 1-25.
- Thorstad, E.B., Økland, F., Berger, H.M. & Kroglund, F. 2000. Vandring hos laks ved Rygene kraftverk – telemetriundersøkelser 1999. *NINA Oppdragsmelding* 654: 1-30.
- Thorstad, E.B., Økland, F., Johnsen, B.O. & Næsje, T.F. 1998b. Påvirker drift av Hylen kraftstasjon tilbakevandringen av laks til Suldalslågen? Undersøkelser av laksens vandring i Sandsfjordsystemet ved hjelp av hydroakustikk. *Lakseforsterkingsprosjektet i Suldalslågen fase II. Rapport* 45: 1-53.
- Thorstad, E.B., Økland, F., Johnsen, B.O. & Næsje, T.F. 2003a. Migration of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*) in relation to release of water from a power station. *Fisheries Management and Ecology* 10: 13-22.
- Thorstad, E.B., Økland, F., Kroglund, F. & Jepsen, N. 2003b. Upstream migration of Atlantic salmon at a power station on the River Nidelva, Southern Norway. *Fisheries Management and Ecology* 10: 139-146.
- Thorstad, E.B., Økland, F., Hvidsten, N.A., Fiske, P. & Aarestrup, K. 2003c. Oppvandring av laks i forhold til redusert vannføring og lokkeflommer i regulerte vassdrag. *Rapport nr. 1-2003, Miljøbasert vannføring*, Norges vassdrags- og energidirektorat, 52 s.
- Thorstad, E.B., Fiske, P., Aarestrup, K., Hvidsten, N.A., Hårsaker, K., Heggberget, T.G. & Økland, F. 2005. Upstream migration of Atlantic salmon in three regulated rivers. I: Spedicato, M.T., Lembo, G. & Marmulla, G. (red.) Aquatic telemetry: advances and applications. Proceedings of the Fifth Conference on Fish Telemetry held in Europe, Ustica, Italy, 9-13 June 2003). FAO/COISPA, Rome. s. 111-121.
- Ugedal, O., Thorstad, E.B., Næsje, T.F., Reinertsen, H.R., Koksvik, J.I., Saksgård, L.M., Hvidsten, N.A., Blom, H.H., Fiske, P. & Jensen, A.J. 2005. Biologiske undersøkelser i Altaelva 2004. *NINA Rapport* 43: 1-98.
- Uglem, I., Økland, F., Forseth, T., Diserud, O., Fiske, P., Thorstad, E.B., Hvidsten, N.A. & Berger, H.M. 2005. Smoltutvandring forbi Laudal kraftverk i Mandalselva. *NINA Rapport* 13: 1-31.
- Vøllestad, L.A. & Jonsson, B. 1988. A 13-year study of the population dynamics and growth of the European eel *Anguilla anguilla* in a Norwegian river: evidence for density-dependent mortality, and development of a model for predicting yield. *Journal of Animal Ecology* 57: 983-997.
- Vøllestad, L.A., Jonsson, B., Hvidsten, N.A., Næsje, T.F., Haraldstad, Ø. & Ruud-Hansen, J. 1986. Environmental factors regulating the seaward migration of European silver eels (*Anguilla anguilla*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 1909-1916.
- Økland, F., Erkinaro, J., Moen, K., Niemelä, E., Fiske, P., McKinley, R.S. & Thorstad, E.B. 2001. Return migration of Atlantic salmon in the River Tana: phases of migratory behaviour. *Journal of Fish Biology* 59: 862-874.
- Österdahl, L. 1964. Smolt investigations in the River Rickleån. *Swedish Salmon Research Institute, Report LFI Medd./1964*.
- Österdahl, L. 1969. The smolt run of a small Swedish river. *Swedish Salmon Research Institute* 8: 205-215.
- Aarestrup, K. & Koed, A. 2003. Survival of migrating sea trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts negotiating weirs in small Danish rivers. *Ecology of Freshwater Fish* 12: 169-176.
- Aarestrup, K., Jepsen, N., Rasmussen, G., Økland, F., Thorstad, E.B. & Holdensgaard, G. 2000. Prespawning migratory behaviour and spawning success of sea-ranched Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the River Gudena, Denmark. *Fisheries Management and Ecology* 7: 387-400.

# Modeller for akvatiske organismer

Jan Henning L'Abée-Lund

Jan Heggenes

John E. Brittain



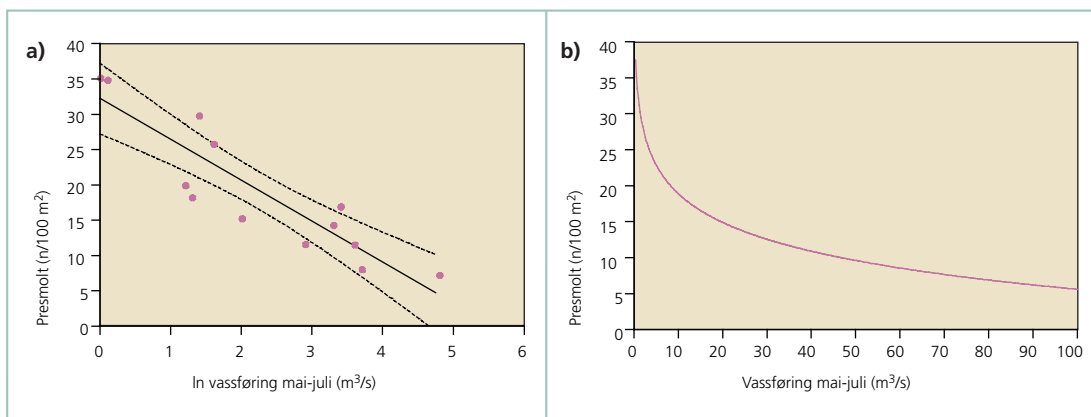
Modeller er viktige verktøy for å øke vår kunnskap om hvordan abiotiske faktorer påvirker biologiske prosesser, og vurdere konsekvenser av inngrep. Modellenes kompleksitet varierer betydelig fra enkle bivarierte lineære sammenhenger til multivariable ikke-lineære modeller. I dette kapitlet belyses ulike sammenhenger mellom biologiske og abiotiske parametre og hvordan slike modeller kan anvendes i forvaltningen. Fokus er rettet mot fisk, da denne organismen generelt har vært viet størst oppmerksomhet.

## Beregning av fisketetthet og -produksjon

To metoder benyttes i hovedsak til beregning av fisketetthet. Avtak i fangst basert på gjentatte uttak med tre gangers overfisking av arealet ved elektrofiske (Zippin 1958, Bohlin *et al.* 1989) og ved merking-gjenfangst (Seber 1973). Metodikk for gjentatte uttak er oppgitt i Norsk Standard for elektrofiske som inngår i Norsk Standard for gjennomføring av ferskvannsbioologiske undersøkelser (NS 9455). Begge metodene har det til felles at de ikke kan forutsi noe om endringer i tetthet. Bare deler av større elver

lar seg avviske, og resultatene vil derfor referere til en begrenset del av elven nær land. Således har det vært hevdet at resultatene gir minimumsestimater og for eksempel vanskelig kan brukes til å estimere hele fiskebiomassen i en stor elv, særlig større fisk (Bohlin *et al.* 1989, Saksgård & Heggberget 1990) (se også kap. 8.2).

På bakgrunn av standardiserte elfiskeinnsamlinger i elleve mindre vestlandsvassdrag, ble det fremstilt en modell (presmoltmodellen; Sægrov *et al.* 1998, 2001) som beskriver en enkel sammenheng mellom samlet tetthet av presmolt av laks og ørret sent på høsten og gjennomsnittlig årlig vannføring samme år. Presmolt er fiskeunger med en lengde og alder som tilsier at de blir smolt og vandrer til havet førstkommande vår. Modellen er i ettertid utvidet med to vassdrag, og gjennomsnittlig vannføring i mai–juli er funnet å gi en bedre forklaringsgrad enn gjennomsnittet over året (Sægrov & Hellen 2004). Den matematiske sammenhengen mellom presmolttetthet (antall fisk/100 m<sup>2</sup>) og gjennomsnittlig vannføring i mai–juli ( $Q$ : m<sup>3</sup>/s) er vist i fig. 1 og gitt ved ligningen:  $Presmolttetthet = 32,23 - 5,78 \ln Q$  ( $R^2 = 0,81$ ,  $p < 0,001$ ,  $n = 13$ ).



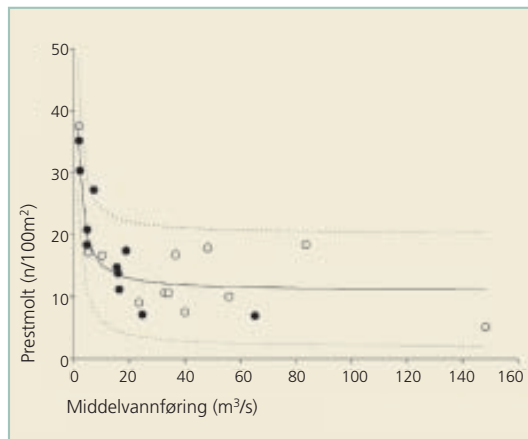
**Fig. 1.** a) Sammenhengen mellom presmolttetthet av laks og ørret i 13 elver på Vestlandet og gjennomsnittlig vannføring i mai–juli, med 95 % konfidensintervall indikert. b) En teoretisk, generell sammenheng mellom presmolttetthet av laks og ørret og gjennomsnittlig vannføring i mai–juni (Sægrov & Hellen 2004).

Gitt at sammenhengen mellom tetthet og vannføring er av generell karakter, vil det være mulig å beregne den forventede tettheten av presmolt av laks- og ørretunger i et vassdrag når vannføringen er kjent.

Den biologiske forklaringen bak en sammenheng mellom ungfisktetthet og vannføring, er at vannføringen står sentralt i å beskrive vassdragets størrelse og fluviale prosesser, og dermed har vital betydning for produksjonen av ungfisk. Modellen viser at små elver har høyere tetthet av laks og ørret pr. arealenhet enn store elver (fig. 1b), noe som er kjent og trolig skyldes at små elver og bekker er mer produktive enn store elver (Hynes 1970, Erkinaro & Niemelä 1995). Produksjonen i norske elver er i vesentlig grad styrt av mengden av tilført organisk materiale (se kap. 1). Kantvegetasjonen spiller en nøkkelrolle, og i små system vil strø fra kantvegetasjonen fordele seg over et mindre areal enn i store system. Tilførsel av alloktont materiale pr. arealenhet elveflate vil derfor reduseres med økende elvestørrelse og vannføring (Naiman *et al.* 1987).

Modellen er testet på datasett fra større norske elver i andre landsdeler og mot produksjonsberegninger utført med andre metoder. Datasettene fra andre elver er innsamlet på et annet tidspunkt enn innsamlingen av presmoltmodellens datagrunnlag (Fiske & Jensen 2004). Til tross for dette forklarte modellen 78–83 % av variasjonen i beregnet presmolttetthet av laks og ørret i det utvidete datasettet (fig. 2). Majoriteten av elvene har en årlig middelvannføring på 10–40 m<sup>3</sup>/s. Det er få store elver inkludert i testen, men resultatene indikerer en utflating i presmolttetthet når vannføringen overstiger 20 m<sup>3</sup>/s.

I Orkla (årlig middelvannføring 71 m<sup>3</sup>/s ved Syrstad) ble det med merking-gjenfangstmetodikk estimert at det årlig i perioden 1983–2004 i gjennomsnitt (±SD) gikk ut 6,6±1,9 laksesmolt



**Fig. 2.** Estimert presmolttetthet (antall pr. 100 m<sup>2</sup>) i 23 norske vassdrag basert på gjennomsnittlig årlig vannføring. Fylte sirkler er elver på Vestlandet som dannet utgangspunkt for presmoltmodellen (Sægrov *et al.* 2001), mens åpne sirkler er nye vassdrag inkludert i modellen (etter Fiske & Jensen 2004).

pr. 100 m<sup>2</sup> (Hvidsten *et al.* 2004). Gjennomsnittet av de årlige estimatene for tetthet på høsten med presmoltmodellen basert på vannføring ved Syrstad i mai–juli, ga 6,6±1,7 laksesmolt pr. 100 m<sup>2</sup> for de samme smoltårgangene, etter at det var justert for ørret som utgjør ca. 10 % av smoltproduksjonen (Sægrov *et al.* 2001, H. Sægrov *pers. medd.*). I Imsa i Ryfylke (årlig middelvannføring 5,1 m<sup>3</sup>/s) blir all nedvandrende laksesmolt registrert. Årlig blir det gjennomsnittlig produsert 17,2 laksesmolt pr. 100 m<sup>2</sup> (Jonsson *et al.* 1998a). Presmoltmodellen predikerte, basert på vannføringen, en tetthet på høsten på 23,1 individer pr. 100 m<sup>2</sup> over samme tidsrom etter at det var justert for ørret (Sægrov *et al.* 2001). Disse to sammenlikningene indikerer at presmoltmodellen er en enkel metode til å fremskaffe opplysninger om tettheten pr. arealenhet av utvandringklare laks- og ørretunger i elver. Det er reist tvil hvorvidt presmoltmodellen kan brukes til å predikere presmolttettheten etter at vannføringen er endret i et gitt vassdrag (Fiske & Jensen 2004). Presmolttettheten som modellen baseres på



er målt på høsten og noe av usikkerheten er knyttet til dødelighet fra høst til vår når smolten vandrer ut.

