

UiT

NORGES
ARKTISKE
UNIVERSITET

Fakultet for biovitenskap, fiskeri og økonomi

Institutt for arktisk og marin biologi

Samfunnsstruktur og tetthet av bunndyr i littoralsonen av en oligotrof, subarktisk innsjø

-variasjoner gjennom dyp og sesong

Kristin M. Sommerseth Johansen

*BIO-3590 Mastergradsoppgave i biologi
Mai 2014*



TAKK

Først av alt vil jeg takke mine veiledere Per-Arne Amundsen og Rune Knudsen først generelt for deres ustoppelige innsats for meg og mine medstudenter, og nå spesielt for all hjelp med masteroppgaven gjennom feltarbeid, opparbeiding av prøver, veiledning og skriveteknisk hjelp. Per-Arne, du deler av din kunnskap, gir gode råd, krever mer der det trengs, og inspirerer. Rune, din positive holdning og entusiasme for faget inspirerer virkelig! Takk også for vennskap og gode samtaler gjennom mange år. Anders Klemetsen, John Brittain og Anna Siwertsson har også vært gode veiledere og gitt av sin enorme kunnskap og alltid kommet med gode svar og råd underveis. En stor takk går også til André Frainer, som har hjulpet meg mye både med databehandling og kunnskap om invertebrater, i tillegg til gode råd og diskusjoner. Jeg vil også takke alle som har vært med på feltarbeid og labarbeid og egentlig hele Ferskvannsgruppa! Dere er så fine folk som jeg har hatt gleden av å jobbe sammen med og knyttet vennskap med over mange år. Jeg har blitt ønsket velkommen og har fått være med på feltarbeid, seminarer og prosjekter og har lært så utrolig mye gjennom alt dette.

Takk til alle på kontor D-351. Birgitte, Sigrid, Maria, Solveig, Emma, Connie og Marjorie. Vi har hatt det beste kontoret, med mye moro og mange gode faglige samtaler der vi har lært mye av hverandre. Og til de andre som jeg har skrevet masteroppgave sammen med, takk for en fantastisk tur til England og Skottland, gode opplevelser og en kjempefin studietid.

Takk til Auroragjengen! Dere er de beste av de beste! Sigrid, jeg savner ditt evig gode humør etter at du stakk av sørover. Aslak, om noen skal ha på seg å inspirere, så er det deg gjennom dine ord til meg. Birgitte! Du har en vilje og stamina som slår de fleste ned i støvlene! Jeg er så glad for at jeg har hatt deg og Øyvind sammen med meg nå i innspurten frem mot innlevering og jeg håper jeg får æren av å jobbe sammen med deg og Aslak i mange år fremover. Øyvind, takk for at du har vært min medsammensvorner disse årene, studietiden hadde ikke vært den samme uten deg!

Og sist men langt fra minst! Takk til alle gode venner og familie som har stilt opp for Mathias og meg når det har vært nødvendig.

TAKK	1
SAMMENDRAG	5
INNLEDNING	6
MATERIALE OG METODER	10
OMRÅDEBESKRIVELSE.....	10
INNSAMLINGSMETODER.....	13
LABORATORIEARBEID	13
DATABEHANDLING.....	14
<i>Diversitetsindekser</i>	15
<i>Statistiske analyser</i>	16
RESULTATER	17
DIVERSITET	17
TETTHET OG ARTSSAMMENSETNING.....	18
FUNKSJONELLE GRUPPER.....	25
MARFLO OG SNEGLER	26
DISKUSJON	27
KONKLUSJON	37
REFERANSER	38

SAMMENDRAG

Bentiske makroinvertebrater i littoralsonen av innsjøer utgjør en stor del av innsjøers økosystem, og samfunnsstrukturen av disse dyrene kan være med å påvirke hele økosystemet. Forskjellige arter av bunndyr har forskjellige tilpasninger til habitatene de lever i og det er rimelig å forvente at sammensetningen av arter endrer seg med forskjellige dyp og bunnsstrat. Også tidsmessige endringer kan forventes, siden disse samfunnene i stor grad består av temporære vannboere, som ved å ha varierende livssykluser er tilstede i vannet til forskjellige tider i løpet av året. I dette studiet undersøker jeg disse variasjonene gjennom å se på samfunnsstrukturen og tettheten blant bunndyrene i littoralsona i Takvatn.

Gjennom tre innsamlingsperioder i løpet av den isfrie sesongen i Takvatn ble prøver av bunndyrfaunaen tatt fra 4 forskjellige dyp, bølgeslagsonen (0,5 m), sandbunn uten begroing (1-2 m), Nitellabeltet (6-9 m) og sandbunnen på 12-14 m. En klar sonering av bunndyr relatert til dyp ble funnet, der bølgeslagsonen skilte seg mest ut fra de andre dypene med store andeler døgnflue- og steinfluelarver. På de andre tre dypene var det i hovedsak fjærmygglarver, muslinger og fåbørstemark som dominerte. De sesongmessige endringene var også markante, både i tetthet og i artssammensetning. I juni var tettheten på 0,5 meter svært lav, men økte utover sommeren. Døgnfluelarvene dominerte i august, og da spesielt *Heptagenia dalecarlica*. I oktober var det steinfluen *Capnia atra* som dominerte sterkt. På de andre tre dypene vistes et motsatt mønster med større tetthet i juni enn seinere i sesongen. Også sammensetningen av funksjonelle grupper endret seg både med dyp og innsamlingstidspunkt, og bølgeslagsonen skilte seg ut også her. Det var også det dypet som hadde størst endringer i løpet av sesongen, fra dominans av samlere i juni til gressere i august og til slutt oppdelere i oktober. De sesongmessige variasjonene var ikke like uttalte for de andre dypene, trolig fordi endringene i fysiske forhold ikke er like markante gjennom sesongen her som øverst i bølgeslagsonen.

Ved å kartlegge biodiversiteten i littoralsona i Takvatn har det vært lagt et grunnlag for å følge endringer i biodiversitet og med det de endringene som påvirker slike økosamfunn.

INNLEDNING

Endringer i biodiversitet kan brukes som mål på endringer i samfunnene og de økologiske interaksjonene i et gitt økosystem, og forståelsen av og interessen for biodiversitet har økt betraktelig de siste tiårene. Biodiversitet defineres som summen av variasjonen i biota fra gener til økosystem (Purvis & Hector 2000), og kan beskrives ved å kvantifisere enheter (arter, genotyper, økosystemer) og fordeling og interaksjoner disse enhetene imellom (Hooper et al. 2005). Fastsetting av diversitet er viktig for å kunne forvalte og bevare det biologiske mangfoldet som finnes rundt oss. Biodiversitet anses å bestå av tre nivåer; genetisk nivå, organismenivå, og økologisk nivå (Gaston & Spicer 1998). Studier av biodiversitet har ofte arbeidet på organismenivå, men like viktig er det å ha fokus på de økologiske faktorene som ligger til grunn for samfunnene vi studerer (Hawksworth 1996, Brönmark & Hansson 2010).

Med sine klare geografiske avgrensninger er innsjøer gode studieområder for økologiske undersøkelser. Mange innsjøstudier har bidratt til større forståelse av økologiske prinsipper, men en stor del av disse har et pelagisk fokus (Vadeboncoeur et al. 2002), trolig som et resultat av at pelagiske næringsnett ofte er enkle systemer der det metodisk sett er relativt lett å gjøre feltinnsamlinger. Dette gjelder i stor grad også forskning i subarktiske innsjøer, der få studier er gjort på de littorale delene av disse økosystemene (Klemetsen & Elliott 2010). Sårbare systemer i disse nordlige områdene med lite menneskelig påvirkning er gode referansesystemer med tanke på forskning på blant annet klimaendringer (Khamis et al., Walther et al. 2002, Johnson et al. 2004, Heino et al. 2009). Det er derfor behov for å styrke kunnskapen om slike systemer.

Bentiske makroinvertebrater utgjør en stor del av innsjøers økosystem (Covich et al. 1999, Vadeboncoeur et al. 2002). Med en vidtspennende artsriksomhet fyller disse dyrene mange forskjellige roller både som nedbrytere av biologisk materiale, predatorer, og som næringsdyr for fisk og andre større organismer (Økland & Økland 1996, Covich et al. 1999). Bentiske makroinvertebrater har ikke bare stor artsdiversitet, men også økologisk diversitet gjennom forskjellige funksjonelle grupper basert på dyrenes næringsøkologi. Denne inndelingen kategoriserer bunndyrene i fem distinkte grupper; samlere, gressere/skrapere, oppdelere, filtrerer og predatorer (Hilsenhoff 1991, Økland & Økland 1996, Usseglio-Polatera et al. 2000). Hver av disse gruppene har viktige funksjoner i innsjøenes økosystemer, og bevaring av arter innenfor hver av disse

kategoriene er viktig for stabiliteten i de enkelte økosystemene (Hawksworth 1996, Naeem & Li 1997, Gaston & Spicer 1998). Bunndyr står for en stor del av nedbrytingen av dødt organisk materiale i innsjøer, og sørger dermed for at næringsstoffer gjøres tilgjengelig igjen for primærprodusentene bl.a. gjennom ekskresjon og graving i bunnsediment (Gu et al. 1997, Covich et al. 1999). Som konsumenter av primærproduksjonen sørger bunndyrene for at disse næringsstoffene kan utnyttes videre oppover i næringsnett gjennom å selv være byttedyr for fisk og andre større vertebrater (Amundsen & Klemetsen 1988, Wellborn et al. 1996, Covich et al. 1999). Fra et studium i nordamerikanske innsjøer ble det funnet at makroinvertebrater utgjorde 65% av dietten til 15 undersøkte fiskearter; enten direkte eller indirekte ved først å være konsumert av byttefisk (Vander Zanden & Rasmussen 1996). I nordeuropeiske innsjøer med ørret (*Salmo trutta*) og røye (*Salvelinus alpinus*) utgjør også bunndyr en viktig del av fiskedietten og er derfor viktig for vekst og produksjon i mange subarktiske innsjøer (Hegge et al. 1993, Langeland & L'Abée-Lund 1996, Aass et al. 2002). Flere bentiske makroinvertebrater er også kjent som viktige mellomverter for parasitter. I Takvatn i Troms er for eksempel marflo eneste mellomvert for nematoden *Cystidicola farionis* som har røye som sluttvert (Klemetsen et al. 2002). Videre har ikter mollusker som obligat første mellomvert og er derfor avhengig av denne gruppen av bunndyr for å fullføre sin livssyklus (Bush et al. 2001). Nyere studier har vist at parasitter kan ha en svært viktig rolle i økosystemenes næringsnett (Lafferty et al. 2006, 2008, Amundsen et al. 2009), men for å kunne utforske dette nærmere må man først ha tilstrekkelig kunnskap om samfunnene av potensielle vertsorganismer, slik som for eksempel bunndyr.

