

028

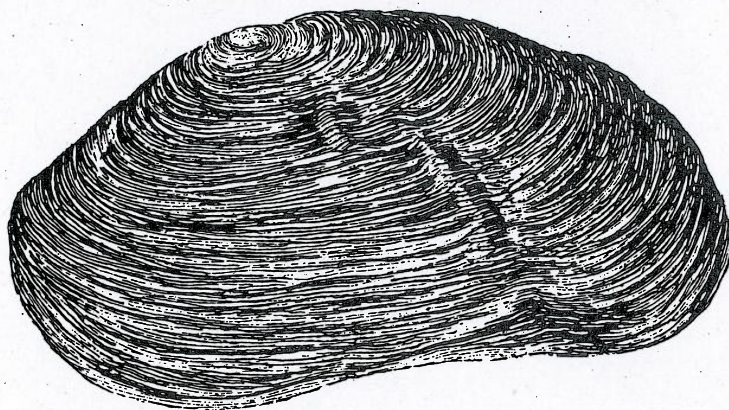
# FAGRAPPORT

Elvemusling

(*Margaritifera margaritifera* L.)

Litteraturstudie med oppsummering av  
nasjonal og internasjonal kunnskapsstatus

Bjørn Mejdell Larsen



*Perle-Musling*



NINA • NIKU

NINA Norsk institutt for naturforskning

Elvemusling  
(*Margaritifera margaritifera* L.)  
Litteraturstudie med oppsummering av  
nasjonal og internasjonal kunnskapsstatus

Bjørn Mejdell Larsen

## NINA•NIKUs publikasjoner

NINA•NIKU utgir følgende faste publikasjoner:

### NINA Fagrapport

### NIKU Fagrapport

Her publiseres resultater av NINAs og NIKUs eget forskningsarbeid, problemoversikter, kartlegging av kunnskapsnivået innen et emne, og litteraturstudier. Rapporter utgis også som et alternativ eller et supplement til internasjonal publisering, der tidsaspekt, materialets art, målgruppe m.m. gjør dette nødvendig.

Opplag: Normalt 300-500

### NINA Oppdragsmelding

### NIKU Oppdragsmelding

Dette er det minimum av rapportering som NINA og NIKU gir til oppdragsgiver etter fullført forsknings- eller utredningsprosjekt. I tillegg til de emner som dekkes av fagrapportene, vil oppdragsmeldingene også omfatte befaringsrapporter, seminar- og konferanseforedrag, årsrapporter fra overvåkingsprogrammer, o.a.

Opplaget er begrenset. (Normalt 50-100)

### NINA-NIKU Project-Report

Serien presenterer resultater fra begge instituttene prosjekter når resultatene må gjøres tilgjengelig på engelsk. Serien omfatter original egenforskning, litteraturstudier, analyser av spesielle problem eller tema, etc.

Opplaget varierer avhengig av behov og målgruppe.

### Temahefter

Disse behandler spesielle tema og utarbeides etter behov bl.a. for å informere om viktige problemstillinger i samfunnet. Målgruppen er "almenheten" eller særskilte grupper, f.eks. landbruket, fylkesmennenes miljøvernavdelinger, turist- og friluftlivskretser o.l. De gis derfor en mer populærfaglig form og med mer bruk av illustrasjoner enn ovennevnte publikasjoner.

Opplag: Varierer

### Fakta-ark

Hensikten med disse er å gjøre de viktigste resultatene av NINA og NIKUs faglige virksomhet, og som er publisert andre steder, tilgjengelig for et større publikum (presse, ideelle organisasjoner, naturforvaltningen på ulike nivåer, politikere og interesserte enkeltpersoner).

Opplag: 1200-1800

I tillegg publiserer NINA og NIKU-ansatte sine forskningsresultater i internasjonale vitenskapelige journaler, gjennom populærfaglige tidsskrifter og aviser.

Tilgjengelighet: Åpen

Prosjekt nr.: 13540

Ansvarlig signatur



Larsen, B.M. 1997. Elvemusling (*Margaritifera margaritifera* L.). Litteraturstudie med oppsummering av nasjonal og internasjonal kunnskapsstatus. - NINA-Fagrapport 28: 1-51.

Trondheim, april 1997

ISSN 0805-469X

ISBN 82-426-0817-2

Forvaltningsområde:

Naturovervåking

Environmental monitoring

Rettighetshaver ©:

NINA•NIKU Stiftelsen for naturforskning

og kulturminneforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon:

Bjørn Mejdell Larsen

NINA•NIKU, Trondheim

Design og layout:

Kari Sivertsen

Tegnekontoret NINA•NIKU

Sats: NINA•NIKU

Trykk: Strindheim Trykkeri AL

Opplag: 500

Trykt på miljøpapir

Kontaktadresse:

NINA•NIKU

Tungasletta 2

7005 Trondheim

Tel: 73 58 05 00

Fax 73 91 54 33

Oppdragsgiver:

Direktoratet for naturforvaltning

# Referat

Larsen, B.M. 1997. Elvemusling (*Margaritifera margaritifera* L.). Litteraturstudie med oppsummering av nasjonal og internasjonal kunnskapsstatus. - NINA-Fagrapport 28: 1-51.

Direktoratet for naturforvaltning har startet planleggingen av arbeidet med en forvaltningsplan for de store ferskvannsmuslingene i Norge. I den foreliggende rapporten gis det et sammendrag av den generelle kunnskapen som finnes om elvemusling, som et bidrag til det videre arbeidet for å øke kunnskapsnivået om arten i Norge.

Elvemuslingen er en interessant dyreart med en særegen biologi. Den lever lenge, opptil 150 år, den har et parasittisk larvestadium på fisk, den er en effektiv vannrensner, og den lagrer miljøinformasjon i skallet. På tross av dette har ikke elvemuslingen vært gjenstand for forskning og undersøkelser i særlig grad i vårt land. Bestandsutviklingen har imidlertid vært negativ i lang tid. I mange lokaliteter har bestanden forsvunnet eller rekrutteringen har stanset opp, og det har skjedd en "forgubbing" i bestandene. Årsaken til tilbakegangen kan lokalt skyldes utfisking på jakt etter perler, men i større grad finner vi årsaken til tilbakegangen i miljøforringelser og biotopødeleggelser der forsuring, utryddelse av vertsfisk, vassdragsregulering, eutrofiering, giftutslipp, kanalisering, bekkelukking, drenering av myrer og utmark, erosjon fra land- og skogbruksområder og snauhogst kan være viktige faktorer. Summen av dette har gjort at elvemuslingen er ført opp på rødlisten over truede dyrearter i Norge.

Elvemuslingen er kjent fra Nord-Europa, Eurasia og østlige Nord-Amerika. I Norge finnes arten i et ukjent antall vassdrag i alle landets fylker, men hovedsakelig langs kysten. Det finnes opplysninger om 340-350 lokaliteter, men den har forsvunnet fra mange av disse, og den største nedgangen har funnet sted i Agder-fylkene og Rogaland, men vi har generelt lite kunnskap fra andre deler av landet. Best synes situasjonen å være i Trøndelagsfylkene.

Maksimum størrelse på voksne muslinger er 15-16 cm. Arten er normalt tokjønnnet med hann- og hunnindivider. Spermier og egg modnes i gonadene som regel i løpet av vår-sommer sesongen. Spermierne sprøytes ut i vannmassene av hannen, og når fram til hunnens gjeller gjennom vannstrømmen. Eggene vandrer ned fra gonaden til gjellene der befruktningen skjer. Etter befruktningen utvikles zygotene til larver (glochidier eller glochidielarver) som oppbevares av hunnen i alle de fire gjellebladene som fungerer som "yngelkammer". De utvikles til bunnlevende muslinger først etter et obligatorisk stadium på gjellene til en passende vertsfisk (laks eller aure). Vanntemperaturen er bestemmende for lengden av dette parasittiske stadiet, men varer normalt 9-10 måneder. Larvene vokser i denne perioden (fra 0,05 til 0,45-0,50 mm), og gjennomgår en omfattende metamorfose. Etter at de har forlatt vertsfisken lever småmuslingene nedgravd i substratet de første 4-5 årene før de kommer opp til overflaten. Der kan de leve til de når en alder på 70-150 år.

En elvemusling kan filtrere 50 liter vann over gjellene i løpet av et døgn. Næringspartikler filtreres fra vannet mens den uorganiske komponenten skilles ut og synker til bunns. På denne måten kan

muslinger rense 92-100 % av de oppløste stoffene i vannet, og er derfor svært nyttige i den naturlige vannrensingen. Dette har stor betydning for økosystemet som helhet, og kan være med på å opprettholde en stor fiskebestand i et vassdrag.

Ettersom muslingskallet er en kompakt struktur lagres forbindelser og grunnstoff i skallet, og finnes der også etter at muslingen er død. Skallet kan derfor betraktes som et miljøhistorisk arkiv, og en elementanalyse kan gi en beskrivelse av vassdraget i en periode på mer enn hundre år. Svenske forskere har på denne måten påvist radioaktive isotoper fra kjernevåpensprengninger, kvikksølv fra klorindustrien, bly fra bilene, forurensninger fra gruvedrift, eutrofieringens utvikling, industrialiseringens utvikling og forsøringsforløpet.

Elvemuslingen lever hovedsakelig i rennende vann, og er vanligst i elvestryk, på sandbanker og i hølør med god vanngjennomstrømning. De finnes normalt på 0,5-2 m dyp, men kan også forekomme på dypere steder. Elvemuslingen finnes normalt i områder med vannhastighet 0,1-0,8 m/s, men kan tolerere opptil 2 m/s. Antall unge muslinger avtar imidlertid med økende vannhastighet, og ved 0,3 m/s blir andelen nær null. Muslingene har en relativt vid temperaturløselighet, og kan i korte perioder tolerere opp til 28 °C. De kan tåle temperaturer nær null så sant de ikke fryser inne.

Elvemuslingen regnes til de stenohaline artene, og finnes bare i vann med saltholdighet < 0,5 promille. Den unngår lokaliteter i vassdrag med høyt partikkelinnhold, og trives dårlig i områder med høyt innhold av humussyrer. For voksne muslinger er det en klar sammenheng mellom overlevelse og pH, og muslingene blir negativt påvirket når pH er lavere enn 5. Unge individer er mer følsomme for forsuring enn de eldre. Elvemuslingen finnes i stor utstrekning i grunnfjellsområder som naturlig har et lavt kalsiuminnhold, men den forekommer også i kalkrikere områder. I forbindelse med kalking er det funnet positive endringer i forsured områder, med observert rekruttering og økende tilvekst som synlige bevis for dette. Tilførsel av næringsstoffene fosfor og nitrogen samt utslipp av organisk stoff virker negativt på vannkvaliteten på grunn av økende eutrofiering. Dette gir økt sedimentering, og økt forbruk av oksygen i substratet som gjør at de unge muslingene ikke overlever de første årene da de lever nedgravd i substratet. Elvemuslingen er funnet i vann med oksygeninnhold mellom 4,5 og 14 mg O<sub>2</sub>/l, men med best vekst ved 5,5-8,5 mg O<sub>2</sub>/l. Unge muslinger har høyere oksygenkrav enn de eldre.

Kartlegging av status for elvemusling har vist at arten har vært i kraftig tilbakegang i hele utbredelsesområdet fra begynnelsen av 1900-tallet. Det er antatt at bestanden er redusert med 95 % i Mellom-Europa, og mangel på unge individer er observert i de fleste europeiske populasjonene. I mange tilfeller har rekrutteringen stanset opp for 50-60 år siden, og arten står i fare for å forsvinne helt. I Sverige, som sannsynligvis direkte kan sammenlignes med Norge, er arten fortsatt tilstede i hele utbredelsesområdet, men bestanden er tynnet ut, og forsvunnet fra mer enn en tredel av de vassdrag der den fantes på begynnelsen av 1900-tallet. Rekruttering forekommer bare i omlag en tredel av de vassdrag der den fortsatt finnes, og gjenværende bestander er splittet opp. Livskraftige bestander finnes bare i vassdrag som er lite påvirket av menneskelig aktivitet.

Mange faktorer virker negativt på elvemuslingen. I rapporten diskuteres forhold omkring eutrofiering, langtransportert forurensning (sur nedbør), lokal forurensning, vassdragsregulering, habitatødeleggelse, fisketetthet/fiskestellstiltak og perlefangst.

For å sikre elvemuslingen kreves det ved siden av forbud mot fangst også bedre kunnskap om artens generelle biologi samt forvaltningsplaner og strategier for tiltak og bevaring. Et artsvern alene kan ikke redde elvemuslingen. Det må følges opp med sikring av leveområdene samtidig som årsakene til bestandsnedgangen identifiseres. Tiltak for å hindre erosjon og sikre erosjonsutsatte områder langs vassdragene blir viktig. Snauhogst, fjerning av kantvegetasjon, bakkeplanering og graving i tilknytning til elvestrengen er inngrep som har negative konsekvenser. Enhver tilførsel av organisk materiale og næringsstoffene fosfor og nitrogen skal betraktes som skadelig og i størst mulig grad unngås. Andre spesielle tiltak for å bevare og styrke bestander av elvemusling kan være utsetting av voksne muslinger eller infisert fisk, reintroduksjoner av voksne muslinger og oppdrett av småmuslinger for utsetting på egnede lokaliteter. I forsursutsatte områder vil kalking være et effektivt tiltak for å styrke gjenværende restbestander eller gi grunnlag for reetablering ved utsetting.

Emneord: Elvemusling - utbredelse - biologi - habitat - miljøkrav - bestandssituasjon - tiltak.

Bjørn Mejdell Larsen, Norsk institutt for naturforskning, Tungasletta 2, 7005 Trondheim.

## Abstract

Larsen, B. M. 1997. Pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.). A review of national and international knowledge. - NINA Fagrapport 28: 1-51.

The Norwegian Directorate for nature management has started the planning of a management strategy for the large freshwater mussels in Norway. In the present report a review and summary of the actual knowledge about the pearl mussel is given. This is a contribution towards the initiative to increase our knowledge of this species in Norway.

Pearl mussel is an interesting species with a particular biology. It is long-lived, up to 150 years, it has a parasitic larval stage on fish, it is an efficient filterer and it stores environmental information in the shell. Despite all this, the pearl mussel has not been subject of in-depth studies in Norway. The populations of pearl mussel have shown a steady decrease over a long period. In many localities the populations have gone extinct or the recruitment has stopped resulting in populations totally dominated by old individuals. The explanations for the decrease could be over-exploitation in search of pearls in certain localities. More importantly, however, are environmental disturbances and destruction of biotopes through acidification, extinction of fish, hydroelectric activity, eutrofication, pollution, construction of canals and closing of streams, drainage of mires, erosion and clearcutting of forest. The net result of these influences is that the pearl mussel is listed as threatened in the Norwegian red list.

The pearl mussel occurs in northern Europe, Eurasia and eastern parts of North-America. It occurs in all counties in Norway, most numerous along the coast. The available information indicates that the pearl mussel occurs in 340-350 watercourses, but we know that it has disappeared from many of these. The largest decline has been noticed in counties Vest-Agder, Aust-Agder and Rogaland. However, little information is available for the rest of the country, but it seems as if the situation is best in counties Nord-Trøndelag and Sør-Trøndelag.

Maximum size of adult mussels is 15-16 cm. The species is normally dioecious with male and female individuals. Sperm and eggs mature in the gonads normally in spring to early summer. Sperm is released into the water by the males and reach the female's gills with the watercurrent. The eggs migrate from the gonad to the gills where they are fertilised. After fertilisation the zygotes develop into glochidia which are stored by the female in all the four demibranchs. They develop into sessile mussels only after an obligatory parasitic larval stage on the gills of a suitable fish (salmon or trout). The water temperature determines the length of the parasitic stage, which normally lasts 9-10 months. The glochidia grow during this period (from 0.05 to 0.45-0.50 mm), and go through a metamorphosis. After the glochidia have left the fish they live submerged in the gravel the first 4-5 years after which they emerge. They can live until they reach an age of 70-150 years.

A pearl mussel can filter 50 litres of water over the gills within 24 hours. Food particles are filtered out while organic com-

pounds are released into the environment and falls to the bottom. In this way the mussel may filter out 92-100 % of the particles in the water, and act as very important natural water cleansers. This is important for the ecosystem as a whole, and may contribute to maintain large populations of freshwater fish.

Since the shell of the mussel is compact, certain chemical compounds may be stored in the shell and may be traced even after the mussel is dead. The shell may therefore function as an environmental archive, and element analyses may describe a watercourse over a timespan of more than a hundred years. Swedish scientists have, by this method, found radioactive isotopes from nuclear tests, mercury from industry, lead from combustion engines, pollution from mining, development of eutrofication and the industrialisation as well as acid rain.

The pearl mussel lives mainly in running water and is most common in rapids, on sandbanks and in eddies with good water circulation. It is normally found at 0.5-2.0 m depth, but it can occur in deeper stretches. The pearl mussel is normally present at water velocities of 0.1-0.8 m/s, but it can tolerate up to 2 m/s. The number of young mussels decrease with increasing water velocity and at 0.3 m/s the number of young mussels is close to zero. The mussel have a relatively wide temperature preference, and may tolerate up to 28° C for shorter periods. They can tolerate temperatures close to zero as long as they do not freeze.

The pearl mussel is considered to be stenohaline and is only found in waters with < 0.5 ‰ salt content. It avoids localities with high turbidity, and tend not to thrive in areas with high levels of humus. In adult mussels there is a clear connection between survival and pH; when pH falls below 5 a negative effect manifests itself. Young individuals are even more sensitive to acidification than older ones. The pearl mussel occurs naturally in areas with low calcium content in the rock, but it may occur in more calcareous areas. In acidified areas where liming has been carried out, positive changes has been observed with an increase in recruitment and improved growth. Added contents of phosphor and nitrogen, as well as organic compounds, lead to poorer water quality due to an increase in eutrofication. This results in an increase in sedimentation, as well as increased oxygen consumption in the sediment. This may be detrimental to the young mussels in the first few years when they live submerged in the sediment. The pearl mussel has been found to survive in water containing 4.5-14.0 mg O<sub>2</sub>/l, but it has an optimum growth at 5.5-8.5 mg O<sub>2</sub>/l. Young mussels have higher oxygen requirements than older ones.

Surveys of the pearl mussel have shown that the species has had a dramatic decline in occurrence and distribution within its zoogeographic range since the turn of the century. It has been indicated that the population has decreased by 95% in central Europe, and absence of young individuals has been observed in most of the European populations. In many cases the recruitment stopped 50-60 years ago, and the mussel may go extinct in many areas. In Sweden the mussel has been found all over its geographic range, but individual populations has declined and the species has disappeared from one third of all watercourses where it was recorded in the early 1900. (Such data are not available for Norway, but we believe the situation is very much the

same as in Sweden.) Recruitment occurs only in approximately one third of the watercourses where the mussel still can be found, and the remaining populations have become fragmented. Healthy populations are only found in watercourses which are relatively undisturbed by human activity.

Many factors affect negatively the pearl mussel. In the present report factors like eutrofication, acid rain, local pollution, hydroelectric activity, habitat destruction, fish management and pearl fishing are discussed.

To protect the remaining populations of pearl mussel a ban on catch, and increased knowledge about its biology alongside a management strategy would be necessary. A law protecting the species is not sufficient. It has to be followed by protection of remaining habitats, as well as an identification of key factors responsible for the decline in the populations. Measurements to reduce erosion and securing areas with erosion will be important. Clearcutting, removal of riparian vegetation and various other man-made alterations along the rivers and streams that contain the mussel should be prevented. Adding of organic compounds, phosphor and nitrogen should also be considered detrimental and therefore reduced. Other measurements to protect and strengthen the existing populations of mussels could include introductions of adult mussels or infected fish, alongside hatching and release of young mussels in suitable localities. In acidified areas liming is important to secure remaining populations or create an environment for reintroduction of mussels.

Keywords: pearl mussel - zoogeographic distribution - biology - habitat - environmental requirements - management

Bjørn Mejdell Larsen, Norwegian Institute for Nature research, Tungasletta 2, N-7005 Trondheim, Norway.

## Forord

Direktoratet for naturforvaltning (DN) har tatt et initiativ, og startet en prosess der målet er å lage en forvaltningsplan for de store ferskvannsmuslingene i Norge. I den forbindelse har NINA fått koordineringsansvaret for det videre arbeidet som må utføres i forbindelse med dette. Den foreliggende utredningen om kunnskapsstatus for elvemuslingen er første ledd i dette arbeidet. Kunnskap om artenes utbredelse, miljøkrav, livssyklus og generell biologi er sentral basiskunnskap som må ligge til grunn for mer konkrete utrednings- og forskningoppgaver. Vi har liten kunnskap om elvemuslingen i norske vassdrag, og vi må derfor prioritere en kunnskapsoppbygging i årene som kommer.

Arbeidet med denne utredningen er gjort på oppdrag fra DN, vassøkologisk avdeling som også har bekostet den. Overingeniør Bjørn Mejdell Larsen ved NINA har vært ansvarlig for prosjektet og rapporteringen. Vi vil imidlertid rette en takk til alle som underveis har bidratt med litteratur og kunnskap, og vil særlig nevne Dag Dolmen, Lennart Henrikson, Einar Kleiven, Ulla Ledje, Marie Nedinge, Kjell Sandaas, Fulgor Westermann og Jan Økland. Videre vil jeg berømme alle på NINAs bibliotek for en utrettelig innsats med å bestille og skaffe tilveie det andre av litteraturen.

Trondheim, april 1997

Bjørn Mejdell Larsen  
Prosjektleder

# Innhold

<b>Referat</b> .....	3	<b>6 Bestandssituasjonen</b> .....	32
<b>Abstract</b> .....	4	6.1 Populasjonsutvikling .....	32
<b>Forord</b> .....	6	6.2 Trusselfaktorer .....	34
<b>1 Innledning</b> .....	8	6.2.1 Eutrofiering - overgjødning .....	34
<b>2 Systematisk klassifisering</b> .....	9	6.2.2 Langtransportert forurensning - sur nedbør .....	35
<b>3 Utbredelse</b> .....	10	6.2.3 Lokal forurensning .....	36
3.1 Generelt .....	10	6.2.4 Vassdragsregulering .....	36
3.2 Norden .....	11	6.2.5 Habitatødeleggelse .....	36
3.2.1 Danmark .....	11	6.2.6 Fisketetthet/fiskestellstiltak .....	37
3.2.2 Island .....	11	6.2.7 Perler og perlefangst .....	37
3.2.3 Finland .....	11	<b>6.3 Tiltak</b> .....	40
3.2.4 Sverige .....	11	6.3.1 Bevaring og fredning av art og leveområde .....	40
3.2.5 Norge .....	11	6.3.2 Utsetting, reintroduksjon og oppdrett .....	41
<b>4 Biologi</b> .....	13	6.3.2.1 Utsetting på nye lokaliteter .....	42
4.1 Morfologi og anatomi .....	13	6.3.2.2 Infisert fisk .....	42
4.2 Livshistorie .....	14	6.3.2.3 Reintroduksjon .....	42
4.2.1 Gonadeutvikling og befruktning .....	15	6.3.2.4 Oppdrett .....	43
4.2.2 Glochidielarven .....	15	6.3.3 Kalking .....	43
4.2.3 Parasittisk stadium .....	17	<b>7 Litteratur og referanser</b> .....	44
4.2.4 Juvenil-stadiet (0-5 år) .....	21		
4.2.5 Bunnlevende musling (> 5 år) .....	22		
4.2.5.1 Kjønnsmodning .....	22		
4.2.5.2 Alder og vekst .....	22		
4.2.5.3 Kjønnforskjeller .....	26		
4.3 Tetthet og populasjonsstørrelse .....	26		
4.4 Ernæring .....	26		
4.5 Vannrensning .....	26		
4.6 Miljøhistorisk arkiv .....	27		
4.7 Predatorene/fiender .....	27		
<b>5 Habitat/miljøkrav</b> .....	28		
5.1 Habitat .....	28		
5.2 Dybde .....	29		
5.3 Vannhastighet .....	29		
5.4 Vanntemperatur .....	29		
5.5 Høyde over havet .....	29		
5.6 Vannkvalitet .....	29		
5.6.1 Saltholdighet .....	29		
5.6.2 Turbiditet/vannfarge .....	29		
5.6.3 pH/forsuring .....	30		
5.6.4 Kalsium og total hardhet .....	30		
5.6.5 Konduktivitet (ledningsevne) .....	31		
5.6.6 Fosfor .....	31		
5.6.7 Nitrogen .....	32		
5.6.8 Oksygen .....	32		



# 1 Innledning

Elvemuslingen, *Margaritifera margaritifera* L., er et av de få villtlevende virvelløse dyreartene i Norge som virkelig har en historie. En historie som går tilbake til antikken. Interessen for elvemuslingen var opprinnelig knyttet til perlenes og perlemorens skjønnhet. Det er antatt at da Julius Cæsar i årene 55 og 54 f.Kr. innvaderte England, var kjennskapet til de rike perleforekomstene i elvene der en medvirkende årsak. Konger, fyrster og geistlige i hele Europa benyttet perler som gaver, til utsmykking og pynt, og etterspørselen var stor. I de nordiske landene ble også perlene til elvemuslingen etterspurt, og kongene på 1600- og 1700-tallet ville ta hånd om all perlefangst. Det eldste offentlige dokumentet fra Norge som omhandler dette er fra 1637, og den daværende kong Christian IV innførte kongelig enerett til alle perler som ble funnet. Etterfølgeren kong Fredrik III ansatte en egen inspektør for perlefiskeriene, og under Kristian V ble perlefisket et privilegium for dronningen. Senere (1845) ble retten til perlefisket overlatt til grunneieren. Men perlefisket handler også om eventyrlyst, og en drøm om lykke og rikdom. Gårder ble forlatt, og enkelte lykkejegere kunne gjøre en formue som gjorde at drømmen levde videre. Elvemuslingens historie har derfor et interessant kulturhistorisk innhold, og har elementer av kunst, samfunnsøkonomi og -struktur i seg.

Elvemuslingen er dessuten i seg selv en interessant dyreart med en særegen biologi. Den lever lenge, opptil 150 år, den har et parasittisk larvestadium på fisk, den er en effektiv vannrensner og den lagrer miljøinformasjon i skallet (bl.a. Ziuganov et al. 1994). På tross av dette har ikke elvemuslingen vært gjenstand for forskning og undersøkelser i særlig grad i vårt land. Vi vet derfor svært lite om artens biologi i våre vassdrag, og mangler viktig basiskunnskap for å kunne forvalte arten på en forsvarlig måte. Utbredelsen og forekomsten av muslinger har i liten grad vært kjent, og i uvitenhet er mange leveområder ødelagt og forringet ved inngrep og forurensning. Bestandsutviklingen har derfor vært negativ i lang tid (Dolmen & Kleiven 1996). I mange lokaliteter har bestanden forsvunnet eller rekrutteringen har stanset opp, og det har skjedd en "forgubbing" i bestandene (bl.a. Larsen 1995, Larsen et al. 1995, Ledje 1996a; b). Årsaken til tilbakegangen kan lokalt skyldes en hensynsløs utfisking på jakt etter perler, men i større grad finner vi årsaken til tilbakegangen i miljøforringelser og biotopødeleggelse der forurensning, utryddelse av vertsfisk, vassdragsregulering, eutrofiering, giftutslipp, kanalisering, bekkelukking, drenering av myrer og utmark, erosjon fra land- og skogbruksområder og snauhogst kan være viktige faktorer.

Summen av dette har gjort at elvemuslingen nå er ført opp på rød-listen over truede dyrearter i Norge med betegnelsen sårbar (Størkersen 1992, Direktoratet for naturforvaltning 1994). Bestandsstatus for arten er bekymringsverdig i hele dens leveområde, og elvemuslingen står derfor på Bern-konvensjonens liste III over arter som det skal tas spesielt hensyn til. Med hjemmel i Lakse- og innlandsfiskelovens §34 er det innført forbud mot fangst av elvemusling i Norge fra 1.januar 1993. Dette er imidlertid et artsvern, og gir ingen beskyttelse av artens leveområder som forringes og ødelegges i stadig økende grad.

I denne situasjonen har nå Direktoratet for naturforvaltning tatt et initiativ, og startet planleggingen av arbeidet med en forvaltningsplan for de store ferskvannsmuslingene i Norge. I denne prosessen var det naturlig å starte med en kartlegging av kjente lokaliteter for utbredelsen og gi en kunnskapsstatus for artene. Arbeidet med kartlegging av utbredelsen til elvemusling i Norge har gjennom spørreskjema- og intervjuundersøkelser pågått i lang tid, men er nå i den avsluttende fasen (Dolmen & Kleiven 1996). I den foreliggende rapporten skal det gis et sammendrag av den generelle kunnskapen som finnes om elvemusling, som et bidrag til det videre arbeidet for å øke kunnskapsnivået om arten i Norge. En kartlegging av utbredelsen av dammuslingartene; andemusling, *Anodonta anatina* og flat dammusling, *Pseudanodonta complanata*, og en beskrivelse av kunnskapsstatus for disse artene er tenkt gjennomført på et noe senere tidspunkt.

## 2 Systematisk klassifisering

Det er knapt noe universelt akseptert system for klassifisering av muslinger (Ellis 1978). Ulike forfattere har lagt vekt på ulike karakterer. Bowden & Heppell (1968) beskriver f.eks. sju ulike systemer. En del av diskusjonen går på oppfatningen av artsbegrepet. Innen familien Margaritiferidae er det to slekter: Cumberlandia og Margaritifera. Slekten Cumberlandia er monotypisk og inneholder bare en art. Innenfor slekten Margaritifera derimot eksisterer det et problematisk artsbegrep. Dette skyldes at ingen av artene er sympatriske (alle arter har atskilte leveområder - allopatriske), og det er et spørsmål om de taksonomisk beskrevne artene virkelig er gode biologiske arter eller om det dreier seg om underarter (intraspesifikke former) av én enkel polymorf og polytypisk art.

Artene i slekten Margaritifera har en vid geografisk utbredelse med stor variasjon mellom populasjoner. Tidligere skilte man i stor utstrekning arter ut fra form og utseende - en typologisk tilnærming. Nye arter ble beskrevet med basis i skjellenes morfologi (forholdet mellom lengde, tykkelse og høyde, hengsleddets struktur og skallstrukturen ved umbo). Dette på tross av at mange forfattere bemerker at skallenes morfologi og struktur er avhengig av alder og miljøfaktorer (vannhastighet, vannkvalitet, substrat, næring og vanntemperatur). Mange "arter" i litteraturen er derfor bare morfologisk intraspesifikke former av samme art. For eksempel betraktes nå *Margaritifera durrovensis* (Phillips 1928) som en form av *Margaritifera margaritifera* som opptrer i hardt vann (Haas 1948).

Tidligere ble alle taksonomiske arter som nå hører til familien Margaritiferidae henført til slekten Unio eller til en separat slekt Margaritifera (= Margaritana) innen familien Unionidae (Jungbluth et al. 1985). Bruken av slektsnavnet har også endret seg over tid, og tidligere var både Unio og Margaritana vanlig i bruk, men idag benyttes nesten utelukkende Margaritifera (Ziuganov et al. 1994). Når man leser eldre litteratur kan det imidlertid være nyttig å kjenne til synonymer som tidligere er brukt til *Margaritifera margaritifera* (se von Hessling 1859, Ziuganov et al. 1994):

*Alasmodon margaritiferus*; *Alasmodonta arcuata*, *A. margaritifera*; *Margaritana alleni*, *M. arcuata*, *M. durrovensis*, *M. fluviatilis*, *M. freytagi*, *M. margaritifera*, *M. martensii*, *M. michaudi*, *M. pyrenaica*, *M. tenerus*, *M. vulgaris*; *Mya margaritifera*; *Unio elongata*, *U. elongatus*, *U. margaritifer*, *U. margaritifera*, *U. roissy*, *U. sinuata* og *U. tristis*.

Artsproblematikken er størst for de nord-amerikanske og asiatiske populasjonene i familien Margaritiferidae. Enkelte forfattere omtaler bare en enkelt art i Nord-Amerika og Eurasia med en usammenhengende utbredelse (f.eks. Jackson 1925). Dette gjør at artsnavnet *Margaritifera margaritifera* også benyttes for de vestlige populasjonene i Nord-Amerika (f.eks. Pauley 1968, Stober 1972, Meyers & Millemann 1977, Karna & Millemann 1978). Andre forfattere derimot betrakter populasjonene i vest tilhørende *Margaritifera falcata* (bl.a. Taylor & Uyeno 1965), og populasjonene på østkysten av Nord-Amerika og i Eurasia tilhørende *M. margaritifera*. I nyere litteratur ser dette ut til å være bredere akseptert. På grunn av store utseendemessige variasjo-

ner hos muslinger generelt er det vanskelig i finne entydige morfologiske kriterier som skiller artene. Moderne metoder (genetiske analyser og serologiske tester) er i liten grad benyttet på disse artene, og tradisjonelle krysningsforsøk og bestemmelse av fertilitet hos hybridene kan ikke gjennomføres i praksis på grunn av høy alder før kjønnsmodning og dyrenes høye levealder.

De asiatiske populasjonene ble også tidligere beskrevet som *Margaritifera margaritifera* (bl.a. Okada & Koba 1933). Men Taylor & Uyeno (1965) og Awakura (1968) angir at alle Margaritifera-populasjonene i Japan tilhører *M. laevis*, som er kjent fra Sakhalin, Kuril Islands, Hokkaido og Honshu. Margaritifera i vestlige Nord-Amerika som altså hører til *M. falcata*, er nærmere beslektet til *M. laevis* enn de er til arter i østlige del av Nord-Amerika. Det er derfor en åpen mulighet for at alle de asiatiske artene og *M. falcata* på vestkysten av Nord-Amerika er morfologiske variasjoner av samme art. En videre diskusjon av systematisk inndeling og artsbegrep finnes hos Ziuganov et al. (1994).

I Europa finnes foruten elvemusling også en annen art i samme slekt: *Margaritifera auricularia*. Denne hadde tidligere en vid utbredelse i landene rundt Middelhavet og nordover mot Frankrike, Tyskland og England (Altaba 1990). I dag er arten nær utryddet, og finnes bare begrenset til en lokalitet i Spania.

For oversiktens skyld gis det her en oversikt over arter tilhørende familien Margaritiferidae i henhold til bl.a. Ziuganov et al. (1994):

**Rekke:** Mollusca - Bløtdyr

**Klasse:** Bivalvia (= Pelecypoda, Lamellibranchia) - Muslinger

**Orden:** Unionoida (= Unionida, Eulamellibranchia, Naiadida)

**Overfamilie/underorden:** Unionacea (= Unionioidea)

**Familie:** Margaritiferidae (= Margaritanidae)

**Slekt:** 1. Margaritifera

2. Cumberlandia

**Art:** 1.1. *Margaritifera margaritifera* - elvemusling

1.2. *M. auricularia*

1.3. *(Dahurinaia) dahurica*

1.4. *M. (Dahurinaia) middendorffi*

1.5. *M. (Dahurinaia) laevis*

1.6. *M. laoensis*

1.7. *M. falcata*

1.8. *M. marrianae*

1.9. *M. hembeli*

2.1. *Cumberlandia monodonta*

Bløtdyrene (Mollusca) består av ca 50 000 nålevende og ca 35 000 fossile arter. Hit hører foruten muslinger (Bivalvia) også snegler (Gastropoda) og blekkspruter (Cephalopoda).

Ser vi bare på antall bløtdyr som lever i ferskvann er dette estimert til rundt 3000 arter i Nord-Amerika (Clench 1965) og 620 arter i Europa (Illies 1978). Av de europeiske artene er bare 50 funnet i Norge (J.Økland & K.A.Økland 1992). Disse fordeler seg med 27 arter ferskvannssnegler, 20 arter småmuslinger og tre arter store ferskvannsmuslinger (elvemusling, andemusling og flat dammusling) (J.Økland 1976, Økland & Andersen 1985).

## 3 Utbredelse

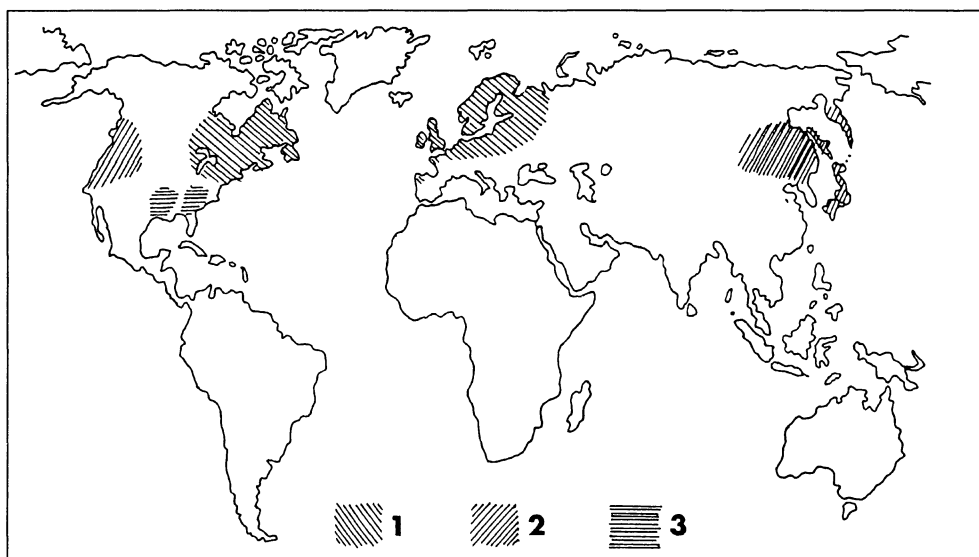
### 3.1 Generelt

Av arter som tilhører familien Margaritiferidae har elvemusling den videste utbredelsen, og den er kjent både fra Nord-Europa, Eurasia og østlige Nord-Amerika (**figur 1**). De nøyaktige grensene for utbredelsen av arten synes uklare, og særlig gjelder dette utbredelsen mot øst i Asia. De ulike utbredelseskartene som finnes er ikke entydige (bl.a. Jungbluth et al. 1985, Banarescu 1990), men Ziuganov et al. (1994) angir elva Dvina i Arkhangelsk som østligste grense, og slår fast at arten ikke finnes i Sibir.