Ut over presmolttmodellen er det få modeller som estimerer smolttetthet i vassdrag. I Orkla er det utviklet en slik modell (Hvidsten *et al.* 2004). Smolttettheten ( $S$ ; antall fisk/100 m<sup>2</sup>) for smoltårsklassene 1983–2002 i Orkla er bestemt av minste vintervannføring to år før smoltutgang ( $Q_2$ ), minste vintervannføring samme vinter før smoltutvandring ( $Q_1$ ), fosforinnholdet i vannprøver tre år før smoltutvandring ( $P$ ), gjennomsnittlig smoltalder for ulike smoltårsklasser ( $A$ ) og veid eggdeponering ( $E$ ), og gitt ved ligningen:

$$\ln S = 2,50 + 0,033 Q_2 + 0,02 Q_1 + 0,07 P - 0,59 A + 0,048 E \quad (R^2 = 0,72, p < 0,002, n = 9).$$

Kompleksiteten i Orkla-modellen tilsier at den er lite egnet for generell bruk. Eksempelvis blir fosfor og eggdeponering sjelden målt eller registrert i norske vassdrag. Pr. i dag er derfor presmolttmodellen det eneste modellverktøyet man har for å predikere presmolttettheter på generelt grunnlag. Forklaringsgraden i en modell er viktig når dens anvendelighet skal vurderes. Presmolttmodellen har en høyere forklaringsgrad ( $R^2 \approx 0,80$ ) enn andre modeller som beskriver tetthet eller rekruttering av laksefisk som en funksjon av en eller flere abiotiske variable ( $R^2 = 0,72$  for smolt i Orkla [Hvidsten *et al.* 2004],  $R^2 = 0,63$  for yngeltetthet hos ørret i svenske elver [Bohlin *et al.* 2001],  $R^2 = 0,69$  for ørretrekruttering i franske elver [Cattanéo *et al.* 2002],  $R^2 = 0,51$ – $0,77$  for ørretrekruttering i spanske elver [Lobón-Cervía & Rincón 2004]).

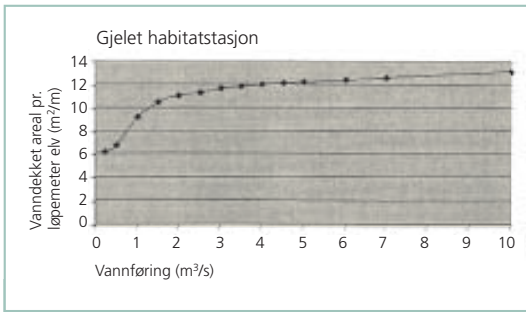
## Fysisk beskrivende vassdragsmodell

I løpet av de siste 20 årene er det lagt ned betydelig innsats i elvehabitatmodellering i den hensikt å kunne kvantifisere virkningen av strukturelle eller hydrologiske endringer. Vassdragsssimulatoren (River System Simulator,

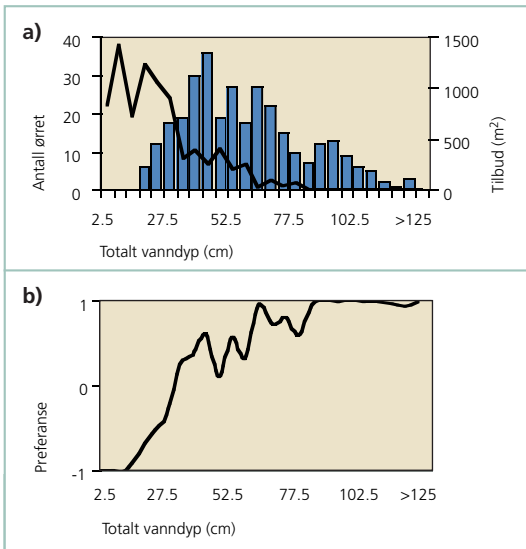
RSS), som i hovedsak ble utviklet tidlig på 1990-tallet av flere vannforskningsmiljøer i Norge, er et slikt integrert modelleringsverktøy (Killingtonveit & Harby 1994). Den består av 13 ulike simuleringsmodeller, et felles brukergrensesnitt og database. Til å modellere mulige konsekvenser av reguleringsinngrep på elvelevende fisk, fokuserer modellen på endringer i de hydrauliske forholdene (vannføring, temperatur, isforhold) og hvordan disse kan påvirke leveforholdene for fisk, avhengig av art og stadium (Alfredsen 1999, Heggenes *et al.* 2000).

Fysisk habitat er en viktig faktor som påvirker utbredelse, bæreevne og produksjon av fisk i rennende vann (Hedger *et al.* 2005), og vi har relativt god kunnskap om hvilke habitatfaktorer som er viktige for særlig laksefisk (Heggenes *et al.* 1999, Armstrong *et al.* 2003). Fisk som i hovedsak lever av driv, konkurrerer om standplasser ut i fra tilgang på næring, kostnader med å svømme og risiko (ofte predasjon). Forskjeller i disse faktorene påvirker overlevelse, vekst og reproduksjon, og er utgangspunktet også for bioenergetiske modeller (Hayes *et al.* 2000, Nislow *et al.* 1999). Den hydrauliske delen av Vassdragsssimulatoren beskriver tilgjengeligheten av viktige habitatvariable (areal, vannhastighet, dyp og substrat) for ulike vannføringer (fig. 3, 4a). Disse habitatvariablene blir innsamlet ved nøyaktige feltmålinger på flere representative transekt. Ved observasjonsstudier blir posisjonsdata for individuelle fisk registrert. Det blir laget fordelingskurver for disse dataene (fig. 4a). Anvendelse av konvensjonelle vassdragsmodeller krever derfor betydelig feltinnsats og erfaring. Den biologiske delen av simulatoren korrigerer for tilbudet av habitatvariablene, og genererer fiskens preferansekurver for de samme habitatvariablene (fig. 4b).

Ved å koble den hydrauliske og biologiske delen, kan sannsynlige effekter av ulike vann-



**Fig. 3.** Modelleret vanddekket areal (habitatkvantitet) pr. løpemetervise ved Gjelet i Måna, Telemark.



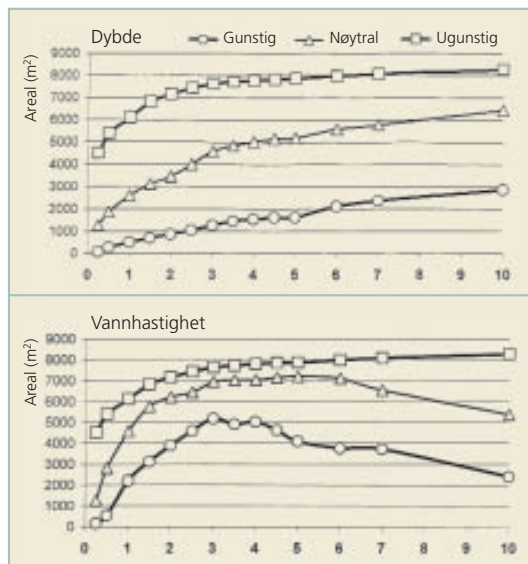
**Fig. 4a)** Innsamlet data av habitattilbud (linje) og observert bruk av vanddyb (stolper), og **b)** beregnede preferanser for vanddyb for ørret i Måna, Telemark.

føringer på habitat for fisk modelleres (fig. 5). Effektene varierer avhengig av type delstrekning og habitatvariabel. Modellen viser dermed mulig habitat- og produksjonskapasitet i elva. Habitatet vil kunne begrense vekst og overlevelse hos fisk når habitatet er brukt fullt ut, for eksempel på tider av året med høye relative fisketettheter og mindre vann. Det er derfor viktig å identifisere og fokusere på slike kritiske perioder. Modellen må være dynamisk,

fordi valg av habitat endrer seg for eksempel ved fiskestørrelse, ulike vannføringer og temperaturer (Heggnes *et al.* 1999, Holm *et al.* 2001).

Samspillet habitat-fisk er svært sammensatt og det er lite trolig at dette kan beskrives godt med forenklete modeller. Det er vanskelig å kvantifisere optimumsnivåer for hver habitatvariabel som kan variere mellom individenes livsstadier, populasjoner, fiskearter og lokale forhold. Preferansekurven for vannhastigheten til laksunger endres for eksempel ved endring i vannføring (Holm *et al.* 2001). Videre er det dynamiske samspillet mellom de ulike habitatvariable vanskelig å kvantifisere. Dette illustreres ved at vannhastigheten er en viktigere faktor for ungfisk av laks enn for ørret, som på sin side har sterkere preferanse for dyp. En endring i miljøet vil derfor virke forskjellig på de to artene.

På grunn av kompleksiteten til konvensjonelle vassdragsmodeller og kravene disse stiller til datagrunnlaget, er det foreslått enklere model-

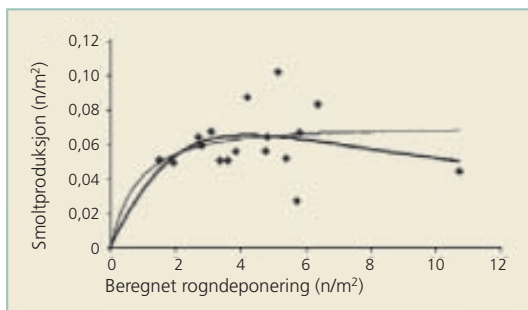


**Fig. 5.** Habitat-hydraulisk modellering av areal ( $m^2$ ) gunstig, nøytralt og ugunstig habitat mht. dyp og midlere vannhastighet ved Gaustå i Måna, Telemark.

ler basert på beskrivelser av substratstørrelse, årlig middelvannføring, og forhold mellom dyp og vannføring og mellom elvebredde og vannføring (Lamouroux & Capra 2002). Til tross for at slike modeller stiller mindre krav til data, gir de resultater som samsvarer bra med resultater fra en mer kompleks habitat-indeksmodell (Lamouroux & Jowett 2005).

## Bestands-rekrutteringskurver

Gytebestandsmål er et begrep forvaltningen benytter på det antallet gytefisk man ønsker å ha igjen i de enkelte bestander etter at fisket er avsluttet, og dermed også mulighet til å angi fangstkvoter. Fastsettelse av gytebestandsmålet er imidlertid komplisert, og kan ideelt sett bare bestemmes ut fra etablerte bestands-rekrutteringskurver. Dersom slike kurver skal brukes til å fastsette et gytebestandsmål, er det en forutsetning at elvas bæreevne med hensyn på produksjon av laksunger har vært noenlunde stabil i perioden.



**Fig. 6.** Sammenhengen mellom beregnet rogn-deponering (antall egg pr. m<sup>2</sup>) og korrigert smoltproduksjon (antall smolt pr. m<sup>2</sup>) for 16 gyteårsklasser i Orkla i perioden 1979–1998. Smoltproduksjons-estimatene er korrigert til en mulig stabil tilstand med hensyn på minste vintervannføring, fosforinnhold i elva og smoltalder. Linjene er Sheperd bestands-rekrutteringskurver [ $R = aS/(1+(bS)^\beta)$ ] som ble tilpasset ved ikke-lineær regresjon. Fet linje: tilpasning med alle datapunkter ( $a = 0,036$ ,  $b = 0,28$ ,  $\beta = 1,7$ ). Tynn linje: tilpasning uten året med høy rogn-deponering ( $a = 0,080$ ,  $b = 0,95$ ,  $\beta = 1,06$ ) (etter Hvidsten *et al.* 2004).

En bestands-rekrutteringskurve beskriver sammenhengen mellom antall rekrutter ( $R$ ) i populasjonen og størrelsen på foreldrebestanden ( $S$ ). Det finnes flere modeller for bestands-rekrutteringskurver, men den mest fleksible er Shepherd-modellen (Shepherd 1982):

$$R = aS/(1+(bS)^\beta)$$

Parameteren  $\beta$  beskriver krumningen på kurven. Hvis  $\beta < 1$  vil kurven alltid være stigende, hvis  $\beta = 0$  er det en lineær sammenheng, hvis  $\beta = 1$  vil kurven flate av mot en asymptote, og hvis  $\beta > 1$  vil kurven være kuppelformet og antyde en tetthetsregulering av bestanden. Det er kun i to norske elver (Orkla og Imsa) at data-grunnlaget er av slik kvalitet at det er mulig å estimere bestands-rekrutteringskurver direkte (fig. 6; Jonsson *et al.* 1998b, Hvidsten *et al.* 2004). I de fleste tilfellene er man avhengig av å benytte andre typer data for å etablere sammenhenger mellom ulike livshistoriestadier.

Eksisterende bestands-rekrutteringskurver benytter data fra ulike livshistoriestadier uten å ta hensyn til miljøforholdene. Dette kan være uheldig. For eksempel er vanntemperaturen viktig for tidlige stadier av fiskens livssyklus (tab. 1), og også for når yngelen kommer opp av grusen (Jensen *et al.* 1991). Siden tidspunktet for og størrelsen på vårflommen varierer mellom år, vil dette influere på overlevelsen til yngelen som kommer opp av grusen (Jensen & Johnsen 1999). For å oppnå best mulig modell, bør bestands-rekrutteringskurver også ta hensyn til abiotiske forhold i vassdraget som i betydelig grad påvirker rekrutteringen.