Fordelingen av bunndyr i innsjøens littoralsoner varierer med dyp, substrat og tid (Moon 1940, Barton 1988, Heino 2000, Wetzel 2001, Klemetsen & Elliott 2010, Suurkuukka et al. 2012). Påvirkning fra bølgeaktivitet og endringer i lysforhold gjør at bunnssubstratet ofte henger sammen med dyp. De øverste områdene i littoralsonen kan ha stor likhet med lotiske habitater (Klemetsen & Elliott 2010). Her slår bølgene inn mot stranden og vasker bort de finere sedimentene. Resultatet blir et grovere substrat med større steiner og vann i hyppig bevegelse, men også mange skjulesteder for små dyr. Mye dødt organisk materiale fra den terrestriske vegetasjonen tilføres også vannet her. Under bølgeslagsonen finnes ofte et finere substrat med sand og sedimentering fra vannmassene. Denne bunnen gir sammen med mindre bølgepåvirkning bedre feste for

makrofytter som igjen har en nedre grense sammenfallende med den eufotiske sonen (Økland & Økland 1996). Heterogene habitater med for eksempel mye stein, makrofytter eller andre uregelmessigheter i substrat vil åpne for forskjellige nisjer og dermed kunne huse flere arter enn homogene habitater med for eksempel bare sandbunn uten begroing (Barton 1988, Heino 2000, Stoffels et al. 2005, Gustafsson et al. 2013).

I bunndyrsamfunn i innsjøer vil det også være sesongmessige endringer i tetthet og artssammensetning (Økland & Økland 1996). Forskjellige livssykluser hos temporære vannboere kan gi variasjoner i løpet av en sesong der noen klekker på våren og andre arter nærmere høsten, samt at noen arter er ettårige, mens andre har to- eller flerårige sykluser (Brittain et al. 1984, Elliott & Humpesch 2010, Hilsenhoff, 1991). Sesongmessige endringer i fysiske forhold gir også endringer i livsvilkår for bunndyrene. Isen dekker de grunneste områdene store deler av året og hindrer dermed bunndyr i å utnytte disse arealene i noen særlig grad. Flere arter, som blant andre marflo, trekker til dypere områder om vinteren og en periode med rekolonisering må derfor til etter isgang for å få full utnyttelse også av det grunneste habitatet (J. Brittain, personlig meddelt)¹. Næringstilgangen endres også med grad av begroing og tilgang på detritus gjennom sesongen. Bentiske makroinvertebrater er for øvrig en meget divers gruppe dyr der næringsinntak, morfologi, reproduksjon, adferd og livshistorie varierer mye (Wetzel 2001). Temporære og romlige forskjeller i utbredelse og tetthet av innsjølevende makroinvertebrater kan derfor variere mye både mellom og innen forskjellige taxa.

Takvatnet i Troms er en godt undersøkt subarktisk innsjø med mer enn 30 års sammenhengende fiskeundersøkelser (Amundsen & Klemetsen 1988, Persson et al. 2007, Amundsen et al. 2012). Opprinnelig var ørret den eneste fiskearten i vannet, men to nye fiskearter, røye og stingsild (*Gasterosteus aculeatus*), ble introdusert henholdsvis i 1930 og 1950. Røyepopulasjonen vokste raskt og ble etter hvert for tett med småvokst fisk av dårlig kvalitet. Det ferskvannsbiologiske fagmiljøet ved Universitetet i Tromsø har fulgt utviklingen av fiskebestanden i Takvatnet siden 1979, blant annet gjennom en periode med uttynningsfiske fra 1984 til 1989 og også i etterkant av dette (Klemetsen et al. 2002, Amundsen et al. 2007). Også informasjon om fytoplankton, zooplankton, fugler og parasitter har vært innsamlet og har gitt grunnlag for en detaljert beskrivelse av det

¹ John Brittain, professor ved Universitetet i Oslo

pelagiske næringsnett i Takvatnet (Amundsen et al. 2009). Det littorale bunndyrsamfunnet i Takvatnet hadde derimot ikke vært undersøkt før Klemetsen og Elliot (2010) gjorde en studie av den romlige fordelingen av bunndyr i de strandnære områdene ved bruk av koloniseringsfeller. Ved Universitetet i Tromsø pågår det for tiden et større prosjekt som har som overordnet mål å evaluere parasitters betydning for dynamikken i næringsnett ved å bruke subarktiske innsjøer som modellsystem. For å nå dette målet jobbes det nå med å kartlegge og analysere de detaljerte strukturene i det komplette næringsnett i Takvatn. Min masteroppgave er tilknyttet dette prosjektet, og har fokus på makroinvertebratene i de littorale områdene av innsjøen.

Hensikt med dette studiet er å kartlegge bunndyrsamfunnet i littoralsonen i Takvatnet med hovedvekt på sesongmessige og romlige variasjoner av diversitet, artssammensetning og tetthet. Jeg fokuserer hovedsakelig på taksonomiske og funksjonelle grupper, men også på noen antallsmessig dominerende enkeltarter. Arter som har stor økologisk betydning som næringsdyr for fisk eller som viktige mellomverter i transmitteringen av parasitter har også blitt vektlagt.

På bakgrunn av det som er beskrevet ovenfor forventes det at: i) diversitet og artssammensetning av bunndyr varierer mellom ulike dyp og gjennom den isfrie sesongen, ii) heterogene habitater som øverst i bølgeslagsonen og i vegetasjonsbeltet har høyere biodiversitet og høyere tetthet av bunndyr enn mer homogene habitater, og iii) diversitet og tetthet av bunndyr øker utover sesongen fra vår mot høst.

MATERIALE OG METODER

OMRÅDEBESKRIVELSE

Takvatnet (69°07' N 19°05' Ø) er en 14,2 km² stor oligotrof innsjø beliggende i Målselvvassdraget i Balsfjord og Målselv kommuner i Troms fylke (Figur 1). Innsjøen har et max dyp på 80m og en 36 km lang strandlinje (NVE-Atlas, 2014). Nedslagsfeltet er på ca 60 km². Takvatnet er en dimiktisk innsjø med isfri periode normalt fra tidlig juni til november. Secchidypet ble målt til mellom 12 og 14 meter sesongen igjennom og overflatetemperatur i vannet var 4,8 °C i juni, 12,0 °C i august og 6,6 °C i oktober. Disse temperaturene indikerer sommerstagnasjon under prøvetakingen i august. Området rundt innsjøen er dominert av bjørkeskog (*Betula pubescens*) med innslag av vier (*Salix* sp.), alder (*Alder* sp.) og furu (*Pinus* sp.). Noe myrområder og en del bekker finnes også rundt innsjøen. Det er også en spredt bebyggelsen langs vannet, med noen gårdsbruk og en god del hytter. Det finnes tre fiskearter i Takvatnet; innsjøen hadde opprinnelig bare ørret, men røye og trepigget stingsild har blitt introdusert til vannet i henholdsvis 1930 og 1950 (Amundsen & Klemetsen 1988).

Littoralsonen i Takvatnet strekker seg til ca 15 meters dyp (Klemetsen & Elliott 2010). Vannet har en rektangulær form og en størrelse som gjør at sterke vinder kan ta godt fra alle retninger. Strandsonen er derfor sterkt utsatt for vind- og bølgepåvirkning. Få makrofytter har feste i de øverste meterne som hovedsakelig består av hardbunn med stein, grus og noe mudder øverst og sandbunn litt dypere. Fra ca 3-4 meters dyp og ned til ca 10 meter finner vi et belte av algen *Nitella* sp. og andre makrofytter (P.-A. Amundsen, personlig meddelt)². Dypere enn dette består bunnen stort sett av sandbunn uten begroing. På bakgrunn av denne soneringen er følgende dyp valgt for innsamling av materiale:

² Per-Arne Amundsen, professor ved Universitetet i Tromsø



Figur 1. Kart over Takvatn og innsjøens beliggenhet i Troms fylke, Norge (Statens kartverk, 2014).

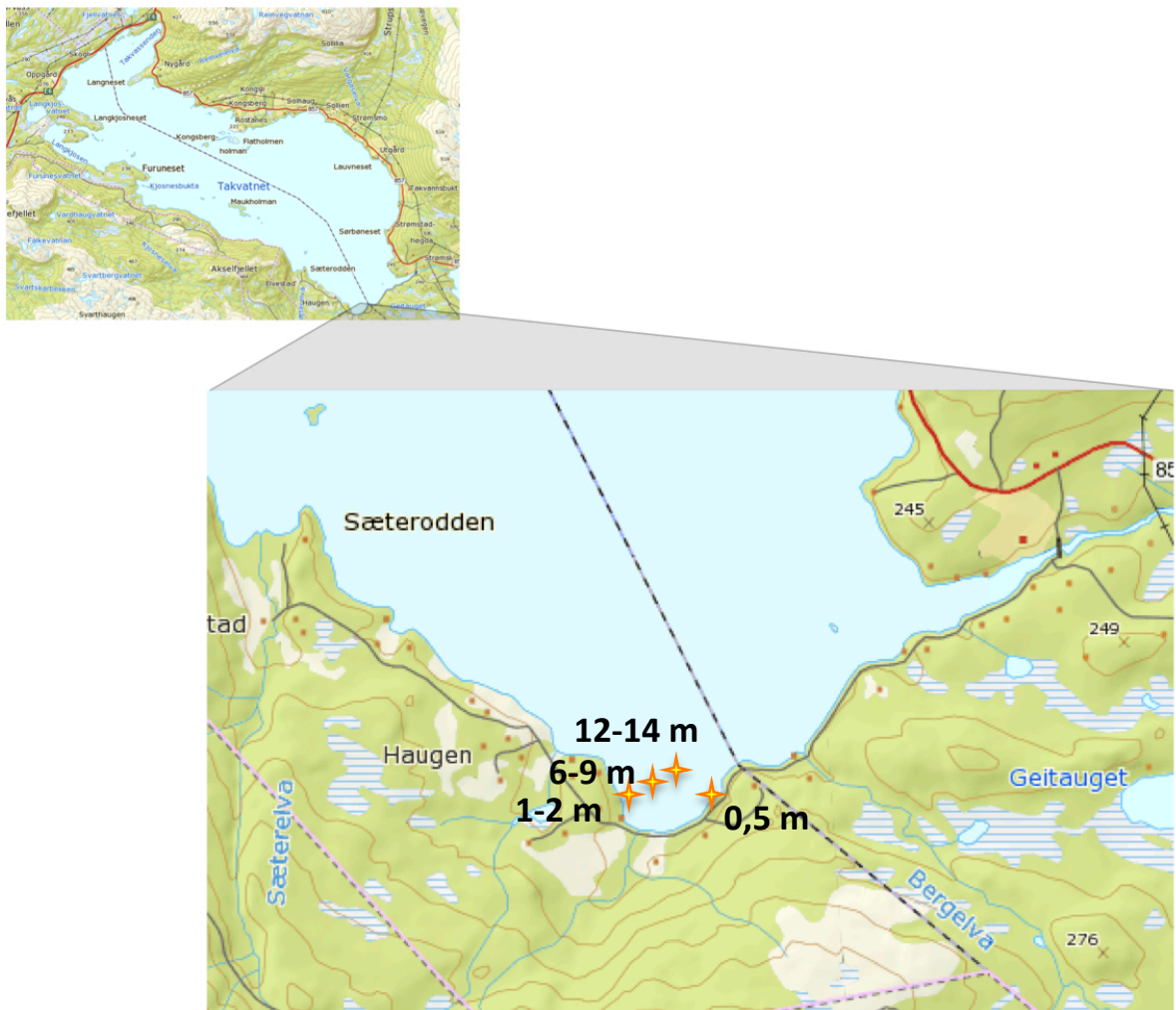
0,5 meter: Bølgeslagsone med store steiner, grus og en del dødt biologisk materiale som løv og lignende fra landvegetasjonen. Stor påvirkning fra bølger.