I Nord-Amerika er den begrenset til områdene øst for Appalachiens-fjellene på Atlanterhavskysten fra New Foundland

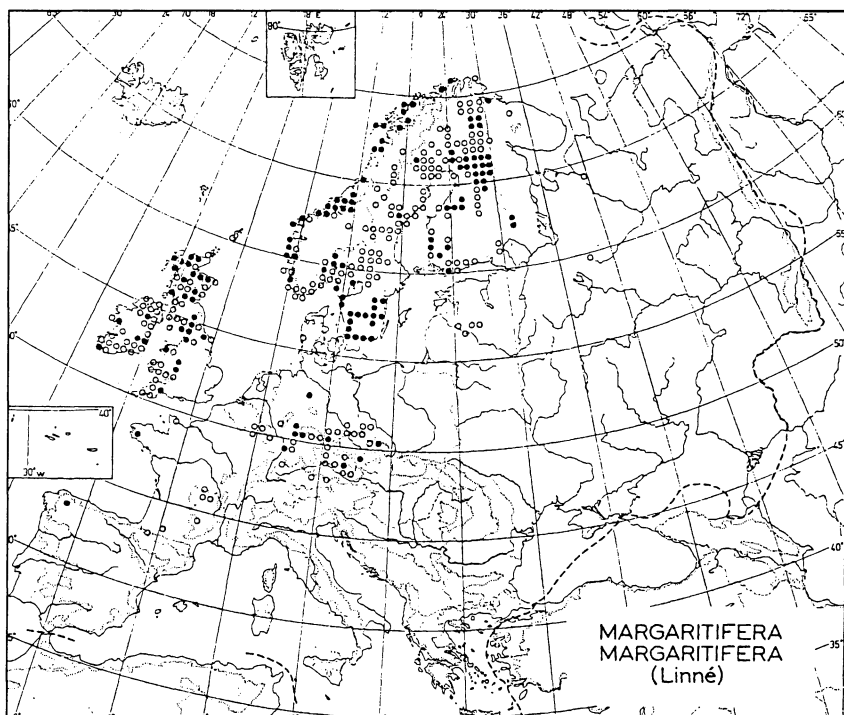
(Canada) til Pennsylvania (USA) (Walker 1910, Stober 1972, Clarke 1981). Arten er rapportert i USA fra statene Maine, New York, Pennsylvania, Vermont, New Hampshire, Massachusetts, Connecticut, Rhode Island og New Jersey.

I Europa forekommer den i elver til Nordishavet og Atlanterhavet, og utbredelsen er i grove trekk begrenset av Alpene i sør. Starobogatov (1995) oppgir at elvemuslingen er utbredt på Kola-halvøya, i Karelia, på enkelte lokaliteter nær St. Petersburg, og i Latvia og Estland. I Europa forøvrig er arten funnet i Belgia, Danmark, Finland, Frankrike, Irland, Island, Luxembourg, Norge, Polen, Portugal, Spania, Storbritannia, Sverige, tidligere Tsjekkoslovakia, Tyskland og Østerrike (Wells & Chatfield 1992) (**figur 2**). I dag er imidlertid elvemuslingen utdødd i Danmark, Island, Polen og Portugal.



**Figur 1**

Utbredelsen av arter tilhørende familien Margaritiferidae. 1. *Margaritifera margaritifera*, 2. *Margaritifera* fra Øst-Asia og vestlige Nord-Amerika, 3. *Cumberlandia monodonta*, *M. hembeli*, *M. marrianae*. Fra Ziuganov et al. (1994). - Distribution of species from the family Margaritiferidae. 1) *Margaritifera margaritifera*, 2) *Margaritifera* from the Far East and western North America, 3) *Cumberlandia monodonta*, *M. hembeli*, *M. marrianae*. From Ziuganov et al. (1994).



**Figur 2**

Utbredelsen av elvemusling, *Margaritifera margaritifera*, i Europa plottet i 50-kilometers ruter. Fylte sirkler=forekomst av levende individer etter 1950; åpne sirkler=bare kjent levende før 1950. Fra Kerney (1975). - European distribution of the pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) plotted on 50-kilometre squares. Closed circles=living occurrence verified since 1950; open circles=known living before 1950 only. From Kerney (1975).

## 3.2 Norden

I 1989 ble det startet et nordisk samarbeidsprosjekt for å kartlegge utbredelsen av de store muslingene i ferskvann (von Proschwitz 1990, K.A.Økland 1991). Prosjektet vil være nyttig for å vurdere i hvilken grad denne dyregruppen er truet i de nordlige deler av Europa (K.A.Økland 1991). Arbeidet har tatt lang tid på grunn av den revidering og gjennomgang av alt museums materialet som måtte gjøres, men det er nå på det nærmeste ferdigstilt, og skal etter planen publiseres i løpet av 1997 (K.A.Økland pers. komm.).

### 3.2.1 Danmark

I Danmark er elvemusling bare funnet naturlig i Varde Aa på Jylland (Steenberg 1917, Spaerck 1931). Lite er kjent om forekomsten, men enkeltindivider ble fortsatt funnet i 1981 og 1982 (Wells & Chatfield 1992). Elvemusling er forsøkt satt ut i andre vassdrag (Skern Aa, Sneum Aa og Kongeaaen), men disse populasjonene har dødd ut. Artens forekomst i Danmark er muligens av relikv natur, idet den med unntak av en forekomst på Lüneburger Hede ikke finnes i det mellomeuropeiske lavland (Mandahl-Barth 1949).

### 3.2.2 Island

På Island foreligger det bare ett (usikkert?) funn av arten. I en liten bekk nær Reykjavik ble det i 1863 samlet inn ett levende eksemplar, men ytterligere opplysninger mangler (Schlesch 1917a; b).

### 3.2.3 Finland

I Finland var elvemusling kjent fra ca 200 vassdrag over hele landet i begynnelsen av 1900-tallet. I dag er bestanden kraftig redusert, og finnes bare i 25 % av de opprinnelige lokalitetene hovedsakelig i nordlige deler av landet og lokalt i sørvest (Brander 1957a, Valovirta 1990; 1995). Den totale populasjonsstørrelsen er beregnet til 1,5 million individer hvorav 90 % finnes i østlige Lappland der enkelte populasjoner overstiger 100 000 individer. Perlefiske hadde en betydelig påvirkning på bestandene senest i 1950-årene (Brander 1957a), og arten ble fredet i Finland i 1955. Elvemusling er forsøkt reetablert ved utsettinger i flere vassdrag de siste 15-20 år (Valovirta 1990; 1995).

### 3.2.4 Sverige

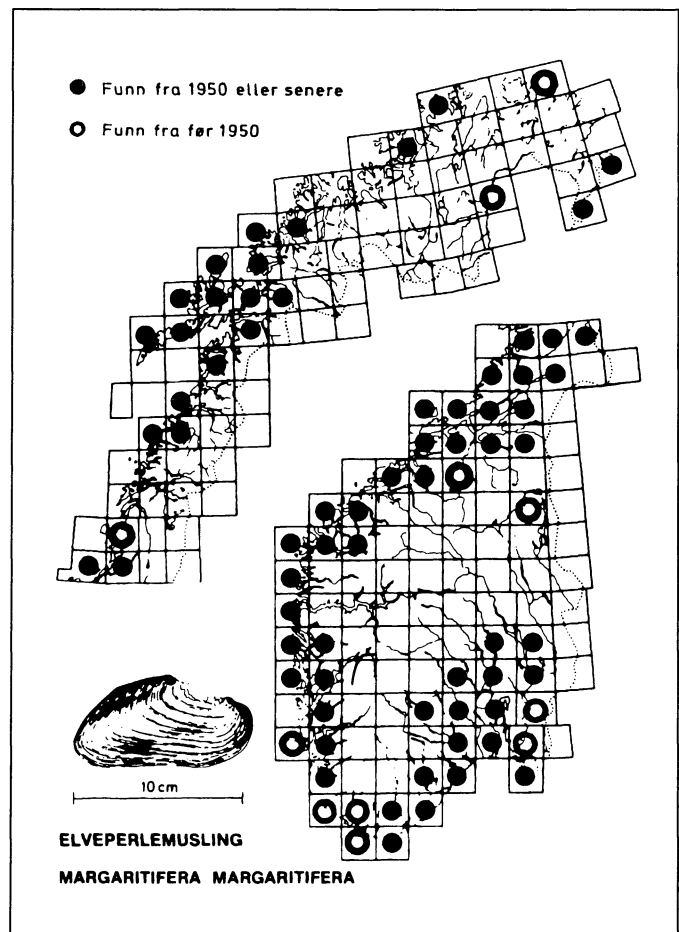
Hendelberg (1960) presenterte et kart over utbredelsen i Sverige basert i stor grad på opplysninger fra 1800-tallet. Det omfattet 131 steds- eller områdeopplysninger spredt over hele landet. Eriksson & Henrikson (1997) presenterte resultatene fra inventeringer i perioden 1980-1995. Det er gjennomført mer eller mindre fullstendige kontroller av kjente elvemuslinglokaliteter i de fleste av de 24 länenene i landet. Totalt 1100 mulige muslingvassdrag er gjennomgått. Elvemuslingen finnes fortsatt i hele landet fra Skåne til Norrbotten. Det er bare i Stockholm, Uppsala,

Södermanland, Kronoberg, Gotland og Malmöhus län der det ikke finnes rapporter om arten (Henrikson 1995, Eriksson & Henrikson 1997).

Elvemuslingen har forsvunnet fra 37 % av de 219 lokalitetene der den var kjent før 1950 (Eriksson & Henrikson 1997). Tilbakegangen var størst i Sør-Sverige, og bl.a. har forsuring vært en av årsakene til dette. Antall muslinger har også gått tilbake i de gjenværende lokalitetene, men mest urovekkende er det at rekrutteringen (funn av muslinger < 5 cm) er liten. For landet sett under ett er det påvist rekruttering i drøyt en tredel av vassdragene der arten er kjent idag, men bare i 17 % av de vassdrag der arten var kjent på 1950-tallet. Selv om man kjenner til rekruttering fra omlag 140 vassdrag etter 1980, bedømmer man at forplantningen har opphørt i en omfattende del (ca 75 %) av landets elvemuslingbestander siden begynnelsen av 1900-tallet.

### 3.2.5 Norge

I Norge finnes elvemuslingen i et ukjent antall vassdrag over storparten av landet helt opp til Finnmark, likevel hovedsakelig langs kysten (figur 3, J.Økland 1983b). Totalt er den registrert i 78 av Norges 189 50 x 50 km ruter som utbredelseskartet er delt inn i. Av disse har 11 av rutene bare opplysninger om arten før 1950.

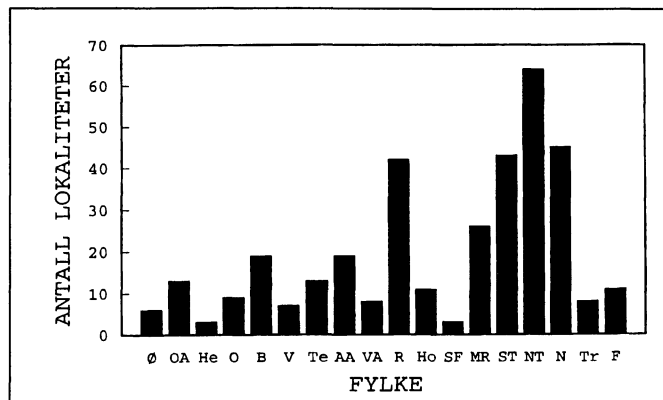


**Figur 3**  
Utbredelse av elvemusling i Norge. Fra J. Økland. (1983b). - Distribution of the pearl mussel in Norway. From J. Økland. (1983b).

Den er registrert i alle landets fylker (J.Økland & K.A.Økland 1996a). Elvemuslingen har populasjoner i Norge som hører til artens nordligste forekomst på det europeiske kontinent (ca 71° N), og sannsynlig danner dette også artens nordgrense på verdensbasis (J.Økland & K.A.Økland 1992). Elvemuslingen har hatt en negativ utvikling fra slutten av forrige århundre til i dag. Esmark (1886) angir arten som veldig vanlig over hele landet, mens J.Økland & K.A.Økland (1992) angir elvemuslingen som sjelden, men fortsatt med stor geografisk utbredelse. Arten har forsvunnet fra en rekke lokaliteter i Sør-Norge særlig knyttet til forsursutsatte områder i Agder og Rogaland.

Av regionale oversikter kan nevnes Rost (1952) som beskriver utbredelsen slik den var kjent i Nord-Norge. I Rogaland er det fullført en spørreundersøkelse vedrørende tidligere og nåværende elvemuslinglokaliteter supplert med en litteraturstudie og feltundersøkelser i 1995 (Ledje 1996a; b). Tilsvarende undersøkelser er også gjennomført i mindre omfang i Oppland (Jensen 1996), og oppstartet i Nord-Trøndelag (A.Rikstad pers. komm.). Likeledes er det gjennomført eller arbeides med lokal kartlegging av utbredelse og forekomst av elvemusling i flere kommuner og enkeltvassdrag (bl.a. Wangen 1993, Myking 1994, Enerud & Sandaas 1995, Larsen 1995; 1997, Larsen et al. 1995, Sandaas & Enerud 1996a; b; c, Lande et al. 1996, Røisli 1996).

Det ble gjennomført en kartleggingsprosjekt omkring utbredelsen av elvemusling i Norge i 1988-1989, men resultatet av dette arbeidet ble ikke publisert (E.Kleiven og D.Dolmen pers. komm.). Det har derimot foregått en kontinuerlig supplering og oppdatering av materialet. I 1995 ble prosjektet støttet økonomisk av Direktoratet for naturforvaltning slik at en oppdatert oversikt over tidligere og nåværende utbredelse nå langt på vei er ferdig (Dolmen & Kleiven 1996). Man kjenner til 340-350 lokaliteter, vassdrag, elver og bekker med elvemusling i Norge. Av **figur 4** går det fram at det er flest kjente lokaliteter i Nord-Trøndelag (62-64), foran Nordland (45), Sør-Trøndelag (43) og Rogaland (41-42). Den største nedgangen har funnet sted i Agderfylkene og Rogaland, men vi har generelt lite kunnskap fra andre deler av landet. Utfra materialet som foreligger har elvemuslingen forsvunnet fra henholdsvis 89, 100 og 43 % av lokalitetene i Aust-Agder, Vest-Agder og Rogaland. Dolmen & Kleiven (1996) konkluderer med at denne tilbakegangen med stor grad av sannsynlighet skyldes forsuring av vassdragene i Agder og landbruksforurensning i Rogaland. Best synes situasjonen å være i Trøndelagsfylkene.



**Figur 4**

Antall kjente lokaliteter av elvemusling i Norge fordelt på fylke. Data fra Dolmen & Kleiven (1996). Ø=Østfold, OA=Oslo/Akershus, He=Hedmark, O=Oppland, B=Buskerud, V=Vestfold, Te=Telemark, AA=Aust-Agder, VA=Vest-Agder, R=Rogaland, Ho=Hordaland, SF=Sogn og Fjordane, MR=Møre og Romsdal, ST=Sør-Trøndelag, NT=Nord-Trøndelag, N=Nordland, Tr=Troms, F=Finnmark. - Number of localities with pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) in Norway by county. Data from Dolmen & Kleiven (1996). Ø=Østfold, OA=Oslo/Akershus, He=Hedmark, O=Oppland, B=Buskerud, V=Vestfold, Te=Telemark, AA=Aust-Agder, VA=Vest-Agder, R=Rogaland, Ho=Hordaland, SF=Sogn og Fjordane, MR=Møre og Romsdal, ST=Sør-Trøndelag, NT=Nord-Trøndelag, N=Nordland, Tr=Troms, F=Finnmark.

## 4 Biologi

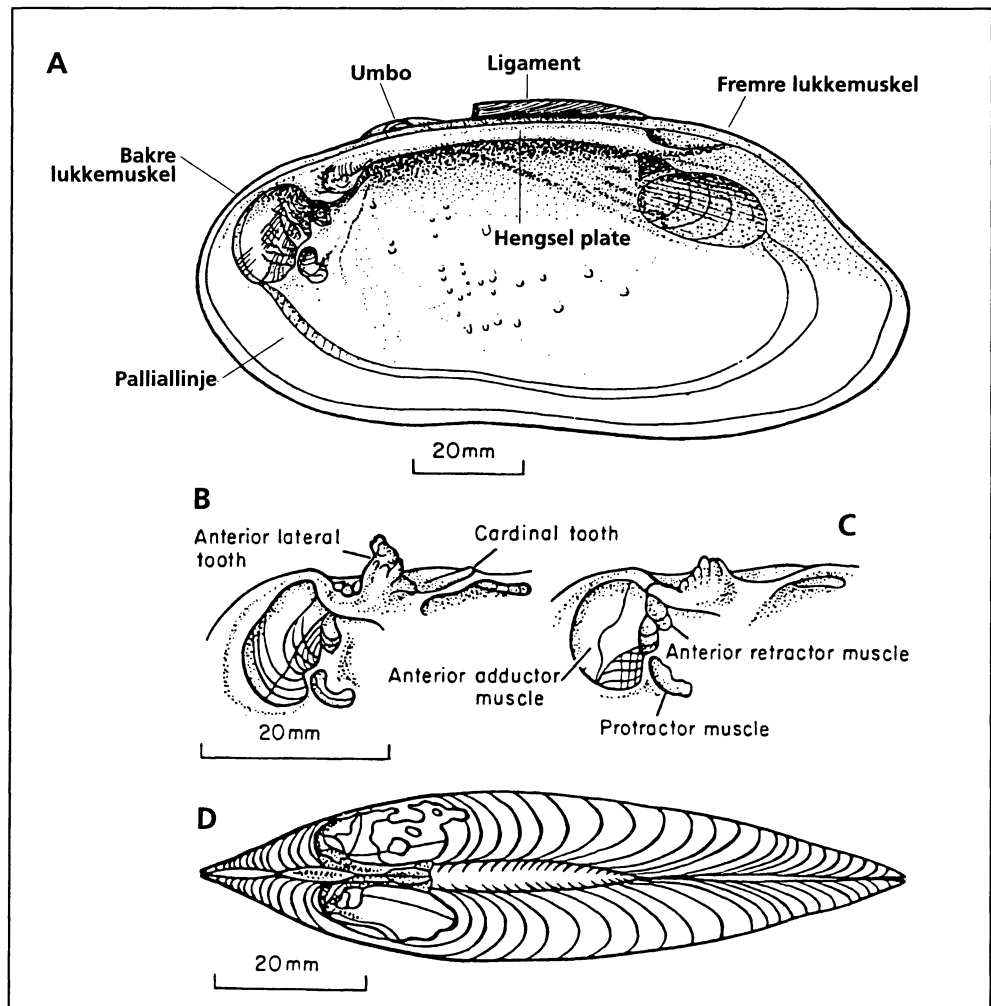
### 4.1 Morfologi og anatomi

Maksimum størrelse på voksne elvemuslinger er 15-16 cm. Skallet er mørkt, nesten svart hos eldre individer, og som oftest nyreformet. Skjellet består av to tykke, symmetriske og avlange skall som beskytter de myke kroppsdelenene. Et elastisk bånd (ligament) holder skallene sammen på ryggsiden (dorsalsiden), og åpner dem automatisk når lukkemusklene slapper av. Foruten båndet er skallene festet mot hverandre i et hengselledd som består av en hengselplate og et sett tenner (**figur 5**).

Det ytre laget av skallet (periostracum) er dannet av et organisk protein-lignende stoff som kalles conchiolin. Det er ikke løselig i vann, svake syrer eller baser, og beskytter den underliggende kalkholdige delen av skallet mot opptøring. De underliggende lagene - prismelag og perlemorslag - er hovedsakelig bygget opp av kalsiumkarbonat i ulike krystallformer i flere lag. På grunn av høy alder vil holdbarheten av skallet i ofte kalkfattig, hurtigrennende vann bli et problem. Etterhvert vil det ytterste laget bli slitt og porøst, slik at de underliggende sjikt utsettes for korrosjon. Dette fører til at skallet etterhvert ser avnagd ut ved umbo, og hos eldre dyr kan skallet bli gjennomhullet.

**Figur 5**

*Elvemuslingen, Margaritifera margaritifera. A. Indre del av høyre skallhalvdel som viser muskelavtrykk og palliallinje. B og C. Bakre del med tenner og muskelavtrykk som viser variasjon i utseendet på individer fra ulike lokaliteter. D. Muslingen sett ovenfra. Skallene er erodert ved umbo. Omarbeidet fra Ellis (1978). - The pearl mussel, Margaritifera margaritifera. A) Interior of right valve showing muscle impressions and pallial line. B) and C) Anterior part with hinge-teeth and muscle impressions to show variation in individuals from different localities. D. Dorsal view of shell. Valves are eroded at umbo. From Ellis (1978).*



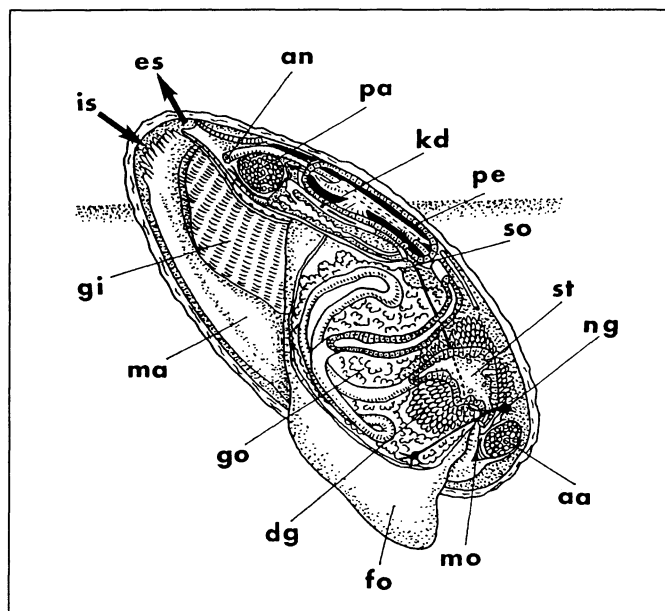
Kappen ligger på innsiden av skallene som den også er festet til, og danner der en markert linje parallell med skallkanten (palliallinjen). Kappen består av to lag med epitelceller som er atskilt med et lag av bindevev. Tallrike kjertelceller sitter langs kappekanten og skiller ut "byggesteiner" til de ulike lagene i skallet.

I bakre del av kroppen danner kappen to åpninger (siphoner); en nedre innstrømningsåpning og en øvre utblåsningsåpning (**figur 6**). Kappen danner også to parrede labial-palper nær munnåpningen. En kappehule dannes under kappen som inneholder og beskytter lukkemusklene, gjeller og den muskuløse foten som inneholder fordøyelseskjertel, deler av tarmen og gonadene. Muslingen kan strekke foten ut mellom skallene, og benytter den til å forankre seg i substratet. Den kan også benytte foten til å forflytte seg på elvebunnen. Den etterlater da en tydelig fure i sanden eller grusen. Bevegelsen skjer i en bestemt syklus som varer ca halvannet minutt, og forflytter en 10 cm lang musling ca 0,5 cm (Trueman 1968). En slik forflytning vil normalt avsluttes ved at elvemuslingen graver seg ned i substratet igjen. Det henvises til Trueman (1968) for en detaljert beskrivelse av elvemuslingens bevegelse og graveatferd.

Gjellene ligger på begge sider av foten og består av fire flate gjelleblader (to på hver side). Det henvises til Smith (1979a) og Ziganov et al. (1994) for en beskrivelse av gjellenes struktur og oppbygning.

Vann kommer inn gjennom innstrømningsåpningen, strømmer over gjellene og passerer mot øvre del av kappehulen og ut gjennom utblåsningsåpningen. Selve vannstrømmen dannes av flimmerhår på epitelceller som dekker overflaten av gjellene, kappen, labialpalpene og kroppsvæggen. Flimmerepitelet i gjellene filtrerer vannet, sorterer ut næringspartikler som dekkes av slim og transporterer disse mot labialpalpene og munnåpningen. Store ufordøyelige partikler forsvinner ut i kappehulen der de smelter sammen til større enheter og støtes ut som pseudofeces. På denne måten fungerer muslingen som et levende filter (se avsnitt 4.5). Fordøyelseskanalen består av et kort spiserør, mage og tarm. En beskrivelse av magens anatomi og oppbygning er gitt av Smith (1986). Bak magesekken går tarmen gjennom foten videre mot ryggsiden og passerer gjennom hjertet før den ender nær utblåsningsåpningen (**figur 6**).

Hjertet ligger på ryggsiden, og slår med 4-6 slag i minuttet. Dette er ikke konstant, men varierer i forhold til vanntemperatur og dyrets aktivitet. Nervsystemet består av tre par ganglier. Smith (1980) gir en beskrivelse av nervesystemets oppbygning. Sansorganene er enkle sanseceller fordelt på kappekanten, på labialpalpene, på enden av siphonene o.l. Selv om muslingene ikke har noe definert øye er de følsomme for lys/skygge.



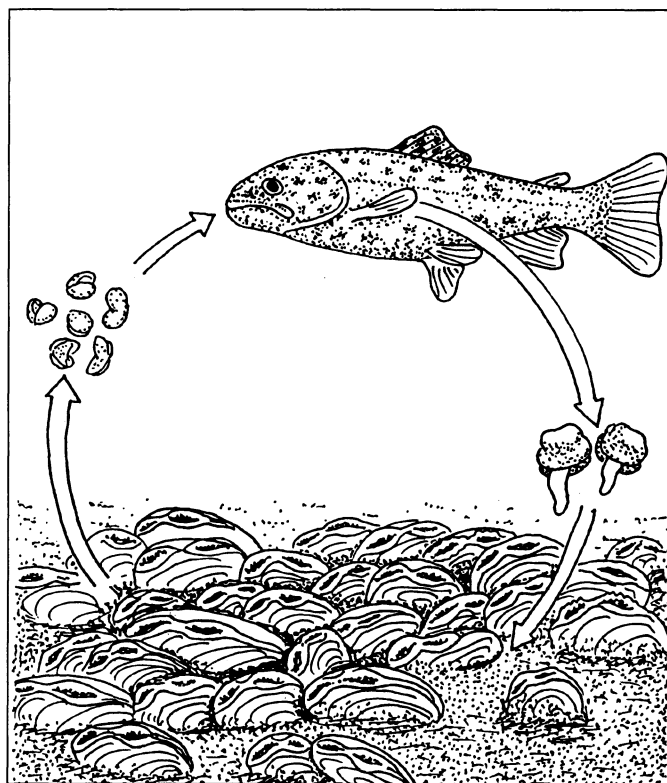
**Figur 6**

Indre bygning og anatomi hos en ferskvannsmusling. Fra Ziuganov et al. (1994) som har omarbeidet den fra Bischoff et al. (1986). is - innstrømningsåpning, es=utblåsningsåpning, an=anus, pa=bakre lukkemuskel, kd=nyregang, pe=hjerterpose (pericardium), so=gonadeåpning, st=mage, ng=nerveknute (ganglie), aa=fremre lukkemuskel, mo=munnåpning, fo=fot, dg=fordøyelseskjertel, go=gonade, ma=kappen (mantel), gi=gjeller. - Anatomy of freshwater bivalve mussel. From Ziuganov et al. (1994), redrawn from Bischoff et al (1986). is=inhalant siphon, es=exhalant siphon, an=anus, pa=posterior adductor muscle, kd=kidney duct, pe=pericardium, so=sexual opening, st=stomach, ng=nervous ganglia, aa=anterior adductor muscle, mo=mouth opening, fo=foot, dg=digestive gland, go=gonads, ma=mantle, gi=gills.

## 4.2 Livshistorie

Det er en anelse av mystikk og overtro knyttet til elvemuslingens liv, og hvordan perlene ble dannet. Pontoppidan (1753) tilbakeviser for eksempel et par oppfatninger som tydeligvis var rådende på den tiden: "Det er da falskt, at somme meene, de (muslingene) flyde sig op paa vandets superficie for at besvangres af duggen. Ligesaa falsk er den meening, at perlen er sæden, hvorved muslerne propageres,..." Fram til tidlig på 1800-tallet trodde man at larvene som fantes i så store mengder i muslingens gjeller var en egen parasittart. Den ble da også beskrevet som en egen art, *Glochidium parasiticum*. Det var først i 1832 at man forsto at dette var muslingens egne larver som levde en periode i morens gjeller, og i 1866 viste man at de deretter hadde et stadium som parasitt på fisk. Det var likevel et problem å følge dyrets videre utvikling. Hva som skjedde inntil dyrene var store nok til å observeres på elvebunnen var ukjent. "Gjennensøger man nemlig sandede steder i perlebækker, træffer man i massevis af smaa perlemuslinger, men de er altid mindst 2-2 1/2 cm" (Anonym 1888).

Elvemuslingens generelle livssyklus er vist i **figur 7**. Etter befruktningen utvikles zygotene til larver som oppbevares av hunnen i alle de fire gjellebladene. Disse fungerer som "yngelkammer" inntil larvene, som kalles glochidier eller glochidielarver, støtes ut gjennom utblåsningsåpningen. De utvikles til bunnlevende småmuslinger først etter et obligatorisk stadium på gjellene til en



**Figur 7**

Skematisk fremstilling av elvemuslingens generelle livssyklus. Fra Ziuganov et al. (1994) som har omarbeidet den fra Bischoff et al. (1986). - Schematic presentation of the life cycle of the pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*). From Ziuganov et al. (1994) redrawn from Bischoff et al. (1986).

passende vertsfisk. Vanntemperaturen er bestemmende for lengden av dette parasittiske stadium, men varer normalt 9-10 måneder. Larvene vokser i denne perioden (fra 0,05 til 0,45-0,50 mm), og gjennomgår en omfattende metamorfose. Etter at de har forlatt vertsfisken lever småmuslingene nedgravd i substratet de første 4-5 årene før de kommer opp til overflaten. Der kan de leve til de når en alder på 70-150 år.

En oppsummering av livsklus for elvemusling i Lüneburger Heide er gitt av Jungbluth (1980; 1993):

Hermafroditter er beskrevet også for andre arter i familien Margaritiferidae (Heard 1970), og for en rekke arter i familien Unionidae (bl.a. van der Schalie 1966). I Norge er det bare påvist hos andemusling (Larsen 1986), men det er heller ikke kjent mer enn en undersøkelse der kjønnsbestemmelse av elvemusling er foretatt i Norge (Larsen upubl. materiale).

Fertilitet angitt som antall gravide individer i en populasjon (graviditetsfrekvens) kan variere noe, men er oppgitt til 36-58 % (gjennomsnittlig 46 %) av Ross (1992), ca 30 % av Bauer (1980),

Egg	Juni-juli	Avgivelse av modne egg fra gonadene til yngelkammeret i gjellene
Glochidium	Juni-juli, ca 4 uker Juli-august, 4-6 dager Juli-august, 4-6 timer	Befruktning av eggene, vekst og utvikling av glochidien i gjellene Frigivelse av glochidiene fra mordyret Glochidien fester seg til en vertsfisk og kapsles inn i en cyste
Metamorfosestadiet på gjellene av en fisk	Sept.-mars, ca 6 mnd April-mai, ca 8 uker	Begynnende differensiering og utviklingspause med overvintring på fisk Vekst og metamorfose fra svakt differensiert larve til ferdigutviklet ung musling
Musling	Juni, ca 4 uker (?)  Etter ca 3-4 år  Etter ca 20 år (?)	Muslingen (0,45 mm) slipper seg av vertsfisken, og vandrer ned i mellomrom i substratet Den unge muslingen (ca 15-20 mm) vandrer opp av substratet, og starter et frittlevende liv på bunnen Blir kjønnsmoden og starter reproduksjon

#### 4.2.1 Gonadeutvikling og befruktning

Elvemuslingen er normalt tokjønnnet med hann- og hunnindivider. Utseendemessig er de to kjønnene like (se avsnitt 4.2.5.3). Spermier og egg modnes i gonadene som regel i løpet av vårsommer sesongen. Spermierne sprøytes ut i vannmassene av hannen gjennom utblåsningsåpningen. De når fram til hunnens gjeller gjennom vannstrømmen i hunnens innstrømningsåpning, passerer gjennom porer i gjelleoverflaten, og når inn til de indre hulrommene i gjellene. De modne eggene er 100-120 µm, og har vandret ned fra gonaden til yngelkammeret i gjellene der befruktningen skjer. Zygoten utvikles inne i gjellene til en liten larve som blir benevnt glochidielarve.

I enkelte populasjoner kan man imidlertid finne en større eller mindre andel av individer med anlegg for både hunnlige og hannlige kjønnsceller. Bauer (1987a) beskriver dette fenomenet i detalj fra eksperimenter med muslingpopulasjoner i Bayern. To måneder før befruktning flyttet han muslinger fra populasjoner med høy tetthet til øvre deler av samme vassdrag der det ikke fantes muslinger, og plasserte dem 2 m fra hverandre. Dette resulterte i at nær 40 % av hunnene (21 % av alle individer) gikk over til hermafroditter og utviklet foruten egg også spermatozoer i gonadene. Fra undersøkelser i naturlige bestander med høyere tetthet er andelen hermafroditter vesentlig lavere. Ross (1992) fant 1 % i River Owenea (Irland), og Wellmann (1938) oppgir 1,3 % hermafroditter fra sine undersøkelser.

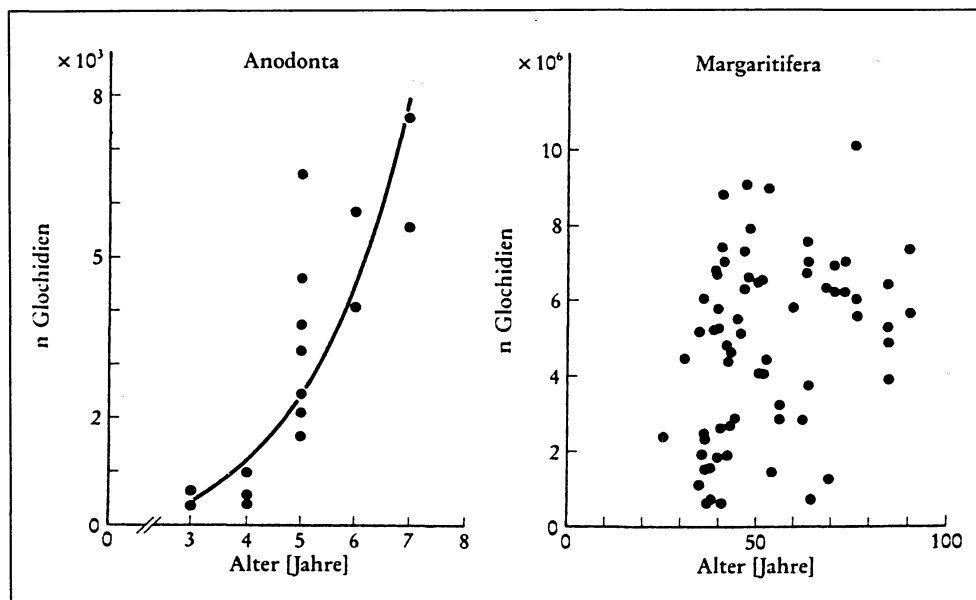
Den fysiologiske og genetiske mekanismen til dette fenomenet hos elvemusling er ukjent (Ziuganov et al. 1994). Hermafroditisme er imidlertid økologisk viktig ved at det sikrer reproduksjon selv i populasjoner med lav tetthet (Bauer 1987a).

32 % av Bauer (1987a) og 20-70 % (gjennomsnittlig 44 %) av Young & Williams (1984a). Young & Williams (1983) fant at graviditetsfrekvensen varierte i ulike deler av vassdraget (11-53 %, gjennomsnittlig 29 %). Det var imidlertid ikke noen forskjell i graviditetsfrekvens ved sammenligning av bestander med høy eller lav tetthet. Dette skulle vise at populasjonene opprettholder fertiliteten selv om det bare er noen få individer igjen (se Young & Williams 1983). Alle hunnene danner ikke nødvendigvis glochidier hvert år (Bauer 1989). Andelen som står over er omlag en tredel av hunnene i bestanden. Bauer (1989) antyder at bare hunner som oppnår et vektoverskudd (over en viss kritisk terskel) produserer avkom. Antall glochidier som produseres vil etter forfatterens mening korrellere positivt med verdien av vektoverskuddet. Sammenlignet med andre store ferskvannsmuslinger er sammenhengen mellom fekunditet og alder mindre hos elvemusling i forhold til Anodonta- og Unio-artene (**figur 8**, Bauer 1989; 1994). Young & Williams (1984a) mener imidlertid at det er en direkte sammenheng mellom størrelsen av muslingen og antall glochidier som produseres, og Bauer (1987a) sier også at i enkelte av populasjonene kan det antydes at fertiliteten øker fram mot 50-årsalder for deretter å avta. Hos *Margaritifera laevis* fant Awakura (1968) økende antall befruktete egg med økende lengde av muslingene.

#### 4.2.2 Glochidielarven

Utviklingen av elvemuslingens larve (glochidielarven) etter befruktningen foregår i "yngelkammer" i alle fire gjellebladene. Et karakteristisk trekk ved utviklingen av glochidielarven er at embryoet bare i liten grad vokser i størrelse (Bauer 1989). Når larven er utvokst vil muskelkontraksjoner, som observeres som hurtige bevegelser av skallene mot hverandre, være lett synlige.

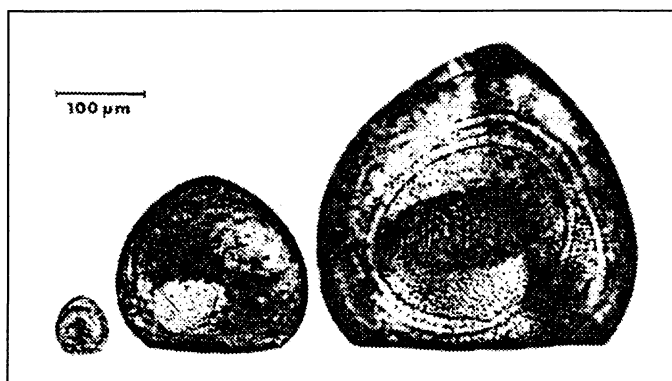


**Figur 8**

Glochidieproduksjon i forhold til hunnens alder hos elvemusling og en Anodonta-art. Fra Bauer (1989). - Production of glochidia in relation to female age in pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) and one species of *Anodonta*. From Bauer (1989).

Glochidielarven er omgitt av et slimaktig sekret skilt ut fra gjellepitelet. Størrelsen av glochidielarven er på dette tidspunkt bare 0,047-0,071 mm lang (Harms 1909, Smith 1976, Young & Williams 1984a, Bauer 1994, Nezlin et al. 1994, Pekkarinen & Valovirta 1996). Høyden er noe større (0,070-0,080 mm). Dette er vesentlig mindre enn hos andre unionide muslingarter der larven hos *Unio* har en lengde på 0,145-0,290 mm, *Anodonta* som har en lengde på 0,230-0,410 mm og *Pseudanodonta* som har en lengde på 0,330-0,409 mm (referanser: se Pekkarinen & Valovirta 1996) (figur 9). På den annen side vokser elvemuslingens larve i løpet av det parasittiske stadiet på fisk i motsetning til larvene hos de andre artene som forblir like store.

En glochidielarve har to triangulære avrundede skall forbundet med et elastisk ligament. Hos levende larver er vinkelen mellom skallene ca 120°, og skallhalvdelene klapper sammen 1-2 ganger pr. minutt. Glochidielarven hos elvemuslingen har ingen kroker på skallet, noe som er karakteristisk for muslinger som parasitterer på gjellene hos fisk. En beskrivelse av glochidiens morfologi;

**Figur 9**

Glochidielarven fra elvemusling (til venstre) til sammenligning med larver fra *Unio tumidus* og svanemusling, *Anodonta cygnea*. Fra Wächtler (1986). - The glochidia of pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) (left) in comparison with glochidia of *Unio tumidus* and *Anodonta cygnea*. From Wächtler (1986).

skallets oppbygning, struktur og indre organer er gitt av Karna & Millemann (1978), Nezlin et al. (1994) og Pekkarinen & Valovirta (1996). Glochidielarven har en enkel indre bygning i forhold til de unge muslingene. Larvene har ikke gjeller, ingen fot, bare en lukkemuskel og ingen av de andre organene som er karakteristiske for de voksne muslingene.

