

182

oppdragsmelding

Vassdragssimulator Modeller som beskriver ferskvannsbiologi i innsjøer

Arne J. Jensen
Arnfinn Langeland
Kaare Aagaard



NINA

NORSK INSTITUTT FOR NATURFORSKNING

Vassdragssimulator

Modeller som beskriver ferskvannsbiologi i innsjøer

Arne J. Jensen
Arnfinn Langeland
Kaare Aagaard

Arne J. Jensen, Arnfinn Langeland og Kaare Aagaard.

Vassdragssimulator. Modeller som beskriver ferskvanns-
biologi i innsjøer. NINA Oppdragsmelding nr. 182: 1-17.

ISSN 0802-4103

ISBN 82-426-0313-8

Copyright (C) NINA

Norsk institutt for naturforskning

Oppdragsmeldingen kan siteres fritt med kildeangivelse

Opplag: 150

Kontaktadresse:

NINA

Tungasletta 2

7005 Trondheim

Tlf (07) 58 05 00

Referat

Jensen, A.J., Langeland, A. & Aagaard, K. 1993. Vassdragssimulator. Modeller som beskriver ferskvannsbioologi i innsjøer. – NINA Oppdragsmelding 182: 1–17.

Etter initiativ fra Vassdragsregulantenenes forening arbeides det med å utvikle en vassdragssimulator, som skal være et programverktøy for konsekvensanalyser ved planlegging og drift av kraftverk og ved andre inngrep i vassdrag. Vassdragssimulatoren er satt sammen av en rekke delmodeller (moduler), som blir integrert ved at det benyttes en felles database og et felles brukergrensesnitt. NINA har ansvaret for å utvikle en modell for økologi i innsjøer (BioLake). Modellen skal beregne biologiske forhold i innsjøer, spesielt fiskeproduksjon og –avkastning, i stor grad basert på beregninger gjort av andre delmodeller i simulatoren.

Første halvdel av rapporten er et litteraturstudium, og refererer en rekke modeller som beskriver diverse sammenhenger mellom forskjellige trofiske nivå i innsjøer. Det gjelder beskrivelse av zooplankton ved hjelp av fysiske/kjemiske parametre og ved hjelp av phytoplankton. Videre beskrives fiskebiomasse ut fra biomasse av zooplankton. På lignende vis beskrives den næringskjeden som går via bunndyr til fisk. Den siste næringskjeden synes langt vanskeligere å beskrive enn den første. Spesielt er det i litteraturen påpekt at det er vanskelig å finne gode estimater for bunnfauna i littoralsonen ved hjelp av fysiske/kjemiske parametre. De ulike modellene har vært vurdert i forhold til Vassdragssimulatoren's behov, men bare fragmenter av dem synes direkte anvendbare.

I andre halvdel av rapporten er derfor et forslag til en ny modell, direkte tilpasset Vassdragssimulatoren, skissert. I samsvar med de tilrådsninger og rammer som er gitt, er det en relativt grov modell som beskriver fiskeavkastning og –produksjon ved hjelp av relativt enkle relasjoner til zooplankton og bunndyr. I pelagisk sone er fiskeproduksjonen beregnet ved hjelp av biomasse av zooplankton, zooplanktonets omsetningshastighet, lengde av vekstperioden og omsetningsfaktor fra zooplankton til fisk. Det har vist seg at det ikke med nåværende kunnskapsnivå er mulig å estimere bunndyrbiomasse i littoralsonen tilfredsstillende ved hjelp av fysiske/kjemiske faktorer. En kjenner heller ikke til hvor stor andel som overføres i næringskjeden fra bunndyrproduksjon til fiskeproduksjon. I denne omgang er derfor i stedet fiskeavkastning produsert av bunndyr i littoral- og profundalsonen estimert ved hjelp av indikatorarter av

fjærmygg. Fordelingen mellom et lite antall indikatorarter i dypområdene er benyttet til å beregne en faktor kalt BQI (benthic quality index). Ut fra estimert BQI har vi funnet en korrelasjon mot forventet utbytte av ørret i uregulerte innsjøer.

Den skisserte modellen er ikke testet mot reelle biologiske data. Det er derfor nødvendig med grundig testing før den eventuelt kan tas i bruk som delmodul i Vassdragssimulatoren.

Emneord: Matematiske modeller – innsjø – bunndyr – zooplankton – fisk

Arne J. Jensen, Arnfinn Langeland og Kaare Aagaard, NINA, Tungasletta 2, N-7005 Trondheim.

Forord

Etter initiativ fra Vassdragsregulantenenes forening arbeides det med å utvikle en vassdragssimulator, som skal være et programverktøy for konsekvensanalyser ved planlegging og drift av kraftverk og ved andre inngrep i vassdrag. SINTEF-NHL v/ professor Ånund Killingtveit har ansvaret for utvikling av Vassdragssimulatoren, som er inndelt i en rekke delmodeller. NINA har fått ansvaret for å utvikle en delmodell for økologi i innsjøer (BioLake). Underveis i arbeidet har vi hatt hjelp av en rekke personer. Spesielt vil vi nevne seksjonsleder Kjetil Vaskinn ved SINTEF-NHL, amanuensis Svein Jakob Saltveit, Universitetet i Oslo, Zoologisk Museum og amanuensis Jan Heggenes, Norges Landbrukshøgskole. Vi vil takke alle for god hjelp.

Arne Jensen
prosjektleder

Innhold

Referat	3
Forord	4
1 Innledning	5
2 Modeller for zooplankton	5
2.1 Fysiske parametre/zooplankton	5
2.2 Phytoplankton/zooplankton	6
3 Modeller for bunndyr	6
3.1 Fysiske parametre/bunndyr	6
3.2 Bruk av indikatorarter	7
4 Modeller for fisk	7
4.1 Fysiske parametre/fisk	7
4.2 Primærproduksjon/fisk	8
4.3 Zooplankton/fisk	8
4.4 Bunndyr/fisk	9
4.5 Planktonspisende fisk/rovfisk	9
5 Vurdering av tilgjengelige modeller	9
6 Forslag til modell	10
6.1 Grunnlag for modellering	10
6.2 Nødvendige data	10
6.3 Utgangsdata	11
6.4 Oversikt over modellen	11
6.5 Inndeling av innsjøen i soner	11
6.6 Beregning av zooplankton	11
6.7 Beregning av bunnfauna	13
6.8 Beregning av fiskeproduksjon/avkastning	14
6.8.1 Pelagisk sone	14
6.8.2 Littoralsonen	14
6.8.3 Profundalsonen	15
6.9 Rekrutteringsmodell	15
7 Litteratur	15
Vedlegg 1. Forkortelser som er benyttet i rapporten	17

1 Innledning

Etter initiativ fra Vassdragsregulantenenes forening arbeides det med å utvikle en vassdragssimulator, som skal være et programverktøy for konsekvensanalyser ved planlegging og drift av kraftverk og ved andre inngrep i vassdrag. Vassdragssimulatoren er satt sammen av en rekke delmodeller (moduler), som blir integrert ved at det benyttes en felles database og et felles brukergrensesnitt. NINA har fått ansvaret for å utvikle en modell for økologi i innsjøer (BioLake). Modellen skal beregne biologiske forhold i innsjøer, spesielt fiskeproduksjon, i stor grad basert på beregninger gjort av andre delmodeller i simulatoren.