1-2 meter: Sandbunn uten eller med meget spredt begroing. Fortsatt en del bølgepåvirkning, og bunnsstratet er løst og med lite organisk materiale.

6-9 meter: "Nitella-belte" med tett begroing av makrofyten *Nitella* sp. og litt mer spredte forekomster av tjønnaks, tusenblad og andre alger og moser. Bunnen består av sand og silt.

12-14 meter: Sandbunn med innslag av silt uten begroing. Eufotisk sone opphører rundt dette dypet.

Lokalitetene for prøvetakingen ble valgt ut fra typiske strandforhold for Takvatn og er presentert i figur 2.



Figur 2. Innsamlingslokaliteter for de forskjellige dypene avmerket i utsnitt av kart over Takvatn. (Statens Kartverk 2014)

INNSAMLINGSMETODER

Datamaterialet til oppgaven ble samlet inn i løpet av tre innsamlingsperioder i 2012; først rett etter isgang i juni (19-20/6), deretter ved høysommer i august (30/7 - 2/8) og så en høstinnsamling i oktober (8-12/10). 15 paralleller ble tatt på hvert av dypene 0,5 meter, 1-2 meter, 6-9 meter og 12-14 meter. Bunnssubstratene på de ulike dypene er så varierende at forskjellig innsamlingsutstyr måtte benyttes for å sikre best mulig prøvetaking. På 0,5m dyp ble en sirkulær metallramme (28,26dm²) lagt på bunnen og en elektrisk pumpe ble brukt til utsiling og oppsamling av evertebrater innenfor rammen (kombinert med forsiktig omrøring/"roting" av substratet i ramma; jfr. innsamlingsmetodikken beskrevet i Klemetsen og Elliott (2010)). På de andre dypene ble prøvene tatt fra båt med en Ekmangrabb (7,07dm²).

Prøvene ble skylt gjennom siktebakker og nylonduk med maskestørrelse på 450 µm. De innsamlede invertebratene ble konservert på 96% etanol for seinere sortering og identifisering i laboratoriet.

LABORATORIEARBEID

I laboratoriet ble invertebratene i prøvene først grovsortert i taksonomiske grupper for videre identifisering. Deretter ble hver enkelt gruppe ved hjelp av taksonomiske nøkler (se referanseliste) identifisert så nært til art som mulig og antall individer i hver prøve kvantifisert. *Aquatic Insects of North Europe* (Nilsson 1996), *Mayfly Larvae (Ephemeroptera) of Britain and Ireland* (Elliott & Humpesch 2010) og *Stoneflies (Plecoptera) of Fennoscandia and Denmark* (Lillehammer 1988) ble brukt til identifisering av mange av artene av døgnfluer og steinfluer. Larver av vårfluer ble identifisert ved hjelp av *Keys to the case-bearing caddis larvae of Britain and Ireland* (Wallace et al. 2003) og også sendt til Gaute Kjærstad ved NTNU for verifisering. Larver av ordenen tovinger samt fåbørstemark og biller ble sendt til Per-Ola Hoffsten, Artningshjelpen, Sverige, for artsbestemmelse og verifisering av våre identifiseringer. Larver av fjærmygg ble identifisert av PhD Seyed Karim Mousavi ved UiT. Iglar ble identifisert ved hjelp av *A key to the British freshwater leeches* (Elliott & Mann 1979). Små larver av steinfluen *Diura* sp. var vanskelige å bestemme til art nettopp på grunn av størrelse. John Brittain ved UiO identifiserte alle de store individene til *Diura bicaudata*,

og på bakgrunn av dette ble alle *Diura* behandlet som *D. bicaudata*. Genetiske tester utført av Miroslava Soldánová ved Academy of Sciences of the Czech Republic viser at muslingene som ble funnet i Takvatn er minst to forskjellige, fra slektene *Pisidium* og *Sphaerium*. I dette materialet er disse artene slått sammen og behandlet videre som "muslinger".

Norske navn er brukt på høyere taxa og noen få arter, mens vitenskapelige navn oftest er benyttet på slekts- og artsnivå da få norske navn eksisterer eller er allment i bruk for bunndyr i ferskvann. Klassifisering og nomenklatur følger det som er brukt i Artsdatabanken (2014). Sjekkliste for geografisk utbredelse er hentet i *Limnofauna Norvegica* (Aagaard & Dolmen 1996)

DATABEHANDLING

Siden bunnarealet som ble dekket av de to ulike innsamlingsmetodene (metallramme vs. Ekman-grabb) varierte ble tettheten standardisert til antall individer per 1,0 m² for å kunne sammenligne mellom ulike dyp.

Den fullstendige artslista inneholder 59 taxa, men i den videre databehandlingen ble fåbørstemark (12 arter) behandlet som én gruppe. Dette er gjort fordi vi bare hadde mulighet til å få identifisert et utvalg av fåbørstemarkene da dette måtte gjøres eksternt. Utvalget var fra bare én innsamlingsperiode og kunne derfor ikke brukes til sammenligning med de andre periodene. Inndeling på artsnivå har ut over oversikten av arter vært brukt for å regne indekser. For å sammenligne dyp og innsamlingsperioder både med hensyn til samfunnssammensetning og tetthet har taksonomiske grupper som orden og familie vært brukt og dominerende enkeltarter har vært trukket fram. Dette er et dekkende og praktisk nivå å bruke i arbeid med makroinvertebrater og fordeling av disse langs miljøgradienter (Mueller et al. 2013).

Materialet har også vært inndelt i funksjonelle grupper basert på data fra www.freshwaterecology.info (2014). Fullstendige referanser som ligger til grunn for denne inndelingen er presentert i Vedlegg 5.

DIVERSITETSINDEKSER

Artsrikdom er den enkleste måten å måle biodiversitet. Men brukt alene kan den gi et skeivt bilde på diversiteten i det undersøkte området, da det ikke tas hensyn til hvor mange individer som finnes av hver art (Krebs 1989). For å ta dette med i beregningene har mange forskjellige indekser som også vektlegger jevnhet, artenes relative bidrag til tettheten av organismer i et område, vært utarbeidet. For denne oppgaven har jeg valgt å bruke to av de mest anvendte; Simpsons reciprocal og Shannon-Wiener indekser. Simpsons reciprocal indeks varierer fra 1 til s , antall arter i materialet. En høy verdi indikerer høy diversitet, og en lav verdi indikerer at det er få arter i systemet eller at en av artene dominerer samfunnet. Shannon-Wiener indeks legger mer vekt på sjeldne arter enn Simpsons, og ved bruke begge disse indeksene i tillegg til artsrikdom komplementerer man det totale bildet på diversiteten i et undersøkt område. Indeksene ble regnet ut etter følgende formler (Krebs 1989):

Simpsons reciprocal indeks (fra nå av referert til som Simpsons indeks):

$$\frac{1}{D} = \frac{1}{\sum p_i^2}$$

Der: $1/D$ = Simpsons reciprocal indeks

p_i = frekvensen av art i i samfunnet

Shannon-Wiener indeks:

$$H' = - \sum_{i=1}^s (p_i)(\log_2 p_i)$$

Der: H' = indeks for diversitet

s = antall arter

p_i = frekvensen av art i i samfunnet

”Evenness” ; E (jevnheten) i artenes bidrag til den totale diversiteten ble regnet ut med bruk av både Simpsons og Shannon-Wiener indekser etter følgende formel (Krebs 1989):

$$E = \frac{D}{D_{MAX}}$$

Der D = beregnet indeks for diversitet

D_{MAX} = maksimalt mulig nivå for indeks gitt S arter og N individer

STATISTISKE ANALYSER

Variasjonen i total tetthet over dyp sett i sammenheng med sesong ble analysert ved hjelp av en generalisert lineær modell (GLM)(R Core team, 2012). Dyp ble testet som kontinuerlig variabel (fra 0,5 m til 14m), og måned som fiksert variabel (3 nivåer). Tetthetene ble logtransformert før analysen ble utført.

For å teste endringer i tetthet for de forskjellige gruppene ble Kruskal-Wallis test benyttet. Denne benyttes når dataene ikke kan forventes å være normalfordelt, noe som ofte er tilfelle i bunndyrprøver på grunn av disse dyrenes tendens til klumpet fordeling (Mueller et al. 2013). Kruskal-Wallis test indikerer om det finnes signifikante forskjeller mellom medianene fra i hvert fall to av populasjonene i analysen (Townend 2002).

Principal Component Analyses (PCA) av ikke-transformerte tetthetsdata ble brukt for å vise forholdet mellom taxa og dypene de ble funnet på for hvert innsamlingstidspunkt. Sjeldne arter, med tilstedeværelse lavere enn 1% av totalmateriale ble fjernet fra analysene. Fjærmyggarter ble gruppert i de tre underfamiliene Tanypodinae, Orthocladinae og Chironominae. Analysene ble gjort i programmet R (R Core Team, 2014) med Vegan-pakken (Oksanen et al. 2011).

Andre programmer som har vært brukt i databehandlingen er Microsoft Excel for Mac 2011, versjon 14.1.0, SYSTAT13 versjon 13.1.

RESULTATER

DIVERSITET

Gjennom 180 bunnprøver ble det totalt samlet inn 9 416 individer av makroinvertebrater fordelt på 59 taxa (se vedlegg 1). Insekter utgjorde 61% av det totale materialet, og stod for 40 av de 59 identifiserte taxa. Bunndyrsamfunnet i Takvatn bestod i hovedsak av snegler, muslinger, igler, midd, marflo, fåbørstemark, fjærmygg og andre taxa innen tovinger, samt døgnfluer, steinfluer og vårfluer. De gruppene som så ut til å ha størst diversitet var ordenen fåbørstemark med 12 forskjellige taxa identifisert til art eller slekt, samt fjærmyggfamilien med 14 taxa. Totalt var fjærmygg den antallsmessig dominerende gruppen med 41% av individene i materialet. Av de andre dominerende gruppene utgjorde tre taxa 39% av materialet; disse inkluderte samlegruppen muslinger, steinfluearten *Capnia atra* og døgnfluearten *Heptagenia dalecarlica*. 27 taxa utgjorde mindre enn 1% av totalt antall individer.