I løpet av sitt korte liv skifter glochidielarven osmotisk medium tre ganger: hunnens gjeller (osmotisk trykk 1,4 ‰), vann (0,05-0,2 ‰) og fiskegjellen (11-14 ‰) (Khlebovich 1965). Det er nærmest usannsynlig at larven ikke har noe osmoregulatorisk organ når den utsettes for slike dramatiske endringer i miljøet. Det er mulig at larvens kappe tjener som et slikt organ, men dette er ikke undersøkt (Ziuganov et al. 1994).

Veksthastigheten og tiden det tar for utvikling av glochidiene i gjellene hos elvemusling varierer mellom vassdrag og mellom år innen ett vassdrag avhengig av temperatur, næringstilgang og andre miljøforhold, men varer fra to til fire uker (Harms 1909).

Det varierer også mellom vassdrag og år når man finner glochidier i gjellene. I River Owenea (Irland) var det en forskjell på 5-7 uker mellom ulike år for når glochidiene forekom i gjellene (Ross 1992). Dette forklares med store forskjeller i vanntemperatur/ nedbør i de ulike årene (varme eller kalde somre) (jfr. Conner 1909). Starttidspunktet for frigivelsen av larvene varierte med en måned fra ett år til et annet i elva Varzuga (28. august - 20. september) (Ziuganov et al. 1994). Young & Williams (1984a) fant at glochidiene i ett vassdrag ble frigitt 1.-22. august i ett år og 20.-27. juli i året etter. I et annet vassdrag var frigivelsen senere i begge årene, og ikke avsluttet før henholdsvis 18. september og 25. august. Bauer (1979) sammenlignet fem ulike vassdrag og fant tidligste frigivelse 10.-20. august og seneste frigivelse 2.-12. september i samme kalenderår. Jungbluth (1980) angir temperaturforløpet som utløsende faktor for frigivelse av glochidiene, og påpeker at dette varierer fra år til år. Young & Williams (1984a) fant at størst antall larver ble frigitt når vanntemperaturen var på det høyeste. Generelt er det perioden fra midten av juli til begynnelsen av september som er det vanligste tidspunktet for frigivel-

se av larvene fra morddyret (bl.a. Harms 1907, Bauer 1979, Wächtler 1986, Hruska 1992).

Fra Norge har vi opplysninger om funn av glochidielarver i gjellene på muslinger i juli og august fra Nord-Norge (Rost 1952), og mindre ansamlinger med glochidier i midten av juli i Simoa i Buskerud (Larsen et al. 1995). I Oslo-området gyter muslingen normalt i andre halvdel av august (Rimstad 1986, Sandaas & Enerud 1996c), men varierer med et par uker fra år til år. Undersøkelser i 1996 viser at lokaliteter i Trøndelag, Rogaland og på Østlandet hadde gravide muslinger i perioden midten av august til midten av september (Larsen upubl. materiale).

De gravide hunnene er lette å kjenne igjen på de oppsvulmede gjellene, og graviditet kan fastslås ved å åpne skallene forsiktig fra hverandre (Bauer 1980, Young & Williams 1984a). Fargen på gjellene er til å begynne med lys, gulaktig. Når glochidiene er modne skilles det ut et mørkfarget sekret med fiolett skjær som antagelig har til hensikt å øke oksyngjennomstrømningen i gjellene i tiden før larvene tømmes ut i vannmassene (Harms 1907, Smith 1976; 1979a).

Selve frigivelsen av larvene skjer relativt synkront for hele bestanden, men kan strekke seg over en periode på 1-4 uker (Young & Williams 1984a). Andre forfattere har også bemerket denne synkron gytingen (Wellmann 1943, Bauer 1979), men ingen har angitt noen klar årsak til dette. Det blir ifølge Young & Williams (1984a) frigitt størst antall glochidielarver om dagen. Det er mulig at temperatursvingninger gjennom døgnet kan forklare dette, men det kan også komme av en lavere vanngjennomstrømning hos muslingen om natten på grunn av naturlige variasjoner i muslingenes egen døgnrytme.

Etter at glochidielarvene er sluppet ut i vannmassene vil de dø i løpet av noen få dager hvis de ikke kommer i kontakt med gjellene på en fisk (Coker et al. 1921). Hvor lenge de lever i vannet er avhengig av flere faktorer hvorav temperatur og oksygeninnhold er blant de viktigste. Ziuganov et al. (1994) har i eksperimenter vist at glochidielarvene hos elvemusling fortsatt var i stand til å infisere fisk etter seks dager i vannet, men temperaturen er ikke oppgitt. Glochidier som ble tatt fra *Margaritifera falcata*, og holdt under kontrollerte betingelser med vann fra lokaliteten (samme vanntemperatur og vannkvalitet) overlevde minimum 11 dager ved 11-14 °C (Murphy 1942). *Anodonta californiensis* overlevde bare 36 timer ved 15-16 °C (D'Eliscu 1972). Dette er mer i overensstemmelse med observasjonene til Young & Williams (1984b) som bemerker at glochidier av elvemusling ved ca 20 °C etter 24 timer fra frigivelsen virket livløse.

Det er et enormt tap av glochidielarver. En hunn kan i følge Young & Williams (1984a) produsere i gjennomsnitt 3-4 millioner glochidier, og i følge Bauer (1987a) 4,2 millioner glochidier ved hver forplantning. Antall glochidier varierer imidlertid betydelig mellom ulike individer (< 1-10 millioner) (jfr. figur 8). I løpet av hele livet kan en hunn i gjennomsnitt produsere ca 200 millioner glochidier (Bauer 1987a), og overgår dermed med hensyn til fertilitet de fleste andre dyr. Men undersøkelser antyder at bare én glochidie av 100 millioner lykkes i å etablere seg som en liten musling (Young & Williams 1984a, Bauer & Vogel 1987).

## 4.2.3 Parasittisk stadium

Glochidielarvene når fiskens gjeller passivt gjennom vannstrømmen. Frekvensen av sammenklappingen av skallet øker, og hvis larven kommer i berøring med fiskens gjellevev lukker skallet seg og larven fester seg til gjellen. Muligheten for å feste seg er ikke artsspesifikk; larven kan feste seg til gjellene av hvilken som helst fiskeart, og til og med amfibiellarver. Men de kan bare gjennomgå den nødvendige metamorfosen på helt spesielle vertarter.

Når blod, fiskeslim, gjellevev eller en finne fra aure ble tilført eksperimentelt til et kar der glochidier oppholdt seg økte intensiteten av sammenklappingen av skallet hos glochidiene fra 15-20 til ca 250 sammentrekninger pr. 100 glochidier pr. minutt (Young & Williams 1984b). Det var mindre reaksjon på fiskeblod enn det var på de andre stimuliene. Sannsynligvis er det fiskeslim, som også finnes på gjeller og finner, som inneholder de aktive stoffene som glochidielarvene reagerer på. Denne effekten er med stor sannsynlighet forbundet med saltinnholdet i fiskevevet (Lefevre & Curtis 1912).

Etter at glochidielarven har festet seg på fiskegjellen initierer dette en vekst i gjelleepitelet hos fisken som gjør at larven blir omgitt av epitelceller på alle kanter og de danner tilslutt en kapsel omkring larven. Denne cystedannelsen tar vanligvis bare 9-12 timer, og det er antatt at larven selv skiller ut et stoff som stimulerer til den raske forandringen og veksten i gjellens epitelceller (Nezlin et al. 1994). En illustrert beskrivelse av cystedannelsen på gjeller hos laks er vist hos Nezlin et al. (1994). Cysten vokser, og når diameteren er 0,5-0,6 mm inneholder den en fullt utviklet ung musling. De unge muslingene forlater da vertsfisken, og tomme cyster kan observeres på gjellene. Disse avtar etterhvert i størrelse, og etter et par dager ligner de små fortykkelser på gjelleoverflaten. Utviklingen av glochidien på gjellene og omdannelsen av de indre organer er studert av Karna & Millemann (1978) for *Margaritifera falcata* på gjellene hos kongelaks, *Oncorhynchus tshawytscha*. Når larven er 0,12 mm skjer det en forandring ved at lukkemuskelen forsvinner, og det dannes hengselledd (ligament) og den endelige kappen. Når larven er 0,21 mm har den utviklet foten, kappehulen og en begynnende tarm er synlig. Når den er > 0,24 mm har den utviklet alle karakteristiske organer typiske for den voksne muslingen. Larven bryter veggen i cysten med sin egen fot og starter et frittlevende liv på elvebunnen.

Det forekommer to ulike populasjonstyper av elvemusling som skiller seg i varigheten av det parasittiske stadiet: (1) Glochidiene gjennomgår fullstendig utvikling i løpet av 7-11 måneder fra august-september til mai-juli året etter (Bauer 1979, Young & Williams 1984a, Hruska 1992, Ziuganov et al. 1994) og (2) Glochidiene gjennomgår utviklingen i løpet av 20-60 dager (Bauer 1979). I Nord-Tyskland, Skottland og Skandinavia er bare type 1 kjent. I Syd-Tyskland er begge typer beskrevet, men type 2 er mest utbredt. Det finnes imidlertid bare en av typene i ett og samme vassdrag. Om det er en fordel å sitte på fisken gjennom vinteren og dermed starte et liv på elvebunnen ved en gjennomsnittlig høyere temperatur er ikke kjent.

Glochidielarver som sitter på gjellene over vinteren viser en svak vekst om høsten etter infeksjon. Veksten stopper imidlertid opp om vinteren, og den største tilveksten skjer om våren/sommeren

i tiden like før larven slipper seg av (**figur 10**, Young & Williams 1984b, Cunjak & McGladdery 1991). Det var en signifikant vekstøkning mellom oktober og desember mens temperaturen avtok fra 6 til 1,5 °C. Det ble ikke påvist vekst gjennom vinteren (vanntemperatur 1,0-2,0 °C fra desember til februar), og veksten begynte først igjen i april da temperaturen steg til 5,0 °C.

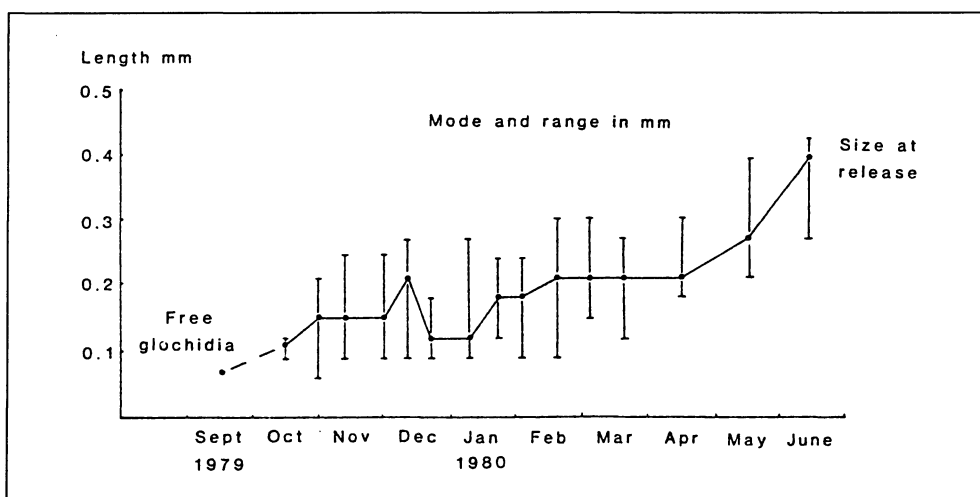
Lengden av det parasittiske stadiet varierer også innen populasjonen ved ulike temperaturbetingelser. På eksperimentelt infisert fisk i akvarier ved 14 °C nådde glochidielarven en størrelse på 0,40 mm i slutten av desember - fire måneder etter infeksjonen (Ziuganov et al. 1994). Glochidier på parr som gikk i vann med 0 °C var bare 0,24 mm på samme tidspunkt. På infisert aure som ble holdt ved konstant høy temperatur (15,5-17,0 °C) gjennomgikk glochidiene metamorfosen etter 84 dager (Hruska 1992). I de naturlige bestandene 800 mo.h. tar imidlertid utviklingen omkring 11 måneder. Det konkluderes med at utviklingen av glochidien kan kontrolleres ved vanntemperaturen fra det øyeblikk den fester seg på fisken.

Glochidielarven kan ikke gjennomgå fullstendig metamorfose på gjellene på hvilken som helst fiskeart. Det er høy grad av artsspesifisitet, selv om larvene er i stand til å feste seg på alle tilgjengelige fiskearter som finnes i vassdragene. I mye av den eldre litteraturen står det derfor at de fleste fiskearter som forekommer i vassdrag med elvemusling kan tjene som vertsarter for glochidielarvene - og det er nevnt arter som ål, *Anguilla anguilla*, ørekyte, *Phoxinus phoxinus*, hvitfinnet ferskvannsulke, *Cottus gobio*, gjedde, *Esox lucius*, abbor, *Perca fluviatilis*, og harr, *Thymallus thymallus* (Harms 1907, Riedl 1928, Boycott 1936, Murphy 1942, Vallin 1942, Wellmann 1938; 1943, Mandahl-Barth 1949, Grundelius 1982). Young & Williams (1984a) fant glochidier på ål om høsten, men disse utviklet seg ikke videre, og var forsvunnet før våren. I forsøk med infeksjon av ørekyte ble det bare funnet glochidier i tidlige stadier på gjellene (Ziuganov et al. 1990). Antall larver avtok gradvis fra første dag, og etter 16 dager ble det ikke lenger funnet glochidier på gjellene. I forsøk med ørekyte gjennomført av Young & Williams (1984b) var alle glochidier forsvunnet allerede etter 48 timer. Nyere litteratur fastslår derfor at larvene er svært spesialiserte parasitter som bare kan utvikle seg på et fåtall fiskearter blant laksefiskene (Awakura 1968, Karna & Millemann 1978, Utermark 1973, Young & Williams 1984b). Elvemuslingen i Europa er svært artsspesifikk, og gjen-

nomfører larveutviklingen bare på laks, *Salmo salar*, og aure, *Salmo trutta*. I Nord-Amerika er i tillegg bekkerøye, *Salvelinus fontinalis* vertsfisk for elvemuslingen. Det er interessant å nevne at bekkerøye innført til Tyskland ikke fungerer vellykket som vertsfisk idet glochidiene har høy dødelighet på denne arten (**figur 11**, Bauer 1987c). Tilsvarende høy dødelighet er det også observert på gjellene til hybrider av aure og bekkerøye selv om aure er den viktigste vertsfisken for elvemusling i Tyskland. Regnbueaure, *Oncorhynchus mykiss*, innført til Europa er fullstendig resistent mot glochidieinfeksjon fra elvemusling i elver i Storbritania (Young & Williams 1984b) og Tyskland (Bauer 1987c). Det er ingen opplysninger i litteraturen som omhandler vår hjemlige røye, *Salvelinus alpinus*, som vertsfisk. Det er imidlertid gjort infiseringsforsøk med røye som viser at glochidiene fester seg (M. Ladegaard pers. komm.). I Øvre og Nedre Tokke i Telemark er det vanlig å finne glochidier på gjellene til røye (F.Lund pers. komm.), men det er ukjent om den utvikler seg videre gjennom vinteren eller faller av i løpet av høsten.

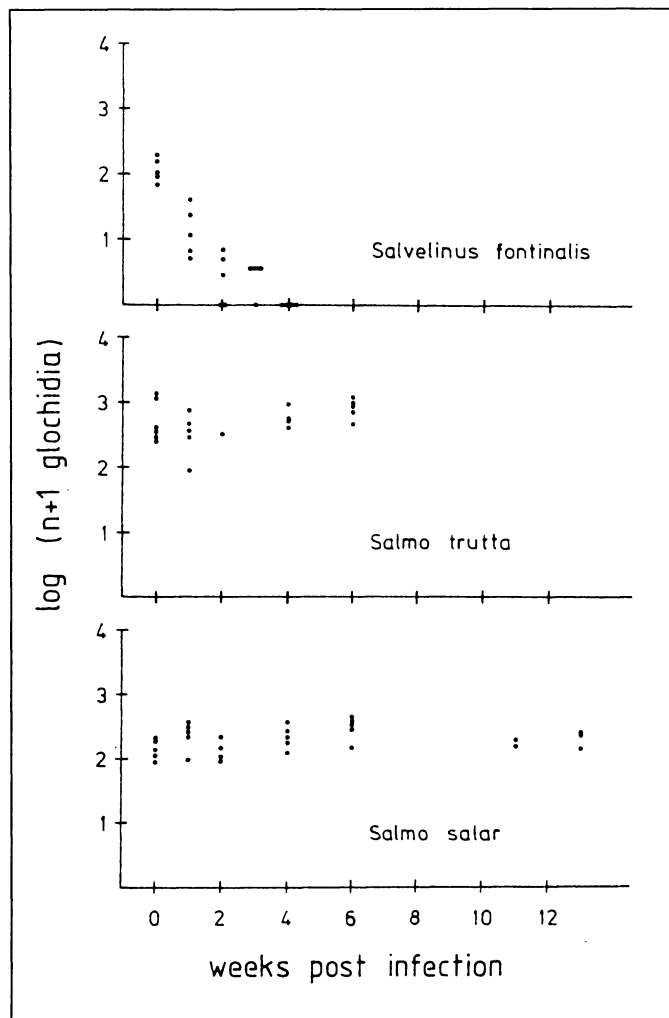
*Margaritifera falcata* på vestkysten av Nord-Amerika har også sine spesifikke fiskearter med kongelaks og rød laks, *O. nerka*, som de viktigste vertsartene (Meyers & Millemann 1977). Men også regnbueaure og *O. clarki* (cutthroat trout), kan fungere som vertsfisk. Atlantisk laks derimot som er introdusert til muslingvassdrag er fullstendig resistent.

Hva er årsaken til at glochidiene utvikler seg normalt på en fiskeart, men ikke fester seg eller faller av etter kort tid på andre arter? Karna & Millemann (1978) betrakter følgende muligheter: (1) ulikheter i gjellenes morfologi, (2) ulikheter i fiskenes respirasjonsintensitet, (3) ulikheter i fiskenes atferd, (4) forskjellig tidspunkt for smoltifisering hos laksefisk, (5) ulik kjemisk sammensetning av gjellevev og blod og (6) forskjeller på grunn av ulik immunrespons hos fisken. I følge forfatterne er det ingen data som støtter de fem første punktene på listen. Isom & Hudson (1984) fant også eksperimentelt at den komponenten i fiskeblod som var nødvendig for glochidielarvenes utvikling var tilstede i blodet hos alle fiskearter som ble testet. Det er derfor antatt av flere (Awakura 1968, Bauer 1987b) at en vellykket utvikling av larven i stor grad er avhengig av immunreaksjonen hos vertsfisken. Etter infeksjon på en uegnet vertsfisk kan det skje at larven ikke kaples inn; cysten dannes ikke, eller at det etter noen dager blir en vekst i vevet omkring glochidielarven (hyperplasi),



**Figur 10**

Vekstkurve for elvemuslingens glochidielarve i det parasittiske stadiet på aure. Fra Young & Williams (1984b). - The growth of glochidia in its parasitic stage on brown trout (*Salmo trutta*). From Young and Williams (1984b).



**Figur 11**

Dødelighet for glochidialarvene i det parasittiske stadiet hos bekkerøye, *Salvelinus fontinalis*, aure, *Salmo trutta*, og laks, *Salmo salar*, fram mot 12 uker etter infeksjon. Fra Bauer (1987c). - Glochidial mortality of infected brook trout (*Salvelinus fontinalis*), brown trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*), up to 12 weeks after infection. From Bauer (1987c).

en reaksjon som gjør at larven faller av. Hos laks og aure observeres ingen slik hyperplasi (Young & Williams 1984b, Nezlin et al. 1994).

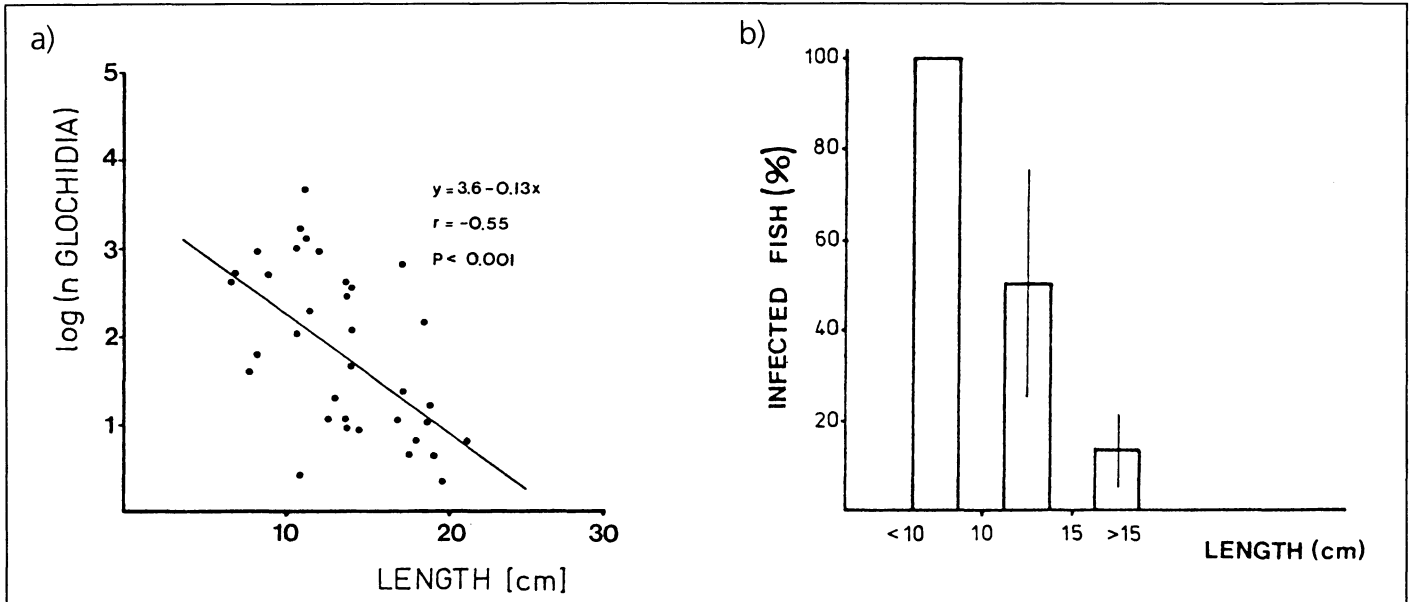
Men selv hos foretrukket vertsfisk vil mange glochidier dø uten å fullføre metamorfosen, og det er store forskjeller mellom ulike individer av samme fiskeart i en populasjon. Bauer & Vogel (1987) beskriver og skiller mellom to perioder da antall glochidier avtar på gjellene hos vertsfisken. Den første perioden tilsvarer den første uken etter infisering da ca 500 glochidier dør på hver fisk uavhengig av den opprinnelige tettheten av larver. Dette er knyttet til vevsreaksjoner som er lik hos all fisk. Den andre perioden med massedød av glochidier skjer 49 dager etter infeksjon. Antall glochidier som forsvinner varierer imidlertid mye fra individ til individ, og hos noen fisk forsvinner alle glochidialarvene. Bauer (1987b) fant at jo lavere dødelighet larvene hadde jo større var de, og konkluderte med at glochidienes vekst ble hemmet hos fisk med sterke immunreaksjoner.

Når unge laks- eller aureunger blir reinfisert er dødeligheten av glochidier vesentlig høyere enn første gang fisken ble infisert (Bauer & Vogel 1987, Ziuganov et al. 1994). På den annen side vil ikke fisk som tidligere er infisert med glochidier fra *Unio crassus* eller andemusling virke inn på utviklingen av glochidier av elvemusling ved en reinfisering (Bauer 1991). Dette viser at fiskens reaksjon er artsspesifikk noe som nettopp er karakteristisk for immunreaksjoner. Blodet hos aure utvikler antistoffer til vannløselige antigener fra glochidialarven 49 dager etter infeksjonen (Bauer & Vogel 1987). Hos laks forekommer slike antistoffer omtrent på samme tid idet Ziuganov et al. (1994) fant at de opptrådte 42 dager etter infeksjon. Hos reinfisert fisk derimot kan antistoffene forekomme allerede etter sju dager (Bauer & Vogel 1987). Det er dette som kan forklare det faktum at muligheten glochidier har til å utvikle seg normalt i stor grad er avhengig av alderen til vertsfisken. Resultatene til Bauer (1987b) er vist i **figur 12** som viser forskjellen i antall glochidier funnet hos ulike årsklasser av aure. Young et al. (1987) fant at eldre fisk kan reinfiseres, og at antall glochidier ved første og andre gangs infeksjon var i samme størrelsesorden. Det var imidlertid et stort antall glochidier som falt av noen dager etter infeksjonen hos de eldste individene. Det ble dessuten benyttet glochidier fra muslinger fra to ulike vassdrag i de to årene, og dette kan ha spilt inn selv om det ikke ble funnet forskjeller på muslingbestandene ved elektroforese-studier.

Young & Williams (1984a) observerte et betydelig tap av glochidier gjennom vinteren på villfisk av aure og beregnet at bare ca 5 % av det opprinnelige antall larver overlevde på fisken og etablerte seg i substratet. Tilsvarende resultat ble også funnet i laboratorieforsøk med både aure og laks (Young & Williams 1984b). De fleste fiskene kastet alle glochidier, og de gjenværende larvene satt konsentrert på et fåtall av fisken. Tilsvarende observasjoner er også gjort av Fustish & Millemann (1978).

Antall glochidier som er funnet på vertsfisken varierer altså med tidspunktet (tidlig eller sent i det parasittiske stadiet). Men antall glochidier varierer også mellom individer av ulik alder og mellom individer som er like gamle. Hos årssyngel av aure (gjennomsnittslengde 87 mm) varierte antall glochidier mellom 637 og 2737 individer dagen etter infeksjon, mens ettårig aure (gjennomsnittslengde 200 mm) hadde 8789-17751 glochidier totalt (Young et al. 1987). Hos de ettårige aurene ble antallet betydelig redusert før 20 dager hadde gått, og høyeste antall glochidier gikk ned til 3673. Bauer (1979) fant store variasjoner i antall glochidier mellom individer og lokaliteter. Aureunger på 50 mm hadde maksimalt 1000 glochidier på gjellene, og dette antallet ble ikke overskredet sannsynligvis på grunn av plassmangel. Cunjak & McGladdery (1991) fant også tilsvarende variasjoner hos aurengjel, og antall glochidier varierte fra noen få til mer enn 1100 individer på en fisk. Omlag 10 % av fisken hadde mer enn 400 glochidier. Fisk med høyest antall glochidier ble imidlertid fanget på lokaliteter med høyest antall muslinger. Tettheten av muslinger korrelerer positivt med antall glochidier på vertsfisken (Bauer 1988).

I det alt vesentligste av litteraturen er det ungfisk av laks og aure som beskrives som foretrukket vertsfisk, og som er undersøkt med hensyn til glochidier. Mange av de undersøkte fiskepopulasjonene omhandler dessuten bare stasjonær aure fra innlandsvassdrag. Elvemuslingen er imidlertid utbredt i mange kystnære



**Figur 12**

a) Mengde glochidielarver på vertsfisk av ulik størrelse. b) Prosentandel av aure i de tre ulike aldersgruppene (<10 cm=0+, 10-15 cm=1+, >15 cm=2+ og eldre) som var infisert med glochidielarver. Fra Bauer (1987b). - a) Glochidial load on hosts of different size. b) Percentage of brown trout (*Salmo trutta*) in the three age categories (<10 cm=0+, 10-15 cm=1+, >15 cm=2+ and older) that are infected with glochidia. From Bauer (1987b).

vassdrag med anadrome fiskebestander, der eldre individer og større fisk også kan være bærere av glochidielarver. Fra USA er det referert regnbueaure med lengde opptil 50 cm som hadde glochidier på gjellene (Murphy 1942). Bekkerøye som gyter i september-desember i østamerikanske vassdrag samles på gyteområdene når elvemuslingen slipper larvene. Smith (1978) antok at dette var en tilpasning som økte muligheten for larvene til å feste seg til en egnet vertsfisk. At muslingen slipper larvene på samme tid som anadrom laksefisk er på gytevandring påpekes også av Nezlin & Ziuganov (1991). De stadfester at en voksen laks kan bære opptil 4000 glochidier uten å ta skade. Spredningsmuligheten som glochidiene får ved å infisere voksen fisk er vesentlig større enn om de fester seg på en yngel eller ettårig ungfisk. Hvorvidt glochidiene rekker å gjennomføre metamorfosen før den voksne gytefisken vandrer ut til sjøen igjen etter gyting er det ingen opplysninger om. Det er heller ikke undersøkt om glochidier som sitter på voksen laksefisk eller utvandrende smolt kan overleve i saltvann over lengre tid. Bruno et al. (1988) fant imidlertid at glochidier eksponert til 33,3 % saltvann i 24 timer overlevde, og antall larver var uendret på lakseparr. Dette vil i så fall være en mulig spredningsmåte til andre vassdrag (jfr. Rost 1952). Ekman (1922) som betrakter utbredelsen av elvemusling i Norge "tingas att antaga att pärlmusslans spridning kan ske även genom fullt salt havsvatten med förmedling av någon av de få insjöfiskar som äro fullt euryhalina".

Lite er kjent om forholdet mellom parasitt og vert under naturlige forhold, og hvilken negativ effekt glochidielarven kan ha på vertsfisken. Murphy (1942) og Meyers & Millemann (1977) rapporterte begge om dødelighet hos eksperimentelt infisert aure, laks, *O. clarki* (cutthroat trout), regnbueaure, søvlaks, *Oncorhynchus kisutch*, og kongelaks. På den annen side fant ikke Young et al. (1987) noen dødelighet eller vekstforandringer hos

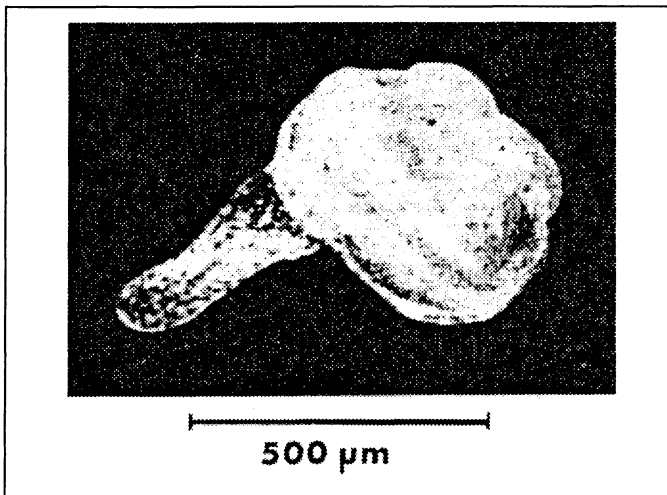
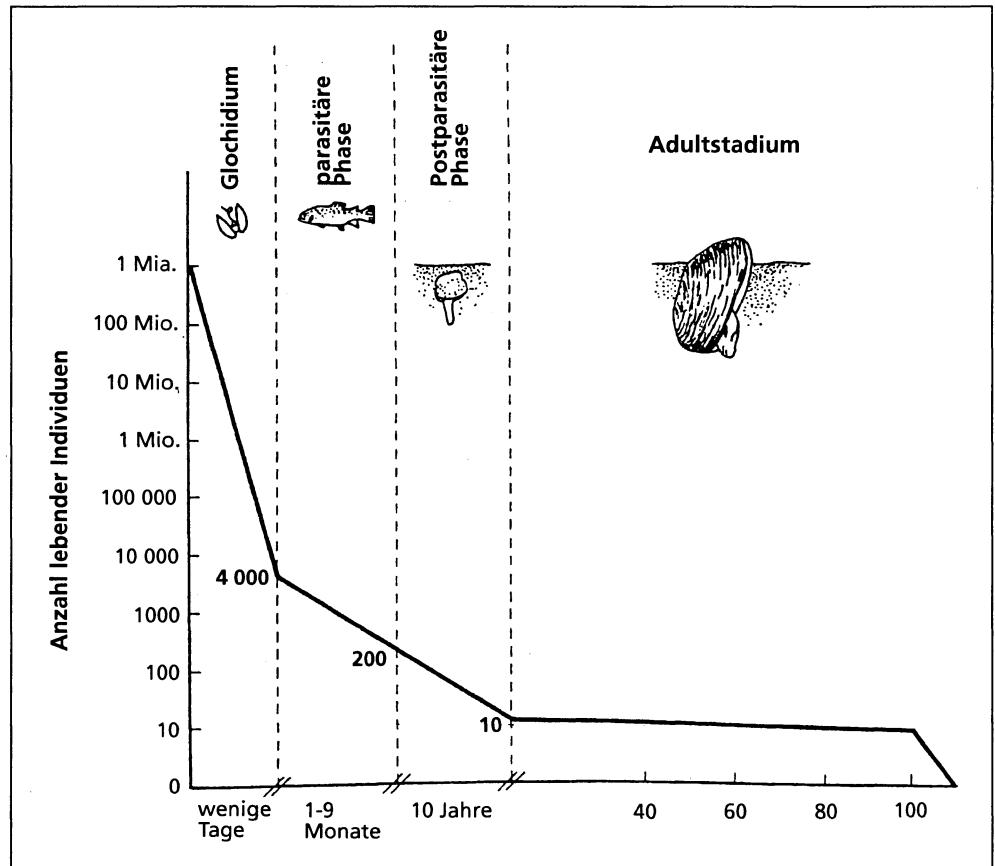
eksperimentelt infisert aure. Antall glochidier på gjellene kan imidlertid påvirke vertsfiskens vekst og tære på energireservene som er nødvendig for at fisken skal overleve gjennom vinteren. Resultatene til Cunjak & McGladdery (1991) antyder at et stort antall glochidier på gjellene bidrar til dårligere kondisjon og nedsett vekst hos laksyngel (0+). Dette kan resultere i økt dødelighet enten direkte eller indirekte ved sekundære infeksjoner. Ved moderate infeksjoner hos laks påviste ikke Bruno et al. (1988) og Bruno (1989) skade eller dødelighet på parr i ferskvann eller på smolt ved utvandring i sjøen, og veksten ble heller ikke hemmet. Det er derimot eksempler på at glochidier fra elvemusling kan skape problemer i settefiskanlegg og oppdrettsanlegg (Murphy 1942, Bruno et al. 1988, Rimstad 1986). I Norge har settefiskanlegg på Østlandet og i Rogaland vært plaget med dødelighet hos en-somrige aureunger som overvintres (Rimstad 1986, B.Hansen pers. komm.). Dødeligheten har begynt senhøstes, og har holdt seg som en forøket dødelighet vinteren igjennom. Eldre aure har ikke vært påvirket i særlig grad. Av andre fiskearter på anlegget (laks, regnbueaure og bekkeroeye) har bare laksen vært påvirket. Dødeligheten hos aure kom når temperaturen falt under 2-3 °C, og tapet av ettårig aure var 25-40 % hver vinter på grunn av glochidiose eller sekundære infeksjoner og respirasjonsproblemer. Hos infisert aure som gikk i noe oppvarmet vann ble det derimot ikke registrert slik dødelighet. Hele problemet lot seg imidlertid løse ved å filtrere inntaksvannet, og dødeligheten sank til normale 4-8 % i løpet av vinteren (Liltved & Hansen 1990). Andre metoder som å behandle fisken i f.eks. formalin, saltvann, kobbersulfatopløsning eller heving av temperaturen har vist seg å ikke ha noen effekt (Murphy 1942, Bruno et al. 1988). Konsentrasjoner som var høye nok til å ta livet av fisken hadde ingen effekt på glochidielarvene.

#### 4.2.4 Juvenil-stadiet (0-5 år)

Lite er kjent om hva som egentlig skjer med muslingen etter at den har forlatt fisken, og mye av det som er skrevet bygger på antagelser. Det er imidlertid en svært kritisk fase med høy dødelighet, og Young & Williams (1984a) estimerte at 95 % av muslingene døde i de første 5-8 årene (3-4 cm), og Jungbluth & Utermark (1981) antyder > 90 % dødelighet fram til dyrene er 20 mm (**figur 13**).

Når den ferdigutviklede glochidielarven slipper seg av vertsfisken har den ca 0,45 mm store skall, og veier 25 mg (**figur 14**, Wächtler 1986). Foten er velutviklet, og muslingen kan bevege seg i gjennomsnitt 5-10 cm pr. time. Når elvemuslingen er blitt 4-5 mm kan de finnes tilfeldig i rote-/sparkeprøver (Sandaas 1995), men det blir bare unntaksvis funnet muslinger som er mindre enn 10-12 mm (4-5 år) på elvebunnen. De yngste individene lever nemlig nedgravd i substratet de første leveårene (Bauer 1989, Wächtler et al. 1987). Jungbluth (1982) mener det

**Figur 13**  
Overlevelseskurve for ulike utviklingsstadier hos elvemusling. Fra Bauer (1989) - Survival at different life stages in pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*). From Bauer (1989).



**Figur 14**  
Ung elvemusling etter at den har forlatt vertsfisken. Foten er utstret. Fra Wächtler (1986). - Young pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) after it has left its fish host. The foot is extended. From Wächtler (1986).

kan være sannsynlig at muslingen kan oppholde seg i substratet helt ned mot 50 cm dyp. Slike midlertidige opphold er påvist for *Unio tumidus* og *U. pictorum* i boreprøver fra 35 cm dyp (Statzner 1979 i Wächtler 1986). De unge muslingene er derfor avhengig av god vanngjennomstrømning i mellomrommene mellom stein- og gruspartiklene i denne perioden. De unge muslingene kan bare overleve i sedimenter med lavt innhold av organisk materiale (Bauer 1988), og de påvirkes negativt ved nedslamming av substratet. Partikler som transporteres av vannstrømmen vil fylle opp hulrom i grusen og mellom steiner, og således redusere tilgjengelige mikrohabitat.

Det foreligger få opplysninger om hva forventet veksthastighet kan være de første årene ute i naturen. Utermark (pers. komm. i Wächtler 1986) kunne følge unge muslinger i tre år under kontrollerte forhold, og målte følgende tilvekst: juli 1982 0,5 mm, 1983 0,8 mm, 1984 1,8 mm og 1985 2,1 mm. Den lave tilveksten kan skyldes dårlige betingelser hvor bl.a. næringsmangel kan virke inn på resultatet. Vallin (1942) refererer akvarieforsøk der de små muslingene fortsatt var < 1 mm etter 6-7 uker etter at de hadde forlatt vertsfisken. I andre kontrollerte vekstforsøk

fant Buddensiek (1995) at muslingene i gjennomsnitt var henholdsvis 0,57-0,73, 0,84-2,45 og 1,73-4,02 mm etter første, andre og tredje vekstsesong på fire ulike lokaliteter. Dødeligheten var høyest i løpet av de første månedene (juni-desember). Veksten var begrenset til den varme delen av året, og avtok til nær null fra oktober til mars. Overlevelsen første vinteren var avhengig av størrelsen; alle individer < 0,7 mm døde, og bare individer > 0,9 mm hadde en 50 % sjans til å nå sin andre vekstsesong. Temperaturen var den faktoren som spilte størst rolle både med hensyn til vekst og overlevelse. Buddensiek (1995) viser også at gjennomsnittlig lengde etter første til fjerde leveår var henholdsvis 1,1, 2,8, 5,3 og 8,8 mm i Skottland.