Gjennom de siste to dekadene er det utviklet en rekke prediksjonsmodeller i limnologi. Av de mest benyttede er eutrofieringsmodeller som beskriver generelle sammenhenger mellom nærings saltbelastninger og alger som avhengig variabel. I det følgende er det vist en rekke eksempler på slike regresjoner både mellom fysiske/kjemiske forhold og biologiske parametre som phytoplankton, zooplankton og fisk. Den primære hensikt med slike regresjoner har vært å predikere effekter av miljøendringer i innsjøer, såkalte prediksjonsmodeller (Peters 1986). Karakteristisk for disse er at data viser stor variasjon i de ulike parametre. Dette gir stor usikkerhet og konfidensintervall som reduserer presisjonen når målet er å bruke modellen på enkeltinnsjøer. Ifølge Peters (1986) så vil limnologiske prediksjonsmodeller: "attracts those who are willing to sacrifice descriptive precision and detail for generality and application in prediction". Empiriske avledete sammenhenger basert på data fra mange innsjøer tar ofte form av regresjonslinjer hvor den avhengige variable beregnes statistisk som en funksjon av en eller flere uavhengig variable.

Ved utarbeidelsen av denne rapporten er en betydelig mengde litteratur gjennomgått, og relevante modeller er referert nedenfor. Det er imidlertid ikke publisert noen modeller som egner seg direkte til bruk i Vassdrags-simulatoren. Vi har derfor prøvd å utvikle en modell fra grunnen av. Oppbyggingen er i tråd med de tilrådninger og anbefalinger som er gitt i tidligere rapporter, arbeidsmøter og ved seminaret om Vassdragssimulatoren som ble arrangert i oktober 1991. Vi har tatt hensyn til anbefalingen om at en ikke skal utvikle en kompleks økosystem-modell, men heller å utvikle en grov modell som beskriver fiskeavkastning og -produksjon ved hjelp av relativt enkle relasjoner.

Ved utviklingen av modellen har det vist seg at man mangler grunnleggende opplysninger om biomasse av bunnfauna i innsjøer, hvordan biomassen reagerer på nedtappinger av magasiner, og omsetning av bunndyr til fiskekjøtt. Vi har derfor i dette utkastet til modell benyttet kunnskaper om indikatorarter av chironomider (fjærmygg) til å anslå fiskeproduksjonen, uten å gå veien om biomasse av bunndyr. Ved dette reduseres muligheten til å vurdere effekter av nedtapping av magasiner på bunnfaunaen, og dermed også på fiskeproduksjon.

Årlige nedtappinger av et magasin vil ha betydelig effekt på bunnfaunaen i reguleringssonen. Det er derfor behov for en modell som beskriver reduksjonen i bunndyr-biomasse i forhold til reguleringshøyde. Det er til nå ikke utført forundersøkelser i regulerte innsjøer som har tilstrekkelig nøyaktighetsgrad til at det er mulig å beregne produksjon etter vanlige metoder. Det finnes derfor ikke tilstrekkelig med biologiske data til å utvikle en slik modell nå, men en bør ta mål av seg til å skaffe slike data til BioLake i framtida.

2 Modeller for zooplankton

Det er funnet sammenhenger mellom biomasse eller produksjon av zooplankton i innsjøer med både fysiske parametre og forskjellige beskrivelser av phytoplanktonet i innsjøen.

2.1 Fysiske parametre/zooplankton

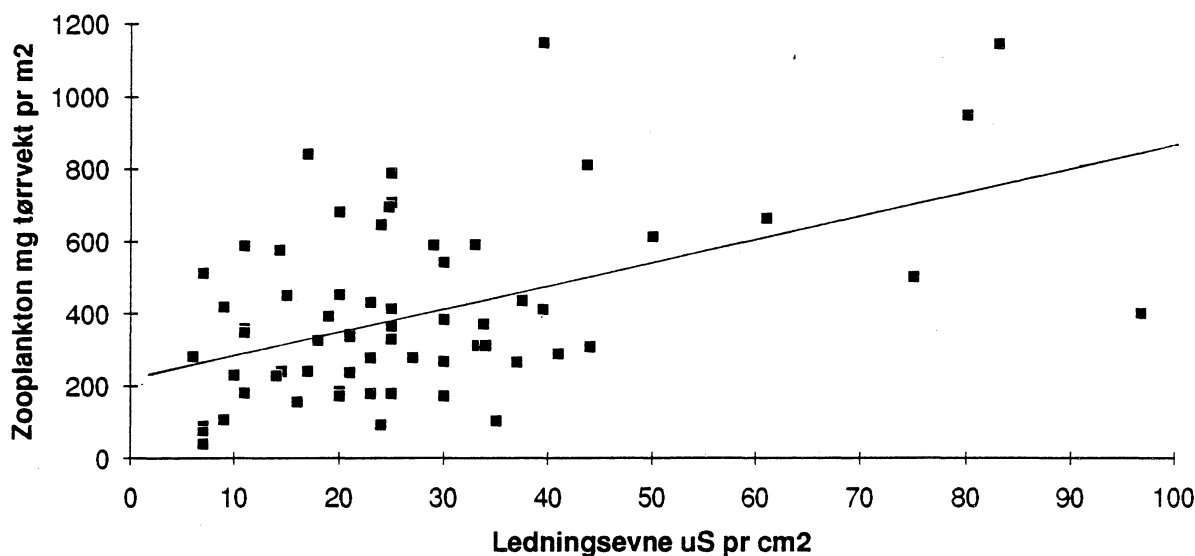
Hanson & Peters (1984) fant en signifikant sammenheng mellom totalt fosfor (TP) og biomasse av zooplankton (ZB):

$$(1) \log ZB = 0,907 \log TP + 0,756 \quad (r^2=0,72, p=0,0001)$$

Olsen & Vadstein (1989) fant en lignende sammenheng mellom totalt fosfor og zooplankton-biomasse uten å angi en regresjonsligning for sammenhengene.

Undersøkelser av zooplankton fra 66 norske innsjøer er ved hjelp av multipl regressjonsanalyse testet mot en rekke fysiske og kjemiske parametre, men bare én parameter (vannets ledningsevne) ble inkorporert i testen (ved $p < 0,05$). Til tross for høy signifikans ($p < 0,001$) var forklaringsprosenten lav ($r^2=0,24$). Resultatene er vist i figur 1 (Langeland & Nøst, under utarbeidelse).

Sammenhengen mellom zooplankton og ledningsevne i 66 norske innsjøer



Figur 1. Sammenheng mellom biomasse av zooplankton (mg tørrvekt pr. m²) og vannets ledningsevne (µS pr. cm²) i 66 næringsfattige norske innsjøer. Regresjonslikning: $y = 6,48 x + 222$ ($r^2=0,24$, $p<0,001$) (etter Langeland & Nøst, under bearbeidelse).

Ligningen som beskriver sammenhengen ble beregnet til:

$$(2) ZB = 6,48 LEDN + 222 \quad (n=66)$$

der ZB er zooplanktonbiomasse og LEDN er vannets ledningsevne.

2.2 Phytoplankton/zooplankton

For sammenhengen mellom phytoplankton og zooplankton gjengis 7 modeller (tabell 1). Det biologiske grunnlag for disse er at phytoplankton er det viktigste næringstilbud for zooplankton. Økt tilgjengelighet av næring forventes å gi økt produksjon av zooplankton (bottom-up effekt). I næringsfattige innsjøer hvor algemengden består av lett spiselige arter, forventes sammenhengen å være sterkere enn i næringsrike innsjøer der mange arter av alger er uspiselige (eks. blågrønnalger). Mye av den store variasjon som regresjonene beskriver, kan også forklares ved fiskens

selektive beiting på store zooplanktonarter (top-down effekter).