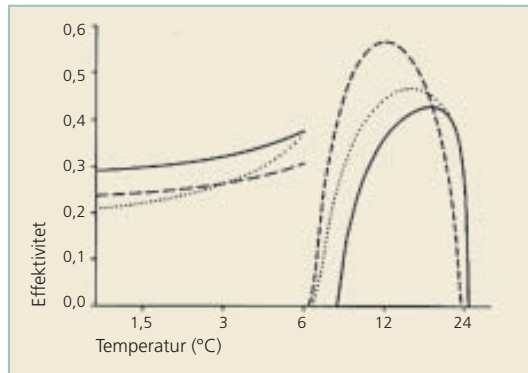
## Modeller for livshistorie-karakteristika til fisk og ferskvannsinsekter

Vanntemperatur er den enkeltfaktor som i størst grad regulerer livsviktige funksjoner og atferd hos vekselvarme dyr. Den påvirker blant annet eggutvikling og vekst. Det betyr at temp-

eraturendringer kan ha betydelige konsekvenser på artenes status i et vassdrag. Laboratorie- og feltundersøkelser har resultert i modeller som kan brukes til å forutsi effekten av endringer i vanntemperatur på stadier i artenes livs- syklus (tab. 1). Tabellen viser på hvilket tema og for hvilken art modellverktøy eksisterer, og hvor denne informasjonen kan hentes. Tabellen er ikke uttømmende, men litteraturen er et godt utgangspunkt for problemstillinger relatert til vannkraftutbygging.

På enkelte områder i oversikten er det kunnskap fra både ferskvannsinsekter og fisk. I slike tilfeller er det stor grad av samsvar i modellenes matematiske form, mens konstantene er ulike. Eksempelvis kan forholdet mellom eggutvikling og temperatur beskrives med en ligning av formen:  $Y = aT^b$ , hvor  $Y$  = antall dager,  $T$  = temperatur og  $a$  og  $b$  er konstanter. Insekter og fisk i ferskvann viser ulik grad av temperaturavhengighet. Økt temperaturavhengighet kommer til uttrykk i lavere verdier for konstantene  $a$  og  $b$ . Antall generasjoner i året kompliserer bildet hos ferskvannsinsekter. Arter som har en generasjon i året trenger 3–5 ganger så lang tid for eggutvikling, sammenliknet med arter som har flere generasjoner i året når de utsettes for samme temperatur (Gillooly & Dodson 2000).

Temperaturtilpasning kan være en nødvendig strategi for en vekselvarm organisme til å leve og vokse i et kaldt miljø. Eksempelvis viser enkelte steinfluer, som f.eks. *Capnia atra*, en spesiell evne til å vokse ved meget lave temperaturer, og liten eller ingen økning i vekst ved høyere temperatur (Lillehammer *et al.* 1989). Tilsvarende temperaturtilpasning er dokumentert hos bestander av ørret og laks. I kalde (<5 °C) elver vokste ørretunger bedre enn forventet ut fra modellberegninger (Jensen *et al.* 2000). Laboratoriestudier på ørret viser temperaturtilpasset vekst også ved høyere temperaturer (Forseth *et al.* 1995). Hos lakseunger er det indikasjon på at veksten er tilpasset lokale



**Fig. 7.** Sammenhengen mellom daglig veksteffektivitet hos 1 g laksunge og vanntemperatur fra Alta (heltrukken linje), Suldal (brutt linje) og Imsa (stiplet linje). Kurvene til venstre er for vinterakklimatisert fisk, mens kurvene til høyre er for sommerakklimatisert fisk (etter Finstad *et al.* (2004)).

temperaturforhold ved at den er relatert til sesongvariasjon i vanntemperatur (Jonsson *et al.* 2001, Finstad *et al.* 2004). Laksunger fra Alta vokser bedre ved lave temperatur enn slektninger fra elver lenger syd i landet (fig. 7).

## Konklusjon

Det foreligger mye modellverktøy som kan benyttes til å predikere hvordan temperaturendringer influerer på utvalgte livshistorieparametre hos akvatiske organismer. Dette verktøyet er imidlertid konsentrert om noen få arter eller grupper. Modellverktøy som går ut over individuelle responser er mer begrenset. Modelling av elvehabitat er mulig, og derved predikering av endringer i habitatkvalitetsgrupper (gunstig, nøytralt og ugunstig) når vannføringen endres. Det foreligger også en modell som predikerer ungfisktetthet direkte på grunnlag av vannføring. Ønsket om å ha bestandsmål for anadrome fiskebestander nødvendiggjør større innsats rundt bestandsrekrutteringskurver. Det må etterstrebes å videreutvikle eksisterende modeller slik at de blir sikrere og får større anvendelse.

**Tab. 1.** Oversikt over ulike livshistoriekaraktistika hos laksefisk som det er utviklet modeller for, hvilke abiotiske parametere ( $T$  = temperatur,  $T_s$  = sjøtemperatur,  $Q$  = vannføring,  $A$  = andre parametere) som inngår i modellene og hvor disse er beskrevet.

Tema	Art	Abiotiske variable	Lokalitet	Referanse
Gytetidspunkt	Laks	$T$	16 norske pop.	Heggberget (1988)
Eggutvikling	Døgnfluer	$T$	Lab 7 arter	Elliott <i>et al.</i> (1988), Brittain (1990)
	Steinfluer		Lab 38 arter, 98 pop.	Lillehammer <i>et al.</i> (1989)
	Ørret, røye, harr	$T$	Lab England	Elliott <i>et al.</i> (1987)
	Laks	$T$	5 norske pop.	Wallace & Heggberget (1988)
Plommesekkstadium	Laks, ørret	$T$	Lab Norge	Jensen <i>et al.</i> (1989)
	Laks	$T, Q$	10 norske pop.	Jensen <i>et al.</i> (1991)
	Røye	$T$	Lab 1 pop.	Wallace & Aasjord (1984)
Vekst	Døgnfluer	$T$	Felt 8 arter Lab 4 arter Lab 4 arter	Elliott <i>et al.</i> (1988) Brittain (1990) Brittain (1990)
	Laks	$T$	Lab 5 norske pop. Alta Lab 3 norske pop.	Jonsson <i>et al.</i> (2001) Jensen (2003) Finstad <i>et al.</i> (2004)
	Ørret	$T$	Lab Lærdalselva Lab 4 norske pop. 12 norske pop.	Forseth & Jonsson (1994) Forseth <i>et al.</i> (1995) Jensen (1990)
	Ørret	$T, A$	34 norske pop. 42 EU og norske pop.	L'Abée-Lund <i>et al.</i> (1989) Jensen <i>et al.</i> (2000)
	Røye	$T$	11 EU og norske pop.	Larsson <i>et al.</i> (2005)
	Harr	$T$	Canada	Mallet <i>et al.</i> (1999)
	Smoltutvandring	Laks	$T$ $T, Q, A$ $T, Q$ $T, Q, A$ $T_s$	Imsa Alta Suldalslågen Orkla 5 norske pop.
Ørret		$T, Q$	Stjørdalselva	Hembre <i>et al.</i> (2001)



## Litteratur

- Alfredsen, K. 1999. *An object oriented framework for application development and integration in hydroinformatics*. Dr. ing.-avhandling 1999: 20, NTNU, Trondheim.
- Armstrong, J.D., Kemp, P.S., Kennedy, G.J.A., Ladle, M. & Milner, N.J. 2003. Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams. *Fisheries Research* 62: 143-170.
- Bohlin, T., Hamrin, S., Heggberget, T.G., Rasmussen, G. & Saltveit, S.J. 1989. Electrofishing – theory and practice with special emphasis on salmonids. *Hydrobiologia* 173: 9-43.
- Bohlin, T., Pettersson, J. & Degerman, E. 2001. Population density of migratory and resident brown trout (*Salmo trutta*) in relation to altitude: evidence for a migration cost. *Journal of Animal Ecology* 70: 112-121.
- Brittain, J.E. 1990. Life history strategies in Ephemeroptera and Plecoptera. I: Campbell, I.C. (red.). *Mayflies and Stoneflies*. Kluwer Academic Publishers. s. 1-12.
- Cattanéo, F., Lamouroux, N., Breil, P. & Capra, H. 2002. The influence of hydrological and biotic processes on brown trout (*Salmo trutta*) population dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 12-22.
- Elliott, J.M., Humpesch, U.H. & Hurley, M.A. 1987. A comparative study of eight mathematical models for the relationship between water temperature and hatching time of eggs of freshwater fish. *Archiv für Hydrobiologie* 109: 257-277.
- Elliott, J.M., Humpesch, U.H. og Macan, T.T. 1988. Larvae of the British Ephemeroptera. *Scientific Publications of the Freshwater Biological Association* 49. 145 s.
- Erkinaro, J. & Niemelä, E. 1995. Growth differences between the Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, of nursery brooks and natal rivers in the Tenjo River watercourse in northern Finland. *Environmental Biology of Fishes* 42: 277-287.
- Finstad, A.G., Næsjø, T.F. & Forseth, T. 2004. Seasonal variation in the thermal performance of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Freshwater Biology* 49: 1459-1467.
- Fiske, P. & Jensen, A. J. 2004. Mot en modell for sammenhengen mellom vannføring og fiskeproduksjon. Fase 1 – evaluering av presmoltsammenhenger. *Rapport Norges vassdrags- og energidirektorat, Miljøbasert vannføring 2004/7*, 30 s.
- Forseth, T. & Jonsson, B. 1994. The growth and food ration of piscivorous brown trout (*Salmo trutta*). *Functional Ecology* 8: 171-177.
- Forseth, T., Jonsson, B. & Damsgård, B. 1995. Næringsopptak og vekst hos fiskeetende ørret. I: Borgstrøm, R., Jonsson B., & L'Abée-Lund, J.H. (red.). *Ferskvannsfisk – økologi, kultivering og utnytting*. Norges Forskningsråd. s. 71-77
- Forseth, T., Fiske, P., Hvidsten, N.A. & Saltveit, S.J. 2003. Smoltoverlevelse i Suldalslågen – miljøfaktorer som påvirker smoltutvandring og overlevelse i fjorden. *Suldalslågen – Miljørapport nr. 30*. 59 s.
- Gillooly, J.F. & Dodson, S.I. 2000. The relationship between egg size and incubation temperature to embryonic development time in univoltine and multivoltine aquatic insects. *Freshwater Biology* 44: 595-604.
- Hayes, J.W., Stark, J.D & Shearer, K.A. 2000. Development and test of a whole-lifetime foraging bioenergetics growth model for drift-feeding brown trout. *Transactions of the American Fisheries Society* 129: 315-332.
- Hedger, R.D., Dodson, J.J., Bergeron, N.E. & Caron, F. 2005. Habitat selection by juvenile Atlantic salmon: the interaction between physical habitat and abundance. *Journal of Fish Biology* 67: 1054-1071.
- Heggberget, T.G. 1988. Timing of spawning in Norwegian Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 845-949.
- Heggenes, J., Baglinière, J.L. & Cunjak, E. 1999. Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in heterogeneous streams. *Ecology of Freshwater Fish* 8: 1-21.
- Heggenes, J., Bremnes, T., Pavels, H. & Harby, A. 2000. Sommerhabitatvalg til ørret i Måna, Telemark, og modellerte konsekvenser av ulike vannføringer. *Rapport, Laboratorium for ferskvannøkologi og innlandsfiske, Universitetet i Oslo* 193.
- Hembre, B., Arnekleiv, J.V. & L'Abée-Lund, J.H. 2001. Effects of water discharge and temperature on the seaward migration of anadromous brown trout, *Salmo trutta*, smolts. *Ecology of Freshwater Fish* 10: 61-64.
- Holm, C.F., Armstrong, J.D. & Gilweir, D.J. 2001. Investigating a major assumption of predictive instream habitat models: is water velocity preference of juvenile Atlantic salmon independent of discharge? *Journal of Fish Biology* 59: 1653-1666.
- Hvidsten, N.A., Heggberget, T.G. & Jensen, A.J. 1998. Sea water temperatures at Atlantic salmon smolt entrance. *Nordic Journal of Freshwater Research* 74: 79-98.
- Hvidsten, N.A., Johnsen, B.O., Jensen, A.J., Fiske, P., Ugedal, O., Thorstad, E., Jensås, J.G., Bakke, Ø. & Forseth, T. 2004. Orkla – et nasjonalt referansevassdrag for studier av bestandsregulerende faktorer hos laks. *NINA Fagrapport* 79, 1-94.
- Hynes, H.B.N. 1970. *The Ecology of Running Waters*. University of Liverpool Press, UK.
- Jensen, A.J. 1990. Growth of young migratory brown trout *Salmo trutta* correlated with water temperature in Norwegian rivers. *Journal of Animal Ecology* 59: 603-614.
- Jensen, A.J. 2003. Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the regulated river Alta: effects of water temperature on parr growth. *River Research and Applications* 19: 733-747.
- Jensen, A.J. & Johnsen, B.O. 1999. The functional relationship between peak spring floods and survival and growth of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*). *Functional Ecology* 13: 778-785.