Ifølge observasjoner av Ziuganov et al. (1994) finnes de noe større muslingene (0,5-3 cm) på de samme lokalitetene som de voksne individene.

## 4.2.5 Bunnlevende musling (> 5 år)

### 4.2.5.1 Kjønnsmodning

Kjønnsmodningen avhenger ifølge Young & Williams (1984a) mer av alder enn av størrelse, og de fant at elvemuslingen ble kjønnsmoden i 12-13-årsalder når den var 65-77 mm. Det oppgis imidlertid vidt forskjellig alder i litteraturen for når elvemuslingen blir kjønnsmoden, slik at påstanden til Young & Williams (1984a) synes tvilsom. I New England, USA inntreffer kjønnsmodningen ved 7-9 årsalder og 40-60 mm (Smith 1979b). Ekman (1905) sier at kjønnsmodningen "tycker inträffa vid 8-9 cm längd eller vid en ålder af omkring 20 år". Bauer (1987a) oppgir også at elvemuslingen blir kjønnsmoden når den er 20 år, men tilføyer at de unge årsklassene sjelden er representert i de undersøkte bestandene. Hannene blir kjønnsmodne 1-2 år før hunnene (Smith 1979b).

For *Margaritifera laevis* fant Awakura (1968) kjønnsmodne individer ned mot 54 mm, og Murphy (1942) stadfester at det ikke ble funnet kjønnsmodne individer mindre enn 32 mm hos *Margaritifera falcata*.

### 4.2.5.2 Alder og vekst

Maksimum størrelse og alder er viktige populasjonsparametere, og er knyttet til bestandenes produktivitet. Etter oppnådd kjønnsmodning formerer elvemuslingen seg resten av livet, og høy levealder gir et stort antall generasjoner. Både maksimum levealder og maksimum størrelse varierer mye mellom ulike populasjoner. Ifølge Bauer (1992) er denne variasjonen normalt 30-132 år for levealder og 80-145 mm for lengde. Største individ fra Nord-Amerika som er kjent hadde lengde 152 mm og høyde 67 mm (Ortmann 1919). Fra Europa er det kjent eksemplarer fra Sverige med lengde 154 mm og høyde 63 mm (Brander 1956), fra Irland refererer Ellis (1978) et individ på 159 mm, fra Portugal oppgir Rolán Mosquera et al. (1990) 160 mm, og fra Russland (Karelia) er det funnet individer opp til 162 mm (Ziuganov et al. 1994). Haas (1941) gir ingen opplysninger om elvemusling, men refererer en asiatisk art, *Margaritifera dahurica*, som kan bli opp til 177 mm i lengde og 69 mm i høyde. I Norge er det funnet el-

vemuslinger med lengde 158 mm og høyde 66 mm (Larsen, upubl. materiale).

I følge Comfort (1957) og Hutchinson (1979) oppnår elvemuslingen den høyeste kjente levealder av alle kjente invertebrater. De eldste elvemuslingene som er aldersbestemt med stor grad av sikkerhet var 156 år (Pärlälven (Nord-Sverige), Mutvei & Dunca 1995), men det er antatt at de maksimalt kan bli enda eldre (nær 200 år). Muslinger med like høy alder finner man også på Kola-halvøya i Nord-Russland. Ziuganov et al. (1994) beregnet den teoretisk høyeste alder for elvemusling til 167 år (Bertalanffy ligning). I Syd-Sverige er elvemuslingens årlige tilvekst noe høyere og levealderen kortere (110-120 år). Maksimal levealder er forskjellig i ulike deler av utbredelsesområdet, og avtar normalt sydover. I Mellom-Europa oppnår elvemuslingen bare 50-70 år, og i den sydlige delen av utbredelsesområdet i nordlige Spania er tilveksten høy, men levealderen lav; bare ca 30 år. Denne forskjellen i levealder skyldes stoffomsetningen som er betydelig høyere i sør med varmere klima enn i nord (Bauer 1992).

Muslingenes alder kan bestemmes ved telling av antall vintersoner 1) direkte på skallets utside (Ekman 1905), 2) i snitt av skallet preparert for lysmikroskopiske studier (bl.a. Mutvei & Duncan 1995) eller 3) i snitt av skallets hengelledd (ligamentlameller) (Wellmann 1938, Hendelberg 1960). Aldersfordelinger for ulike elvemuslingpopulasjoner er vist hos bl.a. Bauer (1983; 1986; 1988), Bauer & Eicke (1986), Bischoff et al. (1986), Hruska (1992) og Moog et al. (1993). Det er spesielt de unge aldersgruppene som mangler, og et karakteristisk trekk er høy gjennomsnittsalder og generell "forgubbing" i et flertall av bestandene.

En nøyaktig aldersbestemmelse er imidlertid tidkrevende og vanskelig, og ligamentmetoden forutsetter at et tilstrekkelig antall unge individer er tilstede for måltaking. En indirekte metode som beskriver bestandenes alderssammensetning vil være en presentasjon av lengdefordelingen (Jungbluth & Lehmann 1976, Sackl 1989). Denne kan betraktes som et relativt mål på aldersfordelingen selv om forholdet mellom alder og lengde varierer mellom ulike lokaliteter, og blir usikkert hos større muslinger. **Figur 15** viser eksempler på to lengdefordelinger som tydelig viser ulik aldersstruktur. Lengdefordelingene gir en beskrivelse av andelen småmuslinger (< 5 cm), og gir derved også en god beskrivelse av rekrutteringen (f.eks. Henrikson 1991, Söderberg 1995, Ledje 1996b, Sandaas & Enerud 1996c, Henrikson et al. 1997). Gjennom gjentatte studier av lengdefordelingen i en bestand kan den også si noe om utviklingen i bestanden over tid.

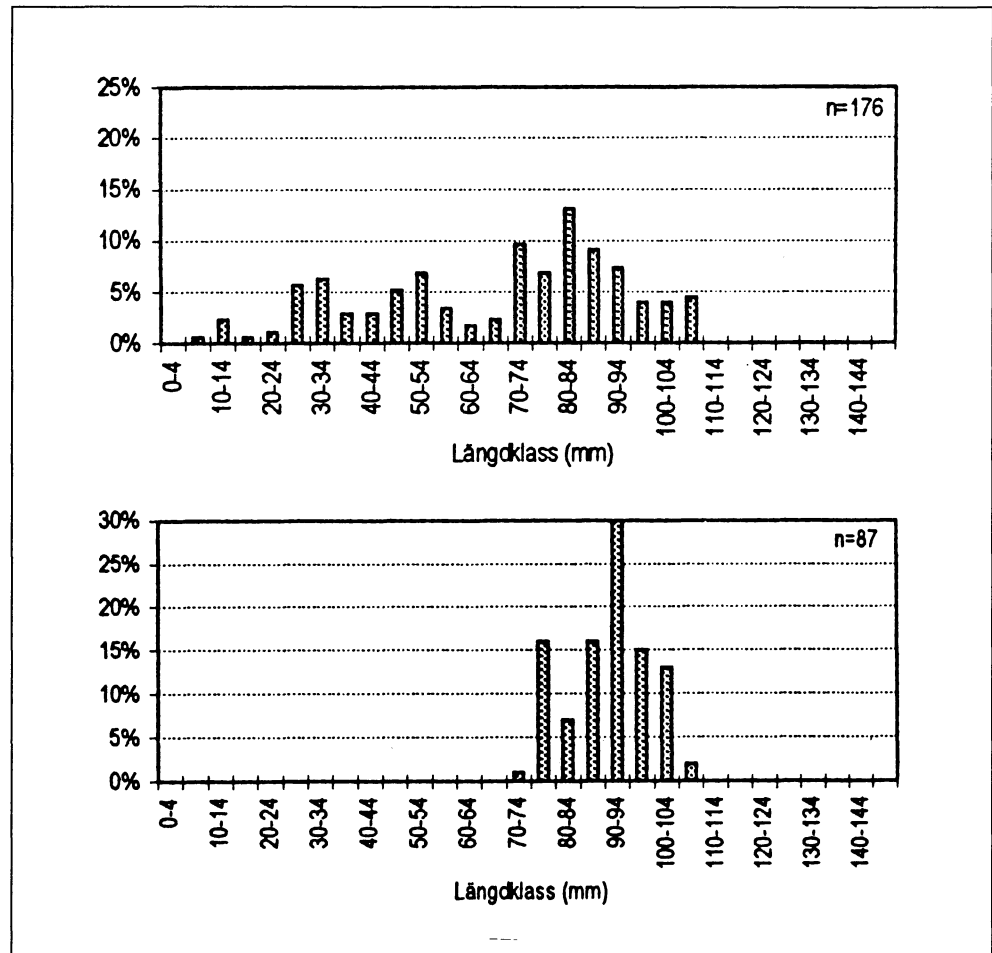
Veksthastigheten hos elvemusling varierer betydelig mellom ulike lokaliteter og alder (Altnöder 1926). Mange miljøfaktorer virker inn på veksthastigheten, og generelt nevnes vanntemperatur, vannkvalitet, næringstilgang, substrat, vannhastighet, lys, dyp og populasjonstetthet (bl.a. Seed 1980).

Vekstkurven hos de store muslingene er karakterisert ved en begynnende eksponensiell fase som følges av en gradvis avtagende vekst ettersom dyrene eldes (**figur 16**). Veksthastigheten er derfor normalt størst hos de yngste muslingene, og fram til 20-årsalder kan årlig tilvekst være opptil 11 mm, men når dyrene er 45-50 år er tilveksten redusert til 2 mm (Geiler 1976). Ved tilbakebe-

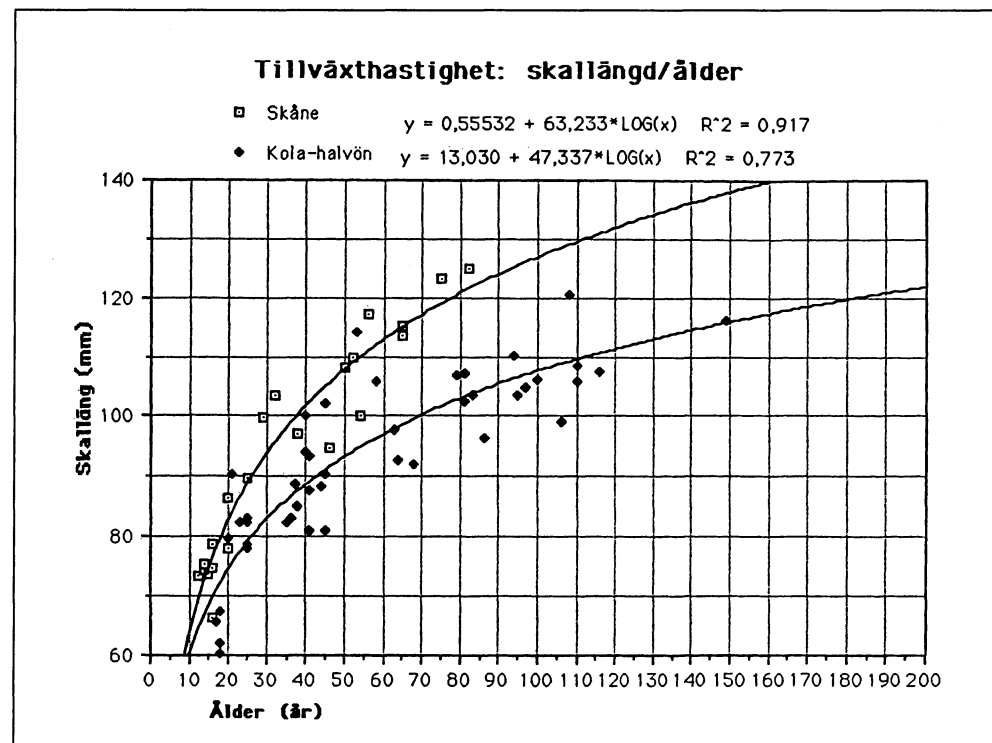
regning av lengde fant Ekman (1905) og Larsen et al. (1995) en årlig tilvekst på mellom 3 og 7 mm fra 5- til 20-årsalder. Rubbel (1913) viser at veksten avtar i gjennomsnitt fra 1,2 mm pr. år for 60-70 mm lange skjell til 0,2 mm pr. år for skjell som er > 100 mm. Største årlige tilvekst var 2,7 mm. Nagel (1991) fant en

gjennomsnittlig tilvekst (lengde) på 0,4-1,6 mm pr. år. Den avtagende tilvekst som inntreffer ved 15-20 årsalder kan settes i sammenheng med kjønnsmodningen - en større del av energien benyttes til produksjon av glochidier (Tudorancea 1972). Beskrivelser av forholdet lengde/alder hos elvemusling finnes hos bl.a.

**Figur 15**  
Lengdefordeling i to ekstreme elvemuslingpopulasjoner. n=antall lengdemålte individer. Fra Henrikson et al. (1997). - Length distribution in two extreme populations of pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*). n=number of measured individuals. From Henrikson et al. (1997).



**Figur 16**  
En sammenligning av tilveksthastighet uttrykt ved skallengde og alder fra Skåne (Sverige) og Kola-halvøya (Russland). Fra Mutvei & Dunca (1995). - Comparison of growth in pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) expressed as shell length and age from Skåne (Sweden) and Kola (Russia). From Mutvei and Dunca (1995).





Wellmann (1938), Hendelberg (1960), Björk (1962), Stober (1972), Geiler (1976), Jungbluth & Lehmann (1976) og Mutvei & Dunca (1995).

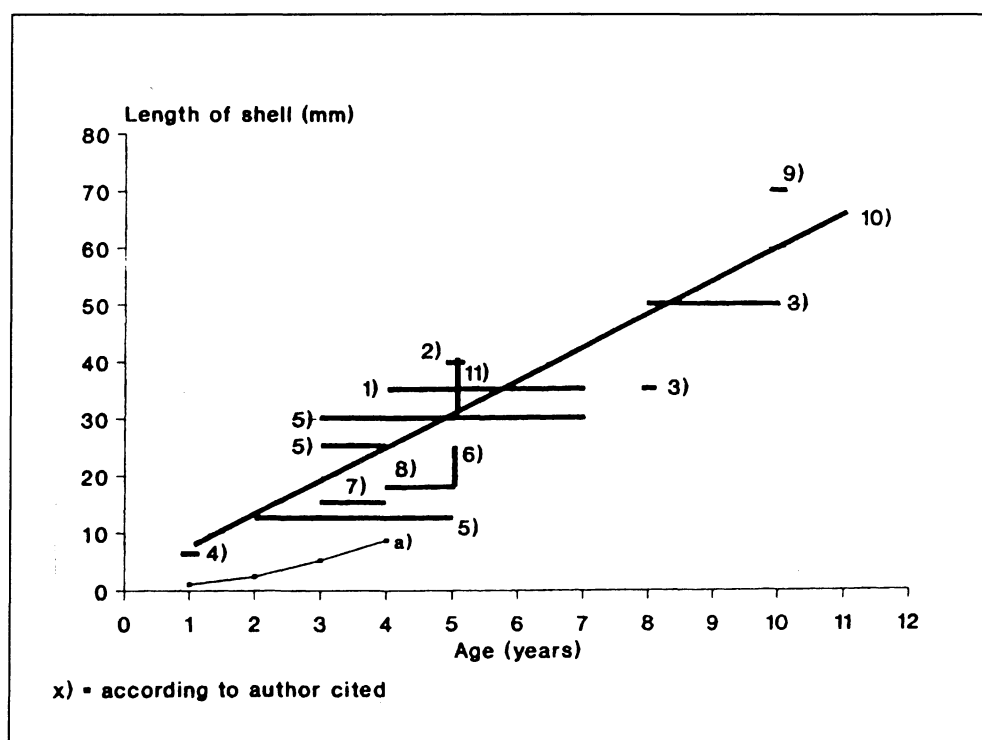
Publiserte vekstkurver fra ulike elvemuslingpopulasjoner overestimerer imidlertid veksten i de første leveårene (Buddensiek 1995) (figur 17). Vekstkurvene baserer seg normalt på tilbakeberegning, og ettersom skallet eroderer ved umbo vil de tidligst avsatte vintersoneene forsvinne. Vekstforløpet i de første leveårene estimeres ved antagelsen om lineær vekst, og sannsynliggjør på den måten antall vintersoner i den eroderte delen av skallet. Sannsynligvis er veksthastigheten de første årene nede i substratet lavere enn den senere blir når muslingen etablerer seg på overflaten.

Vektbestemmelse av muslinger medfører ofte metodiske problemer, og opplysninger om vekt kan være vanskelige å sammenligne. Det er ikke alltid klart om oppgitt vekt er våtvekt eller tørrvekt, om det omfatter de organiske delene eller bare skallene, og om våtvekten også inkluderer det vannet som finnes i kappehulen. Det finnes generelt lite opplysninger i litteraturen om vekt og vektøkning, og det vanligste er beskrivelser av forholdet vekt/alder (Altnöder 1926, Wellmann 1938, Hendelberg 1960, Björk 1962, Stober 1972, Grundelius 1987, Ziuganov et al. 1994) eller vekt/lengde (Grundelius 1987, Larsen et al. 1995). Mens lengdevæksten avtar med økende alder skjer vektøkningen omtrent jevnt gjennom hele livet. Wellmann (1938), Boettger (1954) og Hendelberg (1960) fant en gjennomsnittlig vektøkning i skallet på ca 1,2 g pr. år. Grundelius (1987) fant en årlig vektøkning hos 10-20 år gamle individer som varierte fra 0,16 til 1,33 g avhengig av kalsiuminnhold, lokalitet og år. Maksimal vekt av tomme skall er oppgitt til 232 g av Geiler (1976), som fant en gjennomsnittsvekt på 102 g i sine undersøkelser i Vogtland (Tyskland). Rudau (1961) på sin side oppgir høyeste målte skallvekt til 148 g. I Norge er det funnet skall som veide

opptil 189 g (Larsen unpubl. materiale). Den store variasjonen mellom individer og populasjoner gjør at et individ med liten tilvekst kan være dobbelt så gammel som et individ med hurtigere vekst, men med samme vekt eller lengde.

Høye temperaturer om sommeren har en positiv korrelasjon med skallets årstilvekst (Carell et al. 1995). Dette forholdet går fram av figur 16 som sammenligner alder og skallengde hos elvemusling fra Skåne (Sverige) og Kola-halvøya (Russland). Bauer (1992) fant også en negativ korrelasjon mellom veksthastighet og økende breddegrad slik at veksten avtok nordover i Europa mens maksimum alder og størrelse økte på grunn av avtagende middeltemperatur. Det er også funnet at veksthastigheten varierer med kalkinnholdet, og elvemuslingen har størst veksthastighet når innholdet av kalsium er 6-78 mg/l (Alimov 1974). Hos andre ferskvannsmuslinger er verdiene høyere (fra 20 til 100 mg/l avhengig av art). Vannets oksygeninnhold kan også være begrensende for veksthastigheten. Muslinger er funnet i vann med oksygeninnhold mellom 4,5 og 14 mg O<sub>2</sub>/l. Veksten er imidlertid best når oksygeninnholdet er 5,5-8,5 mg O<sub>2</sub>/l, og avtar når verdiene øker (Zhadin 1939 i Ziuganov et al. 1994).

Variasjon i skallform er beskrevet av flere forfattere (bl.a. Bloomer 1927, Nowak 1931, Steusloff 1939, Dyk 1944, Björk 1962, Baer 1976), og påvirkninger av ytre miljøfaktorer på skallform og veksthastighet er diskutert av bl.a. Altnöder (1926), Wellmann (1938) og Hendelberg (1960). Følgende parametere og forholdet mellom dem er vanlige for å beskrive vekst og skallform hos muslinger: Total lengde (L), høyde av skallet ved umbo (UH), maksimum høyde mellom dorsal og ventral skallkant (H), tykkelse (T) og avstanden fra fremre del av skallet til umbo (A). Veksthastigheten for H og A er lavere enn for L. Som et resultat av dette blir skallet mer avlangt med alderen på grunn av størst relativ vekst i bakre del (Ziuganov et al. 1994). Fångstam (1994) undersøkte formfaktoren LT (lengde dividert med tykkelse) og

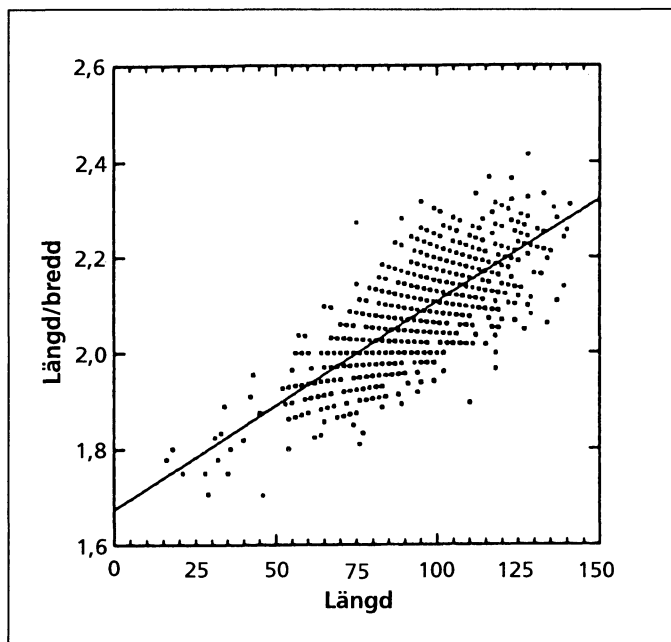


**Figur 17**

Vekst hos unge elvemuslinger fra Skottland (a) sammenlignet med andre publiserte vekstdata. Fra Buddensiek (1995). - 1) Altnöder 1926, 2) Boettger 1954, 3) Dyk & Dykova 1974, 4) Ekman 1905, 5) Grundelius 1987, 6) Jackson 1925, 7) Jungbluth et al. 1985, 8) Jungbluth 1986, 9) Valovirta 1977, 10) Wellmann 1938, 11) Young & Williams 1984a. - Growth of juvenile freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) from Scotland (a) compared to growth data reported by several other authors. From Buddensiek (1995). 1) Altnöder 1926, 2) Boettger 1954, 3) Dyk and Dykova 1974, 4) Ekman 1905, 5) Grundelius 1987, 6) Jackson 1925, 7) Jungbluth et al. 1985, 8) Jungbluth 1986, 9) Valovirta 1977, 10) Wellmann 1938, 11) Young and Williams 1984a.

fant at elvemuslingens skallform endret seg med lengden av muslingen; slik at store muslinger var mer langstrakte enn små muslinger (**figur 18**). På tilsvarende måte øker formfaktoren L/H med alder, og formfaktoren H/T avtar med alder. Flere eksempler på sammenhengen mellom ulike parametere og formfaktorer finnes hos Tetens (1932), Wellmann (1938), Hendelberg (1960) og Ziuganov et al.(1994).

Stor intraspesifikk variasjon i skallform kan ha klare fordeler når det gjelder å tilpasse seg nye omgivelser (Eagar 1977). De unge

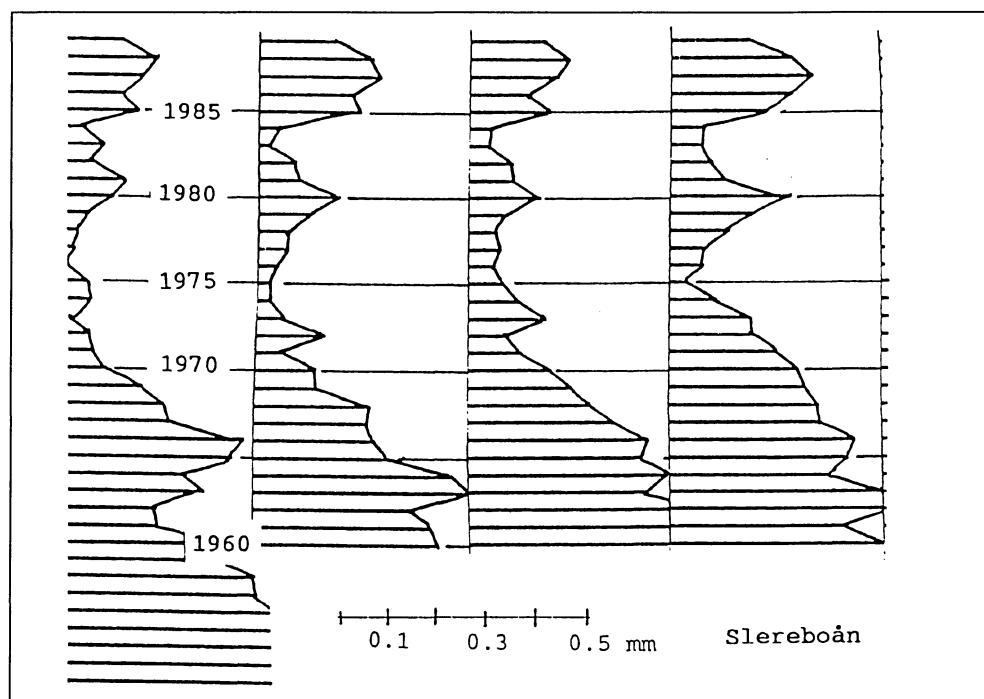


**Figur 18**  
Sammenhengen mellom elvemuslingens form (lengde/tykkelse) og lengde. Fra Fångstam (1994). - Co-variation between pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) shape (length/height) and length. From Fångstam (1994).

muslingene må i mange tilfeller tilpasse seg et annet habitat enn foreldrenes på grunn av spredningen som skjer av glochidielarvene mens de er festet til vertsfisken. På hvilken måte skallform reflekterer miljøforholdene er ikke klarlagt, men Altnöder (1926) fant en sammenheng mellom skallform og vannhastighet. Disse observasjonene, og eksperimenter og biometriske undersøkelser utført av Eagar (1977) slår fast at vannhastigheten virker selektivt slik at de tyngste typene overlever i større vannhastigheter. I områder med lavere turbulens som ikke "løfter" dyrene ut av substratet på samme måten er muslingene mer ovale og lettere i vekt. Tidligere ga slike formvariasjoner opphav til formell taksonomisk status, og mange underarter ble beskrevet. Linné benyttet "margaritifera" på den nyreformede skallformen, mens Lamarck senere benyttet navnet "elongata" på skalltyper uten buet ventralside. Skallform varierer også med alder, og f.eks. Clarke & Berg (1959) beskriver individer med ikke-buet og buet skall som henholdsvis unge og gamle individer.

Muslinger har generelt vist seg velegnet til vekststudier da vekstforløpet kan observeres direkte i form av tilvekstsoner på utsiden av skallet eller i mikroskopiske snitt. Det opptrer lyse, brede soner atskilt av mørke, smale soner som dannes når veksten midlertidig stopper opp eller avtar; normalt om vinteren i tempererte og kalde områder. Ved å måle sonenes bredde får man opplysninger om tilvekstmiljøet har vært godt eller dårlig. Ofte opptrer i tillegg et varierende antall mørke linjer innenfor sommeren, og disse markerer sannsynligvis kortvarige opphold i tilveksten. Slike opphold kan være forårsaket av reproduksjonsperioden, for høy eller lav vanntemperatur, næringsmangel, forstyrrelser i miljøet, tilstedeværelse av miljøgifter, forsuringsepisoder o.l. Undersøkelser av populasjoner i Sverige har vist at forsuring på den ene siden og effekten av kalking på den annen side tydelig kan leses i skalltilveksten og i frekvensen av vekstforstyrrelser (bl.a. Mutvei 1989, Mutvei & Dunca 1995, Carell et al. 1995) (**figur 19**). Tilvekststudier gjenspeiler således ikke bare graden av miljøpåvirkning, men også effektene av miljøforbedrende tiltak. Ved å studere muslinger i museumssamlinger har man i Sverige kun-

**Figur 19**  
Tilvekstkurver fra fire elvemuslinger fra Slereboån i Älvsborg län. Sommerens bredde er vist på horizontalaksen. Tilveksten varierer mellom ulike år, men avtok kraftig i løpet av 1970-tallet pga. forsuring for å øke markert igjen etter kalking fra 1984. Fra Mutvei et al. (1990). - Growth curves for four pearl mussels (*Margaritifera margaritifera*) from Slereboån in Älvsborg län (Sweden). The summer zone is shown on the horizontal axis. From Mutvei et al. (1990).



net studere tilveksten hos elvemusling fra enkelte lokaliteter helt tilbake til 1700-tallet (Mutvei 1989).

#### 4.2.5.3 Kjønnforskjeller

Det er ingen ytre kjennetegn som direkte skiller hanner fra hunner hos elvemusling, og det er også hos andre muslinger vanskelig og usikkert å skille kjønnene på ytre karakterer. Seksuell dimorfisme hos *Anodonta* kan ifølge Heard (1975) bare bestemmes utfra målinger og statistiske tester. Ved forskjell i levealder mellom kjønnene favoriseres hunnene. Hunnene blir eldre og større enn hannene (Comfort 1957, Burla 1970). Haukioja & Hakala (1978) viser at hunnene hos andemusling er signifikant lengre enn hannene fra treårsalder, og Larsen (1986) finner tilsvarende fra fireårsalder. Det er likeledes påvist kjønnforskjeller i tykkelsesvekst og høyde. Generelt er hunnene større enn hannene i alle dimensjoner fra fire-femårsalder. Dette gir seg også utslag i tyngre skall. Det er spesielt det at hunnene er mer oppsvulmet enn hannene som er påpekt av flere forfattere (Odhner 1929, Tevesz & Carter 1980). Dette er også nevnt av Haas (1908) for en elvemuslingpopulasjon i Steinach (Odenwald, Tyskland). Hunnene skilte seg fra hannene ved mindre høyde og mer velvede skall (tykkere). Dessuten var ventralsiden sterkere inntrykt på midten slik at omrisset ble sterkere nyreformet enn hos hannene. Liknende beskrivelser om kjønnforskjeller hos elvemusling er ikke funnet andre steder, og det gis generelt en oppfatning av at kjønnene er like. Hvordan forholdet mellom lengde/vekt er hos henholdsvis hanner og hunner er ikke undersøkt.

### 4.3 Tetthet og populasjonsstørrelse

Tettheten av elvemusling varierer betydelig mellom tilsynelatende like områder innen et vassdrag (Young & Williams 1984a). I eldre litteratur finnes det beskrivelser av lokaliteter der muslingene sitter tett i tett, og i enkelte tilfeller også i flere "lag". Israel (1913) skildrer hvordan elvebunnen over lange strekninger var "brolagt" med muslinger. Malmer (1742) gir en virkelig beskrivelse av hvordan muslingene kunne stå: "I de strømme, hvor bunden er fin og fast sand, findes musslerne mest at staa 3 lag på hinanden, med 2 tommer tykt lag sand imellom hvert lag, men paa grov sand- og gruus-bund ikkun et lag." Slike forekomster finnes neppe i dag, men lokalt eller på enkelte avgrensede lokaliteter er det fortsatt meddelt tettheter på 300-600 individer pr. m<sup>2</sup> (Fångstam 1986, Wangen 1993, Sandaas & Enerud 1996c). Mer vanlig er det imidlertid å finne gjennomsnittlig tetthet på < 10 individer pr. m<sup>2</sup> (se f.eks. Henrikson 1991, Johansson 1991, Larsen et al. 1995, Larsen 1997). Oppgitte tettheter er imidlertid sjelden sammenlignbare fordi metoden som ligger til grunn for estimatene er vidt forskjellig. Enkelte beregninger er basert på enkeltruter i områder med tette bestander, andre er et gjennomsnitt av et mindre antall prøveruter, mens de mest nøyaktige er gjennomsnitt av et større antall transekter eller arealer som dekker en større variasjon i substrat. I en svensk undersøkelse av mer enn 50 populasjoner varierte gjennomsnittlig tetthet på de ulike lokalitetene mellom 0,2 og 33,7 muslinger pr. m<sup>2</sup> (Henrikson et al. 1997). Gjennomsnittlig tetthet for alle lokalitetene var 5,2 muslinger pr. m<sup>2</sup>. De fleste bestandene hadde imidlertid en tetthet på < 2 muslinger pr. m<sup>2</sup>.

Populasjonsstørrelsen kan variere fra noen få individer til bestander på flere hundre tusen individer og opptil 1-2 millioner individer (Henrikson 1991, Wangen 1993, Henrikson et al. 1997). I en svensk undersøkelse av mer enn 50 populasjoner varierte antall individer mellom 410 og 290 000 muslinger (Henrikson et al. 1997). Gjennomsnittlig populasjonsstørrelse var 66 000 muslinger. De fleste populasjonene besto av 10 000-50 000 individer. De største kjente populasjonene av elvemusling i våre dager finnes på Kolahalvøya i Russland. I elva Varzuga med sideelver finnes elvemusling i nær 220 km av vassdraget med gjennomsnittlige tettheter mellom 5 og 80 individer pr. m<sup>2</sup>. Den totale populasjonsstørrelsen er beregnet til nærmere 140 millioner individer (Ziuganov et al. 1994). Til sammenligning kan det nevnes at hele populasjonen i Finland er estimert til 1,5 millioner individer (Valovirta 1990; 1995).

### 4.4 Ernæring

Gjennom vannet som muslingene pumper gjennom kappehulen og over gjellene opptar dyrene oksygen, men også næringspartikler filtreres fra vannet. Planktonmateriale, celler fra høyere planter, pollen og ekstremiteter fra insektlarver har blitt funnet i magene (Ziuganov et al. 1994). Diatomeer (Bacillariophyta) hovedsakelig Pennatophytae, euglenoide alger (familien Euglenaceae), mikroskopiske grønnalger, noen protozoer, og mer sjeldent blågrønnalger finnes oftest i næringen (Nowak 1931). Wellmann (1938) støtter i hovedsak dette, og anfører at plantedetritus utgjør hovedbestanddelen i næringen, og at dyredetritus nær sagt ikke forekommer.

Generelt har de store muslingene lav produksjonseffektivitet. Halvparten av energiinnholdet i de partiklene som suges inn blir støtt ut igjen som pseudofeces. Av den assimilerte energien går 92 % til respirasjon og bare 8 % til produksjon (se J.Økland & K.A.Økland 1996b).

### 4.5 Vannrensere

Arter av ulike ferskvannsmuslinger kan utgjøre mer enn 90 % av biomassen av de bentiske invertebratene i enkelte innsjøer og elver (J.Økland 1963, Mann 1964, Larsen 1986). Hos *Anodonta* passerer mer enn 1,5 liter vann gjennom gjellene i løpet av en time (Ellis 1978). Muslingen kan øke vanngjennomstrømningen ved å åpne og lukke skallene, og Kryger & Riisgård (1988) fant at *Anodonta* filtrerte 2,6-2,9 liter vann pr. time mens *Unio pictorum* kunne filtrere 3,2-4,6 liter pr. time. Ziuganov et al. (1994) oppgir at en elvemusling kan filtrere 50 liter vann hvert døgn (2,1 liter pr. time). Dyr som filtrerer næring fra vann som strømmer gjennom kappehulen og over gjellene assimilerer den organiske delen og skiller ut den uorganiske komponenten som synker til bunns som pseudofeces. På denne måten kan muslinger rense 92-100 % av de oppløste stoffene i vannet (Alimov 1981).

På grunn av den høye kapasiteten de har til å filtrere vann er de svært nyttige i den naturlige vannrensingen (DeBruin & Davids 1970, Lewandowski & Stanckowska 1975). I Genesaret-sjøen finnes *Unio terminalis* i tettheter på 2-16 individer pr. m<sup>2</sup> (Ostrovsky et al. 1993 i J.Økland & K.A.Økland 1996b).

Beregninger viste at et gjennomsnittsendivid årlig kunne filtrere 2 m<sup>3</sup> vann. Dette tilsvarte at vannvolumet over de bunnområder der muslingene lever kan bli filtrert 0,6-5,0 ganger i året. I elva Varzuga på Kola-halvøya filtrerer elvemuslingen i år med normal vannføring daglig ca 30 % av elvas vannvolum, og i år med liten vannføring 90 % (Ziuganov et al. 1994). Muslinger som levde i elva Meuse (Belgia) filtrerte mer enn 300 liter vann i sekundet (Libois & Hallet-Libois 1987). Dette tilsvarte bare en liten del av vannføringen, men de filtrerte likevel en vannmengde som tilsvarte kapasiteten til et renseanlegg for > 150 000 personekvivalenter. Vannet som renses av muslingene har dessuten en bedre vannkvalitet, og er derfor å foretrekke. Den vannrensende effekt som muslingene utøver er av stor betydning for økosystemet som helhet. Ziuganov et al. (1988; 1994) mener at elvemuslingen bedrer vannkvaliteten slik at overlevelsen til fiskeyngelen øker, og er med på å opprettholde en stor fiskebestand i et vassdrag. Selv om muslingens larver får næring fra fisken, og dette oppfattes som parasittisme, skjer dette normalt uten å skade fisken. Senere har elvemuslingen betydning for fisken ved å holde ellevannet fritt for organiske partikler. Vannet i elva er klart der det finnes muslinger, men ellers påfallende brunt eller blakket av mineralpartikler. Ziuganov et al. (1988; 1994) ser derfor på forholdet elvemusling-laks som en tidsforskøvet symbiose (protokoparasitose).

## 4.6 Miljøhistorisk arkiv

Arter av de store ferskvannsmuslingene lever normalt hele livet innenfor et begrenset område av en elv eller innsjø. De er derfor velegnet som indikatorarter for overvåking av ulike miljøbelastninger (tungmetaller, radioaktivt nedfall, pesticider) for de lokalitetene der de lever (Imlay 1982). Arter i familien Margaritiferidae er for eksempel anbefalt brukt i forbindelse med overvåking av tungmetall på grunn av høy levealder og vid geografisk utbredelse.

Muslingskallet kan betraktes som et miljøhistorisk arkiv, og elvemuslingen har fått betegnelsen "det tause vitnet". Ettersom muslingskallet er en kompakt struktur lagres forbindelser og grunnstoff i skallet, og finnes der også etter at muslingen er død. Elvemuslingen lar vannet passivt sirkulere gjennom kappehulen, og den har liten mulighet til å velge hva den får i seg. Stabile forbindelser i vannet blir tatt opp av muslingen og lagret i kalkskallet eller dets mikrokomponent glukoproteinet. Totalt er 32 elementer identifisert (Carell et al. 1995). Ettersom skallet er i stadig vekst vil endringer i forekomst av disse forbindelsene kunne leses av ved analyser av skallets oppbygning ved ulike tidspunkt. Metodikken som benyttes ved disse analysene er nærmere beskrevet av bl.a. Carell et al. (1987; 1995), Mutvei (1989), Mutvei et al. (1994) og Westermarck et al. (1995). En elementanalyse av et muslingskall kan dermed gi en beskrivelse av et vassdrags miljøhistorie i løpet av mer enn hundre år. Metoden tillater også analyse i ytterst små deler av skallet, og vekstforløpet i løpet av ett år kan i enkelte tilfeller analyseres på mer enn 1000 punkter noe som innebærer tre målinger hver dag. I tenkte tilfeller kan man altså følge avsetningen av ulike forbindelser på morgenen og kvelden hver dag i løpet av flere år. Svenske forskere har på denne måten påvist radioaktive isotoper fra de første kjernevåprensningene og fra Tjernobyli-ulykken, kvikksølv fra klorin-

dustrien, bly fra bilene, forurensninger fra gruvedrift, eutrofieringens utvikling og industrialiseringens utvikling. Også forsøringsforløpet kan spores i muslingenes skall. Det har nemlig vist seg at jern, sink og kobolt blir mindre tilgjengelig når pH synker. Avtagende konsentrasjon av de nevnte metallene i skallet vitner derfor om en pågående forsuring (Mutvei et al. 1994).