Både Simpsons og Shannon-Wieners diversitetsindekser indikerte høyest biodiversitet i august (tabell 1). Lavest var biodiversiteten i oktober, da også jevnheten i artenes bidrag til total variasjon var minst. Sett i forhold til dybdegradienten viste begge disse indeksene størst diversitet ved 6-9 m dyp og deretter på 12-14 m dyp. De grunne stasjonene på 0,5 og 1-2 m dyp hadde lavest diversitetsindekser, selv om disse dels hadde høyere artsrikdom enn på 12-14 m. Dette mønsteret gjaldt både for innsamlingene i juni og august, mens det i oktober var en forskyvning mot høyest diversitet på 1-2 m dyp der også artsrikdommen var høyest (tabell 1).

Tabell 1. Diversitetsindekser for ulike dyp gjennom sesongen. Tall i parentes viser jevnhet (evenness).

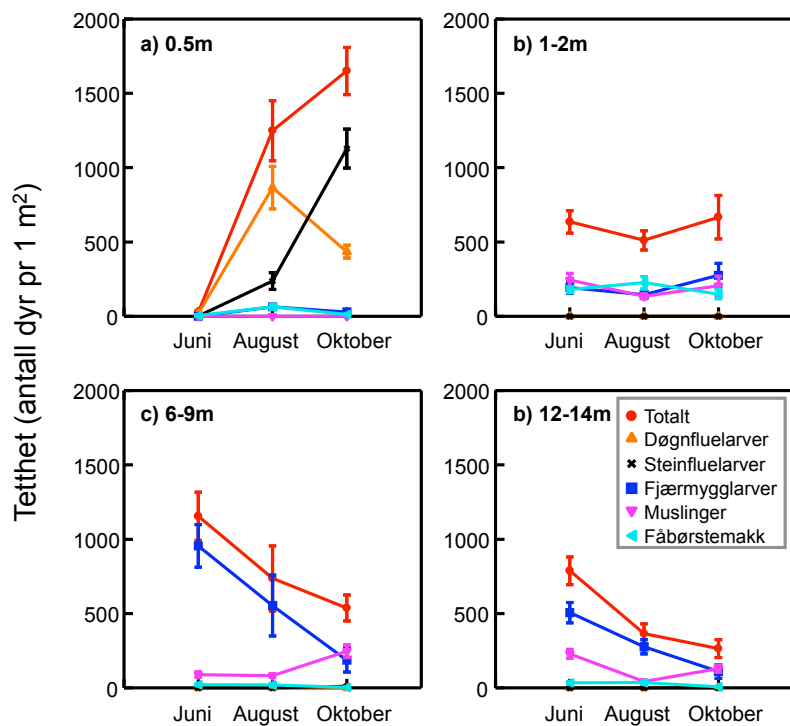
		Artsrikdom	Simpsons indeks	Shannon-Wiener indeks
0,5 m	<i>Juni</i>	11	2,50 (0,23)	2,01 (0,58)
	<i>August</i>	20	2,94 (0,15)	1,98 (0,46)
	<i>Oktober</i>	15	1,93 (0,13)	1,40 (0,36)
	<i>Totalt</i>	33	4,37 (0,17)	2,58 (0,51)
1-2m	<i>Juni</i>	17	3,90 (0,23)	2,41 (0,59)
	<i>August</i>	12	3,33 (0,28)	2,19 (0,61)
	<i>Oktober</i>	19	3,88 (0,20)	2,62 (0,61)
	<i>Totalt</i>	32	4,45 (0,18)	2,69 (0,54)
6-9m	<i>Juni</i>	15	4,87 (0,32)	2,66 (0,68)
	<i>August</i>	17	6,53 (0,38)	3,04 (0,74)
	<i>Oktober</i>	17	3,78 (0,22)	2,60 (0,64)
	<i>Totalt</i>	33	6,36 (0,24)	3,06 (0,61)
12-14m	<i>Juni</i>	16	4,70 (0,29)	2,68 (0,67)
	<i>August</i>	12	4,59 (0,38)	2,79 (0,78)
	<i>Oktober</i>	13	2,94 (0,23)	2,04 (0,54)
	<i>Totalt</i>	26	4,98 (0,24)	2,88 (0,61)
Totalt	<i>Juni</i>	29	6,95 (0,24)	3,12 (0,64)
	<i>August</i>	34	8,45 (0,25)	3,52 (0,69)
	<i>Oktober</i>	33	4,78 (0,14)	3,00 (0,59)

TETTHET OG ARTSSAMMENSETNING

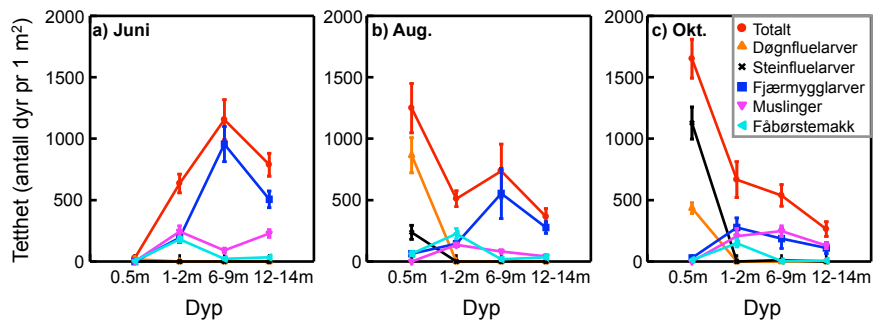
Ved å teste for variasjon i bunndyrstetthet gjennom en GLM viste denne en signifikant toveis interaksjon mellom dyp og innsamlingstidspunkt ($F_{2,174} = 31.93$, $p < 0.001$; vedlegg 2, tabell V1). Denne interaksjonen indikerer at bunndyrstettheten varierte både gjennom dyp og sesong. De høyeste tetthetene ble observert i de dypere sonene i juni, mens det i oktober var observert høyest tettheter i de grunneste områdene (figur 3 og 4).

Den generelle tidsmessige utviklingen i tetthet viste store forskjeller gjennom sesongen med sterk økning på den grunne stasjonen (0,5 m), uendret tetthet på 1-2 m og avtakende tetthet i Nitellabeltet (6-9 m) samt på den dypeste stasjonen (12-14 m). På 0,5 m var det svært få individer totalt i juni, men dette økte kraftig ut over sommeren og frem til oktober (figur R1; Kruskal-Wallis test, $p < 0,001$, alle testverdier finnes også i vedlegg 2). Tettheten av steinfluelarver på 0,5 m dyp viste en tilsvarende sterk økning i tetthet gjennom sesongen (Kruskal-Wallis test, $p < 0,001$), og stod for hoveddelen av den totale bunndyrtettheten på dette dypet. Døgnfluelarvene hadde derimot en topp i august på dette dypet, etterfulgt av en klar nedgang mot oktober (Kruskal-Wallis test, $p < 0,001$). De andre taksonomiske gruppene viste et tilsvarende hovedmønster med høyeste tetthet i august måned. Dypere enn 0,5 m var tettheten av døgnfluelarver og steinfluelarver svært lave. På 1-2 m dyp var tettheten av de tilstedeværende gruppene ganske jevn gjennom sesongen (figur 3). De to dypeste stasjonene 6-9 og 12-14 m dyp hadde ganske likt mønster for den totale tettheten av bunndyr, med størst tetthet i juni, noe avtagende mot august og videre en svak nedgang i antall mot oktober (figur 3, Kruskal-Wallis test, $p < 0,05$ (6-9 m) og $p < 0,001$ (12-14 m)). Gruppen fjærmygglarver viste samme tetthetsmønster som totalmaterialet på disse dypene (Kruskal-Wallis test $p < 0,01$, $p < 0,001$). De andre taksonomiske gruppene viste relativt små tetthetsendringer gjennom sesongen.

Dybdegradienten i tettheten viste også klare forskjeller gjennom sesongen. Det generelle bildet viste en økning i tetthet av bunndyr med økende dybde i juni (Kruskal-Wallis test, $p < 0,001$), og et motsatt mønster i august og oktober med en generell nedgang i tetthet med økende dybde (figur 4, Kruskal-Wallis test, $p < 0,05$ (august), $p < 0,001$ (oktober)). I juni var tettheten svært lav på 0,5 m og høyest på 6-9 m. I august og oktober var det like mønster i tetthet for de to øverste dypene med høyest antall på 0,5 m og en nedgang på 1-2 m. I august var det en større tetthet igjen på 6-9 m som deretter avtok mot 12 m. I oktober var det en svak nedgang fra 1-2 m til 6-9 m, og tettheten avtok enda mer ned mot 12 m. De generelle endringene i bunndyrtetthet med økende dybde fra periode til periode ble sterkt påvirket av endringene for enkelte taksonomiske grupper, i første rekke fjærmygglarver i juni (Kruskal-Wallis test, $p < 0,001$) og august (Kruskal-Wallis test, $p < 0,001$), døgnfluelarver i august (Kruskal-Wallis test, $p < 0,001$) og delvis oktober (Kruskal-Wallis test, $p < 0,001$) og steinfluelarver i oktober (figur 4, Kruskal-Wallis test, $p < 0,001$).



Figur 3. Endring i tetthet av bunndyr gjennom sesongen vist for de forskjellige innsamlingsdyp.