3 Modeller for bunndyr

3.1 Fysiske parametre/bunndyr

Hanson & Peters (1984) sammenliknet data om biomasse av bunndyr (makrobenthos) i profundalsonen med en rekke fysiske parametre i 38 innsjøer; 31 nord-amerikanske, 5 europeiske og 2 fra New Zealand. De fant best sammenheng ($r^2=0,59$, $p<0,001$) mellom biomassen av makrobenthos i profundalsonen (Y, i g/m², våtvekt) og total-fosfor (TP, i mg/m³) samt innsjøens areal (AREA, i km²):

$$(3) \log Y = 0,742 \log TP - 0,090 \log AREA + 0,161$$

Hanson & Peters (1984) mente at det ikke var grunnlag for å sammenlikne med bunndyr i littoralsonen. De

Tabell 1. Regresjonsmodeller som viser sammenhenger mellom phytoplankton og zooplankton (forkortelser, se vedlegg).

Modell	Antall	r ²	Referanse
log ZB=0,53 log CHL + 1,44	49	0,57	Hanson & Peters (1984)
log ZB=0,511 log PB + 1,807	207	0,63	McCauley & Kalff (1981)
log ZB=0,719 log PB + 1,015	17	0,86	McCauley & Kalff (1981)
log ZB=0,55 log CHL + 1,92	12	0,810	Pace (1984)
log ZB=0,59 log CHL + 1,355	11	0,377	Mills & Schiavone (1982)
log ZN=0,50 CHL + 4,7	165	0,43	Canfield & Watkins (1984)
ZN = 18 CHL + 0,65	28	0,62	Rognerud & Kjellberg (1984)

begrunnet det med at det foreligger svært få pålitelige estimat av bunndyrbiomasse i littoralsonen, og innsamlingsmetodikken er lite standardisert. De konkluderte med at det gjenstår betydelig arbeide før en kan sette opp gode korrelasjoner mellom bunndyrproduksjonen i littoralsonen og næringsstoffer eller morfometri i innsjøer.

3.2 Bruk av indikatorarter

Mange biologer har vist at fjærmygglarver (Chironomidae) kan være gode indikatororganismer til å anslå innsjøers produktivitet eller trofinivå (Thienemann 1925, Brundin 1956, Sæther 1979). Wiederholm (1980) benyttet fordelingen av et lite antall indikatorarter i dypområdene (profundalen) til å beregne en faktor kalt BQI (benthic quality index). BQI kan ha verdier mellom 0 og 5, hvor 5 angir en ekstremt fattig fjellsjø (ultraoligotrof) og 0 en hypereutrof lavlandssjø. For de innsjøer som er tenkt dekket innenfor Vassdrags-simulatoren, vil området mellom 5 og 3 (2) være aktuelt. Wiederholm (1980) har også vist at det er en god sammenheng mellom BQI og forholdet totalt fosfor/innsjøens gjennomsnittsdyp.

I de tre øverste klassene (k=5 til 3) finner vi arter som er vanlige og finnes i alle innsjøer i høyere liggende strøk av Sør-Norge og i hele Nord-Norge. Aagaard (1986) gir en fordeling av disse gruppene i 50 innsjøer i den nordlige delen av Norge. I samme arbeide er det vist at BQI har stor overensstemmelse med andre indikatorsystem basert på et større utvalg av fjærmyggarter. Videre er det vist en korrelasjon mellom forventet fiskeutbytte og fjærmyggfaunaen.

BQI er gitt ved uttrykket:

$$(4) BQI = \sum_{i=0}^5 n_i k / N$$

der N = totalt antall individer tilhørende noen av indikatorartene, n_i = antall individer av de ulike artsgruppene (samme k-verdi), k = indikatorverdi.

Ut fra estimert BQI basert på bunndyrprøver fra profundalen (f.eks 10 m dyp) har vi funnet en korrelasjon (figur 2) mot forventet utbytte av ørret (EP₀, i kg/hektar og år) gitt ved uttrykket:

$$(5) EP_0 = -1,2 BQI + 8,6 \quad (n=10, r^2=0,49, p<0,05)$$

Dette gjelder for en uregulert innsjø i den oligotrofe til mesotrofe delen av trofiskalaen. Anslaget har en antatt usikkerhet på ± 0,5 kg.

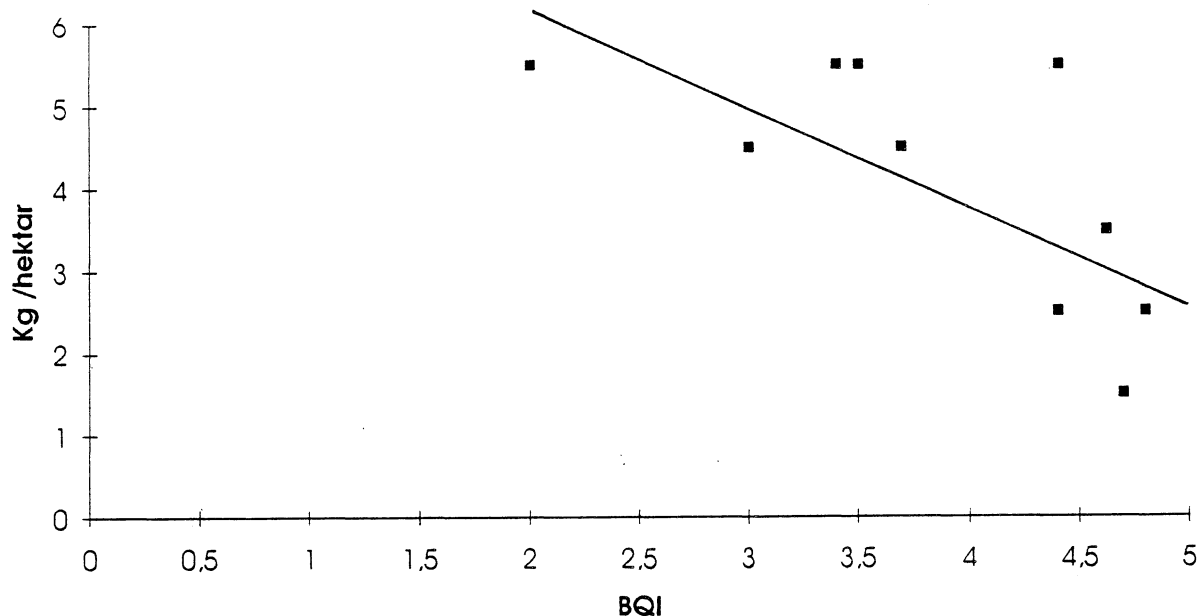
4 Modeller for fisk

Det finnes flere modeller som beskriver sammenheng mellom fysiske eller biologiske faktorer og fisk. Dette gjelder både innsjøens form, totalt fosfor, primærproduksjon, zooplankton og bunndyr.

4.1 Fysiske parametre/fisk

Ryder (1965) har definert en morfoedafisk indeks (MEI) som er lik kvadratrotten av totalt partikkelinnhold (filtrert fra vannet) (TDS) dividert med innsjøens middeldyp (Z);

$$(6) MEI = TDS / Z$$



Figur 2. Forhold mellom BQI (benthic quality index) og forventet utbytte av ørret (kg/hektar) i 10 norske innsjøer. Forholdet beskrives med følgende regresjonslikning: $y = -1,2 x + 8,6$ ($r^2=0,49$, $p<0,05$). (Basert på data fra Aagaard 1986.)