## 4.7 Predatorer/fiender

Elvemuslingens viktigste fiende er mennesket, både direkte gjennom fangst og indirekte ved habitatødeleggelse og miljøforringelse. I eldre tid ble det lett etter perler i de fleste kjente muslinglokaliteter. Det ble ofte drevet som rent rovfiske ved at alle større muslinger ble tatt opp, og dyrene ble drept ved at lukkemuskle- ne ble skåret over. Som menneskeføde er elvemuslingen bare unntaksvis benyttet (se Lande et al. 1996), og det er helst Anodonta- og Unioarter som har stått på menyen (se J.Økland & K.A.Økland 1995). Muslinger fra ferskvann har imidlertid høy næringsverdi, og har vært benyttet i større utstrekning som dyrefôr (bl.a. Brander 1957a). I en eldre beretning (Kingo 1895) står: "... og efterat man har udtaget perlen, om den findes, bliver indmaden opsamlet i en bøtte som velkommen føde for grisen".

Det tykke skallet til elvemuslingen og nærstående arter har vært utnyttet som råstoff for intarsiaarbeider i perlemor: små biter felles inn i vakre mønstre på musikkinstrumenter, esker og spillbrett (se J.Økland & K.A.Økland 1995). Det er kjent at felemakere i Telemark brukte perlemor fra elvemuslinger til å pynte felene med allerede på 1700-tallet, og at dette varte fram mot 1960-årene (Lande et al. 1996). Før plastmaterialene kom på markedet, var fabrikkasjon av perlemorknapper fra ferskvannsmuslinger en stor industri i Nord-Amerika og Russland. At muslinger var en stor ressurs i mange vassdrag tidligere vitner følgende eksempel fra Nord-Amerika om: I Tennessee River alene ble det i 1940- og 1950-årene høstet omkring 10 000 tonn med muslinger årlig vesentlig som råvarer til knappe-industrien og til perleproduksjon (Isom 1969).

Elvemuslingen har ellers ingen naturlige fiender (Bauer 1988). Det finnes likevel flere beretninger i litteraturen om dyrearter som i det minste lokalt kan predatere på elvemuslingen. Bisamrotte, *Ondatra zibethicus*, som er innført fra Nord-Amerika har etablert bestander i mange europeiske land, og har en vid utbredelse bl.a. i Finland. Denne predatere på muslinger, men synes å foretrekke Anodonta-, Pseudanodonta- og Unioarter på grunn av deres tynnere skall (Brander 1955). Brander (1957b) sier "egendommeligt nog har jag tills vidare icke råkat se skal av *Margaritana margaritifera* som bevisligen brutits upp av bisamråtten, men nog av samtliga övriga i Finland förekommande unioaceer". I følge Pustet (1925) og Dyk (1958 i Baer 1969) kan imidlertid bisamrotte spesialisere seg på elvemuslinger. Valovirta (1984) og Hochwald (1990) nevner at bisamrotte spiser unge elvemuslinger. Valovirta (1984) nevner også at oter, *Lutra lutra*, og mink, *Mustela vison*, er konstatert som predatorer på elvemusling. Likeledes er det tenkelig at fiskespisende fuglearter som ender og måker kan spise skjell, men det finnes ingen pålitelige data om dette (Ziuganov et al. 1994). Den eneste opplysningen i litteraturen om fugler som har klart å håndtere elvemuslinger er fra Irland der kråke, *Corvus corone cornix*, har predatert på mus-

linger på en kjent lokalitet (Berrow 1991). Den knuste muslingene ved å slippe dem fra stor høyde mot et hardt underlag. Muslingene som ble funnet på spiseplassen varierte i størrelse fra 75 til 108 mm, og var signifikant mindre enn gjennomsnittstørrelsen i populasjonen. Dette er sannsynligvis bare et eksempel på hvilken opportunist kråka er med hensyn til næringsvalg, og lav vannføring har antagelig gitt lett tilgang til muslingene på et bestemt tidspunkt. Riedl (1924) og Nowak (1931) kunne ikke bekrefte i sine undersøkelser at kråke utgjorde noen fare for elvemuslingen.

Det er heller ingen opplysninger i litteraturen om at muslingene predateres på av fisk. Det er imidlertid beskrevet at ål kan spise dammuslinger (bl.a. de Nie 1987). Det er i det minste teoretisk mulig at fisk kan ta de yngste stadiene av muslinger, og det er også mulig at muslinglarvene kan utgjøre et viktig næringstilskudd for fiskeyngelen. Det foreligger imidlertid ingen bekræftelse på dette i litteraturen, og det nærmeste man kommer er antagelser av typen "a few glochidia may be eaten by fish and other water animals" (Murphy 1942, se også Grundelius 1987).

## 5 Habitat/miljøkrav

Elvemuslingens krav til de enkelte miljøparametere kan være forskjellig i løpet av levetiden. Forandringer i vannkvalitet og habitat kan medføre at de unge stadiene dør mens de voksne dyrene fortsatt er til stede. I litteraturen vil beskrivelser av vannkvalitet ofte bare gi et øyeblikksbilde av forholdene idet verdiene er basert på enkeltmålinger eller et fåtall vannprøver. Dessuten er det ofte et mål på forholdene der de voksne muslingene fortsatt er tilstede, og det sier ingenting om hva som egentlig er miljøkravene for å opprettholde bestanden og sikre rekrutteringen.

Det er dessuten vanskelig å stille opp eksakte grenseverdier for de ulike miljøfaktorene, ettersom de hele tiden samvirker. En forskyvning i en av faktorene kan i visse tilfeller kompenseres ved endringer av en eller flere av de andre miljøfaktorene. Dessuten kan det være vanskelig å avgjøre hvilke miljøfaktorer som er av primær betydning for elvemuslingen og hvilke som bare virker sekundært.

Eldre opplysninger angående elvemuslingens miljøkrav er ofte svært kategoriske. Etter at man fant arten i bekker med kaldt og kalkfattig vann ble dette til en generell regel uten at det egentlig ble undersøkt nærmere. Når myter først har oppstått kan det ta lang tid å endre disse. Det kan derfor være nyttig å peke på dette slik at man ikke ukritisk godtar mange av de "sannhetene" som finnes i eldre litteratur om emnet.

### 5.1 Habitat

Normalt står elvemuslingen med "hodet" i grusen, og bare den bakre delen av dyret er synlig (**figur 20**). Skjellene står ikke jevnt fordelt over elvebunnen, men danner aggregasjoner som kan bestå av flere hundre individer. Elvemuslingen lever hovedsakelig i rennende vann, men finnes også i sjøliggende utvidelser av større elver og i innsjøer nær innløp- eller utløpselv (bl.a. Boycott 1936). De er vanligst i elvestryk, på sandbanker og i høl der

#### Figur 20

Elvemuslingen slik den oftest står nedgravd i substratet med bare den bakre delen av dyret synlig. Tegning av L. Öhman - fra Eriksson et al. (1983). - Pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) in typical position in the substratum, with only the posterior part of the animal visible. Drawing by L. Öhman, from Eriksson et al. (1983).



vanngjennomstrømningen er god, og bunnen ikke er nedslammet. De finnes oftest i næringsfattige klarvannselver med grus og sandbunn mellom enkelte store steiner og steinblokker. Elvemuslingen er avhengig av områder med finere substrat for å kunne grave seg ned og forankre seg. Lande et al. (1996) fant muslinger både på grovt steinet bunn, på grus, sand og mudderbunn. Men sedimentering av mudder og finpartikulært materiale hindrer de unge elvemuslingene i å etablere seg, og arten finnes derfor mer unntaksvis i områder med løs mykbunn (Brander 1957a, Hendelberg 1960). Generelt er habitat og substrat lite detaljert beskrevet i litteraturen, og gode arbeider på habitatpreferanse synes å mangle helt.

Habitatet til elvemuslingen må ikke bare tilfredsstillende artens egne behov, men må også være et brukbart habitat for laks og aure for at muslingen skal overleve.

## 5.2 Dybde

Elvemuslingen finnes normalt på 0,5-2 m dyp, men kan også forekomme på dypere steder (Ziuganov et al. 1994). Brander (1957a) oppsummerer at det gunstigste dybdeområde er 0,5-5 m, men med ekstremverdiene 0,3-7 m. I Simoa, Buskerud, er muslinger notert ned mot ca 8 m (H. Støvern pers. komm.). Til sammenligning kan det nevnes at *Margaritifera auricularia* i Sør-Europa finnes i store langsomtflytende elver på dybder > 8 m (Altaba 1990). I beretninger om perlefiske finnes det opplysninger om dykkere som har vært nede på 10 meter, og i dype kulper under fosser helt ned på 24 meters dyp for å hente opp elvemuslinger (Lidman 1958, Lande et al. 1996).

## 5.3 Vannhastighet

Elvemuslingen tolererer vannhastigheter på 0,3-2 m/s (Ziuganov et al. 1994). Fra Østerrike fant Moog et al. (1993) elvemusling i vassdrag med vannhastighet 0-0,7 m/s, men optimal vannhastighet var 0,2-0,4 m/s. I Dalarna i Sverige var vannhastigheten omlag den samme (0,1-0,8 m/s) i 20 undersøkte lokaliteter (Grundelius 1987). Det samme fant Björk (1962) for forskjellige lokaliteter innen ett vassdrag også. Altnöder (1926) beskrev vannhastighet indirekte ved å studere elvenes gradient. Stigningen i gjennomsnitt på strekninger uten muslinger var 2,36 % sammenlignet med områder med muslinger der gradienten i gjennomsnitt var 1,60 %. Moog et al. (1993) fant elvemusling i vassdrag med stigning opp til 2 %, men fant at optimal gradient var 0,2-0,7 %. Alle nevnte observasjoner sammen med undersøkelser gjennomført av Eagar (1977), sannsynliggjør at vannhastigheten er en kritisk faktor for forekomsten av elvemusling. Antall unge individer (5-20 år) avtar med økende vannhastighet (Strecker et al. 1990), og når vannhastigheten nærmer seg 0,3 m/s blir andelen unge individer nær null.

## 5.4 Vanntemperatur

I eldre litteratur angis 13-14 °C som en øvre temperaturgrense for elvemuslingen. Muslingene har imidlertid en mye videre temperaturløselighet, og Jungbluth & Lehmann (1976) har målt tem-

peraturer fra -0,4 til 25,6 °C. I følge Ziuganov et al. (1994) kan de tolerere temperaturer opp til 28 °C i kortere tid (10-20 min). Ziuganov et al. (1988) mener at de kan overleve i lange perioder (30 dager) på tørt land i skygge ved 15 °C. Dette står imidlertid i sterk kontrast til Dyk & Dykova (1974) som påstår at muslingene dør etter 64 timer på tørt land i sommertemperaturer, og mister samtidig 1/10 av kroppsvekten. I fuktig sandbunn derimot kan de overleve opptil tre uker. Björk (1962) skriver at under tørkeperioder kan elvemuslingen leve i måneder i grunne dammer eller stillestående vann uten å ta skade. Dette vil i såfall indikere at de kan tåle en kortere periode med lite eller ingen vanngjennomstrømning bare ikke temperaturen blir for høy.

Muslingene kan tåle vanntemperaturer nær null så fremt de ikke fryser inne (Grundelius 1982). Blodet hos svanemusling, *Anodonta cygnea*, fryser ved -0,078 °C (Potts 1954), og differansen i forhold til vannets frysepunkt kan ikke være til stor hjelp for muslingen. I følge Roscoe & Redelings (1964) er det ikke publisert noe på vinteraktiviteten hos elvemusling. Atferdsmessig kan elvemuslingen unngå innfrysing ved å grave seg dypere ned i substratet, og det er observert at de kan være fullstendig nedgravd i vintermånedene (Finne-Grønn 1897).

## 5.5 Høyde over havet

Faktorer som begrenser den vertikale utbredelsen til elvemusling er ikke studert i detalj (Hruska 1992). I Pärälven i Nord-Sverige fant Hendelberg (1960) elvemuslingen opp til 360 m o.h. I Norrbotten og Västerbotten län i Sverige ble elvemusling funnet opp til henholdsvis 430 og 520 m o.h. (Fängstam 1986, Lundstedt & Wennberg 1995). I Sør-Böhmen (Tsjekkia) er denne grensen vesentlig høyere; 800 m o.h. (Hruska 1992), i Niederösterreich (Østerrike) forekom elvemusling mellom 537 og 901 m o.h. (Frank 1983), og i Tyskland varierte øvre grense for utbredelse i ulike vassdrag mellom 265 og 670 m o.h. (von Hessling 1859).

## 5.6 Vannkvalitet

### 5.6.1 Saltholdighet

Elvemuslingen regnes til de stenohaline ferskvannsortene, og finnes ikke i brakvannsområdet - bare i vann med saltholdighet < 0,5 promille (Koli 1961). Til sammenligning kan andemusling forekomme i vann med saltholdighet på 3-3,5 promille.

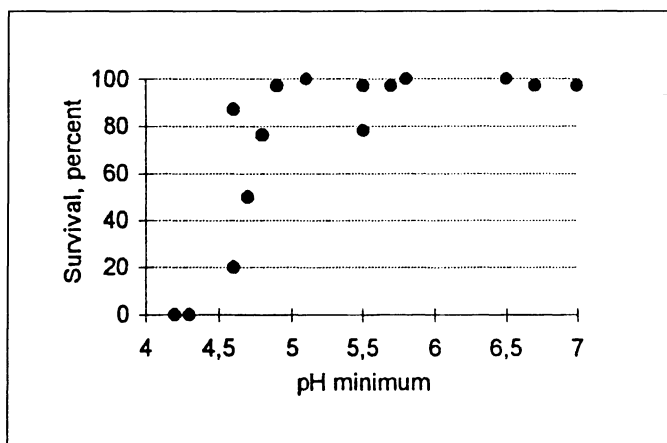
### 5.6.2 Turbiditet/vannfarge

Turbiditet er et grovt mål på vannets innhold av partikulært materiale, og kan i vid forstand karakteriseres som den nedsatte siktbarheten forårsaket av disse partiklene. Elvemuslingen unngår lokaliteter i vassdrag med høy turbiditet (partikkelinnhold). Når vannet i forbindelse med nedbør og høy vannføring i perioder tilslammes og får uvanlig høy turbiditet, kan muslingen trekke seg sammen og lukke skallet (Jackson 1925, Roscoe & Redelings 1964). I elva Varzuga på Kola forekommer ikke muslingen i sideelver som har mørk-brunt vann og siktedyp mindre

enn 0,3 m (Ziuganov et al. 1994). Et høyt fargetall gir uttrykk for et høyt innhold av humussyrer. Dette skyldes hovedsakelig naturlig avrenning fra myr og skogsmark i nedslagsfeltet. I Västernorrlands og Norrbottens län i Sverige hadde muslingførende vassdrag med observasjoner av unge individer < 5 cm fargetall 10-100 mg Pt/l, og bare ett vassdrag hadde vannfarge > 100 (Söderberg 1995, Lundstedt & Wennberg 1995). Sur nedbør kan føre til større utlekking av humusstoffer, og grøfting/drenering av myrer og flatehogst fører også til økt avrenning og utvasking av humusstoffer fra jorda.

### 5.6.3 pH/forsuring

Kjente ekstremverdier for pH i vassdrag med elvemusling i Mittelgebirge i Sachsen ligger mellom pH 5,1 og 8,6 (Jungbluth & Lehmann 1976). I en undersøkelse i Østerrike fant man elvemusling på lokaliteter med pH 6,7-8,6 (Moog et al. 1993). Söderberg (1995) fant at lokaliteter med små muslinger (< 5 cm) hadde en stabil vannkjemi utfra forsureningssynspunkt, og pH varierte i intervallet 6,3-7,3 under vårfloppen. I en undersøkelse av 118 tidligere kjente muslinglokaliteter i Sverige ble muslinger gjenfunnet på 67 steder, og pH varierte mellom 4,6 og 7,6 (Henrikson 1996). Det var signifikant høyere gjennomsnittlig pH på lokalitetene med muslinger enn der muslingene hadde forsvunnet. For voksne muslinger er det en klar sammenheng mellom overlevelse og pH, og muslingene blir negativt påvirket når pH er lavere enn 5 (figur 21, Henrikson 1996). Likevel kan ikke pH alene forklare forskjellene i overlevelse alle steder da muslinger er funnet levende i elver (e.g. Ljungaån) hvor pH i flere år har vært under 5. I tillegg til en pH-senkning leder også forsurening ofte til en heving av aluminiumsinnholdet som er svært giftig i uorganisk form. På forsurede lokaliteter der alle muslinger døde var også aluminiumsinnholdet størst (Henrikson 1996). I Ljungaån er konsentrasjonen av aluminium lav, og kan være for-



**Figur 21**  
Surt vann er dødelig for elvemusling. Resultater fra felteksperimenter (Henrikson 1996). - Acidified water is lethal for the freshwater pearl mussel. Results from field experiments. From Henrikson (1996).

klaringen på at muslingene overlever på tross av lav pH. En undersøkelse av bløtdyrfaunaen i 593 innsjøer i Norge viser generelt at antall arter avtar med avtagende pH (J.Økland & K.A.Økland 1986). Det ble ikke funnet snegler ved pH lavere enn 5,2 og ingen småmuslinger ved pH lavere enn 4,7. Det var dessuten bare et fåtall av artene som var tilstede ved pH < 6,0.

Når muslinger utsettes for surt vann opprettholder dyrene en gradient mellom pH i kappehulens væske og pH i vannet omkring (Heming et al. 1988). H<sup>+</sup>-ionene blir nøytralisert (buffret) på bekostning av CaCO<sub>3</sub> reservene i muslingen. Forskjellen mellom opptak og tap av kalsium forskyves i en negativ retning når pH i vannmassen avtar (pH = 5,25), og det skjer en gradvis utarming av dyrenes kalsiumreserver. Heming et al. (1988) antar at forsurening på denne måten spiller en negativ rolle i utbredelsen av elvemusling. Effekten av pH på kalsium-regnskapet har større negativ påvirkning hos unge individer når skalltilveksten er på sitt høyeste.

### 5.6.4 Kalsium og total hardhet

Vannets totale hardhet er innholdet av kalsium og magnesium. I nyere litteratur finner man som oftest at elementene er analysert hver for seg, men tidligere ble total hardhet oppgitt i tyske hardhetsgrader (°dH, der 1 °dH = 10 mg "CaO"/l). Anførselstegnet for CaO angir at magnesiuminnholdet er tatt med, men oppført vektmessig som om det var kalsium (se J.Økland 1983a). Hardt vann har høyt innhold av kalsium og magnesium. Det motsatte er bløtt vann, og i Norge har de fleste innsjøer og elver bløtt vann. En undersøkelse av 957 innsjøer i Norge viste stor variasjon i hardhetsverdier: 0,05-20,80 °dH (J.Økland 1983a). Det er mange systemer for måling av total hardhet (se Wetzel 1975), og opplysninger referert nedenfor har derfor noe forskjellig benevning.

Elvemuslingen finnes i stor utstrekning i grunnfjellsområder som naturlig har et lavt kalsiuminnhold. Fra de første vannanalysene som ble foretatt i muslingbekker var det lave kalkinnholdet det som ga størst oppmerksomhet (von Hessling 1859, Carl 1910, Altnöder 1926). Dette ble tolket dithen at arten ikke tålte høyt kalkinnhold, og at elvemuslingen var en kalkfob (kalkskyende) art med øvre grense ved 1 °dHCaO (bløtt vann). Boycott (1933; 1936) slår fast at bløtt vann er den viktigste faktoren som begrenser utbredelsen til elvemuslingen. Wellmann (1938) fant at CaO-innholdet gjennom en to-årsperiode varierte mellom 13 og 36 mgCaO/l på en lokalitet i Lachte og 10-31 mgCaO/l i Lutter. Björk (1962) meddelte elvemusling på lokaliteter i Sør-Sverige med hardhet fra 0,9 til 5,2 °dH. Fra Østerrike finnes det forventede verdier i størrelsesorden 1,3-2,5 °dH. I sachsiske Vogtland var total hardhet 1,7-6,9 °dH med 0,7-4,7 °dHCaO (Baer 1969; 1993). Høyeste verdier er imidlertid funnet i enkelte irske lokaliteter for *Margaritifera margaritifera durrovensis* der Boycott (1933) fant hardhet på 11 °dH. I eksponeringsforsøk har den overlevd kalkholdighet på 18,9 °dH (135 mg Ca/l).

Total hardhet gjenspeiler langt på vei kalsiuminnholdet i vannet (se J.Økland 1983a). Data om kalsiuminnholdet i elvemuslinglokaliteter er forøvrig sparsomt. Boycott (1933) antar at øvre grense "in which the mussel cares to live" er 30 mgCa/l, men har

også funnet den i vann med 79 mgCa/l (Boycott 1927). Silkenat et al. (1991) fant i Fichtelgebirge verdier i området 5,7-18,8 mgCa/l. Bauer et al. (1991) oppgir 11,4±3 mgCa/l for lokaliteter i Bayern. Fra Østerrike foreligger målinger på 10-16 mgCa/l (Moog et al. 1993). Buddensiek (1995) fant at overlevelsen til unge muslinger var negativt korrelert med kalsiuminnholdet på lokaliteter der gjennomsnittsverdiene var 10,0-14,3 mg/l. I Skottland er elvemusling funnet på lokaliteter med 1-79 mg/l kalsium. I sørlige England er den ikke funnet i områder med 70-115 mg/l kalsium. Dette er gjennomgående høye verdier sammenlignet med våre vassdrag, og i Dalarna i Sverige var kalkinnholdet bare 1,2-5,2 mgCa/l på lokaliteter med elvemusling (Grundelius 1987). Det er funnet at elvemusling har størst vekstthastighet når innholdet av kalsium er 6-78 mg/l (Alimov 1974). Hos andre ferskvannsmuslinger er verdiene høyere (fra 20 til 100 mg/l avhengig av art).

Det er sannsynlig at elvemuslingen mer er tilpasset et liv i kalkfattig vann enn at den direkte mistrives i kalkrikere lokaliteter (Grundelius 1982). Hvorvidt kalkinnholdet i vannet er begrensende for oppbyggingen av skallet hos elvemuslingen er fortsatt et åpent spørsmål (Moog et al. 1993). Fra Tsjekkoslovakia opplyser Dyk & Dykova (1974) at skallene hos muslinger i kalkrike lokaliteter kunne være opptil 50 g tyngre enn skall hos muslinger fra lokaliteter med lavere kalkinnhold. I forbindelse med kalking er spørsmålet om kalktoleranse viktig, men foreløpige resultater fra Sverige synes å indikere bare positive endringer, med observert rekruttering og økende tilvekst som synlige bevis for dette (Henrikson 1996).

### 5.6.5 Konduktivitet (ledningsevne)

Konduktivitet er et mål på vannets totale ionekonsentrasjon. Fordi kalsium og magnesium er dominerende kationer i de fleste norske innsjøer vil ledningsevnen vanligvis være korrelert med vannets totale hårdhet (se J.Økland 1983a). Ledningsevnen i norske innsjøer og vassdrag er ofte rundt 10-50 mS/cm, men i områder under marine grense vil ledningsevnen være høyere (50-150 mS/cm). Ledningsevnen oppgis også ofte i mS/m som tilsvarer 10 mS/cm.

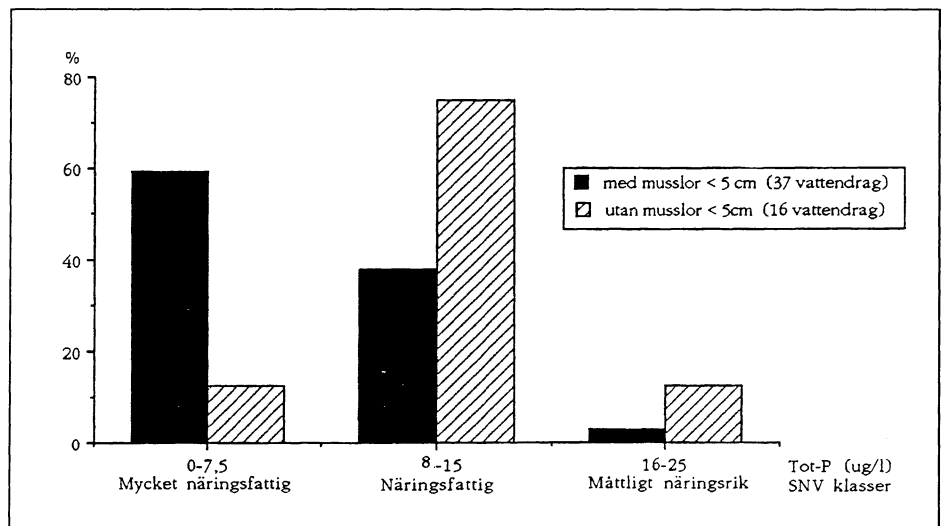
Opplysninger fra litteraturen angir at ledningsevnen ligger mellom 50,5 (Jungbluth & Lehmann 1976) og 192,0 mS/cm (Silkenat et al. 1991) for lokaliteter med elvemusling. I Østerrike forekommer elvemuslingen i områder med ledningsevne mellom 65 og 158 mS/cm (Moog et al. 1993). Gjennomsnittlig ledningsevne basert på enkeltmålinger i lokaliteter med gode bestander, aldrende bestander/restbestander og tapte bestander av elvemusling var henholdsvis 87, 91 og 109 mS, men det var ingen entydig sammenheng mellom ledningsevne og bestandsforhold. I Tyskland vurderer man at bestander med elvemusling klarer seg langsiktig om ikke ledningsevnen overstiger 70 mS/cm (Bauer 1988). Lokaliteter med bare eldre individer hadde ledningsevne 69-180 mS/cm (Bauer et al. 1980). Buddensiek (1995) fant at overlevelsen til unge muslinger var negativt korrelert med ledningsevnen på lokaliteter der gjennomsnittsverdiene var 175-283 mS/cm. I Sverige var ledningsevnen på lokaliteter med muslinger i Halland län 100-110 mS/cm (Eriksson et al. 1985), i Jönköpings län 90-100 mS/cm (Henrikson & Oscarson 1987), og i Dalarna 20-60 mS/cm (Grundelius 1987).

### 5.6.6 Fosfor

Fosfor og nitrogen er de vanligste næringsstoffene som tilføres vassdragene enten naturlig fra skog, myr og utmark eller som utslipp fra industri, landbruk og bosetting. Total fosformengde i ferskvann er < 10 mg/l i næringsfattige innsjøer, mens næringsrike innsjøer kan ha > 100 mg/l. Bakgrunnsverdien for fosfor er normalt liten, og i et elvemuslingvassdrag på Østlandet er den eksempelvis vurdert til 5-8 mgTot-P/l (Larsen et al. 1995). I Mellom-Europa vurderer man at bestander av elvemusling klarer seg langsiktig om konsentrasjonen av fosfat ikke overstiger 30 mgTot-P/l (Bauer 1988) eller 35 mgTot-P/l (Moog et al. 1993). De kan tolerere belastninger opp til 60 mgTot-P/l over noe tid (Moog et al. 1993). Söderberg (1995) fant at vassdrag i Västernorrlands län med småmuslinger (< 5 cm) var næringsfattige eller svært næringsfattige (0-15 mgTot-P/l) (**figur 22**).

**Figur 22**

Prosentvis fordeling av 53 elvemuslingvassdrag med hensyn til næringsrikdom. Svarte søyler representerer vassdrag med funn av muslinger <5 cm (N=37), og skraverte søyler representerer vassdrag bare med eldre muslinger (N=16). Fra Söderberg (1995). - Data from 53 pearl mussel (Margaritifera margaritifera) watercourses grouped according to nutrients available, expressed in percentages. Black bars represent watercourses with mussels < 5 cm (n=37), and hatched bars represents watercourses containing only older mussels (n=16). From Söderberg (1995).





### 5.6.7 Nitrogen

Nitrogen forekommer i vann i forbindelser som ammonium ( $\text{NH}_4$ ), nitritt ( $\text{NO}_2$ ), nitrat ( $\text{NO}_3$ ) og organisk bundet nitrogen. Vannforekomstene tilføres nitrogen via nedbøren, naturlig avrenningsvann og utslipp fra bebyggelse, landbruk og industri. Grundelius (1987) fant muslinger på lokaliteter med totalt nitrogen-innhold varierende fra 50 til 280 mgTot-N/l, med en svak tendens til noe lavere innhold på lokaliteter med reproduksjon. I Mellom-Europa vurderer man at bestander av elvemusling klarer seg langsiktig om konsentrasjonen av nitrat ikke overstiger 500 mg/l (Bauer 1988).

### 5.6.8 Oksygen

Elvemuslingen er funnet i vann med oksygeninnhold mellom 4,5 og 14 mg  $\text{O}_2$ /l (Zhadin 1939 i Ziuganov et al. 1994). Baer (1969) angir intervallet 3,66-9,78 mg/l som karakteristisk for elvemuslingen. Veksten er imidlertid best når oksygeninnholdet er 5,5-8,5 mg  $\text{O}_2$ /l, og avtar når verdiene øker. Imlay (1971 i Fuller 1974) rapporterer at nordamerikanske muslinger kan overleve i vann med oksygeninnhold 2,5 mg/l ved normal sommertemperatur, men at en konsentrasjon på 6,0 mg/l er nødvendig for å oppnå normal vekst. Unge muslinger har høyere oksygenkrav enn de eldre (Ornatowski 1967 i Buddensiek et al. 1993b).

## 6 Bestandssituasjonen

Elvemuslingen hadde tidligere en vid utbredelse i hele Nord-Europa, men ble kraftig redusert på grunn av perlefiske, forurensning, endringer og inngrep i vassdragene der den levde og en økende aktivitet innen landbruksnæringen (Wells & Chatfield 1992). Elvemuslingen er ført opp i IUCN Red Data Book som en truet dyreart (Wells et al. 1983). Det er antatt at bestanden er redusert med 95 % i Mellom-Europa siden begynnelsen av dette århundredet (Bauer 1991), og mangel på unge individer er observert i de fleste europeiske populasjonene (Jungbluth & Lehmann 1976, Jungbluth 1978, Valovirta 1980, Young & Williams 1983, Bauer 1983; 1986; 1988, Young 1991). Også i Russland er de fleste populasjonene redusert eller helt ødelagt (Ziuganov et al. 1994). Det er imidlertid funnet to store selvreproduserende populasjoner av elvemusling i elva Varzuga (Kola) og elva Keret (Karelia) bestående av henholdsvis 140 millioner og 6 millioner individer. Bestanden i Varzuga regnes som verdens største bestand av elvemusling idag, og er nærmere beskrevet av Ziuganov et al. (1994). I USA er ikke populasjoner av elvemusling ført opp på noen av listene over truede dyrearter i Nord-Amerika. Ifølge Wells et al. (1983) og Smith (1978) er imidlertid enkelte populasjoner på tilbakegang på grunn av bl.a. forurensning og økende nedslamming. Stober (1972) rapporterte om manglende rekruttering i Montana, men dette dreier seg om *Margaritifera falcata*. En oversikt over bestandssituasjonen i hvert enkelt land i Europa er gitt av Wells & Chatfield (1992). I Norge står det at arten har vid utbredelse hovedsakelig langs kysten, men arten avtar på grunn av forurensning og forurensning, vassdragsreguleringer og perlefiske.

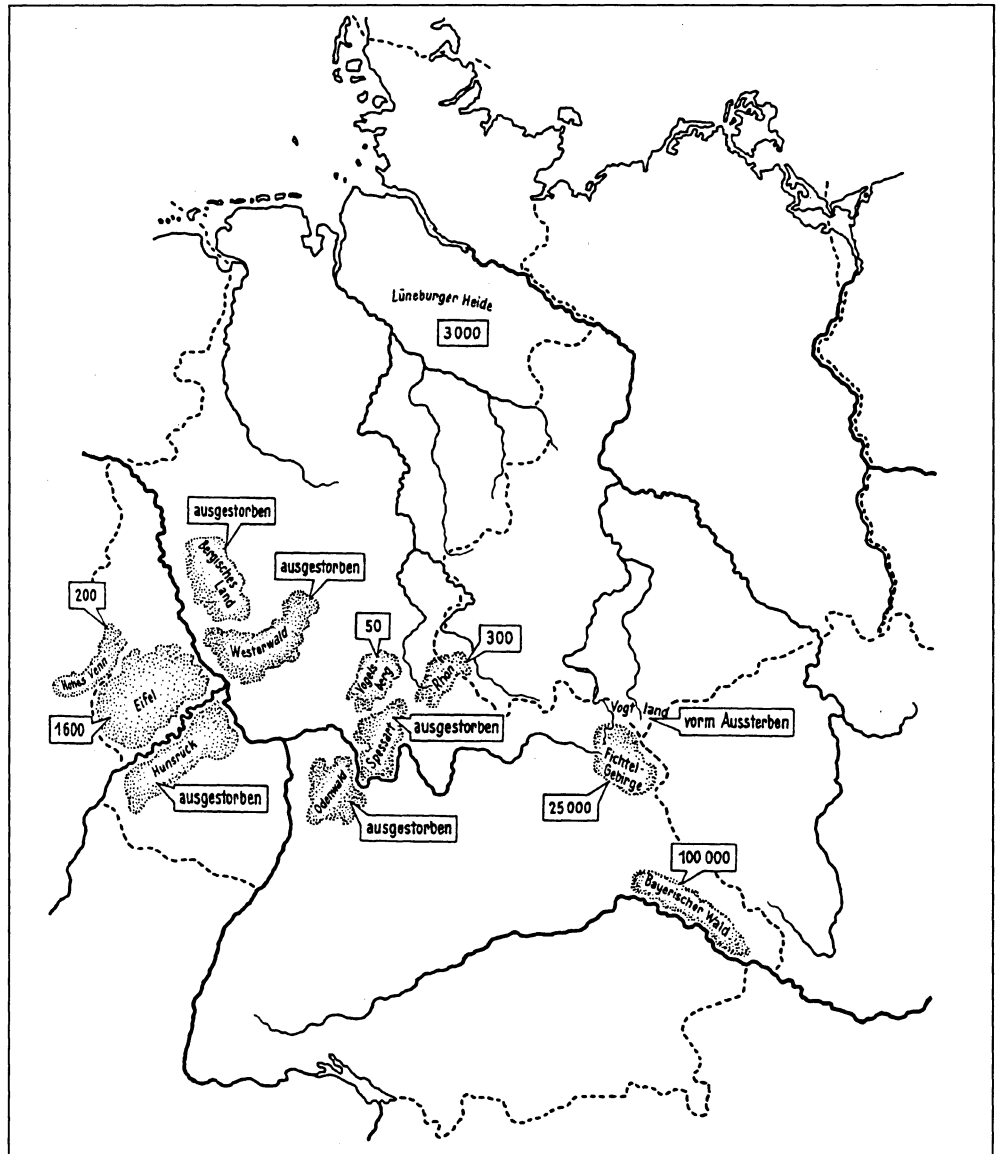
### 6.1 Populasjonsutvikling

Kartlegging av status for elvemusling har vist at arten har vært i kraftig tilbakegang i hele utbredelsesområdet fra begynnelsen av 1900-tallet (Baer 1969, Jungbluth 1971, Valovirta 1977, Bauer 1980, Wells et al. 1983, Young & Williams 1983). Bauer & Eicke (1986) antok at av det opprinnelige antall elvemusling i Mellom-Europa er det nå bare 2-3 % tilbake, og restpopulasjonene viser nesten alle en ugunstig alderssammensetning. Nesten uten unntak mangler unge individer, og i mange tilfeller har rekrutteringen stanset opp for 50-60 år siden (Bauer 1980). Det har skjedd en generell "forgubbing" i bestandene over store deler av utbredelsesområdet, og elvemuslingen står i fare for å forsvinne i nær framtid.

Den største vesttyske enkeltbestanden finnes idag i Bayern der det i Oberfranken (Fichtelgebirge) fortsatt finnes 20000-25000 elvemuslinger (bl.a. Bauer 1980; 1988). Sammenlignet med Meissner (1914) er dette en tilbakegang på 98 % på de siste 75 årene. Lignende utvikling har det også vært i andre deler av Tyskland (**figur 23**) (Jungbluth 1978, Bauer et al. 1980, Wächtler et al. 1987), og den totale bestand av elvemusling i hele Vest-Tyskland er estimert til 35000-150000 individer (Wells & Chatfield 1992). I Øst-Tyskland er det nå bare fire populasjoner igjen, hvorav tre av dem er små og reproduserer ikke lenger. I 1964 ble 28000-30000 elvemuslinger funnet i flere bekker i øvre deler av Weissen Elster i Sachsen (Baer 1969). Disse bestandene

**Figur 23**

Bestandssituasjonen for elvemusling i Tyskland. Foruten forekomstene i Bayern og Niedersachsen er det knapt levedyktige bestander tilbake. Fra Bischoff et al. (1986). - The situation for pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) in Germany. From Bischoff et al. (1986).



ble i løpet av 1960-tallet redusert til 3-4000 individer (Baer & Steffens 1987), og samtlige muslinger < 20 år var utryddet.

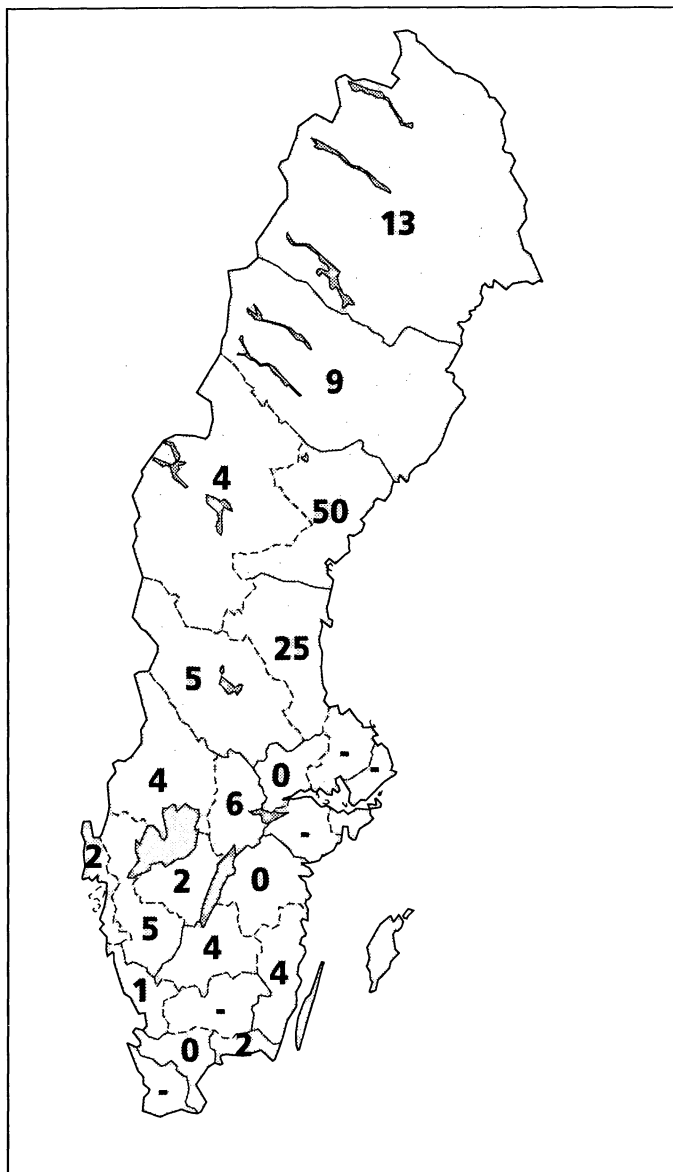
I Storbritannia er elvemusling kjent fra 175 lokaliteter, og 105 av disse har kjent status (Young & Williams 1983, Young 1984). Av disse er den utryddet i 28 lokaliteter siden 1900, påvist tilbakegang i 45 lokaliteter og bare 32 lokaliteter hadde gode bestander.