- Jensen, A.J., Johnsen, B.O. & Saksgård, L. 1989. Temperature requirements in Atlantic salmon (*Salmo salar*), brown trout (*Salmo trutta*), and Arctic char (*Salvelinus alpinus*) from hatching to initial feeding compared with geographic distribution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 786-789.
- Jensen, A.J., Johnsen, B.O. & Heggberget, T.G. 1991. Initial feeding time of Atlantic salmon, *Salmo salar*, alevins compared to river flow and water temperature in Norwegian streams. *Environmental Biology of Fishes* 30: 379-385.
- Jensen, A.J., Forseth, T. & Johnsen, B.O. 2000. Latitudinal variation in growth of young brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology* 69: 1010-1020.
- Jonsson, B. & Ruud-Hansen, J. 1985. Water temperature as the primary influence on timing of seaward migrations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 593-595.
- Jonsson, B., Forseth, T., Jensen, A.J. & Næsje, T.F. 2001. Thermal performance of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Functional Ecology* 15: 701-711.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L.P. 1998a. Long-term study of the ecology of wild Atlantic salmon smolts in a small Norwegian river. *Journal of Fish Biology* 52: 638-650.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L.P. 1998b. The relative role of density-dependent and density-independent survival in the life cycle of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* 67: 751-762.
- Killingtveit, A. & Harby, A. 1994. Multi purpose planning with the River System Simulator, a design support system for water resources planning and operation. *Proceedings of Environmental Modelling Seminar*, Trondheim, Norway.
- L'Abée-Lund, J.H., Jonsson, B., Jensen, A.J., Sættem, L.M., Heggberget, T.G., Johnsen, B.O. & Næsje, T.F. 1989. Latitudinal variation in life history characteristics of sea-run migrant brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology* 58: 525-542.
- Lamouroux, N. & Capra, H. 2002. Simple predictions of instream habitat model outputs for target fish populations. *Freshwater Biology* 47: 1543-1556.
- Lamouroux, N. & Jowett, I.G. 2005. Generalized instream habitat models. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 7-14.
- Larsson, S., Forseth, T., Berglund, I., Jensen, A.J., Näslund, I., Elliott, J.M. & Jonsson, B. 2005. Thermal adaptation of Arctic charr: experimental studies of growth in eleven charr populations from Sweden, Norway and Britain. *Freshwater Biology* 50: 353-368.
- Lillehammer, A., Brittain, J.E., Saltveit, S.J. & Nielsen, P.S. 1989. Egg development, nymphal growth and life cycle strategies in Plecoptera. *Holarctic Ecology* 12: 173-186.
- Lobón-Cerviá, J. & Rincón, P.A. 2004. Environmental determinants of recruitment and their influences on the population dynamics of stream-living brown trout *Salmo trutta*. *Oikos* 105: 641-646.
- Mallet, J.P., Charles, S., Persat, H. & Auger, P. 1999. Growth modelling in accordance with daily water temperature in European grayling (*Thymallus thymallus* L.). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 994-1000.
- Naiman, R.J., Melillo, J.M., Lock, M.A., Ford, T.E. & Reice, S.R. 1987. Longitudinal patterns of ecosystem processes and community structure in a subarctic river continuum. *Ecology* 68: 1139-1156.
- Nislow, K.H., Folt, C.L. & Parrish, D.L. 1999. Favourable foraging locations for young Atlantic salmon: application to habitat and population restoration. *Ecological Applications* 9: 1085-1099.
- Saksgård, L. & Heggberget, T.G. 1990. Estimates of density of presmolt Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a large north Norwegian river. I: Cowx, I.G. (red.), *Development in electric fishing*. Fishing News Books. s. 102-108.
- Saksgård, L., Heggberget, T.G., Jensen, A.J. & Hvidsten, N.A. 1992. Utbygging av Altaelva – virkninger på laksebestanden. *NINA – forskningsrapport* 34, 1-98.
- Seber, G.A.F. 1973. *The estimation of animal abundance and related parameters*. Griffin, London.
- Shepherd, J.G. 1982. A versatile new stock-recruitment relationship for fisheries, and the construction of sustainable yield curves. *Journal de Conseil International Exploration de la Mer* 40: 67-75.
- Sægvog, H. & Hellen, B.A. 2004. Bestandsutvikling og produksjonspotensiale for laks i Suldalslågen. Sluttrapport for undersøkingar i perioden 1995-2004. *Suldalslågen – Miljørapport* 43, 1-54.
- Sægvog, H., Kålås, S. & Urdal, K. 1998. Tettleik av laks og ørret i Vestlandselvar i høve til vassføring og temperatur. *Rapport Rådgivende Biologer* 350. 23 s.
- Sægvog, H., Urdal, K., Hellen, B.A., Kålås, S. & Saltveit, S.J. 2001. Estimating carrying capacity and presmolt production of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and anadromous brown trout (*Salmo trutta*) in West Norwegian rivers. *Nordic Journal of Freshwater Research* 75: 99-108.
- Wallace, J.C. & Heggberget, T.G. 1988. Incubation of eggs of Atlantic salmon (*Salmo salar*) from different Norwegian streams at temperature below 1 °C. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 193-196.
- Wallace, J.C. & Aasjord, D. 1984. The initial feeding of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) alevins at different temperatures and under different feeding regimes. *Aquaculture* 38: 19-33.
- Zippin, C. 1958. The removal method for population estimation. *Journal of Wildlife Management* 22: 82-90.

# Fugl

Terje Lislevand  
Christian Steel



Vassdrag har en viktig funksjon for en lang rekke fuglearter, enten som permanent levested, hekkeplass, rasteplass under trekket vår og høst, eller som overvintringshabitat. Selv om fugler er i stand til å flytte på seg hvis miljøendringer oppstår, er bestandene ofte begrenset av tilgangen på egnet habitat. På grunn av en sterkt økende menneskelig påvirkning av ferskvannsmiljøene de siste 100 år, har leveområdene til vann- og våtmarksfuglene skrumpet inn verden rundt, og en rekke arter er i dag sterkt truet. De siste års økende interesse for å regulere mindre elver til kraftproduksjon (Sægrov & Fimreite 1999, L'Abée-Lund 2004) kan tenkes å utgjøre en viss trussel mot enkelte fuglearter, selv om landskapspåvirkningen ikke er av samme skala som ved større utbygginger.

Dette kapittelet begrenser seg til fuglearter som lever i eller like inntil rennende vann, og oppsummerer dagens kunnskap om reguleringseffekter og avbøtende tiltak.

## Fuglelivet i vann og vassdrag

I Norge er det registrert 469 fuglearter, hvorav mer enn 240 er påvist hekkende (Gjershaug *et al.* 1994). Vassdragsutbygging kan påvirke fuglelivet ganske langt unna selve elva, og dermed ikke bare ha en effekt på vanntilknyttede fugler (se nedenfor). Det er i dette kapittelet bare fokusert på arter som lever i eller like inntil selve vassdraget. Rundt 70 norske fuglearter (ca. 30 %) er etter våre vurderinger knyttet til akvatiske miljø (tab. 1) (Bakke 1973, Bevanger & Thingstad 1986, Håland 1993). I tillegg kommer enkelte arter som bare gjester landet under trekket vår og høst, eller som finnes overvintrende, men ikke hekker.

Svært få norske fuglearter lever utelukkende i vassdragsmiljøet, men tre arter har en spesielt sterk tilknytning til rennende vann. Disse er unike ved at de ikke bare finnes langs større

vassdrag, men også liker seg i mindre elver og bekker.

**Strandsnipen** er en av våre aller vanligste vade-fugler og finnes ganske jevnt fordelt over det meste av landet (Gjershaug *et al.* 1994). Den norske hekkebestanden er anslått til 100 000 – 200 000 par. Selv om denne arten også finnes langs bredden av innsjøer, må den regnes som en karakterfugl langs elver og større bekker fra lavlandet og opp mot høyfjellet. Strandsnipen etablerer lineære hekketerritorier langs elveløpene. Tettheten er fra Nordmøre kjent å være på rundt 1,6 – 2,4 par pr. kilometer elvestrekning.

Strandsnipen livnærer seg av ulike virvelløse dyr, som fanges på bakken langs elvebredden, i vannkanten eller på steiner ute i elva. Den er lite krevende med hensyn til habitatvalg. Vassdrag med middels eller liten vannføring foretrekkes framfor elver med stor vannføring, og bestanden kan reduseres i år med flom (Håland 1990). Reiret er en grop i bakken som plasseres godt skjult blant lyng og gress, og som fores med et tynt lag av plantedeler. Som andre vadefugler har strandsnipen såkalt reirflyktende unger. Dette betyr at de forlater reiret ganske kort tid etter klekking, og er da i stand til å finne mat på egen hånd. Strandsnipen er en trekkfugl som ankommer landet i april/mai og forlater oss igjen i august/september, da den drar mot overvintringsstedene i Afrika.

**Vintererlen** er en relativt nyinnvandret art i vår fauna, og ble først påvist ved Bergen i januar 1874 (Haftorn 1971). I dag er arten forholdsvis vidt utbredt og hekker primært i lavlandet på Sør- og Østlandet, samt spredt nord til Trøndelag (Gjershaug *et al.* 1994, Brattfjord 2005). Den norske hekkebestanden er anslått til 600 – 1500 par (Øien & Berge 2004), og arten har de siste 10–20 årene hatt en markert økning i utbredelse og bestand. Arten finnes i hekke-





Vintererle. Foto: R. Mangersnes

tiden helst langs elver, og da spesielt nær fosser, stryk og i gjel (Peris *et al.* 1992, Brattfjord 2005). Ikke sjelden opptrer den i tilknytning til menneskeskapte anlegg som kunstige dammer, vannmøller, sagbruk og bruer, men foretrekker at det er en del vegetasjon langs bredden. Den plasserer gjerne reiret i hulrom i bratte skrenter, under bruer eller andre avskjermete plasser langs elvebredden, og kan også ta i bruk rugeskasser spesiallaget for fossekall (se under). Hekkelokaliteten, og ofte selve reirplassen, brukes i en årrekke når arten først har etablert seg et sted (Brattfjord 2005). Eggleggingen starter i siste halvdel av april, og det er ikke uvanlig at et par produserer to (maksimalt tre) ungekull pr. år.

Tettheten av hekkende vintererler er som regel lav siden habitatkravet er ganske snevert.

Føden består hovedsakelig av insekter som i stor grad fanges langs elva, eller på steiner ute i strykene. I perioder med redusert nærings-tilgang kan vintererlene hente mat utenom selve vassdraget (Bures 1995).

Vintererlen er en trekkfugl som ankommer landet allerede i mars, og trekker sørover igjen i september-oktober. Et fåtall vintererler forsøker også å overvintre hos oss (derav navnet).

**Fossekallen**, Norges nasjonalfugl, er helt klart den fuglearten som er mest avhengig av rennende vann. Den sees bare unntaksvis langt fra elver og bekker. Fossekallen hekker over det meste av Norge (Gjershaug *et al.* 1994), helt opp i 1300–1400 moh., men tettheten varierer betydelig. Den er for eksempel lav over skoggrensen, på flatbygdene på Østlandet, Jæren





Fossekall. Foto: J. E. Brittain

og på øyer uten vassdrag (Steel *et al.*, under utarbeidelse). Den norske hekkebestanden anslås nå til mellom 10 000 og 15 000 par (Øien & Berge 2004).

Føden finner fossekallen i stor grad ute i strømmende elver og bekker, men om sommeren også gjerne i stilleflytende partier og langs strender av større innsjøer. Føden består primært av larver av vårfluer (Trichoptera), døgnfluer (Ephemeroptera) og steinfluer (Plecoptera) (Tyler & Ormerod 1994). Fossekallen er den eneste av våre spurvefugler som søker næring under vannflaten, der den plukker mat fra stein eller svømmer ned til bunnen ved hjelp av vingene.

Reiret til fossekallen er karakteristisk ved at det er overbygd og kuleformet, og «pyntet» med mose på utsiden. Reiret plasseres i bratte skrenter, bergvegger, under bruer eller hulrom i jorda, men aldri langt fra rennende vann. Om mulig plasseres reiret slik at det utsettes for fossesprøyt. Spesialbygde rugekasser tas gjerne i bruk. Der fossekallen finnes langs større elver, er ofte reiret plassert langs mindre sidevassdrag. Hekkesuksessen varierer med valg av reirplass, siden det er en større grad av predasjon på egg og unger der reiret plasseres åpent, enn hvis det er skjult (Efteland & Kyllingstad 1984). Følgelig er tilgangen på gode reirplasser svært viktig for en elvs kvalitet som hekkeområde. Selve reirplassen brukes år etter år, og i mange tilfeller vil også fosse-



Reirplass for fossefall. Foto: T. Lislevand



kallen kunne bruke samme reiret gjentatte ganger (Tyler & Ormerod 1994). En viss andel av hekkende fossekallpar produserer to ungekull pr. hekkesesong, særlig de som er tidligst ute med eggleggingen (Wilson 1996). Fugler som hekker i lavlandet tidlig i sesongen, kan av og til hekke på nytt i fjellet senere på sommeren.