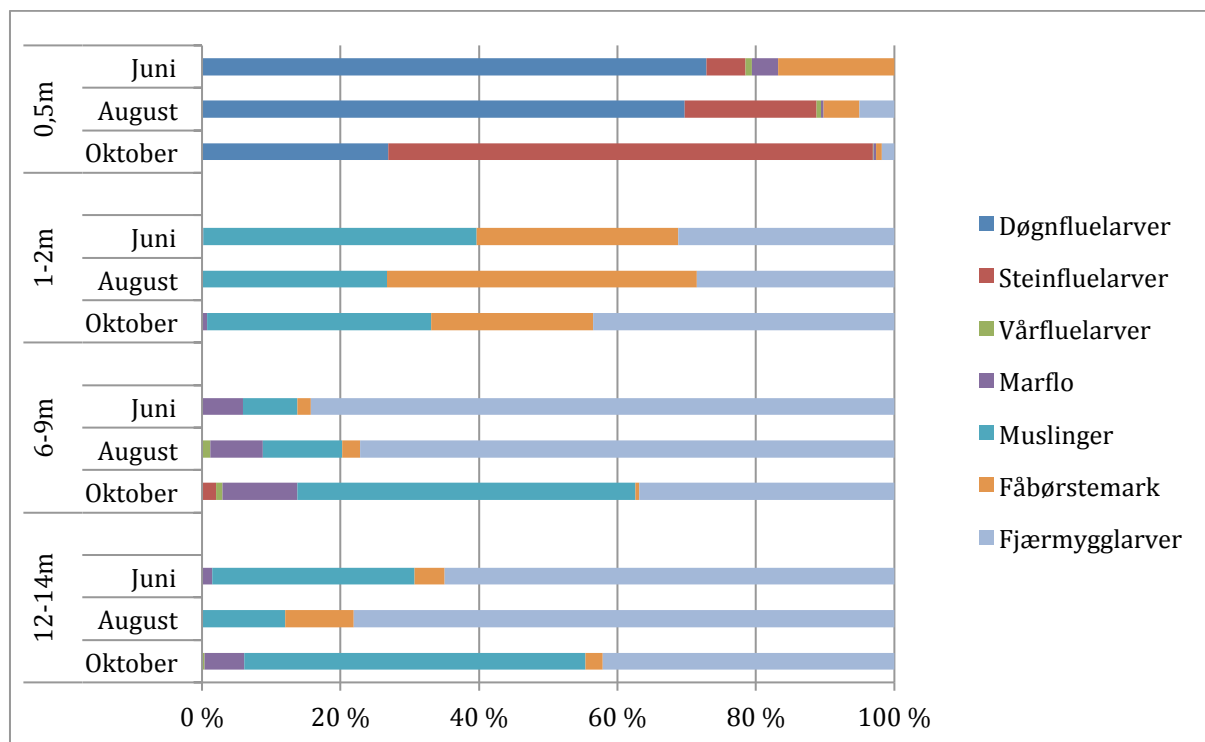
Figur 4. Endring i tetthet av makroinvertebrater med økende dyp for hver av de tre innsamlingsperiodene juni, august og oktober.

Den relative sammensetningen av taksonomiske grupper endret seg både for hvert dyp og for hver innsamlingsperiode gjennom sesongen. Over dybdegradienten var det tydelige variasjoner i de forskjellige gruppernes relative bidrag til bunndyrsamfunnet. Gjennom hele sesongen var det døgnfluelarver og steinfluelarver som dominerte på 0,5 m dyp, men med et skifte av dominerende grupper fra døgnfluer på vår og sommer til større andel steinfluer om høsten (figur 5). Med unntak av noen få individer ble disse gruppene bare funnet på dette dypet.

På de andre tre dypene var det i alle periodene i hovedsak fjærmygglarver, fåbørstemark og muslinger som dominerte (figur 5). På 1-2m utgjorde muslinger 39%, fåbørstemark 29% og fjærmygglarver 32% i juni med relativt likt mønster i august (henholdsvis 26, 44 og 28%). I oktober var det en relativt sett større dominans av fjærmygglarver (43%) på bekostning av lavere andel av fåbørstemark (22%).

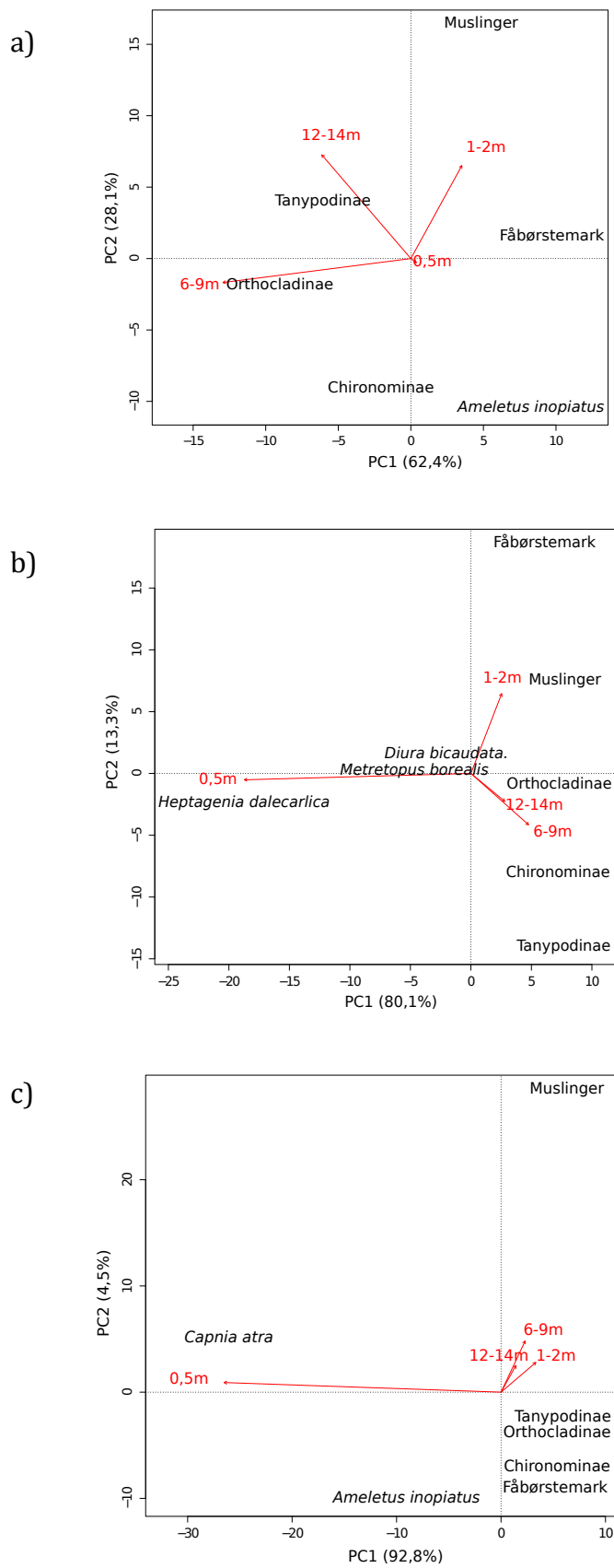
På 6-9 m dyp var gruppesammensetningen svært lik i juni og august med fjærmygglarver som den dominerende gruppen (figur 5). Også i oktober var dette mønsteret fremtredende, men da med en større andel av muslinger enn tidligere på sommeren. På dette dypet utgjorde også marflo en markant del av materialet (i gjennomsnitt 7,4 %).

Fjærmygglarver og muslinger dominerte samfunnssammensetningen også på 12-14 m dyp (figur 5). Det relative bidraget av muslinger varierte en del gjennom sesongen og utgjorde 29% i juni, 12% i august og hele 49% i oktober. Fåbørstemark utgjorde en større andel enn på 6-9 m dyp mens andelen marflo var betydelig mindre på dette dypet.



Figur 5. Prosentvis sammensetning av taksonomiske grupper ved de forskjellige dypene og gjennom sesongen.

Figur 6 presenterer resultatene av en "Principal Component Analysis" (PCA) av samfunnsstrukturen av bunndyr i strandsona for hver innsamlingsperiode med hensyn til både hvilke arter som dominerer på hvilke dyp og i hvilke tettheter de opptrer i forhold til de andre taxa funnet på det samme tidspunktet. (For detaljer angående tettheten av de ulike artene se også vedlegg 3) I juni var tettheten av bunndyr på 0,5 m svært lav, og de få individene som ble funnet bestod hovedsakelig av ganske store døgnfluelarver av *Ameletus inopiatus* (figur 6). På 1-2 m dyp var totaltettheten mye større og var dominert av muslinger, fåbørstemark og fjærmygglarver. Fjærmygglarver var totalt sett den gruppen av bunndyr som det fantes mest av i juni og som dominerte på de to dypeste innsamlingsstasjonene (figur 5). *Stictochironomus* spp. (underfamilie Chironomini) hadde høyest tetthet på 6-9 m dyp, men også *Procladius* sp.A (underfamilie Tanypodinae), og larver av underfamilien Orthocladinae var godt representert på dette dypet (figur 6a). De samme underfamiliene var tallrike også på 12-14 m, men med et skifte i selve artssammensetningen. Først og fremst avtok *Stictochironomus* spp. mens *Heterotrissocladius maeri* (Orthocladinae) økte i antall.



Figur R4. PCA biplot av tettheten av ulike bunndyrstaxa mot de fire dypene som er undersøkt i dette studiet. Taxaenes plassering i grafene angir hvor sterkt forholdet er mellom hvert taxon og dypene prøvene ble tatt fra. a: juni, b: august, c: oktober

Procladius sp.A var like mye utbredt på begge de to dypeste stasjonene i juni. Muslinger økte også i tetthet på sandbunnen under vegetasjonsbeltet, det vil si på 12-14 m dyp (figur 6).

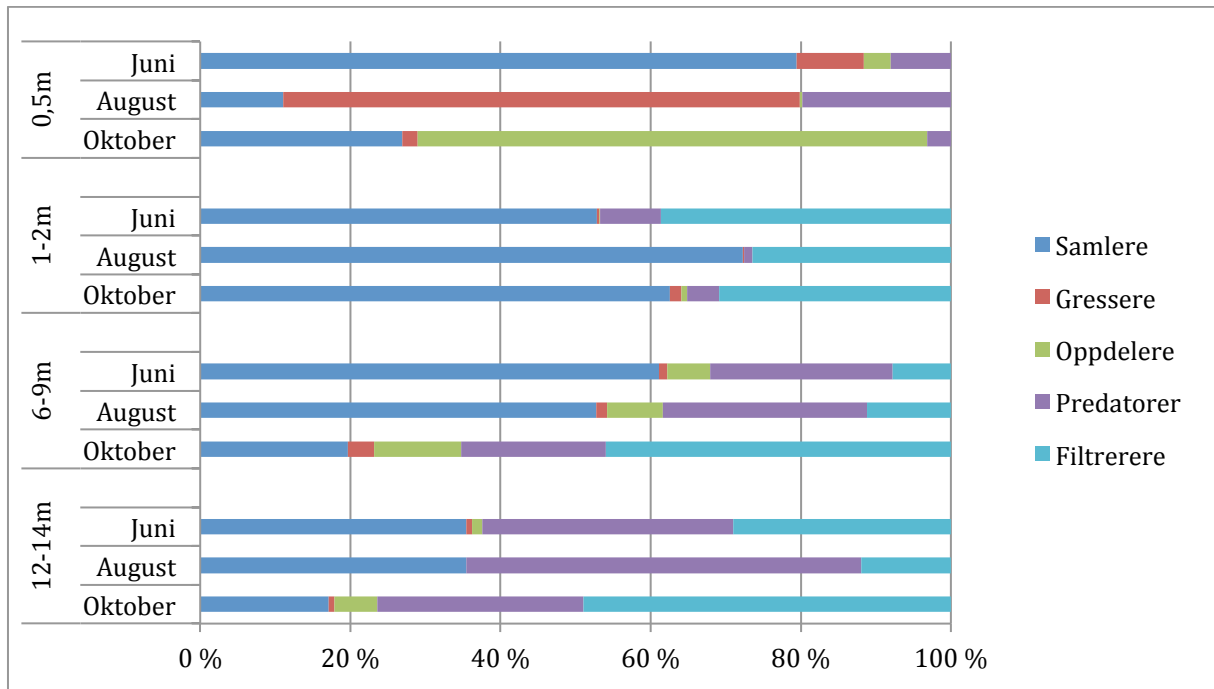
I august var det en tydelig endring fra juniinnsamlingen på 0,5 m dyp der døgnfluene opptrådte i stort antall og også var den klart dominerende gruppen for dette innsamlingstidspunktet (figur 6b). *H. dalecarlica* og *Metretopus alter* var de to artene som bidro sterkest til den antallsmessige dominansen av døgnfluelarver (vedlegg 3). Små larver av steinfluearten *D. bicaudata* var også tilstede i relativt stort antall på dette dypet. På 1-2 m dyp var det ingen store endringer i artssammensetning sammenlignet med juni, men fåbørstemark tok over som antallsmessig dominerende (figur 5). De to dypeste stasjonene var også i august dominert av fjærmygglarver, men i noe lavere intensitet enn i juni. Artene og underfamiliene som var tilstede var også de samme som i juni, med unntak av *H. maeri* (Orthocladinae), som det bare fantes få individer av i augustprøvene (vedlegg 3).