Basert på denne MEI-indeks er det funnet sammenhenger med fiskeavkastningen for ulike typer innsjøer. For nordamerikanske innsjøer er fiskeutbyttet funnet å være tilnærmet lik kvadratroten av MEI (Ryder et al. 1974). Downing et al. (1990) testet denne modellen for et stort antall innsjøer, men fant imidlertid bare en meget svak sammenheng mellom fiskeproduksjon og MEI ($r^2=0.02-0.05$).

Downing et al. (1990) har også presentert en modell som beskriver sammenhengen mellom totalt fosfor (TP) og fiskeproduksjon (PF):

$$(7) \log PF = 0,332 + 0,531 \log TP \quad (n=14, r^2=0,67)$$

4.2 Primærproduksjon/fisk

Downing et al. (1990) har laget en modell som beskriver fiskeproduksjon ut fra primærproduksjon. Denne modellen går direkte fra primærproduksjon (PP) til fiskeproduksjon (PF) uten å ta hensyn til zooplanktonet:

$$(8) \log PF = 0,575 \log PP \quad (n=19, r^2=0,79)$$

4.3 Zooplankton/fisk

Sammenhengen mellom zooplankton og fisk er beskrevet med 5 modeller (tabell 2). De øverste 2 sammenhenger er funnet i små næringsrike innsjøer i staten New York i USA og viser svake sammenhenger (McQueen et al. 1986, dataene hentet fra Mills & Schiavone 1982). Undersøkelser fra flere norske innsjøer over sammenhengen mellom fangst pr anstrengelse på flytegarn av røye og tilgjengelig mengde zooplankton, viste god sammenheng og en høy forklaringsprosent på 79–86 (Langeland et al. 1991 a, b). I Langvatn i Melhus var totalbestanden av røye signifikant korrelert til zooplankton (Langeland 1982, Langeland et al. 1991b). Imidlertid finnes det ingen kjent sammenheng mellom fangst pr anstrengelse på flytegarn og fiskebiomasse eller fiskeutbytte. Resultatene tyder imidlertid på at zooplankton kan være en god estimator for pelagisk fiskeproduksjon.

Tabell 2. Regresjonsligninger som beskriver sammenheng mellom zooplankton og planktonspisende fisk (forkortelser, se vedlegg).

Modell	Antall	r ²	Referanse
$\log \text{PLB} = 0,465 \log \text{ZB} + 0,893$	10	0,24	McQueen et al. (1986)
$\log \text{PLB} = 0,159 \log \text{ZB} + 2,10$	11	0,08	McQueen et al. (1986)
$\text{CPUE} = 1,822 \text{ZB} - 0,256$	9	0,865	Langeland et al. (1991a)
$\text{CPUE} = 5,77 \text{ZB} + 378,81$	10	0,79	Langeland et al. (1991b)
$\text{RØYE}_n = 1,261 \ln \text{ZB} - 2,595$	5	0,85	Langeland et al. (1991b)

4.4 Bunndyr/fisk

For forholdet bunndyr/fisk har vi funnet 2 sammenhenger (Hanson & Leggett 1982):

$$(9) \text{FY} = 0,133 \text{BB/Z} + 1,386 \quad (n=26, r^2=0,48)$$

$$(10) \text{FB} = 5,692 \text{BB/Z} + 28,700 \quad (n=20, r^2=0,83)$$

hvor FY = fiskeutbytte, FB = fiskebiomasse, BB = biomasse av bunndyr og Z = innsjøens middeldyp. Resultatene stammer fra nord-amerikanske innsjøer som varierte stort med hensyn til areal, næringssaltinnhold, fiskeutbytte og biomasse av bunndyr. Fiskeartene er ikke de samme som i norske innsjøer. Ved lave bunndyrbiomasser var variasjonen meget stor, ca 5–10 ganger i fiskebiomasse/utbytte ved samme bunndyrbiomasse.

4.5 Planktonspisende fisk/rovfisk

Det er også beskrevet to modeller for sammenheng mellom planktonspisende fisk og rovfisk (likning 10 og 11). Begge er publisert av McQueen et al. (1986), men omregnet fra data presentert av Mills & Schiavone (1982). Disse ligninger viser at det er en svak negativ sammenheng mellom mengden av planktonspisende fisk (mest karpefisk), og rovfisk (viktigst gjørs og gjedde).

$$(11) \log \text{PISB} = -0,395 \log \text{PLB} + 3,733 \quad (n=10, r^2=0,74)$$

$$(12) \log \text{PISB} = -0,143 \log \text{PLB} + 3,025 \quad (n=10, r^2=0,28)$$

(PISB = biomasse av fiskespiser og PLB = biomasse av planktonspisende fisk).

5 Vurdering av tilgjengelige modeller

Det eksisterer flere modeller som beskriver sammenheng fysiske faktorer/zooplankton, phytoplankton/zooplankton og forholdet mellom zooplankton og fisk. Vi har imidlertid bare registrert én modell som beskriver bunndyrbiomasse ved hjelp av næringssalter og fysiske parametre. Denne gjelder bare for bunndyr i profundalsonen, mens forfatterne mener grunnlaget er for dårlig til å beskrive biomasse av bunndyr i littoralsonen på samme vis. Også når det gjelder forhold mellom bunndyrbiomasse og fiskeavkastning foreligger det lite data. Å benytte indikatorarter av bunndyr til å estimere fiskeutbytte er imidlertid et interessant alternativ som kan benyttes inntil relevante data for forholdene fysiske forhold/bunndyr og bunndyr/fisk framskaffes.

Forhold mellom phytoplankton og zooplankton blir også simulert i Finneco-modellen (Kinnunen et al. 1982). Finneco-modellen, som inngår som en av delmodellene i Vassdragssimulatoren, simulerer ikke zooplankton helt tilfredsstillende for vårt bruk (T. Tjomsland, NIVA, pers. medd.), og resultater fra denne må benyttes med forsiktighet. Modellene som er gjengitt i tabell 1 er bare enkle regresjoner, og det er liten grunn til å anta at disse simulerer zooplankton bedre. Konklusjonen blir derfor at ingen av de modellene som er listet opp i tabell 1 er særlig godt egnet til bruk i Vassdragssimulatoren. I de tilfelle der zooplanktonbiomassen må estimeres ved hjelp av fysiske parametre bør inntil videre likningen som er beskrevet i figur 1 benyttes.

En mulig modell kunne være å beskrive fiskeproduksjon ved hjelp av totalt fosfor (Downing et al. 1990) i Vassdragssimulatoren. Totalt fosfor kan beregnes ved hjelp av Finneco. En svakhet ved modellen er at total-

fosfor ikke tar hensyn til på hvilket trofisk nivå fosforet befinner seg. Dette utelukker beitingens betydning for fordelingen av fosfor på de ulike ledd i næringskjeden (fisk på zooplankton, zooplankton på phytoplankton).

Den mest realistiske løsningen synes å være å utvikle en helt ny modell for å estimere fiskeproduksjonen, der en f. eks. har mulighet til å benytte reelle data for zooplanktonbiomasse direkte som inngangsparameter til modellen. Nedenfor følger derfor et forslag til en modell som beskriver sammenheng mellom fysisk/kjemiske faktorer, zooplankton og fiskeproduksjonen i pelagisk sone. Tilsvarende modeller for fysisk/kjemiske faktorer, bunndyr og fiskeproduksjon i littoralsoner/profundalsoner er også ønskelig, og en mulig oppbygging av slike modeller er også skissert nedenfor. Inntil et tilstrekkelig biologisk grunnlag for dette er framskaffet vil imidlertid en modell som bygger på indikatorarter av bunndyr bli benyttet.