Elvemuslingen var kjent fra ca 200 elver i Finland i begynnelsen av 1900-tallet. Dette er nå redusert med 75 %, og den er bare funnet i 45 % av det opprinnelige utbredelsesområdet (Valovirta 1977; 1990). Det er særlig populasjonene i den sørlige delen av Finland som har gått mest tilbake, ofte til bare noen få hundre individer. Den totale populasjonsstørrelsen er estimert til 1,5 millioner individer i Finland, hvorav 90 % er funnet i østlige deler av Lappland.

Elvemuslingen finnes fortsatt i hele Sverige, men arten har vist en kraftig tilbakegang på 1900-tallet. Eriksson & Henrikson (1997) konstaterer med utgangspunkt i rapporterte undersøkelser i svenske vassdrag at:

- elvemuslingen er tilstede i hele det opprinnelige utbredelsesområdet, men bestanden er tynnet ut
- elvemuslingen har forsvunnet fra mer enn en tredel av de vassdrag der den fantes på begynnelsen av 1900-tallet
- rekruttering forekommer bare i omlag en tredel av de vassdrag der elvemuslingen fortsatt finnes
- det er store regionale forskjeller - i deler av Norrland og sydøstre Götaland finnes forholdsvis mange bestand som fortsatt rekrutterer (**figur 24**)
- bestanden av elvemusling har i stor utstrekning blitt splittet opp (fragmentert) ofte ved at bestanden i hovedvassdragene har forsvunnet
- livskraftige bestander idag finnes i vassdrag som er lite påvirket av menneskelige aktiviteter og som derfor 1) er ganske små - ofte mindre enn 5 m brede, 2) har gode og livskraftige bestander av vertsfisk, 3) er næringsfattige og 4) ikke er forsuret.

Det er i det hele tatt en svært negativ utvikling som har skjedd for elvemuslingen allerede fra begynnelsen av dette århundret, men med økende hastighet i årene etter 1950. Fra Norge har vi ingen god oversikt, men det generelle bildet er neppe særlig an-



**Figur 24**

Antall reproduserende elvemuslingbestander fordelt på ulike län i Sverige. Omarbeidet fra Anonym (1995) med data fra Eriksson & Henrikson (1997). - Number of reproducing pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) populations by county, Sweden. Redrawn from Anonymous (1995) with data from Eriksson & Henrikson (1997).

derledes hos oss. Kerney (1975) beskriver utbredelsen fra 55 ruter (50 x 50 km) i Norge, men har bare bekreftelse på forekomst i 34 av dem etter 1950 (62 %). Det nyeste utbredelseskartet fra Norge (J.Økland, 1983b) gir et noe bedre bilde av situasjonen da elvemuslingen er oppgitt fra 86 % av rutene etter 1950. Selv om arten fortsatt er tilstede i en rekke elver ser det ut til at det bare er rekruttering i et fåtall av lokalitetene. Bestandssituasjonen er derfor langt alvorligere enn den i utgangspunktet ser ut til å være. Dette ble godt belyst i undersøkelser gjennomført i Rogaland i 1995 (Ledje 1996a). I Rogaland er elvemusling kjent fra 27 vassdrag på 1800-tallet. I dag finnes den fortsatt i 16 av disse vassdragene, men bare 5(6) (ca 20 %) av disse antas å ha vellykket rekruttering, og bare en av disse bestandene er stabil/økende.

Med en stadig tilbakegang i de gjenværende populasjonene av elvemusling i store deler av Mellom- og Sør-Europa vil leveområdene for arten i Skandinavia bli stadig mer betydningsfulle for å opprettholde artens naturlige eksistens. Norge, Sverige, deler av Finland og Kolahalvøya i Russland fremstår som et kjerneområde i et internasjonalt perspektiv som gir oss et stort ansvar i forbindelse med forvaltning av arten.

## 6.2 Trusselfaktorer

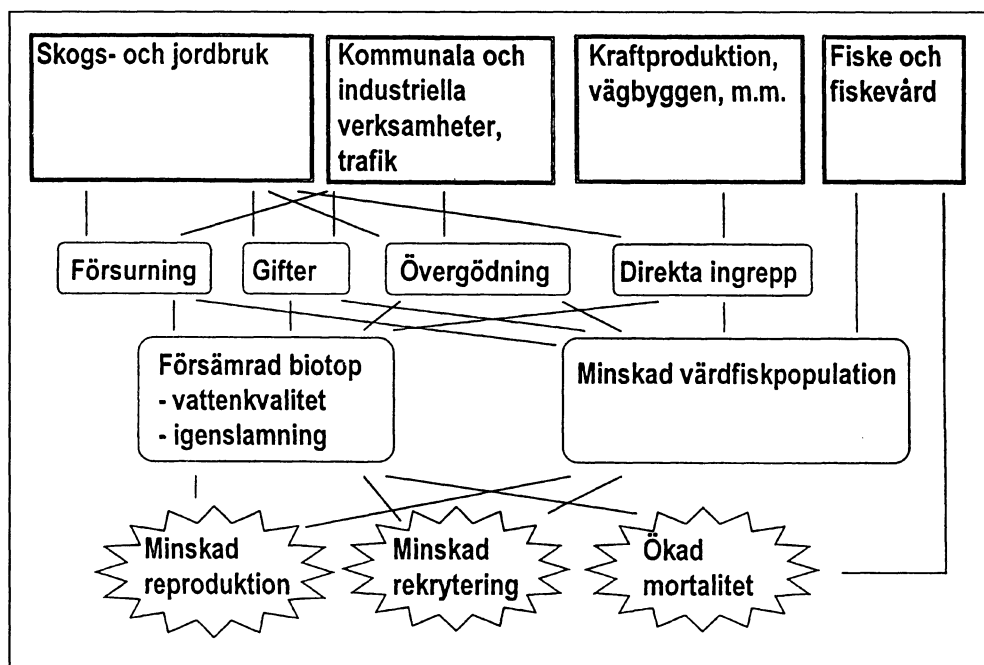
En nedgang i antall elvemuslinger ble oppfattet som bekymringsfullt også i eldre tid, men da fordi det gikk utover perlefangsten. At rovfangst lokalt reduserte bestanden så mye at det kunne gå flere år før bestanden tok seg opp igjen er kjent. Men etter hvert ble bestandene utarmet også av andre årsaker. Thiel (1930 i Wesenberg-Lund 1937) tilskriver denne utviklingen "den stigende Civilisation". Det står det videre: "Alle floder og bække er paavirket af den (civilisationen); vandet er ikke så rent, mangfoldige steder er løbene regulerede, vandstrømmen er ikke saa stærk; floderne medfører stigende mængder af detritus, der bevirker, at de ikke kan holde deres flodsenger rene; grus- og stenbund dækkes med mudder; af mange grunde holder de gamle lokaliteter højere temperaturer end før."

Det pekes her på en meget viktig faktor som sannsynligvis er av avgjørende betydning; nemlig nedslamming av elvebunnen. Det er spesielt de unge muslingene som forsvinner. Elvemuslingen lever de første årene nedgravd i substratet, og redusert vanngjennomstrømning minker oksygentilførselen samtidig som oksygenet går med til å bryte ned tilførselen av organisk materiale. Overlevelsen av de unge muslingene er negativt korrelert til faktorer som er indikatorer på eutrofiering (Buddensiek 1995). I tillegg vil overbeskatning i forbindelse med perlefiske være en viktig trusselfaktor sammen med vassdragsregulering, kanalisering, tømmerfløting, sur nedbør, giftutslipp, utryddelse av vertsfisken og endringer i nedslagsfeltet (grøfting, tømmerhogst o.a.) (figur 25). Mange faktorer virker derfor negativt på elvemuslingen. Ofte dreier det seg om en kombinasjon av faktorer som tilsammen gir alvorlig stress, og i mange tilfeller utryddelse av hele bestanden. Dessuten virker de ulike faktorene forskjellig avhengig av muslingens alder.

### 6.2.1 Eutrofiering - overgjødning

Generelt nevnes "forurensning" og menneskelig aktivitet som den viktigste årsaken til nedgangen i muslingbestandene over store deler av utbredelsesområdet (Baer 1970, Bauer et al. 1980, Wells et al. 1983, Wächtler 1986, Bauer 1988). Forurensning kan stamme fra ulike kilder, men mest vanlig er avrenning fra landbruk, industri og husholdning som drenerer direkte til vassdragene. Reproduksjonen opprettholdes imidlertid selv i de minste populasjonene såsant det er vertsfisk tilstede. Bestandene vil derfor ha mulighet til å ta seg opp igjen såsant årsaken til bestandsnedgangen forsvinner (Bauer 1988).

Jordbruksavrenning, og særlig lekkasje av næringsstoffene nitrogen og fosfor samt utslipp av organisk stoff som havner i vassdragene virker negativt på vannkvaliteten. Foruten tilførsel fra



**Figur 25**

Eksempel p  trusselfaktorer og  rsakssammenheng for en elvemuslingbestand. Fra Eriksson & Henrikson (1997). - Example showing different threats and the results on a pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) population. From Eriksson & Henrikson (1997).

landbruksarealer tilf res nitrogen og fosfor ogs  gjennom naturlig tilsig fra skog, myr og utmark samt utslipp fra industri og bo-setting. En slik overgj dsling medf rer st rre algevekst og begroing. N r planter og dyr d r, og senere r tner, brytes det organiske stoffet ned under forbruk av oksygen. Dette gir en  kt sedimentering av partikler som gj r at elvebunnen blir tilslemmet. Dette kan ogs  forsterkes ved tilf rsel av annet organisk materiale, f.eks. tilf rsel fra husholdningskloakk og utslipp fra f rsiloer. Denne  kende eutrofieringen og saprobieringen sammen med  kende partikkeltransport er antatt   v re den viktigste  rsaken til nedgangen i bestandene av elvemusling over store deler av utbredelsesomr det.

Det er spesielt de unge muslingene som forsvinner, og et karakteristisk trekk er den "forgubbingen" som observeres i bestandene. Elvemuslingen lever de f rste  rene nede i substratet, og er bundet til mikrohabitat med h y grad av utskifting til de frie vannmasser (Buddensiek et al. 1993a). Ved  kt tilf rsel av n ringsstoff og st rre partikkeltransport vil substratet bli stadig mindre egnet som oppvekstomr de for de yngste  rsklassene (Bauer 1988, Buddensiek et al. 1993b). Substratet nedslammes, oksygenet forbrukes til nedbrytingen av tilf rt organiske materiale, og de unge muslingene kveles.

De unge muslingene overlever derfor bare i sedimenter med lavt innhold av organisk materiale (Bauer 1988), og selv de voksne muslingene p virkes negativt ved sterk eutrofiering. Buddensiek (1995) viste at b de vekst og overlevelse hos elvemusling var negativt korrelert til faktorer som er indikatorer p  eutrofiering (ledningsevne, ammonium, nitrat, fosfat, natrium, kalium, kalsium og magnesium).

## 6.2.2 Langtransportert forurensning - sur nedb r

Forsuring er nevnt som en viktig faktor for nedgangen i bestanden av elvemusling i de fleste land (Wells et al. 1983), men problemet er st rst i England, Sverige og Finland (Valovirta 1984, Woodward 1995, Henrikson 1996). I Norge er ogs  forsuring av vann og vassdrag et av de alvorligste milj problemerkene. Dette er den enkeltfaktoren som har f rt til st rst reduksjon i biologisk mangfold i ferskvann (Direktoratet for naturforvaltning 1995). En tredel av landarealet har skader som kan f res tilbake til sur nedb r. I l pet av de siste 50  rene er ca 2500 fiskevann blitt fiske-tomme og 25 laksestammer er utryddet p  grunn av sur nedb r. Dette har  penbart hatt f lger ogs  for elvemuslingen som tidligere fantes i mange av disse vassdragene (f.eks. Storelva, Mandalselva, Lygna og Audna). Noen total oversikt over skade-omfanget har vi derimot ikke.

Forsuring virker negativt ved direkte d delighet av eldre muslinger n r pH blir lavere enn 5 (Henrikson 1996). En effekt av lav pH er svikt i ionereguleringen. Forsuring skaper en ubalanse i kalsiumopptaket (ved pH = 5,25) slik at muslingen etterhvert t rer p  skallet. De sm  muslingene vil v re s rlig utsatt da tilveksten er st rst i de f rste leve rene (Heming et al. 1988). Det er ellers ingen ting man vet om virkningen av forsuring p  de tidligste stadiene. Hos Anodonta fant Huebner & Pynn nen (1992) en avtagende levedyktighet hos glochidiene ved lav pH og/eller h ye aluminiumskonsentrasjoner.

Effekten av forsuring har v rt ansvarlig for tilbakegangen av elvemusling i mange omr der. Men det er ikke bare pH i seg selv som er viktig;  kte metallkonsentrasjoner og lavt kalsiuminnhold er medvirkende faktorer. Henrikson (1996) fant h yere d delighet i bekker med konsentrasjoner av uorganisk aluminium n r

0,4 mg/l sammenlignet med lokaliteter der konsentrasjonen var rundt 0,1 mg/l. Forsuring forårsaker fysiologisk stress, og kalsiummetabolismen forstyrres i vann med lavt kalsiuminnhold, og gir dermed negative effekter (J.Økland & K.A.Økland 1986). Likeledes forårsaker surstress vekstforstyrrelser som kan avleses i skallets struktur som nedsatt tilvekst og korrosjon (Carell et al. 1995).

Forsuring virker også negativt på laksefisk, som er vertsfisk for glochidielarvene. Når tettheten av fisk blir for lav vil den direkte påvirke rekrutteringen hos elvemuslingen. Forandring i den vannkjemiske stabiliteten kan igjen forårsake utfelling av jern som tetter igjen mellomrommene i substratet og dermed hindrer muslingene i å grave seg ned (Woodward 1995). Dette kan hemme rekrutteringen ytterligere.

### 6.2.3 Lokal forurensning

Det er ofte vanskelig å definere den direkte årsaken til at elvemuslingen forsvinner fra en lokalitet. Men i ett tilfelle fra Bohuslän i Sverige kunne man med sikkerhet fastslå at et giftutslipp (pentaklorfenol) forårsaket utryddelse av elvemuslingen (Eriksson et al. 1986). I Russland forsvant elvemuslingen nesten fullstendig fra elva Umba (Kola-halvøya) på grunn av utslipp av spillvann fra Kirov-Apatity verket (Ziuganov et al. 1994). Elvemuslingen forsvant fra mange elver i Karelia på grunn av tømmerfløting (Vlastov 1933 i Ziuganov et al. 1994). Årsaken var at elvebunnen ble dekket med bark og sunket tømmer, som forårsaket en økning i konsentrasjonen av phenoler og en generell eutrofiering av vannmassen. Generelt har avløpsvann fra tremasse- og papirfabrikker hatt en negativ påvirkning på muslinger i ferskvann (Fuller 1974). I eldre tider da sagbruk i større grad lå i direkte tilknytning til vassdragene var utslipp av sagflis og bark ødeleggende for mange muslingpopulasjoner. Eksempler på dette er nevnt også fra Sørlandet (Stomnås 1974). I England er det kjent at elvemusling har forsvunnet fra flere områder på grunn av forgiftning etter ulovlig utslipp av kjemikalier benyttet til å bekjempe skadedyr på sau (Woodward 1995).

### 6.2.4 Vassdragsregulering

Reguleringer og oppdemming i vassdrag er inngrep som har forekommet på forskjellig måte i lang tid. Tidligere ble det bygget dammer for å utnytte vannet til kverner og sagbruk. I nyere tid har produksjon av elektrisk kraft og utnyttelse av vannet i drikkevannsforsyning eller til industriformål vært det viktigste. Slik utnyttelse av vannet førte ofte til negative konsekvenser i vassdraget på grunn av tørrlegging eller redusert vannføring. Endret vannføring kan også gi økt isskuring og innfrysing om vinteren, og kan medføre endringer i vanntemperaturen gjennom året som følge av skiftende vannstand eller tapping av kaldere vann fra magasinet. I tillegg til at leveområdet for vannlevende dyr innskrenkes kan endringer i temperaturforholdene forstyrre livssyklus.

Bygging av demninger vil, foruten den skade inngrepet direkte gjør, også påvirke forutsetningene for vandring av fisk. Det skapes vandringshinder for fisken som igjen kan hindre spredning

av elvemuslingen. Tidligere sammenhengende muslingbestander blir splittet opp. I mange tilfeller reduseres også fiskebestanden, og dette kan i sin tur gi redusert rekruttering hos elvemuslingen. Under selve anleggsperioden vil massetransport kunne føre til nedslamming av bunnssubstratet med den følge at muslingene begraves. Dette skal angivelig ha skjedd i forbindelse med vassdragsregulering i Tevla i øvre del av Stjørdalelva i Nord-Trøndelag (Stjørdalens Blad 1.2.96). Reguleringen kan også direkte påvirke substratet ved nedslamming på grunn av redusert vannhastighet. Dette reduserer tilgjengelige gyteområder for laksefisk, og oppvekstområder for elvemuslingen.

Også andre konstruksjoner som fløtningsdammer, kulverter etc. vil kunne hindre fisken i å vandre, og dermed hindre spredningen av muslingen innen vassdraget. Det er viktig å påse at nye vandringshindere ikke skapes for eksempel ved ombygging og nybygging av veier og broer. Tidligere bruk av vassdragene til tømmerfløting medførte ofte inngrep i vassdragene som lokalt hadde negativ påvirkning på elvemuslingen. For å få tømmeret ut var man ofte tvunget til å ta bort hindringer i vassdraget for at ikke stokkene skulle sette seg fast. Mange steder ble bekker og elver rettet ut, renner ble sprengt og store steiner fjernet.

I de senere år har man dessuten blitt oppmerksom på at også beverdemninger kan forårsake skade i muslingvassdrag bl.a. på grunn av redusert strømhastighet og økende problem med nedslamming (Eriksson & Henrikson 1997).

### 6.2.5 Habitatødeleggelse

Inngrep i nedslagsfeltet eller langs selve vassdraget kan forandre de hydrologiske forholdene betydelig, og endringer i vannføring og avrenning gir seg utslag i vannkvaliteten. Kanalisering, drenering av myrer og skogsområder i nedslagsfeltet, grusuttak, veibygging og andre inngrep har forårsaket betydelig skade på mange elvemuslingbestander (Jungbluth et al. 1985, Wells et al. 1983, Bauer 1986). I mange tilfeller er det økt partikkeltransport, redusert vannhastighet og dermed økt sedimentering som forårsaker denne skaden.

Fra Oselva i Hordaland nevner Myking (1994) flere typer inngrep (grusuttak/vasking av grus, kanalisering og flomsikringstiltak) som lokalt har hatt negative følger for elvemuslingen. I et annet vassdrag har utbygging av et nytt boligfelt der elva ble lagt i rør utryddet bestanden så sent som i 1973-74. I et vassdrag i Nord-Trøndelag er det funnet et sammenfall i tid mellom store bakkeplanerings- og nydyrkingstiltak i nedslagsfeltet og siste kjente vellykkede rekruttering hos elvemusling (Larsen 1997).

Moderne skogsdrift med snauhogst, gjødsling og drenering i nedslagsfeltet til vassdrag med elvemusling kan endre de vannkjemiske forholdene og partikkeltransporten. Igjen blir en viktig trussel nedslamming av oppvekstområdene. Bekker kan også fylles igjen av kvister og muslinger kjøres istykker av tunge maskiner. Det er påvist at muslingen kan forsvinne fra områder der skogen hogges helt ned til elvekanten. Ved slike store forandringer i miljøet, kan muslingene slippe taket og la seg drive passivt med vannstrømmen (Eriksson et al. 1988, Sandaas 1995). Det kan skyldes at skjul og skygge forsvinner, og større utvasking

av næringsstoffer i vannet. Ortmann (1919) fant en preferanse hos elvemusling for elvebanker som hadde skygge fra trær og busker langs land. Dette bekreftes av Moog et al. (1993) som fant elvemusling i områder med 30-100 % skyggedekning langs elvebredden, men oppgir at optimale forhold var 60-100 % skyggedekning.

## 6.2.6 Fisketetthet/fiskestelltiltak

Elvemuslingen er avhengig av helt bestemte fiskearter for å kunne gjennomføre en vellykket livssyklus. Det gjør at den blir særlig sårbar. Med stadig avtagende laksebestand i Russland levner ikke Ziuganov et al. (1994) noe håp for at elvemuslingen skal øke i antall der. Tettheten av ettårig ungfisk (1+) må være > 5 individer pr. 100 m<sup>2</sup> i mai/juni når glochidiene slipper seg av for at tettheten av elvemusling skal opprettholdes (Ziuganov et al. 1994).

I næringsrike lokaliteter oppstår ofte det paradoksale at muslingen forsvinner på grunn av eutrofiering mens aurebestanden tar seg opp på grunn av økende næringstilgang (Bauer 1988). På slike lokaliteter finner man en negativ korrelasjon mellom antall muslinger og fisketetthet, og det er en positiv sammenheng mellom fisketetthet og nitratkonsentrasjon.

Utsetting av andre fiskearter og fiskestammer enn de som opprinnelig hører til i et vassdrag med elvemusling kan redusere muligheten for vellykket rekruttering. I Europa vil utsetting av regnbueaure og bekkerøye være uheldig da disse artene ikke egner seg som vertsfisk i europeiske vassdrag. Det må også vurderes virkningene av utsetting av laksunger i aurevassdrag der laks ikke forekommer naturlig, og utsetting av ikke stedeegne aurestammer i aurevassdrag. Det er gjort undersøkelser som kan tyde på at lokale "muslingtilvendte" aurestammer er mer motstandsdyktige mot infeksjon (bedre overlevelse) enn aure fra lokaliteter uten elvemusling (H. Söderberg pers. komm. i Sandaas 1995).

I mange vann og vassdrag har utsetting av ørekyte ført til sterk reduksjon av aurebestanden (Hesthagen 1995). Ørekyta opptrer i store stimer langs land og har ofte samme føde som auren. Dermed blir den en sterk næringskonkurrent til aureungene, og i bekker kan ørekyta dominere fullstendig og dermed fortrenge auren fra sine gyte- og oppvekstområder. Den vanligste årsaken til spredning av ørekyte er at den brukes ulovlig som levende agn. Ørekyte i elvemuslingvassdrag vil indirekte redusere muslingbestanden ved at auren som vertsfisk for glochidiene fortrenses. Glochidiene kan ikke gjennomføre metamorfosen på gjellene til ørekyten, og larvene faller av kort tid etter infeksjon (Ziuganov et al. 1994).

Generelt vil utsetting av fremmed fisk øke konkurransen om næring og oppholdssteder. Dette kan føre til en nedgang i de lokale fiskepopulasjonene, og dermed true elvemuslingens reproduksjon (Bauer 1988, Woodward 1995). Såkalte biotopforbedrende tiltak (rydding av elvebunnen, graving av kulper) skal heller ikke ukritisk settes igang uten at det tas hensyn til forekomsten av muslinger. Ofte er det uvitenhet som gjør at konflikter kan oppstå i slike tilfeller.

I forbindelse med utryddelse av lakseparasitten *Gyrodactylus salae*

har flere laksevassdrag i Norge blitt behandlet med rotenon. Dolmen et al. (1995) beskriver i den forbindelse forsøk som ble gjennomført for å undersøke virkningen av rotenon på elvemusling. De fant at elvemuslingen hadde en svært høy toleranse mot rotenon, og dødelig konsentrasjon var 30-40 ppm (12 t. eksponering). Rotenonbehandling slik som den gjennomføres i Norge (< 5 ppm rotenon i < 8 t.) vil ikke medføre noen trussel på bestander av elvemusling. Det skal imidlertid tilføyes at unge muslinger ikke ble testet. En årsklasse - som glochidielarver på fisken - vil imidlertid forsvinne sammen med fisken. Observasjoner fra Västernorrlands län i Sverige tyder på at muslinger kan ha dødd etter rotenonbehandling av en oppstrøms liggende innsjø (Henrikson et al. 1997), og Eriksson & Henrikson (1997) anbefaler at rotenonbehandling ikke skal gjennomføres i vassdrag med elvemusling.

## 6.2.7 Perler og perlefangst

Allerede for 5000 år siden i Persia, Mexico og Peru ble perler ettertraktede smykker (Dickinson 1968, Boldt 1985). De var sjeldne, og var forbeholdt konger og religiøse overhoder. Mange anså perlene for å være overnaturlige, og det ble fantasert og fortalt legender om dem. I det gamle Grekenland ble perlene ansett for å inneholde en magisk kraft. Mange mente at de bragte deres eier både lykke og elskov. Soldater prøvde å oppnå styrke og beskyttelse ved å berøre perler, og spåmenn brukte dem for å tyde fremtiden. Perler ble betraktet som symbolet på renhet og uskyld, og igjennom tidene har perler blitt benyttet som kjærlighetsgaver. Det var Østens perler som ble bragt til Persia, og senere sendt til Grekenland, som gjorde at de ble kjent og ettertraktet også i Europa.

Perler dannes i mange forskjellige muslingarter, hvorav de fleste finnes i tropiske farvann. Men også enkelte ferskvannsmuslinger kan danne perler, og i Europa er elvemuslingen (elveperlemuslingen) den mest kjente. Elvemuslingens latinske navn er utledet fra ordet margarita som betyr perle, og margaritifera betyr ganske enkelt perlebærer.

Romerske historieskrivere forteller at Julius Cæsar var svært opptatt av perlene som fantes i elvemuslingen. De hevder til og med at en av grunnene til at romerne invaderte de britiske øyer i årene 55 og 54 f.Kr var kjennskapet de hadde til forekomsten av muslinger i de britiske elvene. Med det nære sambandet vikingene kom til å ha med øygruppa i sørvest noen hundre år senere er det ikke utenkelig at de fikk kjennskap til perlefiske derfra (Kleiven et al. 1989). I Sverige har man funnet smykker med perler fra elvemuslingen i graver fra 900- og 1000-tallet (Awebro 1994). I middelalderen og senere ble perler en viktig del av utsmykningen på klesdrakten både hos kvinner og menn innen kongehuset og kirken. Ornamentale perlebroderier laget på lin, silke, fløyel og brokade ble ansett for å være noe av det ypperste innen kunsten. Store mengder med perler gikk med til dette og annen form for utsmykking på bl.a. sverd, kroner, ikoner og bøker, og til tradisjonelle smykker (perlekjeder, ørepynt og nåler) (se Bischoff et al. 1986). For å få en forestilling om hvor mange perler som trengtes kan det nevnes et eksempel: For å lage veggteppet (73 x 91 cm) som **figur 26** er et utsnitt fra var det behov for nær 10 000 perler, og for å skaffe tilveie dette måtte mer enn 2 millioner muslinger undersøkes! (Bischoff et al. 1986).



**Figur 26**

Utsnitt av et kors på en messehake laget i år 1500. Korset består totalt av 13 små bilder som alle er utført med detaljrike perlebroderier. Fra Bischoff et al. (1986). - Part of crucifix on a priest's cloak from Ebstorf monastery from 1500. The crucifix is made up of 3 small pictograms all made with detailed pearl embroideries. From Bischoff et al. (1986).

Perlens form, farge og størrelse var grunnleggende for bedømmelsen av perlens kvalitet og eventuelle markedsverdi. Det var imidlertid svært uvanlig å finne kostbare perler. De fleste perlene som ble funnet var små brune korn uten verdi. Etter erfaringer som man gjorde i Bayern på 1800-tallet ble det sagt at man måtte åpne 2701 muslinger for å finne en god perle, 2215 muslinger for å finne en middelsgod perle, og 103 muslinger for å finne en dårlig perle. Brander (1957a) mener at man kanskje må åpne opptil 10 000 individer før man finner en verdifull perle. Ifølge Ziuganov et al. (1994) vil utbyttet etter å ha åpnet ett tusen muslinger > 7 cm være 4-5 perler, men hvorav bare 1-2 har noen verdi.

Det finnes en lang rekke artikler, bøker og avhandlinger som beskriver perlefisket, fangstmetodene og den historiske utviklingen

i perlefangsten. Forholdene i Norge er beskrevet av Taranger (1890), Helland (1903), J.Økland (1982) og Kleiven et al. (1989). I tillegg finnes mange beretninger i lokalhistoriske bøker og hefter særlig fra Sørlandet (f.eks. Bergstøl 1959, Stomnås 1974, Nilssen 1975, Lilleholt 1994). Fra Sverige gir bl.a. Ekman (1908), Lidman (1958), Awebro (1994; 1995), Ejwertz (1995) og Öberg (1995) oversikter over perlefisket. Men perlefiske har vært drevet i de fleste europeiske land helt fram til midten av 1900-tallet (f.eks. von Hessling 1859, Brander 1957a, Rudau 1961, Cranbrook 1976, Reger 1981, Sprott & Gunda 1984, Bischoff et al. 1986, Arens 1995, Storå 1995).

Beskrivelsen som i det følgende gis av perlefisket i Norge baserer seg på de sentrale kildene Taranger (1890) og Helland (1903), men med støtte i J.Økland (1982) og Kleiven et al. (1989).

Det første kjente offentlige dokument om perlefiske fra Norge er et brev fra kong Christian IV (konge 1588-1648) til lensmannen over "Agdesiden" datert 27. juni 1637. Kongen ville at alle perler som ble funnet skulle kjøpes opp og sendes til ham. Dette påbudet kom ikke alltid til å bli fulgt, og ofte forsøkte perlefiskerne å omsette perlene ulovlig for derved å oppnå bedre pris enn det kongens oppkjøpere kunne tilby. I 1665 innsatte kong Fredrik III (konge 1648-70) Nils Pederssøn som inspektør for perlefiskerierne. Kong Christian V (konge 1670-99) overdro inntekten av det norske perlefisket til dronningen, Charlotte Amalie i 1683. Den første kongelige forordning (lov) om perlefisket i Kristiansand stift kom i 1691. Det ble tilsatt en overinspektør og flere underinspektører, og i en ny forordning som kom i 1707 ble det fastsatt at det skulle tilsettes faste perlefiskere i hver elv. Det kom senere bestemmelser om at perlefiskerne skulle slippe militærtjeneste og andre plikter som å være vardevakt eller skysskar. Særlig var elvene på Jæren kjent for perlefisket, men det ble som

oftest drevet uten hensyn til bestanden. Muslingene ble tatt opp med hendene på grunt vann eller med håv og spesielle tener med lange skaft på dypere vann (**figur 27**). Vanligvis ble muslingene samlet på land og åpnet med kniv som gjorde at muslingene ble drept. Etter mange år med rovfangst begynte rapporter om utfisking og "tomme" vassdrag å komme fra ulike deler av landet. I en reskript (instruks) fra den norske stattholder Ditlev Vibe i 1725 settes det begrensninger i perlefisket ved at små elver bare skal fiskes en dag pr. år, og de større elvene bare to dager pr. år. Perlefisket ble etterhvert ulønnsomt for kronen, og i 1733 kommer det en midlertidig fredningsbestemmelse ved at dronningen forbyr perlefangsten overalt i Norge inntil det er fastlagt nærmere bestemmelser om hvorledes fangsten skal foregå. Selv om elvene var "ruinerte" og perlefisket lite innbringende beholdt perlefiskerne fortsatt privilegiene sine også i andre halvdel av 1700-tallet. Mathias Henche som var dronningens siste perleinspektør døde i 1768. Med det var den historisk mest in-

### Figur 27

*Perlefisker i arbeid. Hjemmelaget vannkikkert, muslingtang og skulderveske var det viktigste utstyret. I tillegg benyttet han en kniv til å åpne muslingene med ved å skjære over lukkemuslene. Fra Lidman (1958). - Pearl fisherman at work. Home-made water tube, mussel rod and shoulderbag were essential items. In addition he used a knife to open the mussels by cutting the large muscle that held to two shells together. From Lidman (1958).*





teressante og eventyrlige delen av perlefisket i Norge et tilbake-lagt kapittel. I årene 1768-90 ble ordningen med inspektør erstattet med en forpakter som betalte en årlig avgift for perlefis- ket. Med det slapp dronningen å betale lønn til inspektøren, men sikret seg samtidig en årlig inntekt og forkjøpsrett til alle verdifulle perler. Ordningen med fritak fra utskrivning til militære skapte fortsatt mye misnøye blant offiserene, og det kom forslag om at ordningen måtte avskaffes. Inntektene av perlefisket sto ikke i forhold til "en saadan frihed, der berøver kongen mange af de kraftigste og smukkeste karle". Fra 1791 ble perlefisket overført til fogdene. Med det var nok en særegen epoke i perle- fisket slutt. I en melding til amtmennene i 1800 framgår det at perlefiske "for det meste ikke drives". Elvene var utfisket, og da det ikke var knyttet "privilegier eller friheter" til perlefisket leng- er, var det få eller ingen som så seg tjent med å drive med det.

Fogdene hadde helt til 1845 retten til perlefisket, men de benyt- tet seg ikke av den da perlefangsten ikke lønte seg. På grunn av dette ser det ut til at bestanden av elvemusling tok seg opp igjen utover på 1800-tallet i det minste fram til 1840. Etter tørrår på Jæren i 1841, og med omreisende perlekjøpere som oppmuntret folk til å fiske igjen tok fangsten seg opp på nytt. Det ble imidler- tid "drevet af børn og ukyndige folk, saa dynger med tusender af perleskjæl laa langs elvekanten". Fogden forbød da fisket av perler. I 1845 kom regjeringen med forslag om å overføre retten til perlefiske til grunneieren, og forslaget ble vedtatt i lovs form 7. juni 1845 (Lov om Perlefiskeriet). Grunneierne brydde seg imidlertid lite om perlefisket. De overlot ofte perlefisket til omrei- sende folk ("fremmede børn, gamle koner og veifarende") som gjorde en levevei av å gå fra den ene elva til den andre, og ikke hadde noen interesse av å skåne bestanden. Rovfiske resulterte på nytt i reduserte bestander, og "der optages hestelæs af mus- lingen, som dræbes, saa at elve, som før var rige, nu er saa godt som øde."

I Sverige blomstret også perlefisket opp igjen i andre halvdel av 1800-tallet, og kuliminerte mellom århundreskiftet og første ver- denskrig. Lidman (1958) skildrer hvordan dette artet seg i Pärlelven ved Jokkmokk der det brøt ut den reneste perlefiske- epidemien som på mange måter tilsvarte gullgraverfeberen i an- dre deler av verden: "Den egentliga rushen försiggick vid Pärholmen ej långt från byn Pärilan. Hit sökte sig stora skaror av äventyrare, mest finnar och svenska lösdrivare, byggde hyddor längs stränderna, plockade hundratusentals musselskal och hit- tade då och då en pärla. Man söp och sjöng och slogs. Hundratals personer samlades, älven finkammades. Det hände att bönderna lämnade sina gårdar vind för våg och gav sig ut på pärlfiske i den bergfaste övertygelsen, att de på nån dag skulle hitta förmögenheter på älvbotten." Öberg (1995) beskriver også fisket i Pärlelven, og et fangstlag tok på land 12-13 båtlas- ter om dagen som utgjorde > 20 000 muslinger. Disse ble åpnet med kniv og lagt i hauger på land. Etter en ukes arbeid var hau- gen 10-12 meter lang, 6-7 meter bred og minst 1,5 meter høy! Det er også beretninger om at en mann på en lokalitet i Finland i løpet av to sommersesonger hadde plukket opp 80 000 individer (Brander 1957a), eller at to mann i løpet av en dag kunne åpne 1000 individer.

Slike inngrep hadde likevel bare sjelden katastrofale følger for bestanden på lang sikt. Perlefiskerne tok normalt bare muslinger

som var > 7 cm, og etter endel år ville bestanden ta seg opp igjen. I vår tid derimot vil slik fangst få langt alvorligere følger. Rekrutteringen er lav eller har opphørt fullstendig, og mange be- stander består derfor bare av store og gamle individer. Enhver fangst vil derfor redusere bestanden i antall. Grundelius (1995) nevner et eksempel der ulovlig perlefiske på 1980-tallet uttryddet en muslingbestand fullstendig i Sverige.

I Storbritannia er det fortsatt tillatt å drive perlefangst, og Young (1984) mener dette er hovedårsaken til tilbakegangen i musling- bestanden i et flertall av de kjente lokalitetene i England, Wales og Skottland. Det har vært en økning i det tilfeldige fisket der ukyndige tar opp alle muslingene uten hensyn til størrelse eller antall. Dessuten er dykkerutstyr tatt i bruk. Dette har gjort at muslinger som tidligere var utilgjengelige nå blir tatt opp. Det er innført strengere restriksjoner på perlefiske også i Storbritannia, men det er fortsatt tillatt så sant perlen tas ut uten å skade mus- lingen (Wells & Chatfield 1992).

## 6.3 Tiltak

### 6.3.1 Bevaring og fredning av art og leveområde

J. Økland & K.A. Økland, (1992) har sammenfattet utbredelses- data og vernekriterier for stormuslinger, småmuslinger og sne- gler. I Norge kan arter av virvelløse dyr i ferskvann ha interessan- te og verdifulle populasjoner i 1) global sammenheng hvis de re- presenterer randpopulasjoner av artens totale utbredelse, for ek- sempel de nordligste forekomstene i verden, 2) europeisk sam- menheng hvis de A) finnes iandområder for artens areal på kontinentet, B) finnes i ekstrem høyde over havet, C) finnes ved ekstreme dyp, D) er sjeldne i Europa og 3) norsk sammenheng hvis de er sjeldne i Norge eller tilhører steder eller områder med høy biodiversitet. Elvemuslingen hører i denne sammenheng inn under punktene 1 (og 2A) og 2D.

Flere internasjonale konvensjoner eller avtaler har blitt etablert med sikte på å få i stand internasjonalt forpliktende vern av ville arter og deres levesteder. De viktigste konvensjonene i denne forbindelse er: Biodiversitets-konvensjonen, Bern-konvensjonen, Washington-konvensjonen og Ramsar-konvensjonen (Direktoratet for naturforvaltning 1994). Bern-konvensjonen har som formål å verne om europeiske arter av ville dyr og planter, samt deres le- vesteder, og det er lagt særlig vekt på beskyttelse av truede og sårbare arter. Elvemuslingen er ført opp i liste III i konvensjonen over arter som det skal tas spesielle hensyn til.