Mange av våre fossekaller overvintrer i landet, men en del av bestanden trekker om høsten mot sør/sørøst og tilbringer vintermånedene i utlandet (Jerstad 1991, Gjershaug *et al.* 1994). Tilfrysing av vann om vinteren fører imidlertid til at mange fossekaller får problemer med å finne mat og dør. Om vinteren er derfor fossekallen spesielt nært knyttet til rennende vann (Opheim 1978) fordi den her finner isfrie områder. Enkelte elvestrekninger kan ha en svært høy tetthet av overvintrende fossekall. Langs Gudbrandsdalslågen ved Tretten, ble det for eksempel observert minst 55 individer på en 3 km lang elvestrekning i desember 1977 (Opheim 1978). Fossekallbestandens størrelse kan bli kraftig redusert i kalde vintre. I løpet av perioden 1978–1997 varierte bestanden i Lyngdalsvassdraget mellom 27 og 117 hekkende par, og antallet var positivt korrelert med gjennomsnittlig vintertemperatur (Sæther *et al.* 2000).

## Andre fuglearter langs vassdragene

Selv om de andre artene i tab. 1 ikke har like sterke preferanser for rennende vann som de tre ovenfor, har mange av dem likevel stor relevans i forhold til vassdragsreguleringer. Begge våre lommer finnes langs stilleflytende elvestrekninger, i det minste under matleting. Føden er fisk og i mindre grad vanninsekter. Disse fuglene beveger seg svært dårlig på land og legger alltid reiret helt inntil vann. De er derfor meget utsatt for vannstandsendringer. Blant dykkerne har de fleste artene en ganske

begrenset utbredelse her til lands. Et unntak er horndykkeren, som finnes utbredt på Østlandet, i Trøndelag og Nord-Norge, og som kan hekke langs stilleflytende partier i større elver. Dvergdykkeren finnes også av og til langs vassdrag, kanskje spesielt om vinteren. Storskarv forekommer av og til i ferskvann, spesielt underarten mellomskarv, som de siste årene har etablert seg flere steder i landet. Videre finnes gråhegren regelmessig nær vann og vassdrag, men er vanligst langs kysten.

Av fuglegruppene som berøres av vassdragsreguleringer er det andefuglene; svaner, gjess, gressender, dykkender og fiskender, som er den mest artsrike. Alle andefuglene opptrer regelmessig langs elver og bekker. De fleste artene unngår imidlertid de strieste strykene, med unntak av fiskendene som av og til kan sees på fødesøk ved ganske hurtigrennende vann (spesielt laksand). Andefugler plasserer ofte reiret nær vann.

Mange vadefugler (i tillegg til strandsnipen nevnt ovenfor) hekker gjerne i strandsonen langs vann og elver, og er dermed spesielt utsatt for økninger i vannstand. Spesielt gjelder nok dette dverglo, sandlo og temmincksnipe. Disse artene kan imidlertid også ha nytte av vannstandsregulering, i hvert fall kortsiktig, ved at slike inngrep kan skape nye og gunstige habitater i vassdragets reguleringssone, hvis vannstanden holdes på et ønskelig nivå. Vadefuglenes diett består hovedsakelig av ulike typer virvelløse dyr, slik som insekter, meitemark m.m.

Også måker opptrer vanlig langs elver i innlandet og høyt til fjells; i første rekke fiskemåken. Med unntak av krykkje, som er en utelukkende marin art, kan resten av våre måkearter stedvis finnes hekkende langs vann og vassdrag. Rødnebbterner kan også mange steder hekke i tilknytning til ferskvann og elver, og er den eneste ternen som forekommer regulært i

fjellet. Fiskeørna har fisk som hovedføde og opptrer derfor i tilknytning til innsjøer og stilleflytende elver med gode fiskebestander. Isfuglen er sterkt knyttet til vann året rundt og finnes gjerne langs sakteflytende elver og bekker med frodig vegetasjon langs bredden. Den er imidlertid en svært sjelden hekkefugl i Norge. Vierspurv er en annen art med svært begrenset utbredelse i Norge, men eventuelle vassdragsreguleringer innenfor utbredelsesområdet (hovedsakelig Hedmark) vil kunne berøre denne arten som er nært knyttet til mindre sumpskog langs elver og bekker.

## Fuglers respons på vassdragsregulering

Alle fuglearter som finnes i og ved et vassdrag, kan i prinsippet påvirkes av vannstandsregulering, men nøyaktig hvordan de responderer og effektene på bestanden vil være avhengig av en rekke ulike faktorer. I tillegg til de direkte effektene av reguleringen, finnes det mange biologiske karakteristika ved en art som er avgjørende for hvordan den responderer på miljøendringer (Cardillo *et al.* 2004, og referanser i denne). En arts habitatpreferanser er et eksempel, der noen arter har snevre krav til habitat, mens andre finnes i en rekke ulike miljøer. Siden arealkrav og territorialitet påvirker bestandstetthet, vil endringer i artens atferd være av betydning. Livshistorie står også sentralt, med aspekter som livslengde, alder ved første hekking, antall kull og antall egg i kullet. Artens plassering i næringskjeden har betydning. Et inngrep som påvirker fiskebestanden, vil berøre fiskespisende fugler, men nødvendigvis ikke arter som beiter på vannplanter. En art med en snever diett vil også lettere påvirkes, enn en art med en variert diett.

Vassdragsregulering får en rekke forskjellige konsekvenser for elvas hydrologiske forhold, som igjen påvirker det omkringliggende miljøet og derved fuglelivet (se kap. 3 og 6). Et

gjennomgående problem ved mange studier som har søkt å belyse effekter av vassdragsregulering, er mangel på data fra uregulerte kontrollvassdrag. I mange tilfeller er det uklart hvorvidt fuglefaunaen faktisk blir påvirket av reguleringen. I Eksingedalsvassdraget i Hordaland var det for eksempel ingen markerte endringer i fuglefaunaen 15–20 år etter at reguleringen fant sted, og faunaen av vannfugl var tilsynelatende lik den i andre Vestlandsvassdrag (Håland 1993). Det er også sjelden mulig å utelukke at endringer kan være forårsaket av andre faktorer enn selve reguleringen, for eksempel klima. Endringer kan videre skje over et lengre tidsrom, og de umiddelbare effektene kan skille seg fra de mer langsiktige.

## Endring av naturlig vannføringsregime

Vassdragsregulering kan medføre store endringer i en elvs vannstand og strømforhold (Reitan & Thingstad 1999). På grunn av fossekalles snevre habitatkrav og sterke tilknytning til rennende vann, er det rimelig å anta at spesielt denne arten vil kunne påvirkes av slike miljøforandringer. Sterkere strøm og dypere vann vil kunne endre fødetilgangen direkte ved å påvirke selve forekomsten av byttedyr, eller indirekte ved å gjøre det vanskeligere for fossekallen å fange disse. I Frankrike er det vist at både flom og tørke kan føre til redusert overlevelse og/eller stedstrohet hos fossekall (Marzolin 2002). Endret utslippsregime ved Nedre Vinstra kraftverk i Gudbrandsdalen førte i 1989 til en større døgnvariasjon i vannføring vinterstid, og vannstand og vannføring var høyest på dagtid da fossekallene driver næringssøk (Kålås *et al.* 1996). Det ble observert en betydelig nedgang i fossekallbestanden i årene etter at endringen fant sted (1990–1995), sammenliknet med årene før (1977–1989), noe som knyttes til at endrete vannstands- og strømforhold påvirket fossekallens nærings-tilgang. Det er ikke sikkert at fossekallen alltid påvirkes negativt av vassdragsregulering. I Skottland var tettheten av hekkende fossekaller

svært høy i en regulert elv sammenliknet med mange andre steder i Storbritannia (Gibbins *et al.* 2005), og også større enn i to nærliggende uregulerte elver, til tross for at reguleringen førte til betydelige endringer i vannføringsregimet. Data av denne typen må imidlertid tolkes med forsiktighet, fordi situasjonen før regulering er ukjent, og funn fra enkeltstående elver ikke trenger å være representative for andre tilsvarende reguleringer eller for lengre tidsrom.

Når kraftige fossestryk helt eller delvis forsvinner ved regulering, vil dette være negativt for fossekall og til dels vintererle. For fossekallens vedkommende gjelder det især selve reiret, som fortrinnsvis plasseres på et utilgjengelig sted i forbindelse med fossen der hekkesuksessen er størst (Kurt Jerstad, *pers. medd.*). Fosser og stryk er også en viktig del av vintererlens habitatkrav.

Hvis det nye vannføringsregimet påvirker næringstilgangen, kan også andre arter bli berørt. Dykkender og fiskeender vil for eksempel kunne få problemer med å finne mat på elvebunnen hvis vannstanden stiger (Reitan & Thingstad 1999) eller hvis strømhastigheten øker og gjør dykking vanskelig. Effekter på andre fuglegrupper, som for eksempel stupdykkende arter som fiskeørn, terner og isfugl, kan ikke utelukkes, men er lite undersøkt og dokumentert.

En mer stabil vannføring og utflating av flomtoppene kan være positivt for fuglelivet, siden risikoen er mindre for at reir som ligger inntil elva (f.eks. andefugler, vadefugler, vintererle og fossekall) kan bli oversvømt under vårflommen. Redusert vannstand kan dessuten til en viss grad (i hvert fall midlertidig) eksponere nye og optimale reirplasser, slik tilfellet var i den regulerte Nesjøen, der strendene ble gode hekkel plasser for sandlo og temmincksnipe (Moksnes 1987). Selve variasjonen i vannstand kan imidlertid være et problem for hekkende

fugler, ved at reiret oversvømmes hvis det plasseres innenfor reguleringssonen og vannet deretter stiger. I noen tilfeller kan redusert variasjon virke negativt for fuglers fødesøk, ved at bare mudderflater ikke eksponeres og oversvømmes på samme svingende måte som under naturlige forhold (Reitan & Thingstad 1999).

Endringer i vannføring, strømhastighet og flomdemping kan føre til forandringer i vegetasjon og jordsmonn langs elva. Nytt land som skapes ved sedimentering, eller som avdekkes ved senkning av vannstanden, kan koloniseres av landplanter og skape et nytt habitat langs elva som kan utnyttes av arter som ikke fantes der tidligere. På denne måten kan også terrestre fuglearter påvirkes av vassdragsreguleringen (Graf *et al.* 2002).

### Endret vanntemperatur

Generelt kan redusert isdekke som følge av vassdragsreguleringer åpne nye muligheter for overvintring av vannfugler (særlig fossekall og ender), som under naturlige forhold vil bli tvunget til å forlate elva når isen legger seg. Dette kan imidlertid også tenkes å slå negativt ut dersom fuglene «lokkes» til å bli værende og miljøbetingelsene forverres senere på vinteren, med økt dødelighet som resultat, fordi det vil være vanskeligere for fuglene å trekke. Denne type problemstillinger kan også forekomme i naturlige vassdrag, og fuglene er derfor normalt tilpasset å kunne håndtere forverrede miljøbetingelser. I områder der reguleringen fører til redusert isdekke i elva, vil frostrøyk med tilhørende rimdannelse på land kunne ha en viss innvirkning på fuglelivet, ved at mulighetene til å finne mat reduseres, og lokal-klimaet forverres (Nilsson & Dynesius 1994).

### Endret næringstilgang

Indirekte kan vassdragsregulering føre til at fuglene får dårligere næringsforhold ved at byttedyrfaunaen forandres. Dette kan skje



både ved økt og redusert vannføring og ved økt variabilitet i vannføringen, samt ved periodevis tørrlegging. Med hensyn til forekomsten av bunndyr har særlig redusert vannføring og periodevis tørrlegging negative effekter (se kap. 7). Dette vil sannsynligvis virke negativt for fossekallen, som er svært utsatt hvis tilgangen på viktige næringsdyr som vårfluer og døgnfluer blir redusert. Reduserte fiskebestander kan påvirke fiskespisende fugler tilsvarende.

### Effekter av elvemagasiner

Elvemagasiner kan ha effekter tilsvarende de som er kjent fra innsjømagasiner, og disse er grundig oppsummert av andre (Ackermann *et al.* 1973, Baxter 1977, Kjos-Hansen *et al.* 1981, Bevanger & Thingstad 1986, Håland 1993, Nilsson & Dynesius 1994, Reitan & Thingstad 1999). Endringer i lokalklimaet rundt elva vil kunne påvirke fuglefaunaen ved økt klimatisk stress (Thingstad 1995). Om våren kan etableringstidspunktet for hekkende fugler endre seg som følge av at lavere temperaturer gir en senere bladutvikling på løvtrær, og forsinket forekomst av ulike invertebrater som brukes som næringsdyr. Videre vil oversvømmelse av landområder føre til store habitatendringer som er viktige for fuglelivet. Oversvømmelse av tilgrensende landområder kan gi en kortvarig oppblomstring i fuglefaunaen, siden tilgangen på næringsdyr øker eller blir lettere å finne. Denne positive utviklingen er imidlertid ikke langvarig, og fuglebestandene vil etter hvert synke til under det naturlige nivå (Reitan & Thingstad 1999).

### Avbøtende tiltak

En rekke ulike tiltak har gjennom tidene blitt iverksatt for å begrense de negative miljøeffektene som oppstår i forbindelse med en vassdragsutbygging (Stanford *et al.* 1996). Nøyaktig hvilke tiltak som er best vil ikke alltid være enkelt å vurdere, og tiltak som brukes for å bote på negative effekter hos én art eller organisme-

gruppe kan dessuten få en utilsiktet negativ effekt for en annen. Det er derfor avgjørende at forvaltningen både har en god innsikt i det lokale fuglelivet og de enkelte artenes behov, samtidig som en har et tverrfaglig perspektiv når avbøtende tiltak skal bestemmes.