6 Forslag til modell

6.1 Grunnlag for modellering

Dette kapitlet gir en oversikt over hvordan BioLake er tenkt oppbygd. Vi har, som vist i tidligere kapitler, gått gjennom en betydelig mengde litteratur, og funnet beskrivelser av en rekke mer eller mindre relevante matematisk uttrykte biologiske sammenhenger. Få av dem er imidlertid av en slik karakter at vi har funnet at de egner seg direkte til bruk i BioLake. Det er derfor nødvendig å foreslå en egen modell som utvikles fra grunnen av. Som nevnt tidligere er modellering av biologiske samfunn vanskelig, og det knytter seg derfor stor usikkerhet til om modellen som skisseres kan utnyttes i praksis med høy nok presisjon i Vassdragssimulatoren. Modellen må derfor testes grundig før den tas i bruk.

Oppbyggingen av BioLake er i tråd med de tilrådsninger og anbefalinger som er gitt i tidligere rapporter, arbeidsmøter og ved workshopen som ble arrangert i oktober 1991. Det er tatt hensyn til anbefalingen om at en ikke skal utvikle noen kompleks økosystem-modell, men heller å utvikle en grov modell som beskriver fiskeavkastning og -produksjon ved hjelp av relativt enkle relasjoner. I denne modellen er det lagt inn enkle delmodeller for zooplankton og bunndyr.

I innsjøer der det finnes mer enn én fiskeart vil det oppstå konkurranse og predasjon. Fiskefaunaens artssammensetning er derfor vesentlig i modellen.

I tråd med tidligere anbefalinger er innsjøen delt inn i 3 soner; pelagisk, littoral og profundal sone. Ut fra biologiske data har en valgt å sette skillet mellom pelagisk og profundal sone ved 2 * midlere siktedyp. Littoralsonens utbredelse blir også automatisk definert ved dette dypet. Grensene settes når innsjøen (magasinet) er full (HRV).

I tillegg til den generelle innsjømodellen vil det være behov for en rekrutteringsmodell. Det skyldes at enkelte arter (spesielt ørret) gyter i rennende vann, enten i tilløpsbekkene eller i utløpselva. Gyteforhold og oppvekstforhold for yngelen er derfor viktige.

Det er nødvendig å stille endel forutsetninger for modellen. De viktigste er:

- Totalt fosfor skal være mindre enn 10 mg/m³
- Ikke lysbegrensning, f. eks. som følge av breslam
- Fiskeavkastning i intervallet 0,1 – 20 kg/ha
- Innsjøens oppholdstid i vekstsesongen: ca. 6 måneder
- Antall fiskearter skal være mindre enn fem
- Næringsbegrenset fiskeproduksjon
- Planktivor og/eller bentivore fiskebestand
- Ikke påvirket av surt vann

6.2 Nødvendige data

De viktigste inngangsdata til modellen er listet opp nedenfor:

- innsjøareal
- areal av pelagial, profundal og littoral sone
- morfologi, batymetriske kurver
- siktedyp
- ledningsevne
- totalt fosfor
- totalt nitrogen
- vanntemperatur (tidsserie)
- lengde av vekstsesong
- vannstand (tidsserie)
- oppholdstid
- reguleringshøyde
- tapperegime, fyllingsgrad gjennom sesongen
- høyde over havet
- zooplankton (biomasse pr. arealenhet)
- bunndyr (biomasse på ulike dyp)

indikatorarter av bunndyr
artssammensetning av fisk
veksthastighet og alderssammensetning av fisk

I tillegg er det behov for en oversikt over innløps- og utløpselver. Disse skal benyttes til rekrutteringsmodellen.

6.3 Utgangsdata

Modellen vil først og fremst beregne avkastning og produksjon av fisk i innsjøen. Men også endel andre data vil bli beregnet av modellen. De viktigste utgangsdata synes å være følgende:

innsjøens inndeling i pelagial, littoral og profundal
biomasse av zooplankton
biomasse av bunndyr
fiskeproduksjon
avkastning av fisk; pr. ha og total avkastning

6.4 Oversikt over modellen

Her gis først en summarisk oversikt over modellen. Deretter blir de enkelte delmodellene beskrevet mer detaljert i egne avsnitt. En oversikt over hvordan modellen kan bygges opp er vist i figur 3. Foreløpig er det ikke tilstrekkelig kunnskap om sammenhenger mellom fysiske parametre og bunndyr og mellom bunndyr og fisk til at modellen kan utvikles fullt ut som skissert i figur 3. Derfor skisseres her en alternativ løsning der en tar i bruk indikatorarter av fjærmygg til å estimere fiskeavkastning av bunnlevende fisk (ørret).

Innsjøen inndeles i tre ulike soner, littoralsone, profundalsone og pelagisk sone. Avgrensningen mellom de tre sonene defineres av 2 * siktedypet.

I hver av de tre sonene beregnes eller måles biomasse av zooplankton og/eller bunnfauna. I pelagisk del finnes det bare zooplankton og ikke bunndyr. Alt zooplankton i pelagial/profundal vil i modellen for enkelthets skyld bli plassert i pelagisk sone. I profundalsonen har vi derfor satt biomassen av zooplankton lik null. Overflateinsekter beregnes som zooplanktonekvivalenter og tas med i pelagialen. Zooplanktonbiomassen pr. arealenheter i littoralsonen regnes lik halvparten av tilsvarende i pelagisk sone.

Fiskebiomasse og -produksjon ønskes beregnet ut fra zooplankton- og bunndyrbiomasse i hver sone, og til slutt summert opp for hele innsjøen.

Foreløpig er det ikke faglig grunnlag for å estimere biomasse av bunndyr ved hjelp av fysiske parametre. Det er heller ikke mulig å beregne produksjon av fisk selv om biomassen av bunndyr er kjent. Vi har derfor som et alternativ benyttet en modell for indikatorarter av fjærmygg til å estimere fiskeavkastning i littoral- sone/profundalsone.