Et markant skifte i samfunnsstruktur var tydelig på 0,5 m dyp i oktober sammenlignet med tidligere i sesongen (figur 6c; vedlegg 3). Larver av steinfluearten *C. atra* dominerte klart på dette dypet. Også døgnfluelarver var fremdeles tilstede på dette dypet, men nå som små larver av *A. inopiatus*. Dette dypet skilte seg også i oktober klart ut fra de tre dypere stasjonene som gjennomgående hadde en ganske lik artssammensetning med en dominans av fåbørstemark, muslinger og fjærmygglarver. Også på de tre dypere stasjonene var det endringer fra tidligere i sesongen. På 1-2 m dyp var det innslag av fjærmyggarten *Heterotrissocladius subpilosus* (Orthocladinae), og på 6-9 m var muslinger blitt dominerende. *Procladius* sp.A var fortsatt den dominerende fjærmyggarten på både 6-9 m og 12-14 m, men antallet hadde sunket fra juni til august og hadde lavest nivå i oktober.

FUNKSJONELLE GRUPPER

De innsamlede dyrene ble kategorisert i fem forskjellige funksjonelle grupper etter deres næringsøkologi (se Vedlegg 4 for detaljer for inndeling). Gruppen "filtrerere" bestod i dette innsamlede materialet kun av muslinger. "Kuttere" inneholdt marflo og steinfluen *C. atra*. "Gressere" omfattet foruten snegler også døgnfluene *H. dalecarlica* og *M. borealis*. "Samlere" bestod i hovedsak av fåbørstemark, fjærmygglarver og døgnfluelarver. "Predatorene" var en sammensatt gruppe bestående av igler, billelarver, tovinger, steinfluelarven *D. bicaudata* og fjærmygglarver fra underfamilien Tanypodinae. De to sistnevnte var de antallsmessig mest dominerende taxa i denne funksjonelle gruppen.

Kategorisering etter funksjonelle grupper viste også klare forskjeller i bunndyrs sammensetningen med økende dyp og gjennom sesongen. Særlig på 0,5 m dyp var det sesongmessig store endringer i dominans av de funksjonelle gruppene (figur 7). I juni dominerte samlere, i august var gressere den mest tallrike gruppen mens i oktober var det kuttere som utgjorde hoveddelen av bunndyrsamfunnet på dette dypet. På de andre dybdestasjonene endret den relative sammensetningen seg lite gjennom sesongen. Samlere og filtrerere utgjorde størstedelen av innsamlet materiale på 1-2 m, og sammensetningen var relativt stabil gjennom sesongen. På 6-9 m økte andelen kuttere igjen og predatorene bidro også med en relativt stor andel. I juni og august var det samlere som dominerte 6-9 m, men i oktober var det filtrerere som utgjorde den største gruppen på dette dypet. Prøvene tatt på 12-14 m dyp var dominert av samlere, predatorer og filtrerere, med noen variasjoner i relativ sammensetning gjennom sesongen.

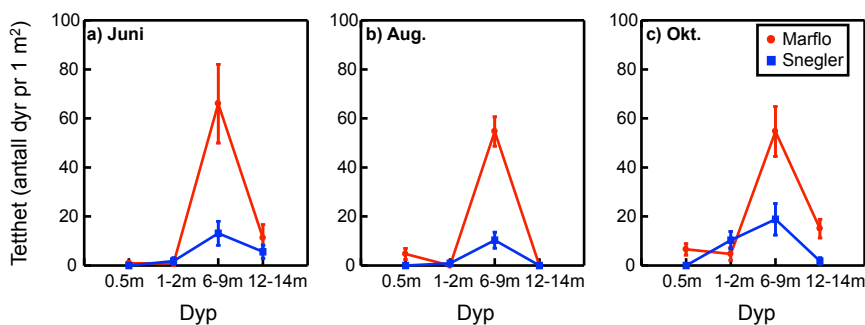


Figur 7. Prosentvis sammensetning av funksjonelle grupper ved de forskjellige dypene og gjennom sesongen.

MARFLO OG SNEGLER

Både marflo og snegl hadde store tetthetsvariasjoner i forhold til dybde men tettheten var relativt lik i alle innsamlingsperiodene.

Marflo ble registrert på alle dyp men hadde i alle innsamlingsperiodene utvilsomt høyest tetthet på 6-9 m (figur 8). Tetthetsmønsteret for snegler var likt gjennom hele sesongen uten noen individer funnet på 0,5 m og i likhet med marflo en topp på 6-9 m.



Figur 8. Tetthet av marflo og snegler med økende dyp for hver av de tre innsamlingsperiodene juni, august og oktober.

DISKUSJON

Denne studien viser klare romlige og sesongmessige variasjoner i diversitet, artssammensetning og tetthet av bunndyr i strandsonen fra bølgeslagsonen og ned til ca 14 meters dyp i Takvatnet. Bunndyrsamfunnet endret seg betraktelig med økende dybde og med det varierende bunnssubstratet på de ulike dypene. Dypene prøvene er tatt fra er valgt ut fra den klare soneinndelingen i bølgeslagsone, sandbunn, Nitellabelte og dypere sand/siltbunn uten makrofytter. Mønstrene i bunndyrsamfunnet er derfor trolig like mye relatert til bunnforhold som dybdeforhold. Flere undersøkelser har vist at nettopp bunnforhold er en av de viktigste faktorene når det kommer til bunndyrsamfunnenes sammensetning og tetthet (Barton 1988, Weatherhead & James 2001, Beaty et al. 2006, Namayandeh & Quinlan 2011). Andre faktorer som kan være av betydning inkluderer økologiske interaksjoner som predasjon fra fisk (Baumgärtner & Rothhaupt 2005, Næstad & Brittain 2010), helling av bunnen, samt geografisk beliggenhet og med det temperatur, vind- og isforhold (Lindegaard 1992, Palomiiki & Hellsten 1996, Heino 2000, Johnson 2000, Sandin & Solimini 2012). Også sesongmessige endringer er viktig for fordelingen av bunndyr i strandsonen, noe som kommer til syne gjennom dette studiet. Det var klare endringer i artssammensetning og tetthet gjennom sommersesongen fra isgang til høst. Tidligere er det vist store sesongmessige endringer i fordelingen av bunndyr i strandsonen i flere innsjøsystemer (Brittain & Lillehammer 1978, Särkkä 1983, Klemetsen & Elliott 2010, Findik 2013). Alt i alt viser denne studien i Takvatn typiske romlige og sesongmessige mønstre av et bunndyrsamfunn.

Den totale artsrikdommen talte 59 taxa i det innsamlede materialet inkludert alle identifiserte arter av fjærmygg og fåbørstemark. Til sammenligning ble det i subarktiske Thingvallavatn (64° nord) på Island funnet 60 taxa, hvorav 24 fjærmyggarter og 16 arter av fåbørstemark (Lindegaard 1992). Undersøkelser av makroinvertebratsamfunn i 21 innsjøer i det nordøstlige Finland (66° nord, subarktisk klima) har vist taksonomisk diversitet i størrelsesorden 19-53 arter (Heino 2000), og i det arktiske Central Nunavut i Canada (63° nord) ble det funnet 23 taxa (fjærmygg og fåbørstemark regnet som to taxa) etter bunndyrundersøkelser i 20 innsjøer i området (Namayandeh & Quinlan 2011). Ved å telle fjærmygg og fåbørstemark som to samlende overordnede taxa er artsrikdommen i Takvatnet 34. Dette er noe høyere enn det Klemetsen og Elliott (2010)

fant i samme innsjø med en tilsvarende taksonomisk inndeling. Forskjellene skyldes nok at det i den tidligere undersøkelsen kun ble tatt prøver ned mot 1,5 meter, mens denne oppgaven omhandler alle dyp som kan defineres inn i strandsonen (ned til 14 meters dyp) og dermed dekker flere mikrohabitater. I studier av nordiske innsjøer med mildere klima (ved 62°N i Sør-Finland) ble det i bunndyrundersøkelser utført i tre oligotrofe innsjøer funnet til sammen 69 taxa utenom fjærmygg og fåbørstemark (Suurkuukka et al. 2012). Dette samsvarer med resultatene fra flere undersøkelser både i stillestående og rennende vann som viser at det er en sterk sammenheng mellom økende breddegrad og avtakende biodiversitet (Jacobsen et al. 1997, Johnson 2000, Sandin & Johnson 2000, Johnson & Goedkoop 2002).

Størrelsen på en innsjø kan ha innflytelse på artsrikdommen (Browne 1981). Med sine 14,8 km² kan Takvatn anses som en middels stor innsjø, noe som i følge MacArthur og Wilsons (1976) øyeteori skal kunne gi høyere artsrikdom enn i mindre, men ellers sammenlignbare innsjøer, gitt at innsjøene fungerer som "øyer" i landskapet. Heino (2000) fant for eksempel i sine undersøkelser av 21 innsjøer i nordøst-Finland en god korrelasjon mellom økende areal på innsjøene og økende antall bunndyrarter. Denne teorien underbygges også gjennom sammenligninger av artsrikdom i Takvatn med artsrikdommen av littorale bunndyr i både mindre og større innsjøer. I Alaska ble det i to mindre innsjøer (<1 km²) kun funnet 29 taxa (fjærmygg bestemt til arter) (Beaty et al. 2006), men artsrikdommen i disse innsjøene kan også være påvirket av et mer arktisk klima sammenlignet med Takvatn. En mer klimatisk sammenlignbar innsjø er Thingvallavatn på Island. Dette er en større innsjø med et areal på 83,0 km² (Lindegaard 1992), og dermed skulle en kunne forvente en større artsrikdom i denne innsjøen enn i Takvatn. Allikevel er det bare påvist 60 littorale bunndyrstaxa der, ett mer enn i Takvatn. Det er også funnet langt færre arter av døgnfluer, steinfluer og vårfluer i Thingvallavatn enn både i Takvatn og andre sammenlignbare subarktiske innsjøer i Skandinavia (Lindegaard 1992). Thingvallavatns geografiske plassering på en øy midt i Atlanterhavet kan forklare dette, siden innvandring av arter til denne innsjøen er hindret av mye større avstand fra potensielle kildesamfunn med nye arter enn hva som er tilfelle for Takvatn og andre skandinaviske innsjøer. Dette stemmer også overens med MacArthur og Wilsons (1967) øyeteori; med økende avstand til kildesamfunn blir immigrasjonsraten lavere. Selv om Thingvallavatn er en stor innsjø vil antallet residente arter i følge denne teorien være lavere enn i tilsvarende, og også mindre, innsjøer på

fastlandet som for eksempel Takvatn. Med Takvatnets størrelse og geografiske plassering så langt nord og i subarktisk klima tatt i betraktning er artsrikdommen i vannet som forventet.