### Planlegging

Nøye planlegging og grundige undersøkelser kan gjøre mye for å hindre eller redusere skader på fuglelivet, blant annet ved å optimalisere plasseringen av ulike installasjoner. Fossekallen benytter som nevnt i stor grad stilleflytende områder for matsøk i hekketiden, mens det er særlig for reirplassering og overvintring at fosser og stryk er viktige. Det vil derfor kunne ha stor betydning for artens hekkeforekomst å spare en mindre del av den hurtigstrømmende delen av vannstrengen, enten øverst eller nederst (Steel *et al.*, under utarbeidelse).

### Bygging av kunstige terskler

Bygging av kunstige terskler for å bevare strekninger med vannspeil, er et vanlig avbøtende tiltak i vassdrag med kunstig redusert vannføring (Mellquist 1985, Eie *et al.* 1995). Det er imidlertid ofte vanskelig å trekke sikre konklusjoner om de effekter terskler har på fuglelivet, og responsen ser ut til å variere mellom arter (Mellquist 1985, Håland 1990). Det finnes likevel indikasjoner på at bygging av terskler i mange tilfeller vil være et positivt tiltak for vannfugler. For eksempel trives laksanda i terskelbasseng (Michaelsen & Ree 1976, Lid & Schandy 1984), og en del fuglebestander har klart seg godt og til og med økt, i og rundt terskelbasseng i Eksingedalen og Hallingdalselva (Eie *et al.* 1995). Bygging av terskeldammer innen reguleringsmagasiner ser ut til å ha en positiv virkning på forekomsten av vann- og vadefugler (Reitan & Sandvik 1994, 1996). Et mer stabilt isdekke i terskelbasseng enn naturlig for elver, gjør det imidlertid vanskeligere for vannfugler å finne mat vinterstid, og de kan dermed ha en negativ effekt. Også mer

landtilknyttede fugler kan i visse tilfeller dra nytte av nøye planlagte terskler, for eksempel der disse bygges for å bevare elvas naturlige kantvegetasjon (Graf *et al.* 2002).

### Oppsetting av kunstige reirplasser

For noen fuglearter er det aktuelt å erstatte tap av naturlige reirplasser langs elva med kunstige rugekasser eller holker; spesielt fossekallen tar gjerne i bruk slike. Det er dessuten enkelt å utforme anlegg som dammer, broer og bygninger slik at det blir hyller eller nisjer på strategiske steder der fossekallen, og i en viss utstrekning vintererle og andre arter, kan legge reiret (Steel *et al.*, under utarbeidelse). Kunstige reirplasser vil være spesielt nyttige hvis de gir effektivt skjul for predatorer (f.eks. kråkefugler). Holker kan også henges opp i trær for å etablere gode hekkeplasser for kvinand, laksand og lappfiskand.

### Erstatning av tapt næring

Utsetting av fisk og vedlikehold av fiskebestanden kan være et effektivt tiltak for å opprettholde næringstilgangen for fiskespisende fugler. Introduisering av fisk i naturlig fiske-tomme vassdrag vil imidlertid vanligvis få negative konsekvenser for dykkender og økosystemet for øvrig, da både fisken og endene gjerne spiser akvatiske invertebrater og dermed blir næringskonkurrenter (Bevanger & Thingstad 1986).

### Regulering av vannføring

Et annet effektivt tiltak kan være bevisst styring av reguleringsregimet, for eksempel ved å legge begrensninger på minste tillatte vannstand, i forhold til perioder av året da lokaliteten er spesielt viktig for fuglelivet. Særlig aktuelt er dette i forbindelse med hekkelokaliteter for vannfugl, der opprettholdelse av en mest mulig naturlig og stabil vannstand i hekke-

tiden vil redusere risikoen for oversvømmelse av reir. For trekkende og rastende vann- og vadefugler kan det dessuten være gunstig å opprettholde en lav vannstand i områder der det finnes tilgang på næringsrike mudderflater. Generelt vil det optimale for fuglene være å innføre et reguleringsregime som simulerer den naturlige svingningen i vannstand best mulig (Reitan & Thingstad 1999).

### Temperaturstyring

Det finnes flere mulige tiltak for å redusere temperaturendringene eller styre isdekket i regulerte vassdrag (se kap. 3). Selektiv uttapping av magasiner er én slik mulighet. Et annet virkemiddel er bygging av neddykket utløp i fjorder, noe som vil forårsake en bedre blanding av fersk- og saltvann, slik at vannet ikke fryser.

### Konklusjon

Svært få norske fuglearter forekommer kun i eller ved rennende vann. Fossekallen er her i en særstilling, siden den utelukkende finnes i tilknytning til elver og bekker året rundt. Elvene utgjør imidlertid et viktig habitat også for mange andre vannfugler, selv om de fleste av disse like gjerne kan påtreffes i andre ferskvannsmiljø. Gjennom god planlegging og riktige konsesjonsvilkår kan negative effekter av vassdragsreguleringer på fuglelivet reduseres, men konsekvensene av vassdragsregulering på fuglelivet er generelt dårlig dokumentert. Årsaken til dette er sannsynligvis at undersøkelser som gir robuste resultater er ressurskrevende, og ofte må gå over lengre tidsrom for å kunne skille mellom naturlige variasjoner og regulerings effekter, og utelukke effekter av andre miljøendringer. For å øke kunnskapen bør slike undersøkelser prioriteres i framtiden.







## Litteratur

- Ackermann, W.C., White, G.F. & Worthington, E.B. (red.) 1973. *Man-made lakes: their problems and environmental effects*. Geophysical monographs 17. Washington, D.C., American Geophysical Union. 847 s.
- Bakke, T.A. 1973. Ferskvannsbiotopene og deres betydning for den terrestre vertebratfauna i Norge. *Fauna* 26: 112-129.
- Baxter, R.M. 1977. Environmental effects of dams and impoundments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 255-283.
- Bevanger, K. & Thingstad, P.G. 1986. Vassdragsreguleringer og ornitologi. En oversikt over kunnskapsnivået. *Økoforsk utredning 1986*, 4. 82 s.
- Brattfjord, O.Aa. 2005. Vintererla i Vest-Agder. *Vår fuglefauna* 28: 102-109.
- Bures, S. 1995. The responses of Grey Wagtail *Motacilla cinerea* to changing prey availability during the nesting period. *Journal of Avian Biology* 26: 325-329.
- Cardillo, M., Purvis, A., Sechrest, W., Gittleman, J.L., Bielby, J. & Mace, G.M. 2004. Human population density and extinction risk in the world's carnivores. *PLoS Biology* 2: 909-914.
- Direktoratet for naturforvaltning. 1999. Nasjonal rødliste for truede arter i Norge 1998. *DN-rapport 1999-3*. 162 s.
- Efteland, S. & Kyllingstad, K. 1984. Nesting success in a SW-Norwegian Dipper *Cinclus cinclus* population. *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 7: 7-11.
- Eie, J.A., Brittain, J.E. & Eie, J.A. 1995. *Biotopjusterings-tiltak i vassdrag. Kraft og miljø nr. 21*. Norges Vassdrags- og Energiverk. 79 s.
- Gibbins, C.N., Donald, K., Casas Mulet, R., Soulsby, C. & Tetzlaff, D. 2005. The influence of channel geomorphology on the distribution and abundance of dippers (*Cinclus cinclus*) in regulated and unregulated upland rivers. Upaginert manuskript. I: konferansen Headwater2005: Hydrology, Ecology and Water Resources in Headwaters, Bergen, Norway, 20-23. June 2005.
- Gjershaug, J.O., Thingstad, P.G., Eldøy, S. & Byrkjeland, S. (red.) 1994. *Norsk fugleatlas*. Norsk Ornitologisk Forening, Klæbu.
- Graf, W.L., Stromberg, J. & Valentine, B. 2002. Rivers, dams, and willow flycatchers: a summary of their science and policy connections. *Geomorphology* 47: 169-188.
- Haftorn, S. 1971. *Norges fugler*. Universitetsforlaget, Oslo.
- Håland, A. 1990. Bestandsendringer av vannfugl i Eksingedalsvassdraget. I: Eie, J.A. & Brittain, J.E. (red.). Biotopjusteringsprogrammet – status 1988. Norges Vassdrags- og Energiverk Publikasjon 28. s. 14-16.
- Håland, A. 1993. Fugl I: Fugli, P.E., Erlandsen, A.H. & Eikenæs, O. (red.). Inngrep i vassdrag; konsekvenser og tiltak. En kunnskapsoppsummering. NVE-publikasjon 13/93. s. 312-349.
- Jerstad, K. 1991. Studier av sur nedbørs effekter på fossefall-populasjonen i Lyngdalsvassdraget. *Piplerka* 21: 114-159.
- Kjos-Hansen, O., Gunnerød, T.B., Mellquist, P. & Dammerud, O. (red.) 1981. Vassdragsreguleringens virkninger på vilt. *Foredrag og diskusjoner ved symposiet 15.-17. april 1980*. NVE, Oslo og DVF, Trondheim. 300 s.
- Kålås, J.A., Reitan, O. & Jordhøy, P. 1996. Endringer i drift ved Nedre Vinstra kraftverk – effekter på overvintrende fossefall. *NINA Oppdragsmelding* 435. 21 s.
- L'Abée-Lund, J.H. (red.) 2004. Miljøeffekter av små kraftverk – erfaringer fra Telemark og Rogaland. *NVE-rapport nr. 3-2004*. 78 s.
- Lid, G. & Schandy, T. 1984. Laksandas forekomst og næringsvalg i Hallingdalselva ved Gol. *Informasjon nr. 25 fra Terskelprosjektet*. NVE. 30 s.
- Marzolin, G. 2002. Influence of the mating system of the Eurasian Dipper on sex-specific local survival rates. *Journal of Wildlife Management* 66: 1023-1030.
- Mellquist, P. 1985. Liv i regulerte elver. Terskelprosjektet. *Kraft og miljø nr. 10*. Norges Vassdrags- og Energiverk. 120 s.
- Michaelsen, J. & Ree, V. 1976. Rapport om takseringer av fuglefaunaen langs deler av Hallingdalselva i perioden 1. mai – 1. august 1975. *Informasjon nr. 2 fra Terskelprosjektet*. NVE. 39 s.
- Moksnes, A. 1987. Food biology of Ringed Plover *Charadrius hiaticula* and Temminck's Stint *Calidris temminckii* in the regulation zone of a hydroelectric power reservoir. *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 10: 103-113.
- Nilsson, C. & Dynesius, M. 1994. Ecological effects of river regulation on mammals and birds: a review. *Regulated Rivers: Research & Management* 9: 45-53.
- Opheim, J. 1978. Overvintrende fossefall i Gudbrandsdalen. *Vår Fuglefauna* 1: 11-15.
- Peris, S.J., Carnero, I., Velasco, J.C., Gonzalez, N. & Masa, I. 1992. Some factors influencing the abundance of Gray Wagtails (*Motacilla cinerea*) in central Spain. *Folia Zoologica* 41: 55-62.
- Reitan, O. & Sandvik, J. 1994. Response of wetland birds to additional damming of part of a reservoir. I: Hagemeyer, E. J. M. & Verstraal, T. J. (red.). Bird numbers 1992. Distribution, monitoring and ecological aspects. Proceedings 12<sup>th</sup> International Conference of IBCC and EOAC, Noordwijkerhout, Nederland. Statistics Netherlands, Voorburg/Heerlen & SOVON, Beek-Ubbergen. s. 417-424.
- Reitan, O. & Sandvik, J. 1996. An assessment of retaining dams in hydropower reservoirs for enhancing bird habitat. *Regulated Rivers: Research & Management* 12: 523-534.
- Reitan, O. & Thingstad, P.G. 1999. Responses of birds to damming – a review of the influence of lakes, dams and reservoirs on bird ecology. *Ornis Norvegica* 22: 3-37.
- Stanford, J.A., Ward, J.V., Liss, W.J., Frissell, C.A., Williams, R.N., Lichatowich, J.A. & Coutant, C.C. 1996. A general protocol for restoration of regulated rivers. *Regulated Rivers: Research & Management* 12: 391-413.

- Steel, C, Jerstad, K., Soot, K.M. og Øigarden, T. under utarbeidelse. *Forventet virkning av mikro, mini- og småkraftverk på fossefall i Norge – sammenstilling av informasjon*. NOF-rapport, forventet utgitt 2006.
- Sægvog, I. & Fimreite, G. 1999. Miljøkonsekvensar av mini- og mikrokraftverk. *NVE-rapport nr. 8-1999*. 30 s.
- Sæther, B.-E., Tufto, J., Engen, S., Jerstad, K., Røstad, O. W. & Skåtun, J.E. 2000. Population dynamical consequences of climate change for a small temperate songbird. *Science* 287: 854-856.
- Thingstad, P. G. 1995. Variation in a subalpine passerine bird community in the surroundings of an established hydroelectric reservoir. *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 18: 63-80.
- Tyler, S. & Ormerod, S. 1994. *The Dippers*. T & A D Poyser, London. 225 s.
- Wilson, J.D. 1996. The breeding biology and population history of the Dipper *Cinclus cinclus* on a Scottish river system. *Bird Study* 43: 108-118.
- Øien, I.J. & Berge, T. 2004. Bird population estimates and trends for Norway. *I: BirdLife International: Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status*. Wageningen, The Netherlands: BirdLife International (BirdLife Conservation Series No. 12).