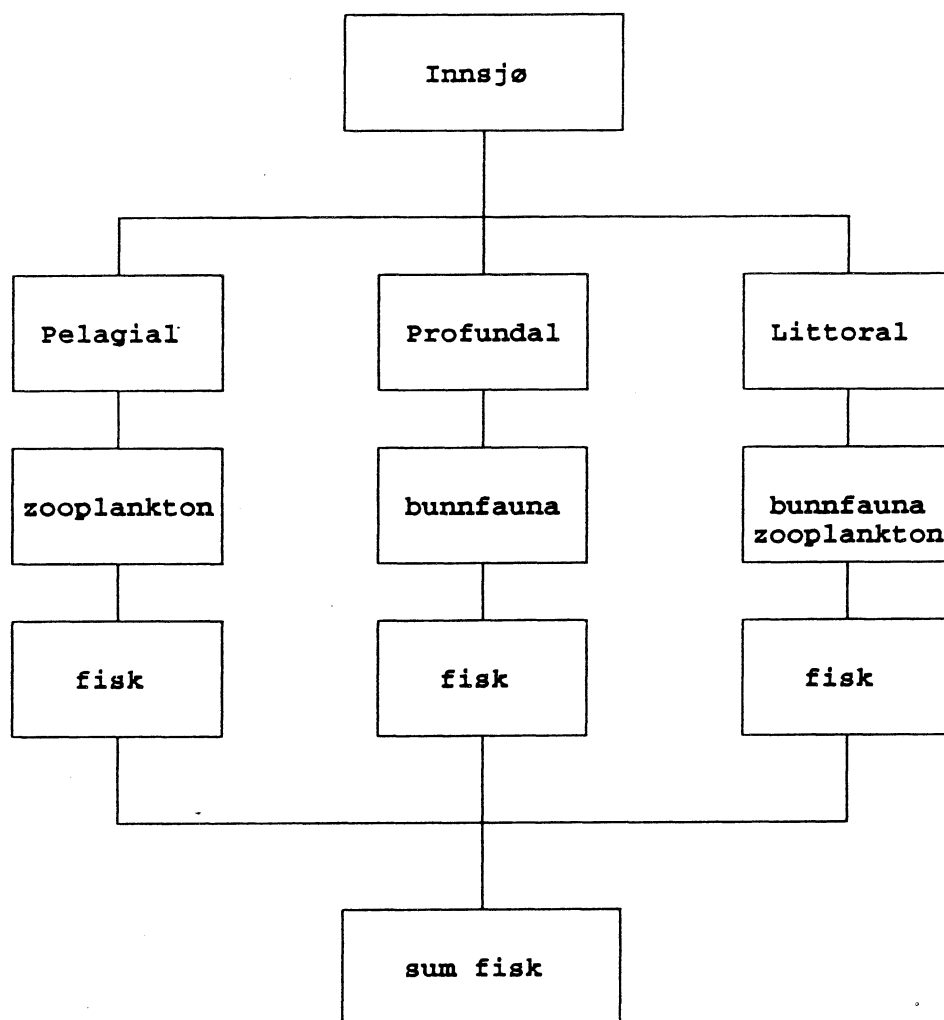
6.5 Inndeling av innsjøen i soner

I tråd med tidligere anbefalinger har vi delt inn innsjøen i 3 soner; pelagisk, littoral og profundal sone. Ut fra biologiske data har vi valgt å sette skillet mellom pelagisk og profundal sone ved 2 * siktedypet. Littoralsoneens utbredelse blir også automatisk definert ved dette dypet. Grensene settes når innsjøen (magasinet) er fullt (HRV). Forholdene i de frie vannmassene vil imidlertid endres lite når magasinet tappes. Modellen bør derfor lages slik at pelagisk sone hele året får samme tykkelse (2 * midlere siktedyp), på bekostning av vannmassene i profundal sone.

6.6 Beregning av zooplankton

På grunn av stor kompleksitet i overføringen av næringsstoffer fra uorganisk til phytoplankton, zooplankton og fisk vil nøyaktigheten i beregningene av fiskeproduksjon bli liten dersom den beregnes ut i fra løste næringsstoffer i innsjøen. Det er derfor sikrere å skaffe reelle data for enten zooplankton- eller phytoplanktonbiomassen i sjøen, slik som foreslått ovenfor. Da zooplanktonet ligger på det trofiske nivå som er nærmest knyttet til fisken, vil det være lettere å oppnå høyt presisjonsnivå ved å modellere sammenhengen zooplankton/fisk enn phytoplankton/fisk. Dessuten er det mer tidkrevende og praktisk vanskeligere å måle biomasse av phytoplankton enn zooplankton.

Modellen bør derfor kunne beregne biomassen av zooplankton på 3 forskjellige måter, avhengig av hvilke data som eksisterer for den enkelte innsjø:



Figur 3. Oversikt over hvordan BioLake foreslås bygd opp.

- Finneco (hentes fra database)
- Enkel modell vha. fysiske parametre
- Legge inn reelle data for zooplankton i modellen (biomasse, tørrvekt)

Dersom Finneco er benyttet ved tidligere simuleringer av innsjøen, vil biomassen av zooplankton foreligge i denne delmodellen som utgangsdata. I slike tilfeller er det naturlig å benytte disse verdiene, eventuelt sammenholdt med målte verdier fra innsjøen.

Zooplanktonbiomassen skal også kunne beregnes ut fra fysiske data ved enkle regresjoner. Modellen vil sannsynligvis få følgende form:

$$(13) BZ = kA + lB + m$$

der BZ = biomasse av zooplankton, A og B er fysiske parametre og k, l og m er konstanter. En aktuell beskrivelse av sammenheng mellom fysiske faktorer og biomasse av zooplankton i norske innsjøer er gitt i likning (2). Data for flere innsjøer vil kunne gi en grundigere beskrivelse av sammenhengen.

Foreløpige beregninger viser at usikkerheten vil bli stor uansett hvilke parametre vi benytter. Denne delmodellen vil derfor bare kunne gi et grovt estimat av zooplanktonbiomassen, og bør bare benyttes dersom ikke andre data eksisterer for innsjøen.

Biomassen av zooplankton er en viktig faktor for å kunne estimere avkastning/produksjon av pelagisk fisk i innsjøer. Det er derfor viktig at verdien er så riktig som mulig. Vi har derfor valgt som et eget alternativ (alternativ c) å måle biomassen av zooplankton i innsjøen, og benytte de målte verdiene direkte i modellen.

Biomassen av zooplankton i pelagisk sone vil neppe endres mye ved nedtapping av et magasin. Det er derfor ikke nødvendig å ta hensyn til tapperegimet ved beregningene. De første år etter en oppdemming av en innsjø vil ofte biomassen av zooplankton øke på grunn av at næringssalter frigjøres fra det oppdemte området. Dette fenomenet er forbigående, og er ikke lagt inn i modellen.

6.7 Beregning av bunnfauna

Vi har i litteraturen bare registrert én modell som beskriver bunndyrbiomasse ved hjelp av næringssalter / fysiske parametre. Denne gjelder bare for profundalsonen, mens forfatterne mener grunnlaget er for dårlig til å beskrive biomasse av bunndyr i littoralsonen på samme vis. Også når det gjelder forhold mellom bunndyrbiomasse og fiskeavkastning foreligger det lite data. Det er derfor ikke grunnlag for å utvikle modeller for bunnfauna nå. Vi foreslår at det på lang sikt utvikles modeller av samme oppbygning som for pelagisk sone, men der zooplanktonbiomassen erstattes med biomasse av bunndyr. Det kreves imidlertid en betydelig forskningsinnsats før slike modeller kan utvikles.

Vi har i stedet valgt å beskrive fiskeavkastningen direkte ut fra kjente indikatorarter av fjærmygg (likning 5). Å benytte indikatorarter av bunndyr til å estimere fiskeutbytte er et interessant alternativ som kan benyttes inntil relevante data for forholdene fysiske forhold/bunndyr og bunndyr/fisk framskaffes. Det teoretiske grunnlaget er gitt i kapittel 3.2.

Følgende indikatorarter benyttes i beregningen:

- k=5 Heterotrissocladius subpilosus
- k=4 Micropsectra spp. og/eller Paracladopelma spp. (nigritula)
- k=3 Sergentia coracina og/eller Stictochironomus rosenschoeldi
- k=2 Chironomus anthracinus
- k=1 Chironomus plumosus

k=0 Ingen av disse indikatorene

Ut fra estimert BQI basert på bunndyrprøver fra profundalen (f.eks 10 m dyp) har vi, som referert i kapittel 3.2, funnet en korrelasjon mot forventet utbytte av ørret (i kg/hektar og år) gitt ved uttrykket:

$$(5) EP\emptyset = -1,2BQI + 8,6$$

Dette gjelder for en uregulert innsjø i den oligotrofe til mesotrofe delen av trofiskalaen. Anslaget har en antatt usikkerhet på $\pm 0,5$ kg.