Artsrikdom som diversitetsmål varierte noe sammenlignet med de to anvendte diversitetsindeksene (Simpsons og Shannon–Wieners indekser) med økende dybde. Disse to diversitetsindeksene viste jevnt over like trender både over dyp, gjennom sommersesongen og for dyp sett i sammenheng med sesong. Langs dybdegradienten viste både artsrikdom, og Simpsons og Shannon-Wieners indekser at diversiteten var størst i Nitellabeltet på 6-9 meters dyp. Dette var i samsvar med forventningene. Lavest ut på diversitetsscoringen kom steinbunnen på 0,5 meters dyp. Dette er i tråd med flere studier som har funnet positive korrelasjoner mellom diversitet av makroinvertebrater og habitater med makrofytter (Hargeby et al. 1994, Palomiiki & Hellsten 1996, Tolonen et al. 2005). I Alaska (68° nord) er det derimot i to mindre innsjøer men med like bunnforhold som i Takvatn (steinbunn, sand/siltbunn og områder med makrofytter dominert av *Nitella* sp.), funnet høyest diversitet i områder med steinbunn (Beaty et al. 2006). Denne kontrasten mellom innsjøene kan være relatert til ulik innsamlingsmetodikk, siden alle prøvene fra Alaska var tatt fra 2 meters dyp og arter fra grunnere og dypere områder antagelig vil være underrepresentert. Artssammensetningen i bunndyrsamfunnene i Alaska (Beaty et al. 2006) var i stor grad dominert av forskjellige arter av fjærmygg og med lavere innslag av arter fra andre taksonomiske grupper enn i Takvatnet, noe som er forventet med kaldere klima (Oliver 1968, Moore 1978).

Endringer i bunndyrsdiversiteten i Takvatn er et resultat av endringer i både artssammensetning og den relative tettheten av de forskjellige bunndyrene og variasjoner forekom mellom alle dyp og innsamlingsperioder. Sesongmessig hadde diversiteten en topp i august, og lavest verdier i oktober. Dette ga tydeligst utslag på 0,5 meters dyp der artsrikdommen var lav i juni. Dette henger mest sannsynlig sammen med en pågående rekolonisering av de grunneste områdene som har vært islagte om vinteren, noe som også gjenspeiles i at total tetthet av bunndyr i tråd med forventningene var veldig lav på dette innsamlingstidspunktet, men økte mye utover sommeren og høsten. Isen i Takvatn har vært målt til å være fra 20-100cm tykk og bølgeslagsonen vil med dette bunnfryse (Klemetsen et al. 2003). Akvatiske arter har forskjellige måter å takle bunnfrysingen av de grunneste områdene av innsjøen, med

forskjellige varianter av dvale i kald og til og med frossen tilstand eller migrasjon til ikke-bunnfryste områder (Lencioni 2004, Danks 2007). Arter av de fleste gruppene i denne studien migrerer, og trenger derfor tid til å rekolonisere bølgeslagsonen etter isgang (John Brittain, personlig meddelt). Videre ut i sesongen var artsrikdommen størst i august før den gikk ned igjen i oktober, men fortsatt høyere enn i juni. Denne øverste halvmeteren av strandsona var hovedsakelig dominert av døgnfluelarver og steinfluelarver. Dette er temporært vannboende insekter med livssykluser som gjør at de, avhengig av art, kun i begrensede og gjerne forskjellige tider av året er tilstede som larver store nok til å bli fanget opp i håven (Brittain et al. 1984, Elliott & Humpesch 2010). Sammensetningen av arter gjennom sesongen gjenspeiler disse karakteristikkene ettersom for eksempel *H. dalecarlica* og *M. borealis* hadde høye tettheter i innsamlingene i august, og i liten grad var tilstede i prøvene oktober. Dette er arter med en univoltin livssyklus som normalt klekker til imago i juli/august (John Brittain, personlig meddelt), men som i Takvatn ser ut til å klekke en gang mellom august og oktober, da disse artene var borte fra prøvene. I oktober var det høyere relative tettheter av *C. atra* og *A. inopiatum* enn tidligere i sesongen. *Capnia* er en slekt som ofte refereres til som "vintersteinfluer" der larvene klekker til adult stadium på tidlig våren, og ofte forlater vannet gjennom sprekker i isen (Hilsenhoff 1991, Lindegaard 1992). Det store antallet av *C. atra* funnet i oktober var nokså små av størrelse (personlig observasjon), og disse individene har mest sannsynlig vært i eggstadium eller for små til å bli fanget opp ved tidligere innsamlingstidspunkt. Døgnfluen *A. inopiatum* har en lik livssyklus som *C. atra* og overvintrer som larver som klekker til imago tidlig på våren (Elliott & Humpesch 2010). Dette kan være årsaken til den lave tettheten i juni, ved at de dominerende artene på dette dypet da enten finnes som adulte over vannet eller som egg eller veldig små instar av larver på bunnen. Diversiteten påvirkes i stor grad av disse variasjonene i generasjonsskifte da mange arter kan forventes å ha klekket til voksne stadier og forlatt vannet i løpet av sommeren. Dermed avtar også indeksene for artsrikdom i oktober. At prøvene på 0,5 m i oktober var sterkt dominert av to arter forsterker at diversiteten målt i både Simpsons og Shannon-Wiener indekser var lavere enn tidligere på sommeren. I oktober var også jevnheten i de forskjellige artenes bidrag til total diversitet lavest av alle innsamlingstidspunkt og dyp, noe som bekrefter sterk dominans av få arter. De generelle trendene i artssammensetning og tetthet på 0,5 m er i stor grad

sammenfallende med hva Klemetsen og Elliott (2010) fant på tilsvarende dyp i sin studie i Takvatnet. Noen forskjeller var det i resultatene fra juni måned da jeg fant lavere tettheter enn Klemetsen og Elliott av flere av de artene som klekker til imago tidlig om våren. En mulig årsak til dette kan være at innsamlingstidspunktet var forskjellig relatert til isgang og temperaturutvikling ettersom innsamlingene til denne studien ble foretatt kort tid etter den sene isgangen i 2012 (ca 15. juni).

Den store andelen temporære vannboere, spesielt døgnfluelarver og steinfluelarver funnet på 0,5 m dyp er også observert andre steder som i Thingvallavatn (Lindegård 1992). I både denne innsjøen og i Takvatn var bunndyrs sammensetningen helt øverst i bølgeslagsonen ulik det som er funnet på dypere stasjoner, og de aller fleste artene funnet på dette dypet er på lavere breddegrader karakterisert som typisk elvelevende (Lillehammer 1988, Elliott & Humpesch 2010). Rennende vann og bølgeslagsonen i en innsjø har det til felles at det er permanent høyt oksygennivå i vannet (Dall et al. 1990), noe som er ansett å være en preferanse for mange døgnflue- og steinfluearter (Lillehammer 1988). Også næringsøkologi har avgjørende betydning for disse artenes valg av habitat. Flere av artene funnet på dette dypet er skrapere som lever av biofilm på steiner og lignende, eller lever av å spise dødt organisk materiale. Mye nedfallsløv blir liggende mellom steinene i strandkanten og er gode matressurser for bunndyr. De store tetthetene av døgnflue- og steinfluelarver i august og oktober medførte at 0,5 m dyp skilte seg ut fra de andre dypene i hvordan de sesongmessige tetthetsmønstrene utviklet seg. Disse to insektordenene ble i svært liten grad funnet på dypere områder, noe som også er rapportert fra andre innsjøer (Lindegård 1992, James et al. 1998, Weatherhead & James 2001). Bølgeslagssonen (0,5 m) var altså dypet med lavest diversitet, og med sterk dominans av noen få arter. Hvilke arter som dominerte og tettheten av disse varierte med tidspunkt for innsamling på grunn av de forskjellige artenes livshistoriestrategier. Dette dypet skilte seg også mest ut fra de andre med hensyn til artssammensetning.

På 1-2 m var bunnen ganske homogen og besto for det meste av sand med få og særdeles spredte forekomster av makrofytter. Den totale artsrikdommen av bunndyr var allikevel ikke veldig lav, og var høyere på dette dypet enn på 12-14 m. Med sitt mer finpartikulære substrat var sonen stort sett bebodd av dyr som graver seg helt eller delvis ned i substratet; i første rekke fjærmygglarver, muslinger og fåbørstemark, noe som også er funnet i andre studier (Weatherhead & James 2001, Heino 2008). Ut over

sanden i seg selv er det ikke mye ly for predatorer på dette dypet, og bunndyrene her må også ha andre tilpasninger relatert til for eksempel bevegelse og fødeinntak enn arter tilpasset mer eksponerte og hardere substrat på grunnere vann. For arter som lever av påvekstalger finnes det lite å spise på dette dypet, og det vil hovedsakelig være detritus som er tilgjengelig som føde. Det har tidligere vært funnet at heterogenitet i miljøet gir økende artsrikdom (Barton 1988, Heino 2000, Stoffels et al. 2005, Gustafsson et al. 2013). Både bølgeslagsonen og Nitellabeltet kan sies å være mer heterogene i sine miljø enn sandbunnen på 1-2 m, men til forskjell fra tidligere studier var artsrikdommen relativt uniform mellom disse dypene (henholdsvis 33-33-32).