# Pattedyr

Thrine Moen Heggberget





Bever sitter i vannkanten og spiser på selje. © Erlend Haarberg / NN / Samfoto

Vassdragene har betydning for de fleste arter avandlevende pattedyr. Vannføringen påvirker vegetasjonen langs vassdraget (kap. 5), og kantvegetasjonen kan være viktig som næring og skjul. Vannføring, vanntemperatur og islegging bestemmer dessuten i hvilken grad en elv utgjør en barriere eller en kryssingsrisiko. Vannføringen påvirker både de fysiske og de biologiske livsbetingelsene, men de fleste landpattedyrene er likevel relativt uavhengige av større vannforekomster.

Noen få arter i Norge har et levevis som knytter dem nærmere til vann enn andre. Vi kaller dem «semiakvatiske», det vil si «delvis vannlevende». Dette kapitlet handler hovedsakelig om to av de opprinnelig norske artene blant dem. Det gjelder eurasisk bever (*Castor fiber*) og eurasisk oter (*Lutra lutra*). Vannspissmus (*Neomys fodiens*) og vånd (*Arvicola terrestris*)

er også semiakvatiske, men hovedsakelig knyttet til små bekker, grøfter og dammer. I tillegg finnes to forvillede semiakvatiske arter med opprinnelse i Nord-Amerika, amerikansk mink (*Mustela vison*) og bisamrotte (*Ondatra zibethicus*). Disse artene omtales kort på slutten av kapitlet, sammen med noen generelle betraktninger om pattedyr med løsere tilknytning til vassdrag.

Kjennskap til en arts livshistorie og levevis er nødvendig for å forklare hvilke effekter ulike vannføringsregimer kan få. Det finnes generelt lite konkret kunnskap om betydning av endret vannføring, vanntemperatur og vannføringsrelaterede næringsforhold. Forskningsprogrammet «Miljøbasert vannføring» har heller ikke tatt for seg effekter på pattedyr. Mulige effekter av ulike vannføringsregimer, må derfor baseres på økologisk kunnskap.



## Bever

### Livshistorie og levevis

Bever lever i storfamilier, vanligvis med bare ett reproduserende par. Kolonien består gjerne av et foreldrepar, årsunger og fjorårsunger, i gjennomsnitt 3,8 dyr (Rosell & Pedersen 1999). I tette bestander kan også eldre unger bli i kolonien. Ungene blir født i en beverhytte, vanligvis i mai (Parker & Rosell 2001), men fødsler forekommer fra april til juli (Rosell & Pedersen 1999). Kullstørrelsen varierer med mattilgangen i leveområdet, i snitt 2,5 unger i kullet. Beverungene er ganske velutviklet ved fødselen, med delvis åpne øyne og godt utviklet pels. De holder seg inne i hytta de fire–fem første ukene. De blir avvent i to-måneders alderen og er da i stand til å dykke, pusse pelsen og håndtere plantene de spiser (Rosell & Pedersen 1999).

Beverhyttene, som er gravd ut i bredden og i tillegg dekket av greiner og kvister, er mest velkjente hos oss, men de graver også huler. Beverne beveger seg vanligvis lite innen leveområdet vinterstid, og overvintrer i stor grad «innendørs» i hytta, som har inngangene under vann. Også i sommerhalvåret oppholder beverne seg oftest inne i disse boligene på dagtid. Tunnelen inn til boligen har en utvidelse på høyde med vannflata, slik at det dannes et innvendig basseng, der ungene driver svømmetrening. Sovekammeret ligger ofte like over vann-nivå, men der vannstanden er ujevn kan det ligge høyere.

Beveren er en planteeter, og om sommeren er urter og gras som vokser i vann og på land viktig og foretrukket næring. Den spiser også bark, unge skudd og blad av lauvtrær. Osp, vier, selje og rogn er foretrukne treslag, mens bartrær kommer langt ned på prioriteringslisen. Om høsten samler beverne et matlager under vann foran hytta. Når vannet er dekket av is og snø, svømmer de voksne beverne ut

fra hytta under isen og henter kvister fra matlageret uten å eksponere seg for kulda eller rovdyr. Denne metoden avhenger av en jevn vannstand og liten vannhastighet. Demningene som beveren bygger i små elver og bekker, regulerer vannstanden og vannhastigheten. Ved større elver er beverne mer prisgitt de rådende forhold.

### Effekter av vannføringsregimer på bever

Virkningene av ulike vannføringsregimer kan variere fra store negative, til relativt nøytrale og kanskje positive. Skildringer av vinterforholdene for bever ved den døgnregulerte (effektkjørt) Faxe-elven i Sverige på 1950-tallet beskriver detaljert de dramatiske effektene en slik regulering kan ha for bever vinterstid i et kaldt, kontinentalt klima (von Post 1959, Wilsson 1959, Wilsson 1995). Selv om elven allerede var regulert med utjevnet vannføring over året, redusert vårflom og forsinket islegging om høsten, var bevertettheten ved elven høy. Korttidsreguleringen med stor vannføring deler av døgnet sammen med strenge kuldeperioder, førte til vekselvis islegging og isgang, og det dannet seg høye, utoverhengende iskanter, mens bunnis forsterket flomvirkningen. Matlagrene ble revet løs og fraktet bort både av stor vannføring og isgang. Iskantene gjorde det vanskelig eller umulig for beverne å komme seg opp på bredden for å fornye matlageret, og når de klarte det, ble maten skyllet bort igjen. Denne ekstra vinteraktiviteten må i tillegg ha vært svært energikrevende. Vannstanden var i noen tilfeller så høy at hytter ble satt under vann, og issørpe stengte trolig en del bevere inne i oversvømte og nedisete hytter, der de som ikke klarte å svømme eller grave seg ut, druknet. I løpet av to slike vintrer ble bestanden redusert med to tredjedeler.

Det er grunn til å tro at virkningene ikke blir like dramatiske i effektkjørt vassdrag som ikke fryser til om vinteren, og der vannstands-



endringene er mer moderate gjennom døgnet. Nidelva i Trondheim er et slikt eksempel. Til tross for effektkjøring finnes beverboliger på den korte strekningen mellom sjøen og kraftverket. Små unger vil være mer hjelpeløse enn eldre dyr, spesielt i mai-juni når ungene fremdeles er i hiet. Leveforholdene i Nidelva er imidlertid ikke undersøkt.

Teoretisk kan elver med utjevnet vannføring og utjevnet temperatur, slik at isleggingen utsettes eller ikke inntreffer, gi bedre forhold for beveren sammenliknet med et naturlig vassdrag, dersom strømhastigheten er lav. Ett eksempel er Rena elv nedstrøms Storsjøen, der bever har etablert seg i bukter i stilleflytende partier (Reitan *et al.* 2001). Den stabilt økte vannføringen og oppdemmingen av Løpsjøen har økt sumparealet ved elva og dermed produksjonen av vannplanter som er viktig bevermat. Dette området har en betydelig tetthet av bever også i de mindre, uregulerte sidevassdragene. Forskjeller mellom ulike typer av leveområder kan da bli kamuflert ved utveksling av dyr og utjevning av bevertettheten mellom områder av ulik kvalitet. Etter stor vårflom i 1995 og sterk barfrost vinteren 1995/96 ble det registrert nedgang i beverbestanden i hele området (Anonymus 2000).

Ved full tørrlegging blir grunnlaget for en beverforekomst borte. Når hytteåpningen og matlageret tørrlegges blir maten ubrukelig, og beverne utsettes mer for predasjon, spesielt i områder med ulv (Nolet & Rosell 1997). I elver med redusert vannføring har terskelbassenger vist seg å fungere som beverdam. Et eksempel på dette er Mandalselva (Valeur 1979). Terskelbassenget bør være relativt stort og ikke for grunt. Redusert vannføring kan likevel på sikt føre til treslagskifte mot mer gran og mindre vannvegetasjon, og dermed dårligere tilgang på mat for bever (Nilsson & Dynesius 1994).

## Oter

### Livshistorie og levevis

Selv om voksne otrer holder seg hver for seg og ikke danner faste par eller storfamilier, kan flere otrer dele leveområde. Ynglehiet kan ligge ganske langt fra vannet, og er ofte svært anonymt og vanskelig å finne. Hi benyttes av otrer flest, ikke bare hunner med små unger. I tillegg til hi benytter oter også enklere soveplasser, og flytter mye mellom flere hi og soveplasser i sitt leveområde. Oter kan også ta i bruk boliger laget av andre arter, f.eks. bever (Sidorovich, *pers. medd.*). Oterunger kan bli født til hvilken som helst tid på året, tilpasset slik at sannsynligheten for en vellykket oppfostring blir best mulig (Mason & Macdonald 1986, Kruuk 1995, Heggberget & Christensen 1994). For oter ved norske vassdrag kan en derfor vente at sesongfordelingen av fødsler varierer en del geografisk, med klimaet og avstand til sjøen. Oterunger er lite utviklet ved fødselen, blinde og tannløse. De blir født i et bortgjemt hi i bakken, gjerne i torv eller overgrodd ur (Kruuk 1995, Roy 1991). Gjennomsnittlig kullstørrelse ved fødsel er beregnet til 2,5 unger på kysten av Norge. Dødeligheten er betydelig før ungene har kommet så langt i utvikling at de begir seg ut av yngelhiet og begynner å følge med mora (Heggberget & Christensen 1994). Det skjer omkring 2 måneders alder. Ferdighetene som trengs for å forsørge seg selv tar lang tid å lære, for mora tar seg av ungene til de er mellom 9 og 14 måneder gamle (Watson 1978, Kruuk 1995).

Den eurasiske oteren lever alt overveiende av vannlevende dyr, og den er en meget dyktig svømmer (Kruuk & Hewson 1978, Conroy & Jenkins 1986, Nolet *et al.* 1993). Ved norske vassdrag er byttedyra først og fremst fisk, men også noe frosk (Heggberget *et al.* 2001, Reitan *et al.* 2004). Selv om oteren ustanselig går i vannet tilbringer den det meste av tida på land.



Oter. Foto: G. Nøtnes

### Effekter av vannføringsregimer på oter

Det finnes svært lite konkret kunnskap om hvordan ulike vannføringsregimer virker på oter. Oterregistreringer i Sverige i 1980-åra ga ulike resultater. I Gävleborgs län ble det funnet mer ottersportegn i uregulerte og lite regulerte vassdrag enn i regulerte vassdrag, mens det i Norrland ikke ble funnet forskjell. Vannføringsregimet i de undersøkte vassdragene ble ikke oppgitt, men kan ha spilt en rolle for resultatene.

Sterk døgnregulering vinterstid, med isforhold som beskrevet fra Faxelven i avsnittet om bever, vil trolig også skape betydelige problemer for oter. Oter er avhengige av å fiske hver dag og blir på sin måte eksponert for ising og isgang. Svømming i elv med isgang kan representere en direkte dødsrisiko. Bratte eller overhengende iskanter vil dessuten gjøre det vanskelig

å komme opp av elven for å bli tørr og varm på land. Fra Tyskland er det registrert at oter har druknet under is (Stubbe 1980) dersom luftrom under isen plutselig fylles med vann. Stor vannføring er neppe livstruende for voksen oter, små unger er derimot lite svømmedyktige og kan drukne. Plutselig, stor vannføring kan føre dem bort fra mora og føre til drukning.

Stor og varierende vannføring kan gjøre hi og soveplasser ved vannkanten ubrukelige eller drukne ungene dersom ynglehiet er slik plassert. Siden det er så mye usikkerhet omkring fødselstidspunktet, er denne risikoen og betydningen av den vanskelig å vurdere. Oversvømming av hi vil nok forringe leveområdet for oter, men vil trolig ikke være like dramatisk på bestandsnivå som for bever, siden oteren benytter mange hi og soveplasser, noen langt fra vann.

Stor vannføring kan ha en indirekte dødsrisiko for oter. I en britisk undersøkelse ble mange otrer påkjørt i perioder med mye nedbør og stor naturlig vannføring. Dette ble forklart med at otrene foretrakk å krysse veien i stedet for å følge elva under bruene når vannføringen var stor (Philcox *et al.* 1999). Analyse av norske oterpåkjørslere tyder på at vannføringen ikke er den eneste forklaringen. Dårlige kjøreforhold om høsten og vinteren, dårlig sikt i nedbør og lite lys, kan være medvirkende årsaker (Heggberget upublisert).

Endring i vanntemperaturen om vinteren har stor betydning for oter, fordi bruken av leveområder vinterstid ser ut til å styres av forekomsten av åpent vann. Mens otrer lever hver for seg ellers i året, kan flere dyr samles ved åpent vann om vinteren (Kranz 1995). Reguleringen av Rena elv førte til at store deler av denne elva og Glomma noen kilometer nedstrøms fra samløpet ved Rena, går åpen om

vinteren. Dette området ble derfor et kjerneområde for oter på Østlandet i en periode da oteren var nær utryddelse fra denne landsdelen.

Ved full tørrlegging av en elv blir grunnlaget for en oter borte. Hvordan redusert vannføring virker, avhenger av hva som skjer med bytte-dyrbestandene. Opprettholdes fiskebestanden på et rimelig nivå blir fisken trolig lettere å fange, slik at oterens næringsøk blir mer effektivt. Ofte blir fiskebestanden redusert, og gir dårligere mattilgang for oter.