I regulerte innsjøer vil forventet utbytte av ørret bli mindre. Utbyttet vil minke ved økende reguleringshøyde, men på en slik måte at det vil avta forholdsvis raskere de første metrene. Dette kan beskrives ved en funksjon $f(x)$ der x er reguleringshøyden og $f(x)$ er andelen fisk som fremdeles er tilstede ved denne reguleringshøyden. En mulig beskrivelse av dette er:

$$(14) f(x) = 0,8e^{-0,15x} + 0,2$$

Likning (14) beskriver en reduksjon i fiskeavkastning på ca. 10% ved 1 m reguleringshøyde, 20% ved 2 m, 40% ved 5 m, 60% ved 10m og 80% ved 30m reguleringshøyde.

Korrigert uttrykk for en regulert innsjø blir da:

$$(15) EP\emptyset = [-1,2BQI + 8,6] * f(x)$$

Bunndyr er mer ømfintlig enn zooplankton overfor reguleringer av vannstanden i innsjøer. Årlige nedtappinger av et magasin vil ha betydelig effekt på bunnfaunaen i reguleringssonen. En framtidig modell bør derfor kunne beskrive reduksjonen i bunndyrbiomasse ved økende reguleringshøyde. I Skandinavia er disse effektene best studert i Blåsjön i Nord-Sverige (Grimås 1961, 1962). Grimås (1970) har ut fra sine erfaringer laget en generell modell av regulerings virkninger på bunnfaunaen i en innsjø (**figur 4**). Når vi får mer kunnskap om hvordan bunndyrbiomassen varierer fra innsjø til innsjø, og om hvordan biomassen overføres til fiskeproduksjon, vil modellen i **figur 4** være et godt grunnlag for å estimere effekter av reguleringer på bunnlevende fisk i magasiner.

6.8 Beregning av fiskeproduksjon/avkastning

6.8.1 Pelagisk sone

En enkel beskrivelse av fiskeproduksjonen i pelagisk sone er følgende:

$$(16) PF = \sum_{i=1}^n ZB_i * TZ_i^{-1} * K_{ZF} * D$$

der PF = produksjon av fisk, ZB_i = biomasse av zooplanktonart (ev. gruppe) nr. i, TZ_i = turnover (i dager) av biomassen av art nr. i, K_{ZF} = andelen som overføres i næringskjeden fra zooplanktonproduksjon til fiskeproduksjon og D = vekstperiodens lengde (i dager).

Zooplanktonbiomassens turnover hentes fra litteraturen og er forskjellig for cladocerer og copepoder.

Økologisk effektivitet (K_{ZF}) hentes fra litteraturen. Denne vil være høy i næringsfattige innsjøer med god tilgang på store byttedyr og liten predasjon.

6.8.2 Littoralsonen

I første omgang må fiskeavkastning produsert av bunndyr i littoral- og profundalsonen estimeres ved hjelp av indikatorarter av fjærmygg, slik som beskrevet i kapittel 6.7.

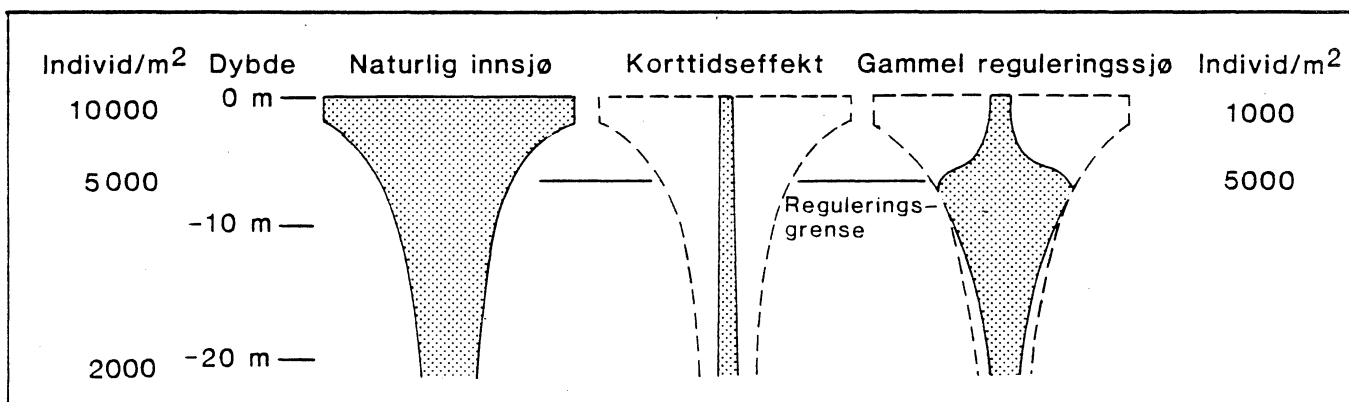
På lang sikt kan en utvikle samme type modell som for fiskeproduksjon i pelagisk sone, men bytte ut biomasse av zooplankton (ZB) med biomasse av bunndyr (BB):

$$(17) PF = \sum_{i=1}^n BB_i * TB_i^{-1} * K_{BF} * D$$

der PF = produksjon av fisk, BB_i = biomasse av bunndyrart (ev. gruppe) nr. i, TB_i = turnover (i dager) av biomassen av art nr. i, K_{BF} = andelen som overføres i næringskjeden fra bunndyrproduksjon til fiskeproduksjon og D = vekstperiodens lengde (i dager).

Enkelte spesielt viktige næringsdyr for fisk reagerer på forskjellig måte ved nedtapping av magasiner. Det er derfor nødvendig å kjenne til om disse artene forekommer i innsjøen. For eksempel tåler Gammarus (marflo) reguleringer på 2–3 m (Saltveit 1978, Brabrand & Saltveit 1978), men forsvant fra Blåsjön etter en regulering på 6 m (Grimås 1961). Skjoldkrepser, som kan være et særdeles viktig næringsemne i høyfjellssjøer, har derimot vist seg å reagere positivt på regulering. Årsaken er at eggene tåler å ligge innefrosset i den tørrlagte reguleringssonen. Imidlertid må magasinet manøvreres slik at vannstanden når opp til eggene i juni når disse skal klekkes (Borgstrøm 1975).

I vannmassene i littoralsonen blir det produsert zoo-



Figur 4. En generell modell av regulerings virkning på bunnfaunaen i en innsjø. Hvide felt representerer tap. Omtegnet av Nøst et al. (1986) etter Grimås (1970).

plankton. Produksjonen blir ikke så høy som i pelagisk sone på grunn av redusert dyp. I gjennomsnitt antas at det produseres halvparten så mye plankton pr. arealenhet som i pelagisk sone.

6.8.3 Profundalsonen

Også i profundalsonen kan en på lang sikt benytte samme modell som i littoralsonen (ligning 17). Bunnfaunaen vil oftest være noe forskjellig i littoralsonen og i profundal sone. Konstantene vil derfor være noe forskjellige i de to sonene.

6.9 Rekrutteringsmodell

Rekrutteringsmodellen er bare aktuell dersom det finnes ørret i vatnet. Ørreten gyter i tilløpsbekker eller innsjøens utløpselv. Der lever også yngelen de første leveår, før de oppnår tilstrekkelig størrelse og vandrer inn i innsjøen.

Nødvendige inngangsdata vil være lengde opp til første oppvandringshinder og areal av denne elvestrekningen (elvas bredde). Det er også behov for en oversikt over om det skjer noe produksjon av fisk oppstøms disse hindrene. Disse kan vandre ned til det aktuelle området.