I Finland ble elvemuslingen fredet allerede i 1955 (bl.a. Valovirta 1984), i Sverige ble den fredet i hele landet fra 1994, men det fantes tidligere lokale fredninger i flere av länene som strekker seg tilbake til 1950-tallet (Lundstedt & Wennberg 1995, Henrikson 1995), og i Danmark ble den fredet i 1990 (Wells & Chatfield 1992).

Formelt sett er elvemuslingen tilstrekkelig vernet også i Norge gjennom lov om laksefisk og innlandsfisk m.v. av 15.mai 1992. Med hjemmel i denne lovens § 34 fastsatte Direktoratet for na- turforvaltning en forskrift om forbud mot fangst av elvemusling som trådte i kraft 1.januar 1993. Det er imidlertid fortsatt avis-

oppslag som beskriver perlefangst og leting etter skjell (bl.a. Drammens Tidende og Buskerud Blad 3. august 1994). At arten i realiteten er totalfredet er nok fortsatt ukjent for de fleste, og informasjonen på dette feltet kan med fordel bli bedre.

Det er imidlertid viktig å innse at et artsvern ikke alene kan redde utryddelsen av elvemuslingen. Motivet for å klassifisere elvemuslingen som sårbar er at rekrutteringen hos arten er så svak at overlevelsen ikke er sikret på lang sikt. Det er derfor viktig å sikre artens leveområder samtidig som årsakene til bestandsnedgangen identifiseres. Ved å sikre de gjenværende voksne individene vil bestanden kunne bygge seg opp igjen om belastningen minsker, og de unge muslingene får mulighet for å overleve de første kritiske årene.

Buddensiek et al. (1993b) setter opp to foreløpige konklusjoner som mål for å bevare muslinger:

1. Sand og finpartikulært materiale sedimenterer og reduserer infiltreringen av vann fra de frie vannmassene til sedimentet, og gjør at oksygeninnholdet i interstitialen avtar. Enhver habitat der voksne unionider fortsatt reproducerer, og hvor fisk fortsatt er tilstede skal beskyttes mot aktiviteter som medfører tilførsel av finsubstrat direkte til vassdraget eller som mobiliserer slik tilførsel. Tiltak for å sikre ersjonsutsatte områder blir derfor viktig, og det er nødvendig med tiltak som fanger opp løsmaterialene før det når fram til vassdraget.
2. Selv om mekanismene for hvordan de unge muslingene blir påvirket ikke er kjent i detalj, kan det likevel fastslås at enhver tilførsel av organisk materiale, så vel som tilførsel av næringsstoffene nitrogen (ammonium) og fosfor, skal betraktes som skadelig og i størst mulig grad unngås.

Det kan videre nevnes at fjerning av vegetasjon og snauhogst av skog langs vassdraget ikke bare påvirker elvemuslingen negativt ved økt erosjon, men også ved endrede temperatur- og lysforhold. Bevaring av elvemusling i et vassdrag må derfor ta hensyn til forholdene i nedslagsfeltet generelt, og langs elvestrengen spesielt, skal man ha håp om å gi bestandene et vern på lang sikt.

Vern av spesielle naturområder eller naturforekomster skjer i Norge først og fremst i medhold av Lov om naturvern. Ved siden av denne er Lov om laksefisk og innlandsfisk m.v. og Plan og bygningsloven sentrale lover når det gjelder områdevern. Paragraf 7 i Lov om laksefisk og innlandsfisk m.v gir adgang til biotopvern av områder som har særlig verdi for fisken. Denne paragrafen er også gjort gjeldende for elvemusling. I Plan og bygningsloven kan kommunene regulere områder til spesialområde naturvernområde og kan i kommuneplanene båndlegge områder som skal reguleres til naturvernformål eller vernes med hjemmel i annet lovverk. "Rådighetsinnskrenkninger" for å ivareta naturvernhensyn er også hjemlet i annet lovverk - Jordloven, Lov om skogbruk og skogvern og Vassdragsloven - men kommer mer sjeldent til anvendelse.

Det kan i noen tilfelle være vanskelig å skille artene av de store ferskvannsmuslingene fra hverandre. I vårt land har elvemuslingen bare overlappende utbredelse med andemusling og flat dam-

musling på Østlandsområdet, men det kan likevel være et spørsmål om ikke håndhevingen av fredningsbestemmelsen ville være enklere om den ble utvidet til å gjelde alle tre artene (jfr. Woodward 1995).

For å sikre elvemuslingen kreves det ved siden av forbud mot fangst også bedre kunnskap om artens generelle biologi samt forvaltningsplaner og strategier for tiltak og bevaring. I Sverige har Naturvårdsverket utarbeidet en tiltaksplan (åtgärdsprogram) for elvemuslingen (Eriksson 1995). I programmet inngår forslag til fredning og lovendringer, biotop- og områdevern, overvåking, tiltak, informasjon, samordning med annet naturvernarbeid og kunnskapsøkning. En sammenfattende beskrivelse og en diskusjon av en strategi for å bevare elvemuslingen finnes hos Grundelius (1995). En langsiktig bevaring av elvemuslingen handler om å garantere formering og overlevelse i store og voksende bestander i et hundretalls lokaliteter over hele Sverige.

I Norge har Direktoratet for naturforvaltning tatt et initiativ for å få laget en forvaltningsplan for elvemuslingen. I Rogaland har Ledje (1996a) kartlagt utbredelsen av elvemusling, og gitt forslag til forforvaltningsplan for fylket. Denne innebærer generelle tiltak som å bedre informasjonen om fangstforbudet og ikke gi dispensasjoner fra fredningen, informere grunneiere langs vassdrag med elvemusling slik at inngrep kan unngås eller gjøres på en skånsom måte, og intensivere kontrollen med siloutslipp. I tillegg må årsakene til nedslamming klargjøres, og det må gjennomføres tiltak som eventuelt kan bedre reproduksjonen av aure og laks.

I arbeidet med en forvaltningsplan i Norge er det viktig å samtidig få fram elvemuslingens betydning i økosystemet. Det bør i større grad settes krav til konsekvensutredninger i saker som berører vassdrag med elvemusling. I saker som eksempelvis angår vassdragsutbygging har elvemusling tidligere bare blitt omtalt tilfeldig, og det er aldri gjennomført konsekvensutredninger som tar utgangspunkt i elvemuslingen. I forbindelse med vegutbyggingssaker har det forekommet enkle konsekvensvurderinger som direkte har angått elvemusling (bl.a. Larsen 1995) eller mer indirekte som del av temaet biologisk mangfold (bl.a. Gaarder 1994), men disse sakene er få.

### 6.3.2 Utsetting, reintroduksjon og oppdrett

Elvemuslingen er i stand til å bevege seg, men de fleste flytter seg bare noen få centimeter, og undersøkelser har vist at nær en tredel av muslingene i løpet av et år ikke flytter seg i det hele tatt (Young & Williams 1983). Enkelte muslinger kan imidlertid aktivt eller passivt med vannstrømmen flytte seg til nye lokaliteter, og etablere seg på nytt f.eks. ved forstyrrelser i det opprinnelige leveområdet. Det er likevel klart at slike nyetableringer skjer svært sakte, og ikke kan bidra vesentlig i rekolonisering av elvestrekninger der muslingen har forsvunnet. Til slike områder i vassdraget kan elvemuslingen naturlig bare spres effektivt som glochidier på vertsfisk. Rekolonisering i elver der elvemuslingen totalt har forsvunnet må likevel skje ved direkte flytting av individer.

Utsetting av elvemusling til nye lokaliteter kan altså skje med voksne individer som flyttes eller som glochidier på fisk som enten

settes ut eller som naturlig vandrer innen vassdraget eller mellom vassdrag. Slike tiltak kan 1) skape nye bestander på lokaliteter der den ikke tidligere har vært, 2) reintrodusere arten til lokaliteter der den har dødd ut eller 3) forsterke eksisterende bestander.

### 6.3.2.1 Utsetting på nye lokaliteter

I dagens situasjon er det neppe ønskelig eller realistisk å introdusere elvemusling til vassdrag eller elvestrekninger der den ikke tidligere har vært. I mange av de vassdragene der elvemusling fortsatt finnes er det liten eller ingen rekruttering, og uttak av voksne muslinger vil i realiteten desimere allerede utrydningstruede bestander. Tidligere ble imidlertid elvemuslinger flyttet til nye lokaliteter for å bygge opp nye bestander med tanke på framtidig perlefiske. Allerede i det 14. århundredet ble det gjort forsøk på dette i Tyskland (von Hessling 1859, Jungbluth 1970). Jungbluth (1970) refererer flere resultatløse utsettinger, og slår fast at bare en utsetting har vist seg å være vellykket. I de andre tilfellene har muslingene dødd eller forsvunnet i løpet av kort tid. Også i Norge var det et ønske å innføre elvemusling til nye vassdrag, men som Taranger (1890) skriver: "Der er utvilsomt mange, der gjerne vilde overføre perleskjæl til sine elve; men man ved ikke, hvor saadanne kan erholdes. Derfor vilde det være ønskeligt, at eiere af rige perleførende elve blev opfordrede til i aviserne at opgive dered adresse og prisen paa muslingerne".

Elvemusling kan også ha blitt spredd utilsiktet som glochidier på gjellene til settefisk som er båret ut til nye lokaliteter, men dette er ikke kjent eller sikkert påvist.

Det er få opplysninger om nyintroduksjon av elvemusling i norske vassdrag, men så sent som i 1990 ble noen individer satt ut i Trollbekken nær Trondheim (Dolmen et al. 1995). Dette var en lokalitet som ikke tidligere har hatt elvemusling.

### 6.3.2.2 Infisert fisk

Det ble gjort forsøk med kunstig infisering av vertsfisk allerede i begynnelsen av 1900-tallet (Young 1911, Coker et al. 1921). Forsøk med glochidielarver av elvemusling er beskrevet av Wellman (1943), og i Tyskland har man gjort utallige forsøk med utsetting av infisert fisk for å forsterke svake muslingbestander. Dette synes i følge Bauer (1988) å ha fungert bra, og metoden er allment akseptert (bl.a. Wächtler et al. 1987, Bauer 1991, Hruska 1992). Ved en tetthet på  $10^5$  glochidier pr. liter vann og en eksponering på 5 minutter oppnådde Bauer & Vogel (1987) en startinfeksjon på 1000-2000 larver på aure som var 10-15 cm. På lokaliteter med lav muslingtetthet kan slik kontrollert infeksjon øke infeksjonsgraden pr. fisk, og man sikrer at et større antall glochidier får tilgang på egnet vertsfisk. Ved utsetting av infisert fisk kan antall unge muslinger som etablerer seg i substratet mangedobles såfremt dødeligheten ikke er fullstendig i den første kritiske fasen. På tross av dette har ikke slike fiskeutsettinger (med tilsammen flere millioner glochidielarver) i de siste 20 årene økt antall unge muslinger (Buddensiek 1995). Men metoden er enkel, og lite ressurskrevende, og har derfor vært et tiltak som mange har kunnet sette igang. Det er også mulig å "stenge inne" fisk på områder av elva der muslingene finnes i

den perioden som larvene slippes ut i vannmassene (Nezlin & Ziuganov 1991, Ziuganov et al. 1994).

### 6.3.2.3 Reintroduksjon

Av og til dukker det opp ønske om å reetablere elvemusling på lokaliteter der arten har dødd ut, f.eks. på grunn av forsurening. Allerede på slutten av 1700-tallet ble dette gjennomført i praksis selv om motivasjonen var en annen. Peder Mørch (forpakter av perlefiske i Norge i årene 1785-90), forteller hvordan han transporterte muslinger fra de dypere elvene med gode bestander til mindre elver og bekker der muslingene var dødd ut på grunn av overbeskatning, tørre somrer og strenge frostvintre (Taranger 1890). Han benyttet dette som tiltak for å bygge opp igjen bestandene slik at de kunne høstes i framtidig perlefiske.

Det er gjort ett forsøk i Norge med utsetting eller reintroduksjon av elvemusling. Dette skjedde i Audna der det høsten 1991 ble satt ut 250 muslinger på fire steder i hovedløpet over en strekning på ca 10 km (Dolmen & Kleiven 1993). I Sverige er det også gjennomført utsetting av voksne individer til kjente lokaliteter der muslinger har dødd ut (bl.a. Åkerman 1992). Slike utsettinger bør bare skje om man bedømmer at årsakene til at muslingene opprinnelig forsvant er under kontroll slik at forutsetningen for å overleve på lengre sikt er god. Ved utsettinger bør man anvende muslinger fra tette bestander i samme eller nærliggende vassdrag. Ofte kan dette være et problem fordi muslingene har forsvunnet fra store sammenhengende områder, og det kan være vanskelig å finne egnede innsamlingslokaliteter. Reintroduksjon av elvemusling til kalkede vassdrag i Norge og Sverige er nærmere beskrevet i avsnitt 6.3.3.

I Finland ble den første omfattende flyttingen av elvemusling forsøkt i 1979 (Valovirta 1984). Omlag 300 individer ble overført fra ett vassdrag til et annet der det på grunn av rovfangst bare ble funnet ett individ av den opprinnelige bestanden. Senere er flytting og overføring av elvemuslinger forsøkt i en rekke vassdrag. Flytting av denne typen er forøvrig ikke så lett som det kan høres ut. Det er viktig at muslingene settes ut en og en, gjerne sammen i mindre grupper. Erfaringene fra Finland i løpet av de siste 15 årene viser at 90 % av muslingene overlever når flyttingen skjer fra en del av et vassdrag til et annet, men bare 50 % eller mindre i de tilfellene der muslinger overføres fra et vassdrag til et annet (Valovirta 1995).

På Kola-halvøya er det gjennomført omfattende forsøk med reintroduksjon av elvemusling fra elva Varzuga til vassdrag i samme området. I 1988-90 ble 28 000 individer transportert med helikopter til de respektive utsettingsstedene (Ziuganov et al. 1994). Muslingene ble plassert ut i aggregasjoner på 100-250 individer omkring større steiner i elva for å etablere en struktur som lignet de opprinnelige koloniene. Dødeligheten oversteg ikke 1-2 individer pr. 1000 muslinger i de første årene etter utsettingene (1989-92). Slik reintroduksjon må ifølge Ziuganov et al. (1994) bare skje 1) innenfor det naturlige utbredelsesområdet til elvemusling, 2) når den opprinnelige bestanden er utdødd eller ikke er i stand til å reproducere, 3) når den antropogene belastningen er liten og ikke påvirker reproduksjonen eller forårsaker dødelighet i bestanden og 4) når det er vertsfisk tilstede.

Utsetting av muslinger bør gis en lav prioritet i relasjon til behovet for å beskytte de gjenværende livskraftige bestandene (Eriksson & Henrikson 1997). Det bør dessuten settes som krav at utsettingene følges gjennom et overvåkingsprogram som kan gi erfaringer til andre framtidige utsettinger. Buddensiek (1995) slår fast at ingen muslinger må flyttes fra ett vassdrag med mindre populasjonen er direkte truet av fysiske inngrep.

### 6.3.2.4 Oppdrett

I Tyskland og Russland har man testet en metode der man holder aure infisert med glochidielarver i akvarier (bl.a. Wächtler et al. 1987, Ziuganov et al. 1994, Buddensiek 1995). Når de unge muslingene slipper seg av fisken samles de opp og plasseres i oppvekstbur på gunstige områder i vassdraget. En nærmere beskrivelse av metoden og utstyret er gitt av Buddensiek (1995). Unge muslinger har overlevd i mer enn fire år i slike bur. Selv om metoden primært har vært anvendt for å undersøke muslingenes tilvekst og overlevelse i vassdrag med ulik vannkemi og temperaturforhold kan den også benyttes til kontrollert oppdrett av unge muslinger.

Slik oppdrett som innebærer kontrollert oppvekst av unge muslinger sikrer en større overlevelse i den første kritiske fasen. De unge muslingene kan dessuten settes ut på egnede lokaliteter der muligheten for videre overlevelse er stort mulig.

### 6.3.3 Kalking

Tilsetting av kalk i innsjøer og vassdrag er et midlertidig tiltak som motvirker skadene av sur nedbør, og i dag kjenner man ingen bedre metode enn kalking når man vil begrense forsuringsskadene. Mot kalking taler de gamle påstandene om at elvemuslingen ikke tåler høyt kalkinnhold. Som vist tidligere er neppe kalkholdigheten av avgjørende betydning for forekomsten (kapittel 5.6.4).

Det er gjort ett forsøk i Norge med utsetting eller reintroduksjon av elvemusling etter kalking. Dette skjedde i Audna der det høsten 1991 ble satt ut 250 muslinger på fire steder i hovedløpet over en strekning på ca 10 km (Dolmen & Kleiven 1993). Det fantes tidligere en god bestand av elvemusling i Audna, men pga. forsuring avtok antallet muslinger, og omkring 1950 forsvant de siste individene. Vassdraget ble kalket fra 1985 for å få tilbake laksen som nå reproduserer naturlig i vassdraget (bl.a. Haraldstad 1991). Tre år etter utsettingene av elvemusling ble det i 1994 gjenfunnet ca 50 % av individene på utsettingslokaliteten. Overlevelsesprosenten er imidlertid usikker da flere dyr kan ha forflyttet seg uten at de er gjenfunnet. På en av stasjonene ble nær 80 % av dyrene gjenfunnet, og den reelle overlevelsesprosenten er minst så høy i følge Dolmen (1994). Isgang og sterk strøm kan ha flyttet muslingene ut på dypere vann der de er vanskeligere å finne igjen. Det er bare oppdaget noen få døde elvemuslinger.

Det gjøres forøvrig ingen forsøk eller forskning på forholdet mellom elvemusling og kalking i Norge.

Voksne elvemuslinger er reintrodusert til flere kalkede vassdrag i Sverige (Åkerman 1992, Henrikson 1996). I felteksperiment i Älvsborgs län er det påvist økt overlevelse av elvemusling etter at kalking ble satt igang (Henrikson 1996). Det finnes også eksempler der man i Sverige mener at rekrutteringen har startet igjen etter kalking (Andersson et al. 1993). Småmuslinger (< 22 mm) ble funnet i en liten bekk der lengden på de resterende individene var 90-121 mm. De eldste individene var > 40 år, og de yngste < 8 år. De små muslingenes alder stemte ganske bra overens med tidspunktet for første kalking i området.

Det er også vist at skalltilveksten øker etter kalking av vassdrag som har vært utsatt for sterk forsuring (Mutvei & Dunca 1995). Etter omfattende kalkinger av Slereboån i Sør-Sverige økte tilveksten flere hundre prosent, og tilvekstøkningen forekom hos samtlige 20 undersøkte individer som var fra 29 til 69 år. Også frekvensen av vekstforstyrrelser avtok etter kalking.

Alimov (1974) fant at veksthastigheten hos elvemusling var størst når innholdet av kalsium var 6-78 mg/l. Dette er høye verdier sammenlignet med norske forhold. I Sokndalselva som kalles i nedslagsfeltet ligger årsgjennomsnittet for kalsium mellom 1,5 og 4 mg/l i ulike deler av vassdraget, og bare unntaksvis måles det verdier > 10 mg/l (T.Nøst pers. komm.). I Ognå som kalles både i nedslagsfeltet og ved hjelp av kalkdoserere er også mengden kalsium lav og i størrelsesorden 2-4 mg/l (T.Nøst pers. komm.). Disse eksemplene sammen med resultater fra andre kalkede laksevassdrag i Norge viser at kalkinnholdet fortsatt er lave etter kalking enn det som er beskrevet som det optimale for elvemuslingen.

Kalkingen i seg selv ser ut til å ha en positiv effekt på elvemuslingen, men for å unngå sedimentering av kalk som kan være uheldig, må ikke kalkdoserere plasseres like oppstrøms eksisterende bestander av elvemusling.

## 7 Litteratur og referanser

- Litteraturen som omhandler vitenskapelige arbeider om perlemuslinger og perler er svært omfattende. Jungbluth et al. (1985) har i sin bibliografi mer enn 1500 referanser. Dette reflekterer betydningen elvemuslingen har hatt i forbindelse med perlefiske. De eldste referansene er fra 1569, men fra Norden kjenner vi beretningene til Olaus Magnus fra 1555 som omtaler elvemusling og perlefiske. På 1600- og 1700-tallet omtaler Jungbluth et al. (1985) henholdsvis 25 og 61 referanser, men fra midten av 1800-tallet er det en oppsving i antall publikasjoner som omhandler emnet. Det når en topp rundt 1910 og 1925, og avtar fram mot 1950. Interessen for elvemuslingen tar seg opp igjen utover i 1950- og 1960-årene. Det skjer samtidig en dreining bort fra perlefisket som det viktigste aspektet ved arten mot et mer økologisk innhold, og bekymring om bestandsutviklingen og årsakene til dette. Mye av den eldste litteraturen er naturlig nok ikke behandlet i denne rapporten. Men den innehar et interessant historisk perspektiv, og det henvises til Jungbluth et al. (1985) for ytterligere fordykning.
- Alimov, A.F. 1974. Growth regulations in freshwater bivalvia. - Zh. Obshch. Biol. 35: 576-589. [På russisk].
- Alimov, A.F. 1981. Functional ecology of freshwater bivalves. - Leningrad, Nauka. 248 s. [På russisk].
- Altaba, C.R. 1990. The last known population of the freshwater mussel *Margaritifera auricularia* (Bivalvia, Unionoidea): A conservation priority. - Biol. Conserv. 52: 271-286.
- Altnöder, K. 1926. Beobachtungen über die biologie von *Margaritana margaritifera* und über die ökologie ihres wohnorts. - Arch. Hydrobiol. 17: 423-491.
- Andersson, G., Lindgren, G. & Åsbrink, S. 1993. Föryngring hos flodpärlmussla efter kalkning? - INKA-bladet nr.23-1993: 12-13.
- Anonym 1888. Flodperlemuslingen. - Norsk Fiskeritidende 7: 252-258.
- Anonym 1995. Flodpärlmusslan - ekologi, hot och bevarande. - Naturskyddsföreningen, Världsnaturfonden og Naturvårdsverket. Brosjyre. 16 s.
- Arens, I. 1995. Pärlfisket i Estland och estniska Livland 1690 - ca 1703 samt åny 1746 - ca 1750. - S.149-156 i Flodpärlmusslan i tvärvetenskaplig belysning. Rapport fra seminar om elvemusling i Jokkmokk august 1992. Åttte, svenskt fjäll- och samemuseum, Duoddaris 7.
- Awakura, T. 1968. The ecology of parasitic glochidia of the fresh-water pearl mussel, *Margaritifera laevis* (Haas). - Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery 23: 1-21. [På japansk].
- Awebro, K. 1994. Pärlfiske i kronans tjänst. - Forskning och Framsteg 29: 38-42.
- Awebro, K. 1995. Pärlfisket som statligt privilegium under åren 1691-1723. - S. 93-133 i Flodpärlmusslan i tvärvetenskaplig belysning. Rapport fra seminar om elvemusling i Jokkmokk august 1992. Åttte, svenskt fjäll- och samemuseum, Duoddaris 7.
- Baer, O. 1969. Beiträge zur ökologie der flussperlmuschel *Margaritifera margaritifera* (L.) unter besonderer berücksichtigung der sächsischen Mittelgebirgsbiotope. - Int. Revue Ges. Hydrobiol. 54: 593-607.
- Baer, O. 1970. Zum rückgang der sächsischen flussperlmuscheln. - Arch. Naturschutz Landschaftsforsch. 10: 207-209.
- Baer, O. 1976. Zur bionomie vogtländischer flussperlmuscheln (Mollusca, Lamellibranchiata). - Malak. Abh. Dresden 5: 101-113.
- Baer, O. 1993. Die flussperlmuschel in fließgewässern der sächsischen Vogtlandes. - S. 58-64 i Brockhaus, T. & Mackenthun, G., red. Ökologische beurteilung von fließgewässern im regierungsbezirk Chemnitz. Staatliches umweltfachamt Chemnitz.
- Baer, O. & Steffens, R. 1987. Die flussperlmuschel (*Margaritifera margaritifera* L.) - Bestandssituation, ökologie, schutzmassnahmen. - Naturschutzarbeit in Sachsen 29: 53-60.
- Banarescu, P. 1990. Zoogeography of fresh waters. 1. General distribution dispersal of freshwater animals. - Aula-verlag, Wiesbaden. 511 s.
- Bauer, G. 1979. Untersuchungen zur fortplanungsbiologie der flussperlmuschel (*Margaritana margaritifera*) im Fichtelgebirge. - Arch. Hydrobiol. 85: 152-165.
- Bauer, G. 1980. Die situation der flussperlmuschel (*Margaritifera margaritifera*) in der Oberpfalz und in Niederbayern. - Ber. ANL 4: 101-103.
- Bauer, G. 1983. Age structure, age specific mortality rates and population trend of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) in North Bavaria. - Arch. Hydrobiol. 98: 523-532.
- Bauer, G. 1986. The status of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* L. in the south of its European range. - Biol. Conserv. 38: 1-9.
- Bauer, G. 1987a. Reproductive strategy of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera*. - J. Anim. Ecol. 56: 691-704.
- Bauer, G. 1987b. The parasitic stage of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.). II. Susceptibility of brown trout. - Arch. Hydrobiol., Suppl. 76: 403-412.
- Bauer, G. 1987c. The parasitic stage of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.). III. Host relationships. - Arch. Hydrobiol., Suppl. 76: 413-423.
- Bauer, G. 1988. Threats to the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* L. in Central Europe. - Biol. Conserv. 45: 239-253.
- Bauer, G. 1989. Die bionomische strategie der flussperlmuschel. - Biol. Unserer Zeit 19: 69-75.
- Bauer, G. 1991. Plasticity in life history traits of the freshwater pearl mussel - consequences for the danger of extinction and for conservation measures. - S. 103-120 i Seitz, A. & Loeschcke, V., red. Species conservation: A population-biological approach. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Bauer, G. 1992. Variation in the life span and size of the freshwater pearl mussel. - J. Anim. Ecol. 61: 425-436.
- Bauer, G. 1994. The adaptive value of offspring size among freshwater mussels (Bivalvia; Unionoidea). - J. Anim. Ecol. 63: 933-944.
- Bauer, G., Schrimppf, E., Thomas, W. & Herrmann, R. 1980. Zusammenhänge zwischen dem bestandsrückgang der flussperlmuschel (*Margaritifera margaritifera*) im Fichtelgebirge und der gewässerbelastung. - Arch. Hydrobiol. 88: 505-513.
- Bauer, G. & Eicke, L. 1986. Pilotprojekt zur rettung der flussperlmuschel (*Margaritifera margaritifera* L.). - Natur und Landschaft 61: 140-143.
- Bauer, G. & Vogel, C. 1987. The parasitic stage of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.). I. Host response to glochidiosis. - Arch. Hydrobiol., Suppl. 76: 393-402.

- Bauer, G., Hochwald, S. & Silkenat, W. 1991. Spatial distribution of freshwater mussels: the role of host fish and metabolic rate. - *Freshw. Biol.* 26: 377-386.
- Bergstøl, T. 1959. Atterljom. Folkeminne frå smådalane kring Lindesnes III. - *Norsk folkeminnelag* 82: 1-163.
- Berrow, S.D. 1991. Predation by the hooded crow *Corvus corone cornix* on freshwater pearl mussels *Margaritifera margaritifera*. - *Ir. Nat. J.* 23: 492-493.
- Bischoff, W.-D., Dettmer, R. & Wächtler, K. 1986. Die flussperlmuschel. Biologie und kulturelle bedeutung einer heute vom aussterben bedrohten art. - Staatliches naturhistorisches museum Braunschweig. Ausstellung 27. April - 24. August 1986. 64 s.
- Björk, S. 1962. Investigations on *Margaritifera margaritifera* and *Unio crassus*. Limnologic studies in rivers in south Sweden. - *Acta Limnologica* 4: 1-109.
- Bloomer, H.H. 1927. *Margaritifera margaritifera*. Notes on the variation of the british and irish forms. - *Proc. Malac. Soc.* 17: 208-216.
- Boettger, C.R. 1954. Flussperlmuschel und perlenfischerei in der Lüneburger heide. - *Abh. Braunschweig. Wiss. Ges.* 6: 1-40.
- Boldt, K. 1985. Perler - et naturprodukt. - Skarv naturforlag, Holte. 32 s.
- Bowden, J. & Heppell, D. 1968. Revised list of British Mollusca. 2. Unionacea-Cardiacea. - *J. Conch.* 26: 237-272.
- Boycott, A.E. 1927. Ecological notes 7. *Margaritana margaritifera* in hard water. - *Proc. Malac. Soc. London* 17: 184.
- Boycott, A.E. 1933. The pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) in hard and soft water. - *Vasculum* 19: 47-51.
- Boycott, A.E. 1936. The habitats of fresh-water mollusca in Britain. - *J. Anim. Ecol.* 5: 116-186.
- Brander, T. 1955. Weitere beobachtungen zur muscheldiät der bisamratte. - *Arch. Hydrobiol.* 51: 261-266.
- Brander, T. 1956. Über dimensionen, gewicht, volumen und alter grosswüchsiger europäischer Unionazeen. - *Arch. Moll.* 85: 65-68.
- Brander, T. 1957a. Aktuelles über die flussperlmuschel, *Margaritana margaritifera* (L.), in Finnland. - *Acta Soc. Fauna Flora Fenn.* 74(2): 1-29.
- Brander, T. 1957b. Insamling och tillvaratagning av skalprov (konkylier) av unionaceer. - *Mem. Soc. Fauna Flora Fenn.* 32: 157-167.
- Bruno, D.W. 1989. Fresh water and marine mussels and their effects upon farmed fish. - *Aquacult. Inf. Ser. No.6*: 1-3.
- Bruno, D.W., McVicar, A.H. & Waddell, I.F. 1988. Natural infection of farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr by glochidia of the freshwater pearl mussel, *Margaritifera margaritifera* L. - *Bull. Eur. Ass. Fish. Pathol.* 8: 23-26.
- Buddensiek, V. 1995. The culture of juvenile freshwater pearl mussels *Margaritifera margaritifera* L. in cages: A contribution to conservation programmes and the knowledge of habitat requirements. - *Biol. Conserv.* 74: 33-40.
- Buddensiek, V., Ratzbor, G. & Wächtler, K. 1993a. Auswirkungen von sandeintrag auf das interstitial kleiner fließgewässer im bereich der Lüneburger heide. - *Natur Landschaft* 68: 47-51.
- Buddensiek, V., Engel, H., Fleischauer-Rössing, S. & Wächtler, K. 1993b. Studies on the chemistry of interstitial water taken from defined horizons in the fine sediments of bivalve habitats in several northern German lowland waters. II. Microhabitats of *Margaritifera margaritifera* L., *Unio crassus* (Philipsson) and *Unio tumidus* Philipsson. - *Arch. Hydrobiol.* 127: 151-166.
- Burla, H. 1970. Die steckstellung von *Anodonta piscinalis* im Zürichsee im winter. - *Vjschr. Naturf. Ges. Zürich* 115: 343-352.
- Carell, B., Forberg, S., Grundelius, E., Henrikson, L., Johnels, A., Lindh, U., Mutvei, H., Olsson, M., Svärdström, K. & Westermark, T. 1987. Can mussel shells reveal environmental history? - *Ambio* 16: 2-10.
- Carell, B., Dunca, E., Gärdenfors, U., Kulakowski, E., Lindh, U., Mutvei, H., Nyström, J., Seire, A., Slepukhina, T., Timm, H., Westermark, T. & Ziuganov, V. 1995. Biomonitoring of pollutants in a historic perspective. Emphasis on mussel and snail shell methodology. - *Ann. di Chimica* 85: 353-370.
- Carl, S. 1910. Die flussperlmuschel (*Margaritana margaritifera* L.) und ihre perlen. - *Verh. Naturwiss. Ver. Karlsruhe* 22: 122-220.
- Clarke, A.H. 1981. The freshwater molluscs of Canada. - National Museum of Natural Sciences, Natural Museums of Canada, Ottawa. 446 s.
- Clarke, A.H. & Berg, C.O. 1959. The freshwater mussels of central New York. With an illustrated key to the species of Northeastern North America. - *Cornell Univ. Agricult. Exp. Stat. Mem.* 367: 1-79.
- Clench, W.J. 1965. Mollusca. - S.1117-1160 i Ward, H.B. & Whipple, G.C., red. Edmondson, W.T. Fresh-water biology. 2nd edition.
- Coker, R.E., Shira, A.F., Clark, H.W. & Howard, A.D. 1921. Natural history and propagation of freshwater mussels. - *Bull. U.S. Bur. Fish.* 37: 75-181.
- Comfort, A. 1957. The duration of life in molluscs. - *Proc. Malac. Soc. London* 32: 219-241.
- Conner, C.H. 1909. Supplementary notes on the breeding seasons of the Unionidae. - *Nautilus* 22: 111-112.
- Cranbrook, the Earl of 1976. The commercial exploitation of the freshwater pearl mussel, *Margaritifera margaritifera* L. (Bivalvia: Margaritiferidae) in Great Britain. - *J. Conch.* 29: 87-91.
- Cunjak, R.A. & McGladdery, S.E. 1991. The parasite-host relationship of glochidia (Mollusca: Margaritiferidae) on the gills of young-of-the-year Atlantic salmon (*Salmo salar*). - *Can. J. Zool.* 69: 353-358.
- DeBruin, J.P.C. & Davids, C. 1970. Observations on the rate of water pumping of the freshwater mussel, *Anodonta cygnea zellensis* (Gmelin). - *Neth. J. Zool.* 20: 380-391.
- D'Eliscu, P.N. 1972. Observation of the glochidium, metamorphosis, and juvenile *Anodonta californiensis* Lea, 1857. - *Veliger* 15: 57-58.
- de Nie, H.W. 1987. Food, feeding periodicity and consumption of the eel *Anguilla anguilla* (L.) in the shallow eutrophic Tjeukemeer (The Netherlands). - *Arch. Hydrobiol.* 109: 421-443.
- Dickinson, J.Y. 1968. The book of pearls. Their history and romance from antiquity to modern times. - Bonanza Books, New York. 248 s.
- Direktoratet for naturforvaltning 1994. Truete arter i Norge. Verneforslag. - DN-Rapport 1994-2. 56 s.
- Direktoratet for naturforvaltning 1995. Kalking -bringer liv tilbake i forsured vann og vassdrag. - Brosjyre. 42 s.

- Dolmen, D. 1994. Rapportering fra kalkingsprosjektene øyestikkerprosjektet og elvemuslingprosjektet. - Brev til Direktoratet for naturforvaltning 9.11.94. 3 s.
- Dolmen, D. & Kleiven, E. 1993. Audna. Elvemuslingprosjektet. - S. 29-30 i: Romundstad, A.J., red. Kalking i vann og vassdrag 1991. FoU-årsrapporter. DN-Notat 1993-1.
- Dolmen, D., Arnekleiv, J.V. & Haukebø, T. 1995. Rotenone tolerance in the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera*. - Nordic J. Freshw. Res. 70: 21-30.
- Dolmen, D. & Kleiven, E. 1996. Elvemuslingen *Margaritifera margaritifera* i Norge. Preliminært utkast. - Intern rapport. 37 s.
- Dyk, V. 1944. Zur morphologie der Flantzflusssperlmuschel. - Arch. Hydrobiol. 39: 63-69.
- Dyk, V. & Dyková, S. 1974. The pearl oyster (*Margaritana margaritifera*, Linnaeus, 1758) a neglected indicator of the pollution of mountain and submontane water flows of the crystalline region of Czechoslovakia. - Acta Vet. Brno 43: 287-304.
- Eagar, R.M.C. 1977. Shape of shell in relation to weight of *Margaritifera margaritifera* (L.) (Bivalvia: Margaritiferidae). - J. Conch. 29: 207-218.
- Ejvertz, A. 1995. Fiske etter pärlmusslan i Lagan. - S.193-196 i Flodpärlmusslan i tvärvetenskaplig belysning. Rapport fra seminar om elvemusling i Jokkmokk august 1992. Åttte, svenskt fjäll- och samemuseum, Duoddaris 7.
- Ekman, T. 1905. Undersökningar öfver flodpärlmusslans förekomst och lefnadsförhållanden i Ljusnan och dess tillflöden inom Härjedalen. - Medd. Kungl. Landtbruksstyrelsen 110: 1-12.
- Ekman, T. 1908. Pärlmusselfångsten. - Svensk Fiskeri-Tidsskrift 17: 97-103.
- Ekman, S. 1922. Djurvärldens utbredningshistoria på skandinaviska halvön. - Albert Bonniers Förlag, Stockholm. 614 s.
- Ellis, A.E. 1978. British freshwater bivalve mollusca. - Synopses of the British Fauna (New Series) 11: 1-109.
- Enerud, J. & Sandaas, K. 1995. Registrering av ørret og elveperlemusling i Skarselva, Maridalsvassdraget, Oslo kommune, september 1994. - Oslo kommune, Etat for miljørettet helsevern og næringsmiddeltilsyn. Rapport 1995-5. 11 s.
- Eriksson, M.O.G. 1995. Naturvårdsverkets åtgärdsprogram för flodpärlmusslan. - S.31-35 i Flodpärlmusslan i tvärvetenskaplig belysning. Rapport fra seminar om elvemusling i Jokkmokk august 1992. Åttte, svenskt fjäll- och samemuseum, Duoddaris 7.
- Eriksson, M.O.G., Henrikson, L. & Oscarson, H.G. 1983. Flodpärlmusslan i Sjuhäradsbygden. - Sjuhärads natur 4: 58-63.
- Eriksson, M.O.G., Henrikson, L. & Oscarson, H.G. 1985. Flodpärlmusslan i Hallands 1984. - Länsstyrelsen i Hallands län, Naturvårdsenheten. Meddelande 13-1985. 12 s.
- Eriksson, M.O.G., Henrikson, L. & Oscarson, H.G. 1986. Flodpärlmusslan i Göteborgs och Bohus län 1984. - Länsstyrelsen Göteborgs och Bohus län, Naturvårdsenheten. Rapport 1986-2. 10 s.
- Eriksson, M.O.G., Henrikson, L. & Oscarson, H.G. 1988. Flodpärlmusslan i Gärån före och efter kalkning. - Miljö i Mark 1988-4: 1-12.
- Eriksson, M.O.G. & Henrikson, L. 1997. Flodpärlmusslan i Sverige: Status, trender och hotbild. - Del I i: Eriksson, M.O.G., Henrikson, L. & Söderberg, H., red. Flodpärlmusslan i Sverige. Naturvårdverket Rapport xxxx. [Under utgivelse].
- Esmark, B. 1886. On the land and freshwater mollusca of Norway. - J. Conchol. 5: 90-131.
- Finne-Grønn, S.H. 1897. Familien Tostrup fra Lister samt foged Tostrupa beskrivelse at Lister og Mandals amt af 1743. - Tronsen & Co.s bogtrykkeri, Christiania. 24+42 s.
- Frank, C. 1983. Zum vorkommen der flussperlmuschel *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus 1758) (Bivalvia: Margaritiferidae) im österreichischen granithochland (westliches Niederösterreich). - Zeitschr. Angew. Zool. 70: 321-350.
- Fuller, S.L.H. 1974. Clams and mussels (Mollusca: Bivalvia). - S.215-273 i Hart, C.W. & Fuller, S.L.H., red. Pollution ecology of freshwater invertebrates. Academic Press, New York - London.
- Fustish, C.A. & Milleman, R.E. 1978. Glochidiosis of salmonid fishes. II. Comparison of tissue response of coho and chinook salmon to experimental infection with *Margaritifera margaritifera* (L.) (Pelecypoda: Margaritanidae). - J. Parasitol. 64: 155-157.
- Fångstam, H. 1986 (1987). Inventering av flodpärlmusslan i Västerbottens län. - Länsstyrelsen Västerbottens län, Naturvårdsenheten. Meddelande 7-1986. 51 s.
- Fångstam, H. 1994. Flodpärlmussla 1993 Västerbottens län. - Länsstyrelsen Västerbottens län, Miljøvårdsenheten. Meddelande 1-1994. 45 s.
- Gaarder, G. 1994. Rv.7 Ramsund-Kjeldsbergsvingene. Konsekvensutredning på tema biologisk mangfold. - Miljøfaglig utredning. Rapport 11-1994. 37 s.
- Geiler, H. 1976. Biometrische bearbeitung der schalen einer teilpopulation der flussperlmuschel (*Margaritifera margaritifera* L.) aus dem oberen Vogtland (Sachsen) im vergleich zu angaben anderer autoren über europäische, insbesondere nord-europäische herkünfte. - Malak. Abh. 5: 75-90.
- Grundelius, E. 1982. Flodpärlmusslan, *Margaritifera margaritifera* (L.) - en litteraturstudie. - Länsstyrelsen Koppbergs län, Naturvårdsenheten. Rapport 1982-2. 23 s.
- Grundelius, E. 1987. Flodpärlmusslans tilbakagång i Dalarna. - Fiskeristyrelsens sötvattenslaboratorium. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm. Rapport 1987-4. 72 s.
- Grundelius, E. 1995. En strategi för att bevara flodpärlmusslan. - S.23-30 i Flodpärlmusslan i tvärvetenskaplig belysning. Rapport fra seminar om elvemusling i Jokkmokk august 1992. Åttte, svenskt fjäll- och samemuseum, Duoddaris 7.
- Haas, F. 1908. Die verbreitung der flussperlmuschel im Odenwald. - Beil. Nachr.-Bl. Dtsch. Malakozool. Ges. 40: 8-16.
- Haas, F. 1941. Records of large fresh-water mussels. - Zool. Ser. Field Mus. Nat. Hist. 24: 259-270.
- Haas, F. 1948. On *Margaritifera durrovensis* Phillips and its affinities. - J. Conchol. 23: 6-8.
- Haraldstad, Ø. 1991. Laksen er tilbake i Audna. Rapport fra et elvekalkingsprosjekt. - Direktoratet for naturforvaltning og Fylkesmannen i Vest-Agder, Miljøvernvedelingen. Rapport. 40 s.
- Harms, W. 1907. Zur biologie und entwicklungsgeschichte der flussperlmuschel (*Margaritana margaritifera* Dupuy). - Zool. Anz. 31: 814-824.
- Harms, W. 1909. Postembryonale entwicklungsgeschichte der Unioniden. - Zool. Jb. (Anat.) 28: 325-386.
- Haukioja, E. & Hakala, T. 1978. Measuring growth from shell rings in populations of *Anodonta piscinalis* (Pelecypoda, Unionidae). - Ann. Zool. Fennici 15: 60-65.