## Andre arter

Vannspissmus, bisamrotte og mink er alle nær knyttet til vann. Jeg kjenner ikke til undersøkelser som vurderer reguleringsregimers virkninger på vannspissmus. Hos oss er bisamrotta og minken uønskete arter, men også disse artene har krav på en anstendig håndtering



Reinsdyr beiter på vannplanter. Foto: J. E. Brittain

i overensstemmelse med dyrevernhensyn. I bisamrottas hjemland er det vist at bestanden kan gå kraftig tilbake som følge av redusert vannføring, fordi vannet i sumpen der de holdt til ble for grunt for vellykket overvintning. Terskelbasseng viste seg å fungere som nye leveområder for denne arten (Nilsson & Dynesius 1994). Ulemper og fordeler med vannføringsregimer for mink kan på mange måter ventes å tilsvare det som gjelder for oter, da mink og oter har store likheter i levevis.

Vånd er i Norge ikke knyttet like sterkt til vann som i andre deler av sitt utbredelsesområde. Hos oss lever denne arten ofte i dyrket mark der den kan gjennomhulle jorda ganske kraftig. Den betraktes som en problemart. Utredninger for denne arten knyttet til vassdragsreguleringer er ukjent.

Vannvegetasjon om sommeren og elvekant-skog om vinteren har betydning som beite for en art som elg. Permanent våtmark eller perio-

disk våtmark i forbindelse med vårflom ved elva er viktig i denne sammenhengen (Nilsson & Dynesius 1994). Vinteropphold ved elvene gjør landpattedyra utsatt for regimer som skaper vanskelige isforhold og mer usikker is. En elv som går åpen om vinteren, vil for de fleste landpattedyr være en større barriere enn en elv som er dekt av is og snø.

Det er vanskelig å trekke konklusjoner om virkninger av regulert vannføring på ulike pattedyr. Artene stiller ikke samme krav til miljø, og kunnskap om miljøendringer som følge av ulike endringer i vannføringsregime er mangelfull. Ei naturlig elv har større og mer variert endring i vannføringen enn ei regulert elv. De naturlige endringene opprettholder ofte en ung og variert vegetasjon på grunn av årlig forstyrrelse ved flom, og slik variasjon gir grunnlag for et mangfold av dyrearter (Schartau *et al.* 2005). Noen, men ikke alle, reguleringsregimer gir mindre artsmangfold. Som vist har vannføringen både direkte og indirekte påvirkninger på pattedyra ved et vassdrag.

## Litteratur

- Anonymous 2000. *Driftsplan for bever i Åmot kommune 2001–2003*. Åmot Utmarksråd. 5 s.
- Conroy, J.W.H. & Jenkins, D. 1986. Ecology of otters in northern Scotland. VI. Diving times and hunting success of otters at Dinnet Lochs, Aberdeenshire, and Yell Sound, Shetland. *Journal of Zoology, London* 209: 341-346.
- Heggberget, T.M. & Christensen, H. 1994 Reproductive timing in Eurasian otters on the coast of Norway. *Ecography* 17: 339-348.
- Heggberget, T.M., Berger, H.M., Kvaløy, K. & Lamberg, A. 2001. Oter og mink i en steinsatt sjøørretelv. I: Heggberget, T.M. & Jonsson, B. Virkninger av fysiske naturinngrep – systemøkologisk innretting. NINA Temahefte 16. 98 s., 32-38.
- Kranz, A. 1995. *On the ecology of otters (Lutra lutra) in Central Europe*. Doctorial dissertation, University of Agriculture Vienna, Vienna.
- Kruuk, H. 1995. *Wild otters: predation and populations*. Oxford University Press. 290 s.
- Kruuk, H. & Hewson, R. 1978. Spacing and foraging of otters (*Lutra lutra*) in a marine habitat. *Journal of Zoology, London* 185: 205-212.
- Mason, C.F. & Macdonald, S.M. 1986. *Otters: ecology and conservation*. Cambridge University Press. 236 s.
- Nilsson, C. & Dynesius, M. 1994. Ecological effects of river regulation on mammals and birds: a review. *Regulated Rivers: Research and Management* 9: 45-53.
- Nolet, B.A. & Rosell, F. 1998. Comeback of the beaver *Castor fiber*: an overview of old and new conservation problems. *Biological Conservation* 83: 165-173.
- Nolet, B.A., Wansink, D.E.H. & Kruuk, H. 1993. Diving of otters (*Lutra lutra*) in a marine habitat: use of depths by a single-prey loader. *Journal of Animal Ecology* 62: 22-32.
- Parker, H. & Rosell, F. 2001. Parturition dates for Eurasian beaver *Castor fiber*: when should spring hunting cease? *Wildlife biology* 7: 237-241.
- Philcox, C.K., Grogan, W. & Macdonald, D.W. 1999. Patterns of otter (*Lutra lutra*) road mortality in Britain. *Journal of Applied Ecology* 36: 748-762.
- Post, T. von 1959. Bäverkatastrofen i Faxälven. *Svensk Jakt* 97: 202-204.
- Reitan, O., Heggberget, T.M., Heim, M. & Linnell, J.D.C. 2001. Regionfelt Østlandet – fugl og pattedyr. NINA Oppdragsmelding 723: 1-42.
- Reitan, O., Heggberget, T.M. & Kvaløy, K. 2004. Regionfelt Østlandet – Overvåking av dyreliv 2003. NINA Minirapport 62: 1-29.
- Rosell, F. & Pedersen, K.V. 1999. *Bever*. Landbruksforlaget. 272 s.
- Roy, A. 1991. *Untersuchung zur Habitatnutzung zweier Fischotter (Lutra lutra L.) auf der norwegischen Insel Vega. Ergebnisse einer telemetrischen Beobachtung*. Diplomarbeit. Universität Osnabrück. Fachbereich Biologie/Chemie.
- Schartau, A.K.L., Dervo, B., Halvorsen, G., Hanssen, O., Sloreid, S.-E., Stabbetorp, O., Østdahl, T., Andresen, O. & Berger, H.M. 2005. Dammer og evjer på elvesletter – effekter av inngrep på biologisk mangfold. I: Heggberget, T.M. & Jonsson, B. (red.). Landskapsøkologi: arealbruk og landskapsanalyse. NINA Temahefte 32. 100 s., 73-77.
- Stubbe, M. 1980. Die situation des Fischotters in der DDR. I: Reuther, C. & Festetics, A. (red.). Der fischotter in Europa, verbreitung, bedrohung, erhaltung. Selbstverlag, Oderhaus & Göttingen, 288 s., 179-182.
- Valeur, P. 1979. Bever i regulerte vassdrag. *Kristiansand museum, Årbok 1979*: 7-17.
- Watson, H. 1978. Coastal otters (*Lutra lutra* L.) in Shetland. The Vincent Wildlife Trust, London. 92 s.
- Wilsson, L. 1959. Inventering av bäverstammen vid Faxälven med biflöden inom Ångermanland. *Svensk Jakt* 97: 205-207.
- Wilsson, L. 1995. *Bäver*. Hundskolan i Sollefteå AB. 189 s.



## Forfatterliste

- Jo Vegar Arnekleiv**, Laboratorium for ferskvannsoøkologi og innlandsfiske (LFI), Norges teknisk-naturvitenskapelige universitetet (NTNU), Vitenskapsmuseet, 7491 Trondheim.
- Bjørn T. Barlaup**, LFI-Unifob, Universitetet i Bergen, Thormøhlensgate 49, 5007 Bergen.
- Jim Bogen**, Norges vassdrags- og energidirektoratet (NVE), Postboks 5091 Majorstua, 0301 Oslo.
- Åge Brabrand**, Laboratorium for ferskvannsoøkologi og innlandsfiske (LFI), Naturhistorisk Museum, Universitetet i Oslo, Postboks 1172 Blindern, 0318 Oslo.
- John E. Brittain**, Norges vassdrags- og energidirektoratet (NVE), Postboks 5091 Majorstua, 0301 Oslo og Laboratorium for ferskvannsoøkologi og innlandsfiske (LFI), Naturhistorisk Museum, Universitetet i Oslo, Postboks 1172 Blindern, 0318 Oslo.
- Tharan Fergus**, Norges vassdrags- og energidirektoratet (NVE), Postboks 5091 Majorstua, 0301 Oslo.
- Arne Fjellheim**, LFI-Unifob, Stavanger Museum, Muségt. 16, 4010 Stavanger.
- Torbjørn Forseth**, Norsk institutt for naturforskning (NINA), Tungasletta 2, 7485 Trondheim.
- Godfred A. Halvorsen**, LFI-Unifob, Universitetet i Bergen, Thormøhlensgate 49, 5007 Bergen.
- Thrine Moen Heggberget**, Norsk institutt for naturforskning (NINA), Tungasletta 2, 7485 Trondheim.
- Jan Heggnes**, Institutt for Natur-, Helse- og Miljøvern, Høgskolen i Telemark, Hallvard Eikas plass 1, 3800 Bø i Telemark og Laboratorium for ferskvannsoøkologi og innlandsfiske (LFI), Naturhistorisk Museum, Universitetet i Oslo, Postboks 1172 Blindern, 0318 Oslo.
- Arne J. Jensen**, Norsk institutt for naturforskning (NINA), Tungasletta 2, 7485 Trondheim.
- Stein W. Johansen**, Norsk institutt for vannforskning (NIVA), Postboks 173 Kjelsås, 0411 Oslo.
- Jan Henning L'Abée-Lund**, Norges vassdrags- og energidirektoratet (NVE), Postboks 5091 Majorstua, 0301 Oslo.
- Terje Lislevand**, Samarbeidsrådet for biologisk mangfold (SABIMA), Postboks 6784 St. Olavs plass, 0130 Oslo.
- Tor F. Næsje**, Norsk institutt for naturforskning (NINA), Tungasletta 2, 7485 Trondheim.
- Arvid Odland**, Institutt for Natur-, Helse- og Miljøvern, Høgskolen i Telemark, Hallvard Eikas plass 1, 3800 Bø i Telemark.
- Antonio B. S. Poléo**, Biologisk institutt, Universitetet i Oslo, Postboks 1066 Blindern, 0316 Oslo.
- Gunnar G. Raddum**, LFI-Unifob, Universitetet i Bergen, Thormøhlensgate 49, 5007 Bergen.
- Svein Jakob Saltveit**, Laboratorium for ferskvannsoøkologi og innlandsfiske (LFI), Naturhistorisk Museum, Universitetet i Oslo, Postboks 1172 Blindern, 0318 Oslo.
- Odd Terje Sandlund**, Norsk institutt for naturforskning (NINA), Tungasletta 2, 7485 Trondheim.
- Christian Steel**, Samarbeidsrådet for biologisk mangfold (SABIMA), Pb 6784 St. Olavs plass, 0130 Oslo.
- Eva B. Thorstad**, Norsk institutt for naturforskning (NINA), Tungasletta 2, 7485 Trondheim.
- Arve M. Tvede**, Statkraft Energi AS, Postboks 200, Lilleaker 0216 Oslo.

## Fotograf og motiv på kapitelforsider

**Kapittel 1:** Øvre Otta. Foto: A. Haugum.

**Kapittel 2:** Tevla i Nord-Trøndelag. Foto: A.T. Hamarsland.

**Kapittel 3:** Hinøgla, Øvre Heimdal, Valdres. Foto: J. E. Brittain.

**Kapittel 4:** Lågen nord for Kvam. Foto: A. T. Hamarsland.

**Kapittel 5:** Suldalslågen. Foto: S. J. Saltveit.

**Kapittel 6:** Fosseryk. Foto: A. Haugum.

**Kapittel 7:** Økta nær Rødberg. Foto: Å. S. Kvambekk.

**Kapittel 8:** Ørretrogn i utlagt gytegrus i Bjornesfjorden. Foto: B. T. Barlaup.

**Kapittel 10:** Strandsnipe. Foto: R. Mangersnes.

**Kapittel 11:** Oter. Foto: T. Heggberget.



Norges  
vassdrags- og  
energidirektorat

## Økologiske forhold i vassdrag med endret vannføring

FoU-programmet Miljøbasert vannføring har i fase I hatt som mål å finne frem til metoder som bedrer det faglige grunnlaget for å fastsette minstevannføring i regulerte vassdrag. I tillegg til resultatene fra programmet bygger denne boken på resultatene fra annet forsknings- og utviklingsarbeid. Målet med boken har vært å samle dagens kunnskap om økologiske forhold og konsekvenser av vannføringsendringer i rennende vann.

Den forrige oppsummeringen på området ble gjort i 1993. Siden den tid har det skjedd en generell kunnskapshevning innen feltet. Problemstillingene har også endret seg i perioden. Det er økt fokus på biologisk mangfold. Utbyggingsmønsteret har også endret seg med økt satsing på små kraftverk. EUs rammedirektiv for vann gir nye føringer når det gjelder økologiske forhold i vassdragene.

Forvaltningen av vassdragene har lenge vært et omstridt tema i Norge. Uansett synspunkter på de ulike sider av vassdragsforvaltningen, er det viktig at en får en optimal forvaltning innenfor de politiske bestemte rammene. Denne boken gir et oppdatert faglig grunnlag for best mulig vassdragsforvaltning.