En aktuell modell er følgende:

$$(18) N = N_A * A + Ned$$

der N er totalt antall rekrutter som tilføres innsjøen pr. år, N_A = produksjon av rekrutter pr. arealenhet, A = areal av tilløpsbekker/utløpselv og Ned = antall rekrutter som vandrer ned fra høyereliggende vassdragsavsnitt.

Antall produserte rekrutter pr. arealenhet (N_A) hentes fra erfaringstall i litteraturen.

Antall produserte rekrutter vil endres ved en regulering ved at vanddekt areal endres, og ved at vassdragsavsnitt sperres for vandrende fisk.

7 Litteratur

- Borgström, R. 1975. Skjoldkreps, *Lepidurus arcticus* Pallas, i regulerte vann. I. Forekomst av egg i reguleringssonen og klekking av egg. – Rapp. Lab. Ferskvannssøk. Innlandsfiske, Oslo 23: 1–11.
- Brabrand, Å. & Saltveit, S.J. 1978. Fiskeribiologiske undersøkelser i Øyangen, Volbufjorden og Strandefjorden, Øystre Slidre. – Rapp. Lab. Ferskvannssøk. Innlandsfiske, Oslo, 36: 1–58.
- Brundin, L. 1956. Die boden faunistischen Seetypen und ihre Anwendbarkeit auf die Südhalkugel. – Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm 37: 186–235.
- Canfield, D.E. Jr. & Watkins, C.E. 1984. Relationships between zooplankton abundance and chlorophyll a concentration in Florida lakes. – J. Freshwater Ecol. 2: 335–344.
- Downing, J.A., Plante, C. & Lalonde, S. 1990. Fish production correlated with primary productivity, not the Morphoedaphic index. – Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47: 1929–1936.
- Grimås, U. 1961. The bottom fauna of natural and impounded lakes in northern Sweden (Ankarvatnet and Blåsjön). – Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm 42: 188–238.
- Grimås, U. 1962. The effect of increased waterlevel fluctuation upon the bottom fauna in lake Blåsjön, northern Sweden. – Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm 44: 14–42.
- Grimås, U. 1970. Reguleringens virkning på bunnfaunaen. – Kraft og miljø 1: 16–22.
- Hanson, J.M. & Leggett, W.C. 1982. Empirical prediction of fish biomass and yield. – Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 257–263.
- Hanson, J.M. & Peters, R.H. 1984. Empirical prediction of crustacean zooplankton biomass and profundal macrobenthos biomass in lakes. – Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 439–445.
- Kinnunen, K., Nyholm, B., Niemi, J., Frisk, T., Kylä-Harakka, T. & Kauranne, T. 1982. Water quality modeling of Finnish water bodies. – Publications of the Water Research Institute, National Board of Waters, Finland, No. 46.
- Langeland, A. 1982. Interactions between zooplankton and fish in a fertilized lake. – Holarct. Ecol. 5: 273–310.
- Langeland, A., L'Abée-Lund, J.H., Jonsson, B. & Jonsson, N. 1991a. Resource partitioning and niche shift in Arctic char *Salvelinus alpinus* and brown trout *Salmo trutta*. – J. Anim. Ecol. 60: 895–912.
- Langeland, A., Koksvik, J.I. & Nydal, J. 1991b. Impact of the introduction of *Mysis relicta* on the zooplankton and fish populations in a Norwegian lake. American Fisheries Society Symposium 9: 98–114.

- Mills, E.L. & Schiavone, A. Jr. 1982. Evaluation of fish communities through assessment of zooplankton populations and measures of lake productivity. - *N. Am. J. Fish. Managem.* 2: 14-27.
- McCauley E. & Kalff, J. 1981. Empirical relationships between phytoplankton and zooplankton biomass in lakes. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 458-463.
- McQueen, D.J., Post, J.R. & Mills, E.L. 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1571-1581.
- Nøst, T, Aagaard, K., Arnekleiv, J.V., Jensen, J.W., Koksvik, J.I. & Solem, J. 1986. Vassdragsreguleringer og ferskvannsinvertebrater. En oversikt over kunnskapsnivået. - *Økoforsk. Utredning* 1986:1. 80 s.
- Olsen, Y. & Vadstein, O. 1989. NTNFs program for eutrofieringsforskning, faglig sluttrapport for fase 1-3, 1978-88. - NTNf, Utvalg for eutrofieringsforskning. 79 s.
- Pace, M.L. 1984. Zooplankton community structure, but not biomass, influences the phosphorus - chlorophyll a relationship. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 1089-1096.
- Peters, R.H. 1986. The role of prediction in limnology. - *Limnol. Oceanogr.* 31: 1143-1159.
- Rognerud, S. & Kjellberg, G. 1984. Relationships between phytoplankton and zooplankton biomass in large lakes. - *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 666-671.
- Ryder, R.A. 1965. A method for estimating the potential fish production of north-temperate lakes. - *Trans. Am. Fish. Soc.* 94: 214-218.
- Ryder, R.A., Kerr, S.R., Loftus, K.H. & Regier, H.A. 1974. The morphoedaphic index, a fish yield estimator - review and evaluation. *J. Fish. Res. Board Can.* 31: 663-688.
- Saltveit, S.J. 1978. Reguleringsundersøkelser i Nedre Heimdalsvatn. I. Dyreplankton, bunndyr og ernæring hos ørret. - *Rapp. Lab. Fersvannsøk. Innlandsfiske, Oslo* 34: 9-36.
- Sæther, O.A. 1979. Chironomid communities as water quality indicators. - *Holarct. Ecol.* 2: 65-74.
- Thienemann, A. 1925. *Die Binnengewässer Mitteleuropas. Eine Limnologische Einführung.* - *Binnengewässer* 1: 1-255.
- Wiederholm, T. 1980. Use of benthos in lake monitoring. - *Journal WPCF* 5: 537-547.
- Aagaard, K. 1986. The chironomid fauna of northern Norwegian lakes with a discussion on methods of community classification. - *Holarct. Ecol.* 9: 1-12.

Vedlegg 1. Forkortelser som er benyttet i rapporten

AREA - innsjøens areal
BB - biomasse av bunndyr
BQI - benthic quality index
CHL - klorofyll A
CPUE - "catch pr. unit effort" (utbytte av fisk pr. anstrengelse)
D - lengde av vekstperioden (i dager)
EPØ - utbytte av ørret (kg/ha og år)
FB - fiskebiomasse
FY - fiskeutbytte
K_{BF} - økologisk effektivitet fra bunndyr til fisk
K_{ZF} - økologisk effektivitet fra zooplankton til fisk
LEDN - ledningsevne
MEI - morfo-edafisk index
PB - biomasse av phytoplankton
PF - fiskeproduksjon
PISB - biomasse av fiskepisere
PLB - biomasse av planktonspisende fisk
PP - primærproduksjon
RØYE_n - antall røye
TDS - totalt partikkelinnhold
TB - turnover (i dager) for bunndyrbiomasse
TP - totalt fosfor
TZ - turnover (i dager) for zooplanktonbiomasse
Y - biomasse av makrobenthos i profundalsonen
Z - innsjøens middeldyp (m)
ZB - biomasse av zooplankton (mg tørrvekt pr. m²)
ZN - antall zooplankton pr. m³

182

nina
oppdrags-
melding

ISSN 0802-4103
ISBN 82-426-0313-8

Norsk institutt for
naturforskning
Tungasletta 2
7005 Trondheim
Tel. 07 58 05 00