- Heard, W.H. 1970. Hermaphroditism in *Margaritifera falcata* (Gould) (Pelecypoda: Margaritiferidae). - *Nautilus* 83: 113-114.
- Heard, W.H. 1975. Sexuality and other aspects of reproduction in Anodonta (Pelecypoda: Unionidae). - *Malacologia* 15: 81-103.
- Helland, A. 1903. Norges land og folk topografisk-statistisk beskrevet. X. Lister og Mandals amt. 2.del. - H. Aschehoug & Co. (W. Nygaard), Kristiania. 718 s.
- Heming, T.A., Vinogradov, G.A., Klerman, A.K. & Komov, V.T. 1988. Acid-base regulation in the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera*: Effects of emersion and low water pH. - *J. Exp. Biol.* 137: 501-511.
- Hendelberg, J. 1960. The fresh-water pearl mussel, *Margaritifera margaritifera* (L.). - *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottning.* 41: 149-171.
- Henrikson, L. 1991. Flodpärlmusslan i Älvsborgs län 1990 - status och åtgärdsförslag. - Länsstyrelsen Älvsborgs län. Rapport 1991-6. 64 s.
- Henrikson, L. 1995. Flodpärlmusslans biologi, status i Sverige och hotbild. - S.11-21 i Flodpärlmusslan i tvärvetenskaplig belysning. Rapport fra seminar om elvemusling i Jokkmokk august 1992. Åjtte, svenskt fjäll- och samemuseum, Duoddaris 7.
- Henrikson, L. 1996. The freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (L.) (Bivalvia) in southern Sweden - effects of acidification and liming. - I Henrikson, L. Acidification and liming of freshwater ecosystems - examples of biotic responses and mechanisms. - Zoologisk Institut, Universitetet i Göteborg. Doktorgradsavhandling.
- Henrikson, L. & Oscarson, H. 1987. Flodpärlmusslan i Jönköpings län 1986. - Länsstyrelsen i Jönköpings län, Naturvårdsenheten. Rapport 1-1987. 14 s.
- Henrikson, L., Bergström, S-E., Norrgrann, O. & Söderberg, H. 1997. Flodpärlmusslan i Sverige: Dokumentation, skyddsvärde och åtgärdsförslag för 53 flodpärlmusslepopulationer i Sverige. - Del II i: Eriksson, M.O.G., Henrikson, L. & Söderberg, H., red. Flodpärlmusslan i Sverige. Naturvårdsverket Rapport xxx. [Under utgivelse].
- Hesthagen, T. 1995. Årsaker til spredning av ørekyt og mulige tiltak for å begrense utbredelsen. - S. 133-138 i Hokstad, O. & Skurdal, J., red. Spredning av ferskvannsorganismer. Seminarreferat. DN-Notat 1995-4.
- Hochwald, S. 1990. Bestandsgefährdung seltener muschelarten durch den bisam (*Ondatra zibethica*). - *Schriftenr. Bayer. Landesamt Umweltschutz* 97: 113-114.
- Hruska, J. 1992. The freshwater pearl mussel in South Bohemia: Evaluation of the effect of temperature on reproduction, growth and age structure of the population. - *Arch. Hydrobiol.* 126: 181-191.
- Huebner, J.D. & Pynnönen, K.S. 1992. Viability og glochidia of two species of Anodonta exposed to low pH and selected metals. - *Can. J. Zool.* 70: 2348-2355.
- Hutchinson, G.E. 1979. An introduction to population ecology. - Yale University Press, London.
- Illies, J. (red.) 1978. Limnofauna Europaea. 2.utg. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York; Swets & Zeitlinger B.V., Amsterdam. 532 s.
- Imlay, M.J. 1982. Use of shells of freshwater mussels in monitoring heavy metals and environmental stresses: A review. - *Malacol. Rev.* 15: 1-14.
- Isom, B.G. 1969. The mussel resource of the Tennessee River. - *Malacologia* 7: 397-425.
- Isom, B.G. & Hudson, R.G. 1984. Freshwater mussels and their fish hosts; physiological aspects. - *J. Parasitol.* 70: 318-319.
- Israël, W. 1913. Biologie der europäischen süßwassermuscheln. - K.G.Lutz Verlag, Stuttgart. 93 s.
- Jackson, J.W. 1925. The distribution of *Margaritifera margaritifera* in the British Isles. Part I. - *J. Conch.* London 17: 195-211 og 270-278.
- Jensen, P.E. 1996. Forekomst av elveperlemusling og salamander i Oppland. - Fylkesmannen i Oppland, Miljøvernvedlingen. Rapport nr.5-1996. 23 s.
- Johansson, L. 1991. Flodpärlmusslan i Kalmar län. - Länsstyrelsen i Kalmar län, Miljøvårdsenheten. Informerar 1-1991. 17 s.
- Jungbluth, J.H. 1970. Aussetzungsversuche mit der flussperlmuschel *Margaritifera margaritifera* (Linne 1758) im Schlitzerland mit anmerkungen zum rezenten vorkommen in Osthessen. - *Phillippia* 1: 9-23.
- Jungbluth, J.H. 1971. Die rezenten standorte von *Margaritifera margaritifera* in Vogelsberg und Rhön. - *Mitt. dt. Malak. Ges.* 2: 299-302.
- Jungbluth, J.H. 1978. Die bestandsentwicklung der flussperlmuschel (*Margaritifera margaritifera* L., Mollusca: Bivalvia) an mitteleuropäischen standorten. - *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20: 2435-2441.
- Jungbluth, J.H. 1980. Biotopschutz-projekte zur bestandssicherung gefährdeter arten am beispiel der flussperlmuschel (*Margaritifera margaritifera* L.) - *Verh. Ges. Ökologie* 8: 321-325.
- Jungbluth, J.H. 1982. Der lebenszyklus der flussperlmuschel (*Margaritifera margaritifera* (Linnaeus 1758)) an mitteleuropäischen standorten. - *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 75: 294.
- Jungbluth, J.H. 1986. Die perlfischerei in der Steinach. - *Geschichtsbl. Kreis Bergstrasse* 19: 55-81.
- Jungbluth, J.H. 1993. Beiträge zur Najadenfauna in Mitteleuropa. *Arch. Molluskenk.* 122: 155-170.
- Jungbluth, J.H. & Lehmann, G. 1976. Untersuchungen zur verbreitung, morphologie und ökologie der Margaritifera-populationen an den atypischen standorten des jungtertiären basaltens im Vogelsberg/Oberhessen (Mollusca: Bivalvia). - *Arch. Hydrobiol.* 78: 165-212.
- Jungbluth, J.H. & Utermark, W. 1981. Die glochidiose der salmoniden in Mitteleuropa: Infektion der bachforelle *Salmo trutta fario* L: durch die glochidien der flussperlmuschel *Margaritifera margaritifera* (L.). - *Fisch Umwelt* 10: 153-165.
- Jungbluth, J.H., Coomans, H.E. & Grohs, H. 1985. Bibliographie der flussperlmuschel *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) [Mollusca: Pelecypoda]. - Instituut voor taxonomische zoologie (Zoologisch museum), Universiteit van Amsterdam. 220 s.
- Karna, D.W. & Milleman, R.E. 1978. Glochidiosis of salmonid fishes. III. Comparative susceptibility to natural infection with *Margaritifera margaritifera* (L.) (Pelecypoda: Margaritidae) and associated histopathology. - *J. Parasitol.* 64: 528-537.
- Kerney, M.P. 1975. European distribution maps of *Pomatias elegans* (Müller), *Discus ruderatus* (Férussac), *Eobania vermiculata* (Müller) and *Margaritifera margaritifera* (Linné). - *Arch. Moll.* 106: 243-249.
- Khlebovich, V.V. 1965. The propagation and the development of some freshwater mollusks in connection with peculiarities of their osmotic regulation. - S.31-32 i Molluski. Voprosy teorii i prikladnoj malakologii. Part 2. Moscow-Leningrad, Izdatelstvo AN SSSR. [På russisk].



- Kingo, M.T. 1895. Perlefiskeri. - Norsk Fiskeritidende 14: 399-401.
- Kleiven, E., Økland, J. & Dolmen, D. 1989. Elveperlemuslingen - muslingen med kongeleg pondus. - S. 42-71 i Vest-Agder fylkesmuseum. Vår barndoms have. Årbok 1989.
- Koli, L. 1961. Die molluskenfauna des brackwassergebietes bei tvärminne, Südwestfinland. - Ann. Zool. Soc. Vanamo 22(5): 1-22.
- Kryger, J. & Riisgård, H.U. 1988. Filtration rate capacities in 6 species of European freshwater bivalves. - Oecologia 77: 34-38.
- Lande, A., Lande, E. & Lande, S. 1996. Bestandsstatus for elvemusling, *Margaritifera margaritifera*, i Bøelva, Telemark 1995. - Høgskolen i Telemark, Bø. Rapport. 23 s.
- Larsen, B.M. 1986. Vanlig dammusling, *Anodonta piscinalis*, Nilss. - populasjonsundersøkelse i Svartevja ved Jørstadmoen, Lillehammer kommune. - Hovedfagsoppgave cand.real.-eksamen i ferskvannøkologi ved Zoologisk institutt, Universitetet i Trondheim. 119 s. + 37 s. vedlegg.
- Larsen, B.M. 1995. Elveperlemusling, *Margaritifera margaritifera* - Tilleggsutredning Rv.7 Sokna-Ørgenvika. - NINA-Oppdragsmelding 358: 1-10.
- Larsen, B.M. 1997. Forekomst av elvemusling, *Margaritifera margaritifera*, i Hofstadelva i Stjørdal, Nord-Trøndelag. - NINA-Oppdragsmelding 463: 1-14.
- Larsen, B.M., Eken, M. & Tysse, Å. 1995. Elvemusling, *Margaritifera margaritifera*, i Simoa, Buskerud - Utbredelse og bestandsstatus. - NINA-Oppdragsmelding 380: 1-17.
- Ledje, U.P. 1996a. Kartlegging av utbredelsen av elvemusling (*M. margaritifera*) i Rogaland, 1995. Del 1. - Rogaland Consultants a.s., Miljøseksjonen. Rapport 24502-1. 30 s.
- Ledje, U.P. 1996b. Kartlegging av utbredelsen av elvemusling (*M. margaritifera*) i Rogaland, 1995. Del 2. - Rogaland Consultants a.s., Miljøseksjonen. Rapport 24502-2. 47 s. [Ikke åpen tilgjengelighet].
- Lefevre, G. & Curtis, W.C. 1912. Studies on the reproduction and artificial propagation of fresh-water mussels. - Bull. U.S. Bur. Fish. 30: 105-201.
- Lewandowski, K. & Stanczykowska, A. 1975. The occurrence and role of bivalves of the family Unionidae in Mikolajskie lake. - Ekol. pol. 23: 317-334.
- Libois, R.M. & Hallet-Libois, C. 1987. The unionid mussels (Mollusca, Bivalvia) of the Belgian Upper River Meuse: An assessment of the impact of hydraulic works on the river water self-purification. - Biol. Conserv. 42: 115-132.
- Lidman, H. 1958. Mångmilaskog. En pärlfiskare berättar. - Folket i bilds forlag, Stockholm. 195 s.
- Lilleholt, E. 1994. Perlefiskeren Tarald Torjesen Midtbø, bonde-sønnen fra Holt sogn som kom i kongens tjeneste. - S. 59-65 i: Bjorvatn, Ø. & Frognes, K., red. Dengang - på våre kanter. Årbok 1994. Historielaget for Dypvåg, Holt og Tvedestrand.
- Liltved, H. & Hansen, B.R. 1990. Screening as a method for removal of parasites from inlet water to fish farms. - Aquacultural Engineering 9: 209-215.
- Lundstedt, L. & Wennberg, M. 1995. Flodpärlmusslan i Norrbotten. - Länsstyrelsen i Norrbottens län, Miljöenheten. Rapport 1-1995. 47 s.
- Malmer, O. 1742. Von perlmuscheln und perlfischereien. - Abh. Kungl. Schwed. Akad. Wiss. 4: 240-250. (= Malmer, O. ved Enger, O. 1896. Om perlemuskler og perlefiskerier. - Norsk Fiskeritidende 15: 435-443.)
- Mandahl-Barth, G. 1949. Bløddyr III. Ferskvannsbloddyr. - Danmarks Fauna 54: 1-249.
- Mann, K.H. 1964. The pattern of energy flow in the fish and invertebrate fauna of the River Thames. - Verh. Internat. Verein. Limnol. 15: 485-495.
- Meissner, O. 1914. Die perlenmuschel in Oberfranken - *Margaritana margaritifera*. - Ber. naturw. Ges. Bayreuth 2: 1-42.
- Meyers, T.R. & Millemann, R.E. 1977. Glochidiosis of salmonid fishes. I. Comparative susceptibility to experimental infection with *Margaritifera margaritifera* (L.) (Pelecypoda: Margaritanidae). - J. Parasitol. 63: 728-733.
- Moog, O., Neseemann, H., Ofenböck, T. & Stundner, C. 1993. Grundlagen zum schutz der flussperlmuschel in Österreich. - Bristol-Stiftung (Ruth und Herbert Uhl); Forschungsstelle für Natur- und Umweltschutz 3: 1-233.
- Murphy, G. 1942. Relationship of the fresh-water mussel to trout in the Truckee River. - Calif. Fish Game 28: 89-102.
- Mutvei, H. 1989. Mångskiftande miljöinformation i musselskal. - Naturvetensk. Forskningsrådets Årsberetn. 1988-1989: 114-120.
- Mutvei, H., Olsson, L. & Henrikson, L. 1990. Skaltillväxten hos flodpärlmusslan som miljöindikator i Älvsborgs län. - Naturhistoriska riksmuseet, Sektionen för paleozoologi, Stockholm. Rapport. 19 s.
- Mutvei, H., Westermark, T., Dunca, E., Carell, B., Forberg, S. & Bignert, A. 1994. Methods for the study of environmental changes using the structural and chemical information in molluscan shells. - S. 163-186 i Doumenge, F., Allemand, D & Toulemont, A., red. Past and present biomineralization processes. Considerations about the carbonate cycle. IUCN - COE workshop, Monaco 15-16 November 1993. Bulletin de l'Institut océanographique, Monaco, no. spécial 13.
- Mutvei, H. & Dunca, E. 1995. Struktur och tillväxt av flodpärlmusselskal i relation till miljöförändringar. - S.59-70 i Flodpärlmusslan i tvärvetenskaplig belysning. Rapport fra seminar om elvemusling i Jokkmokk august 1992. Åjtte, svenskt fjäll- och samemuseum, Duoddaris 7.
- Myking, R. 1994. Elveperlemusling i Os. - Os kommune. Rapport. 16 s.
- Nagel, K.-O. 1991. Gefährdete flussmuscheln in Hessen. 2. Untersuchungen zu fortpflanzungsbiologie, populationentwicklung und wachstum der flussperlmuschel *Margaritifera margaritifera* (Bivalvia: Unionoidea). - Z. Angew. Zool. 78: 337-342.
- Nezlin, L. & Ziuganov, V. 1991. Want to help resuscitate "Russian pearls"? - Business Contact 1991(1): 39-41.
- Nezlin, L.P., Cunjak, R.A., Zotin, A.A. & Ziuganov, V.V. 1994. Glochidium morphology of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) and glochidiosis of Atlantic salmon (*Salmo salar*): A study by scanning electron microscopy. - Can. J. Zool. 72: 15-21.
- Nilssen, P.I. 1975. Fogd Heibergs 5-års innberetning i 1845. - Agder Historielag Årsskrift 53: 139-146.
- Nowak, W. 1931. Beitrag zur biologie der *Margaritana margaritifera* in Südböhmen mit besonderer berücksichtigung der möglichkeit einer rationellen perlenzucht in diesem gebiete. - Arch. Hydrobiol. 22: 72-128.
- Odhner, N.H. 1929. Die molluskenfauna des Tåkern. - K. Svenska Vetensk. Akad. Stockholm, Sjön Tåkerns fauna och flora 8: 1-130.
- Okada, Y. & Koba, K. 1933. Notes on the distribution on the

- freshwater pearl mussel, *Margaritana margaritifera* in Japan. - Proc. Imp. Acad. Japan 9: 337-339.
- Ortmann, A.E. 1919. Monograph of the Naiades of Pennsylvania. Part III. Systematic account of the genera and species. - Mem. Carnegie Mus. 8(1): 1-368.
- Pauley, G.B. 1968. A disease of the freshwater mussel, *Margaritifera margaritifera*. - J. Inv. Path. 12: 321-328.
- Pekkarinen & Valovirta 1996. Anatomy of the glochidia of the freshwater pearl mussel, *Margaritifera margaritifera* (L.). - Arch. Hydrobiol. 137: 411-423.
- Phillips, R.A. 1928. On *Margaritifera durrovensis*, a new species of pearl mussel from Ireland. - Proc. Malac. Soc. 18: 69-74.
- Pontoppidan, E. 1753. Det første forsøg paa Norges naturlige historie. Andel del. - Kongelige Waysenhuses Bogtrykkeri, Kiøbenhavn. 487 s. [Nyoptrykk: Rosenkilde og Bagger, København 1977].
- Potts, W.T.W. 1954. The inorganic composition of the blood of *Mytilus edulis* and *Anodonta cygnea*. - J. Exp. Biol. 31: 376-385.
- Pustet, A. 1925. Die bisamratte als wirtschaftlicher feind der perlfischerei. - Allg. Fisch. Ztg. 13: 235-242.
- Reger, K.H. 1981. Perlen aus bayerischen gewässern. - H.Hugendubel Verlag, München. 143 s.
- Riedl, G. 1924. Muschelzucht und perlenkultur. - Z. österr. Mittelsch. 1: 293-359.
- Riedl, G. 1928. Die flussperlmuscheln und ihre perlen. - Jb. oberösterreich. Mus.-Ver. 82: 257-358.
- Rimstad, E. 1986. Dødelighet hos ørret yngel etter infeksjon med glochidier. - Norsk Veterinærtidsskrift 98: 889-890.
- Rolán Mosquera, E., Otero-Schmitt, J. & Rolán Alvarez, E. 1990. Moluscos de la Ria de Vigo II. Poliplcoforos, Bivalvos, Escafopodos, Cefalopodos. - Santiago de Compostelo: Universidade. Servicio de publicaciones e Intercambio Científico. 276 s.
- Roscoe, E.J. & Redelings, S. 1964. The ecology of the fresh-water pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (L.). - Sterkiana 16: 19-32.
- Ross, H.C.G. 1992. The reproductive biology of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (L.) in Co Donegal. - Ir. Nat. J. 24: 43-50.
- Rost, H. 1952. Elveperlemuslingen (*Margaritifera margaritifera* L.) i Nord-Norge. - Fauna 5: 33-37.
- Rubbel, A. 1913. Beobachtungen über das wachstum von *Margaritana margaritifera*. - Zool. Anz. 41: 156-162.
- Rudau, B. 1961. Die flussperlmuschel im Vogtland in vergangenheit und gegenwart. - Museumsreihe Vogtländischen Kreismuseums 23: 1-59.
- Røisli, M. 1996. Elveperlemusling i Øvre Eiker kommune. - Øvre Eiker kommune, Miljøvernkontoret, Rapport 2-1996. 18 s.
- Sackl, P. 1989. Zur situation der flussperlmuschel, *Margaritifera margaritifera* L. (Mollusca, Bivalvia), im niederösterreichischen Waldviertel. - Wiss. Mitt. Niederösterreich. Landesmuseum 6: 111-146.
- Sandaas, K. 1995. Rapport fra studietur og feltarbeid i Sverige, Västernorrlands län, juli 1995. Inventering av elvemusling *Margaritifera margaritifera*. - Oslo kommune, Etat for miljørettet helsevern og næringsmiddeltilsyn. Rapport. 7 s.
- Sandaas, K. & Enerud, J. 1996a. Elvemusling *Margaritifera margaritifera* i Movannsbekken, Oslo kommune 1995. Utbredelse og bestandsstatus. - Oslo kommune, Etat for miljørettet helsevern og næringsmiddeltilsyn. Rapport 1996-13. 14 s.
- Sandaas, K. & Enerud, J. 1996b. Elvemusling *Margaritifera margaritifera* i Skarselva, Oslo kommune 1994. Utbredelse og bestandsstatus. - Oslo kommune, Etat for miljørettet helsevern og næringsmiddeltilsyn. Rapport 1996-21. 14 s.
- Sandaas, K. & Enerud, J. 1996c. Elvemusling *Margaritifera margaritifera* i Sørkedalselva, Oslo kommune 1995. Utbredelse og bestandsstatus. - Oslo kommune, Etat for miljørettet helsevern og næringsmiddeltilsyn. Rapport 1996-32. 20 s.
- Schlesch, H. 1917a. Fauna der isländischen land- und süßwassermollusken. - Nyt Mag. Naturvid. 55: 175-196.
- Schlesch, H. 1917b. Notes on Planorbis and Margaritana in Iceland. - Naturalist (London) 1917: 201.
- Seed, R. 1980. Shell growth and form in the Bivalvia. - S. 23-67 i Rhoads, D.C. & Lutz, R.A., red. Skeletal growth of aquatic organisms. Biological records of environmental change. Plenum Press, New York, London.
- Silkenat, W., Silkenat, M., Klupp, R., Schmidt, S., Wenz, G., Eicke, L. & Bauer, G. 1991. Errichtung und sicherung schutzwürdiger teile von natur und landschaft mit gesamtstaatlich repräsentativer bedeutung. Erfahrungen mit einem pilotprojekt zur rettung der flussperlmuschel. - Natur Landsch. 66: 63-67.
- Smith, D.G. 1976. Notes on the biology of *Margaritifera margaritifera* (Lin.) in Central Massachusetts. - Am. Midl. Nat. 96: 252-256.
- Smith, D.G. 1978. Biannual gametogenesis in *Margaritifera margaritifera* (L.) in northeastern North America. - Bull. Am. Mal. Union, 1978: 49-53.
- Smith, D.G. 1979a. Marsupial anatomy of the demibranch of *Margaritifera margaritifera* (Lin.) in northeastern North America (Pelecypoda: Unionacea). - J. Moll. Stud. 45: 39-44.
- Smith, D.G. 1979b. Sexual characteristics of *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus) populations in Central New England. - Veliger 21: 381-383.
- Smith, D.G. 1980. Anatomical studies on *Margaritifera margaritifera* and *Cumberlandia monodonta* (Mollusca: Pelecypoda: Margaritiferidae). - Zool. J. Linn. Soc. 69: 257-270.
- Smith, D.G. 1986. The stomach anatomy of some eastern north American Margaritiferidae (Unionoida: Unionacea). - Amer. Malac. Bull. 4: 13-19.
- Spaerck, R. 1931. Bidrag til dansk zoogeografi og faunistik. II. Om *Margaritana margaritifera* (L.) som relik i Vestjylland. - Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren. 90: 387-391.
- Sprott, G. & Gunda, B. (red.) 1984. Pearl fishing in Scotland. - S. 407-422 i The fishing culture of the world. Studies in ethnology, cultural ecology and folklore. Vol. 1. Edinburgh.
- Starobogatov, Y. 1995. The pearly mussels (Mollusca, Unionoida, Margaritiferidae) of Russia. - S. 109-112 i Valovirta, I., Harding, P.T. & Kime, D., red. Proceedings of the 9th international colloquium of the European Invertebrate Survey, Helsinki, 3-4 September 1993. WWF Finland Report No 7.
- Steenberg, C.M. 1917. Om *Margaritana margaritifera* L. fra Varde Aa samt om et lille mollusksamfund fra Ribe marsk. - Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren. 68: 65-72.
- Steusloff, U. 1939. Zusammenhänge zwischen boden, chemismus des wassers und phanerogamenflora in fließenden gewässern der Lüneburger Heide um Celle und Ülzen. (Nebst untersuchungen über die perlmuschel in diesen gewässern.) - Arch. Hydrobiol. 35: 70-106.
- Stober, Q.J. 1972. Distribution and age of *Margaritifera margaritifera* (L.) in a Madison river (Montana, U.S.A.) mussel bed. - Malacologia 11: 343-350.

- Stomnås, J. (red.) 1974. Finsland II. Nærings- og kulturlivet. - Finsland sogelag, Kristiansand. 725 s.
- Storå, N. 1995. Strategier kring slumpen. Pärlfisket i finländskt perspektiv. - S.157-165 i Flodpärlmusslan i tvärvetenskaplig belysning. Rapport fra seminar om elvemusling i Jokkmokk august 1992. Åttte, svenskt fjäll- och samemuseum, Duoddaris 7.
- Strecker, U., Bauer, G. & Wächtler, K. 1990. Untersuchungen über die entwicklungsbedingungen junger flussperlmuscheln. - Schriftenr. Bayer. Landesamt Umweltschutz 97: 25-30.
- Størkersen, Ø.R. 1992. Truete arter i Norge. Norwegian red list. - DN-Rapport 1992-6. 89 s.
- Söderberg, H. 1995. Europas flodpärlmussleeldorado? - Utblick från en pågående flodpärlmussleinventering i Västernorrlands län. - S.37-52 i: Flodpärlmusslan i tvärvetenskaplig belysning. Rapport fra seminar om elvemusling i Jokkmokk august 1992. Åttte, svenskt fjäll- och samemuseum, Duoddaris 7.
- Taranger, A. 1890. De norske perlefiskerier i ældre tid. - Historisk tidsskrift 3(1): 186-237.
- Taylor, D.W. & Uyeno, T. 1965. Evolution of host specificity of freshwater salmonid fishes and mussels in the north Pacific region. - Venus 24: 199-209. [På japansk].
- Tevesz, M.J.S. & Carter, J.G. 1980. Environmental relationships of shell form and structure of Unionacean Bivalves. - S. 295-322 i Rhoads, D.C. & Lutz, R.A., red. Skeletal growth of aquatic organisms. Biological records of environmental change. Plenum Press, New York - London.
- Tetens, A. 1932. Der letzte standort der Margaritana im Odergebiet. - Abhandl. Naturforsch. Gesellsch. Görlitz 31: 105-110.
- Trueman, E.R. 1968. The locomotion of the freshwater clam *Margaritifera margaritifera* (Unionacea: Margaritanidae). - Malacologia 6: 401-410.
- Tudorancea, C. 1972. Studies on Unionidae populations from the Crapina-Jijila complex of pools (Danube zone liable to inundation). - Hydrobiol. 39: 527-561.
- Utermark, W. 1973. Untersuchungen über die wirtfischfrage für die glochidien der flussperlmuschel *Margaritifera margaritifera*. - Staatsexamensarbeit Hannover.
- Vallin, S. 1942. Flodpärlmusslan, *Margaritana margaritifera*. - S. 655-662 i: Andersson, K.A. (red.). Fiskar och fiske i Norden, Bind II. Bokförlaget natur och kultur, Stockholm.
- Valovirta, I. 1977. Report of mapping of non-marine molluscs in Finland. - Malacologia 16: 267-270.
- Valovirta, I. 1980. Jokihelmisimpukka virtaavien vesien rauhoittetu, mutta uhanalainen laji. - Luonnon Tutkija 84: 137-139. [På finsk].
- Valovirta, I. 1984. Flodpärlmusslan - nestorn i vår fauna. - Finlands Natur 43: 28-30.
- Valovirta, I. 1990. Conservation of *Margaritifera margaritifera* in Finland. - Counc. Eur. Environm. Encount. Ser. 10: 59-63.
- Valovirta, I. 1995. Jokihelmisimpukkaa tutkitaan ja suojellaan. - S. 61-68 i: Naturhistoriska centralmuseet. Årsbok 1995. [På finsk].
- van der Schalie, H. 1966. Hermaphroditism among North American freshwater mussels. - Malacologia 5: 77-78.
- von Hessling, T. 1859. Die perlmuscheln und ihre perlen. Naturwissenschaftlich und geschichtlich mit berücksichtigung der perlengewässer Bayerns. - Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig. 376 s.
- von Proschwitz, T. 1990. Utbredning av små- och stormusslor i sötvatten - en presentation av två nordiska samarbetsprojekt. - Göteborgs Naturhist. Mus. Årshefte 1990: 41-48.
- Wächtler, K. 1986. Zur biologie der flussperlmuschel *Margaritifera margaritifera* (L.). Entwicklung, gefährdung, aussichten. - Naturwissensch. 73: 225-233.
- Wächtler, K., Dettmer, R. & Buddensiek, V. 1987. Zur situation der flussperlmuschel (*Margaritifera margaritifera* (L.)) in Niedersachsen: Schwierigkeiten eine bedrohte tierart zu erhalten. - Ber. Naturhist. Ges. Hannover 129: 209-224.
- Walker, B. 1910. The distribution of *Margaritana margaritifera* (Linn.) in North America. - Proc. Malac. Soc. London 9: 126-145.
- Wangen, G. 1993. Rapport frå feltundersøking - Åmdalselva. - Ørsta kommune, Miljøvernleieren. Notat 3 s.
- Wellmann, G. 1938. Untersuchungen über die flussperlmuschel (*Margaritana margaritifera* L.) und ihren lebensraum in bächen der Lüneburger heide. - Z. Fischerei 36: 489-603.
- Wellmann, G. 1943. Fischinfektionen mit glochidien der *Margaritana margaritifera*. - Z. Fischerei 41: 385-390.
- Wells, S.M., Pyle, R.M. & Collins, N.M. 1983. The IUCN invertebrate red data book. - International union for conservation of nature and natural resources (IUCN), Gland. xxx s.
- Wells, S.M. & Chatfield, J.E. 1992. Threatened non-marine molluscs of Europe. - Council of Europe. Nature and environment 64: 1-163.
- Wesenberg-Lund, C. 1937. Ferskvannsaunaen biologisk belyst. Invertebrata, 2.bind. - Gyldendalske boghandel - Nordisk forlag, Kjøbenhavn.
- Westermarck, T., Carell, B. & Mutvei, H. 1995. Skal av flodpärlmusslan och andre musselarter som miljøarkiv för grundämnen och radioaktivitet - En översikt över viktiga resultat. - S.71-92 i Flodpärlmusslan i tvärvetenskaplig belysning. Rapport fra seminar om elvemusling i Jokkmokk august 1992. Åttte, svenskt fjäll- och samemuseum, Duoddaris 7.
- Wetzel, R.G. 1975. Limnology. - W.B. Saunders Company, Philadelphia. 743 s.
- Woodward, F.R. 1995. Thoughts on Margaritifera conservation: Is it too little too late? - S. 113-118 i Valovirta, I., Harding, P.T. & Kime, D., red. Proceedings of the 9th international colloquium of the European Invertebrate Survey, Helsinki, 3-4 September 1993. WWF Finland Report No 7.
- Young, D. 1911. The implantation of the glochidium on the fish. - Univ. Missouri Bull. Sci. 2(1): 1-16.
- Young, M.R. 1984. Scottish freshwater pearl fishing - a dying tradition. - Scottish Field Studies 1984: 25-32.
- Young, M.R. 1991. Conserving the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) in the British Isles and continental Europe. - Aquatic Conserv.: Marine Freshw. Ecosyst. 1: 73-77.
- Young, M. & Williams, J. 1983. The status and conservation of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* Linn. in Great Britain. - Biol. Conserv. 25: 35-52.
- Young, M. & Williams, J. 1984a. The reproductive biology of the freshwater mussel *Margaritifera margaritifera* (Linn.) in Scotland. I. Field studies. - Arch. Hydrobiol. 99: 405-422.
- Young, M. & Williams, J. 1984b. The reproductive biology of the freshwater mussel *Margaritifera margaritifera* (Linn.) in Scotland. II. Laboratory studies. - Arch. Hydrobiol. 100: 29-43.

- Young, M., Purser, G.J. & Al-Mousawi, B. 1987. Infection and successful reinfection of brown trout (*Salmo trutta* (L.)) with glochidia of *Margaritifera margaritifera* (L.). - Am. Malacol. Bull. 5: 125-128.
- Ziuganov, V.V., Nezlin, L.P., Starostin, V.I., Zotin, A.A. & Semenova, M.N. 1988. Ecology and strategy for protection and reproduction of vanishing species of pearl-bearing molluscs with European wing-shell taken as an example. - Zh. Obshch. Biol. 49: 801-812. [På russisk].
- Ziuganov, V.V., Nezlin, L.P., Zotin, A.A. & Rozanov, A.S. 1990. Parasite-host relationships between glochidia of *Margaritifera margaritifera* L. (Margaritiferidae, Bivalvia) and mass fish species in the European North of the USSR. - Soviet J. Parasitol. 24: 315-321. [På russisk].
- Ziuganov, V., Zotin, A., Nezlin, L. & Tretiakov, V. 1994. The freshwater pearl mussels and their relationships with salmonid fish. - VNIRO Publishing House, Moscow. 104 s.
- Öberg, T. 1995. Pärlfiske i Pärälven under 1900-talet - en alternativ inkomstkälla för älvdalens befolkning. - S.167-175 i: Flodpärlmusslan i tvärvetenskaplig belysning. Rapport fra seminar om elvemusling i Jokkmokk august 1992. Åtjte, svenskt fjäll- och samemuseum, Duoddaris 7.
- Økland, J. 1963. Notes on population density, age distribution, growth, and habitat of *Anodonta piscinalis* Nilss. (Moll., Lamellibr.) in a eutrophic Norwegian lake. - Nytt Mag. Zool. 11: 19-43.
- Økland, J. 1976. Utbredelsen av noen ferskvannsmuslinger i Norge, og litt om European Invertebrate Survey. - Fauna 29: 29-40.
- Økland, J. 1982. Dammuslingen og elveperlemuslingen. - S. 122-128 i: Frislid, R. & Semb-Johansson, A. (red.). Norges dyr, Bind IV. J.W.Cappelens forlag A/S, Oslo.
- Økland, J. 1983a. Ferskvannets verden. 1. Miljø og prosesser i innsjø og elv. - Universitetsforlaget, Oslo. 203 s.
- Økland, J. 1983b. Ferskvannets verden. 3. Regional økologi og miljøproblemer. - Universitetsforlaget, Oslo. 189 s.
- Økland, J. & Andersen, A. 1985. De første funn av flat dammusling *Pseudanodonta complanata* i Norge og litt om andre store muslinger i ferskvann. - Fauna 38: 95-100.
- Økland, J. & Økland, K.A. 1986. The effects of acid deposition on benthic animals in lakes and streams. - Experientia 42: 471-486.
- Økland, J. & Økland, K.A. 1992. Innsjøer og dammer i Norge - hva må vi gjøre for å beskytte virvelløse dyr? - Fauna 45: 124-149.
- Økland, J. & Økland, K.A. 1995. Vann og vassdrag 1. Ressurser og problemer. - Vett & Viten as. 357 s.
- Økland, J. & Økland, K.A. 1996a. Mollusca Bløtdyr. - S.72-79 i Aagaard, K. & Dolmen, D., red. Limnofauna norvegica. Katalog over norsk ferskvannsfåuna. Tapir Forlag, Trondheim.
- Økland, J. & Økland, K.A. 1996b. Vann og vassdrag 2. Økologi. - Vett & Viten as. 307 s.
- Økland, K.A. 1991. Norden samarbeider om å kartlegge utbredelse av muslinger i ferskvann. - Fauna 44: 159-163.
- Åkerman, S-E. 1992. Ett försök med återinplantering av flodpärlmussla (*Margaritifera margaritifera*) i Silverån 1992. - Länsstyrelsen i Kalmar län informerar (dnr 384-10483-92).

ISSN 0805-469X  
ISBN 82-426-0817-2

028

**NINA**  
**FAGRAPPORT**

NINA Hovedkontor  
Tungasletta 2  
7005 TRONDHEIM  
Telefon: 73 58 05 00  
Telefax: 73 91 54 33

**NINA**  
**Norsk institutt**  
**for naturforskning**