I Nitellabeltet på 6-9 m var artsrikdommen som forventet relativt høy. Dette habitat hadde en annen sammensetning av bunndyr enn de to grunnere stasjonene (bølgeslagsonen og 1-2 m) som er uten makrofytter. Blant annet så marflo og snegler ut til å foretrekke dette habitatet. I innsjøer som Takvatn har marflo og snegler en viktig rolle i økosystemet da de både er viktige byttedyr for fisk og også fungerer som mellomvert for flere parasitter (Knudsen et al. 1996, Bush et al. 2001, Klemetsen et al. 2003). Marflo hadde sin klart høyest tetthet i Nitellabeltet på 6-9 meters dyp, noe som samsvarer godt med næringsøkologien til marflo. I hovedsak lever marflo av større biter av plantemateriale men er også funnet å være en omnivor art (Kelly et al. 2002). I Nitellabeltet finnes mye mat både i form av makrofyttene som vokser der samt i detritus som lett blir liggende på grunn av makrofyttenes skjerming for utvasking. I tillegg gir makrofyttene både ly for predatorer og byttedyr å spise på. Samlet sett hadde 6-9 m den høyeste diversiteten av de fire sonene som ble undersøkt. Tettheten av bunndyr var helt i tråd med forventningene også høy på dette dypet, og kun overgått av bølgeslagsonen. Andre undersøkelser viser også klare sammenhenger mellom økende makrofyttbegroing, som i hovedsak definerer denne sonen på 6-9 m, og økende artsrikdom og total tetthet av bunndyr (Hargeby et al. 1994, Palomiiki & Hellsten 1996, Tolonen et al. 2005).

Under Nitellabeltet på 12-14 m dyp fantes det enkelte spredte begroinger av makrofytter, men bunnen besto i hovedsak av sand/siltbunn. Bunnforholdene på dette dypet er relativt homogene, og ganske like det som finnes på 1-2 m. Forskjellen mellom de to dypene er i hovedsak mengden lys som når ned til bunnen; på 12-14 m begynner denne mengden å bli forsvinnende liten. Målinger av secchi-dyp viser at den eufotiske sonen opphører rundt dette dypet, og mengden påvekstalger kan derfor antas å være

lav. Artsrikdommen var betydelig lavere på dette dypet enn på de grunnere stasjonene, men de artene som var tilstede var mer jevnt fordelt enn på både 0,5 m, 1-2 m, og 6-9 m, noe som ga utslag i høyere verdier på diversitetsskalaen. Sammensetningen av arter var nokså lik den på 1-2m, men med mindre andel fåbørstemark. Särkkä (1983) fant i sine studier i Finland at fåbørstemark foretrekker litt grunnere dyp, hvilket også så ut til å være tilfelle i Takvatn. Findik (2013) derimot, identifiserte fåbørstemarkene til art og fant at de forskjellige artene hadde klare preferanser på dyp, og en mer grundig undersøkelse av fåbørstemarkene i Takvatn må til for å kunne si noe om fordelingsmønsteret for denne taksonomiske gruppen. Etter 6-9 m var det på 12-14 meter at fjærmygg hadde høyest tettheter. Denne insektgruppen dominerte disse to dypeste stasjonene både med hensyn til antall arter og totalt antall individer. Dette stemmer godt med undersøkelser i innsjøen Fjellfroskvatn i samme vassdrag som Takvatn som viser at fjærmygg dominerer i de sublittorale og profundale områdene av innsjøen (Mousavi & Amundsen 2012). Også Hilsenhoff (1991) omtaler fjærmygg som det dominerende insektet i profundal- og sublittoralsone i innsjøer. Takvatn følger dermed mønsteret fra flere andre studier med avtagende antall arter og økt dominans av fjærmygg med økende dyp (Lindegaard 1992, Palomiiki & Hellsten 1996, Tolonen et al. 2005, Mousavi & Amundsen 2012).

På alle de tre dypere stasjonene fantes det altså store tettheter av fjærmygglarver. Denne insektgruppen består av mange arter med forskjellig biologi, og forskjellige klekketidspunkter og sesongmessige endringer i artssammensetning vil også gi svingninger i total tetthet (Mousavi & Amundsen 2012). Sesongmessige endringer har også i andre studier blitt begrunnet med, og vært mest uttalt for, arter med distinkte kohorter slik som nettopp disse insektgruppene (Barton 1988, Johnson et al. 2012). For gruppene av permanent vannboende bunndyr var de sesongmessige variasjonene generelt mindre enn hos de temporære vannboerne. Disse dyrene har generelt en mer stabil tilstedeværelse i vannet gjennom tid (Hubendick 1962, Økland & Økland 1996). Man kan likevel forvente enkelte raske endringer i tetthet ved eksempelvis generasjonsskifter, men i det innsamlede materialet ble ingen slike mønstre funnet. Trolig er tettere innsamlingstidspunkter gjennom sesongen nødvendig for å få studert de sesongmessige tetthetsmønstrene godt nok hos mange av disse dyrene.

Totalt sett var bunndyrsamfunnet nokså klart sonert mellom de ulike dypene. Artssammensetningen endret seg markant for hvert dyp, men endringer i antall arter og

diversitet var ikke like markant som forventet. Registreringer av biodiversitet har i denne studien som i mange andre vært undersøkt på organismenivå. Diversitet og tetthet har blitt behandlet ut fra klassisk taksonomi og arter har vært slått sammen til grupper basert på biologisk slektskap gjennom morfologi, genetikk og/eller fylogeni. Hvilket taksonomiske nivå man velger å legge seg på når man undersøker diversitet kan være avgjørende for resultatet (Buss & Vitorino 2010, Mueller et al. 2013). Selv om det er stor avstand mellom arter genetisk og fylogenetisk, kan disse artene opptre i samme habitat og utnytte de samme ressursene på lik måte, og dermed være økologisk like (Usseglio-Polatera et al. 2000, Poff et al. 2006). Når det kommer til makroinvertebrater i ferskvann konkluderer Mueller et al. (2013) med at terskelen for hvilket taksonomiske nivå man kan bruke uten å miste for mye informasjon om diversitet ligger på familie eller orden, siden den taksonomiske diversiteten er stor blant disse dyrene og det er forventet at økologiske forskjeller er bedre ivaretatt av taksonomien enn hos grupper med lavere artsdiversitet, som for eksempel ferskvannsfisk. I dette studiet hadde den store andelen av fjærmygg både totalt og i antall arter stor betydning for diversitetsresultatene. Ved å behandle fjærmygg som ett overordnet taxa blir mønsteret annerledes enn ved å regne inn alle artene, med høyere artsrikdom i de mest heterogene mikrohabitatenes på 0,5 m og 6-9 m (henholdsvis 22 - 14 - 16 - 10 taxa med økende dyp). Innenfor denne familien finnes det allikevel mange arter med forskjellige livssykluser og næringsøkologi (Janecek et al. 2002, Mousavi & Amundsen 2012). Mye informasjon om diversiteten i et bunndyrsamfunn kan derfor også komme frem ved å se på samfunnsstrukturen fra andre vinkler, for eksempel basert på økologiske karakteristikk som funksjonelle grupper.

Resultatene viser klare trender i fordelingen av funksjonelle grupper med dyp. Gressere ble i Takvatn hovedsakelig funnet i bølgeslagsonen og i Nitellabeltet der de skraper av påvekstalger som vokser på steiner eller makrofytter (Thorp & Covich 1991, Økland & Økland 1996). Heino (2000) fant også i sine undersøkelser i Finland at tettheten av gressere økte med økende dyp, bunnforholdenes heterogenitet og mengde makrofytter. Resultatene fra Takvatn sto dels i kontrast til denne studien med tanke på dyp som faktor, men også her var bunnforholdene mest heterogene nettopp på dypene med høyest tetthet av gressere, og i tillegg samsvarte dette med mye påvekstalger på steinene på 0,5 m. Bunndyr klassifisert som oppdelere ble også funnet på 0,5 og 6-9 m dyp samt på 12-14 m dyp i oktober. Oppdelerne vil generelt oppholde seg i områder

med større plantedeler som helt øverst i strandsonen der nedfallsløv samler seg i bølgeslagsonen og i områder med mye makrofytter (Thorp & Covich 1991, Økland & Økland 1996). En tredje gruppe, filtrerere, ble funnet på alle de tre dypeste stasjonene men ikke på 0,5 m. Denne funksjonelle gruppen tar opp næring gjennom å sile små partikler ut av vannet (Thorp & Covich 1991, Økland & Økland 1996) og i det presenterte materialet består denne gruppen bare av muslinger. Lav forekomst på 0,5 m dyp henger antagelig sammen med for sterk bølgepåvirkning og bortvasking av de finere sedimentene og dermed et for grovt substrat for muslingene til å grave seg ned i. Gruppen predatorer var tilstede på alle dyp og andelen var relativt stor på de to dypeste stasjonene. Undersøkelser har vist en sammenheng mellom makrofyttmengde og predatorer på grunn av større mangfold og tilgang på bytter i vegetasjonsområder (Nilsson & Söderberg 1996, Heino 2000). Klassifiseringen av arter til predatorer er i noen tilfeller vage, da flere av artene som settes i denne gruppen tenderer til å være omnivore og dermed utnytter forskjellige ressurser som åtsler eller planteføde i tidligere stadier eller ved liten tilgang til byttedyr (Usseglio-Polatera et al. 2000, Janecek et al. 2002). Dette kan gi forklaringen på den høye predatorandelen på 12-14 meters dyp, der fjærmyggarten *Procladius* sp. A utgjorde en stor del av materialet. Denne slekten er klassifisert som predatorisk, men er i nesten like stor grad funnet å være en samlere (Janecek et al. 2002). Samlere ble i likhet med predatorer funnet på alle dyp. Samlere lever av finpartikulært organisk materiale på og i bunnsedimentene og omfatter flere forskjellige taxa, som for eksempel fåbørstemark, fjærmygglarver og døgnfluelarver (Økland & Økland, 1996). Å dele opp bunndyrene etter næringsøkologi i funksjonelle grupper ga i likhet med den taksonomisk baserte analysen en klar sonering i littoralsonen i Takvatn. 0,5 m der samlere, gressere og oppdelere dominerte skilte seg klart ut fra de to dypene med mer homogene bunnområdene der det var relativt store mengder filtrerere og samlere. Dette stemmer godt med andre undersøkelser av funksjonelle grupper av bunndyr (Särkkä 1983, Heino 2000, Klemetsen & Elliott 2010).

Sammensetningen av funksjonelle grupper endret seg ikke bare over dyp men også markant gjennom sesongen, og spesielt på 0,5 meters dyp. På dette dypet var det klare skiller mellom innsamlingstidspunkt med dominans av samlere i juni, gressere i august og oppdelere i oktober. At gressere, ofte også betegnet som skrapere, gjør sitt inntog i august har sammenheng med at påvekstalgene har fått feste etter isgang og vokser med økende lys utover sommeren og dermed gir et godt næringsgrunnlag for

gressende bunndyr. Også Klemetsen og Elliot (2010) fant høyere tettheter av arter som kommer inn under denne kategorien i august og oktober enn helt tidlig på våren/sommeren. Oppdelerne tar over i oktober da mengden alloktont tilført materiale i form av løv fra trær langs stranden er større enn tidligere, og påvekstalgene ikke har like stor vekst med minkende lys og varme. Fra stasjonen 1-2 meter og dypere var det små endringer i sammensetningen av funksjonelle grupper gjennom sesongen, men med noen endringer i de forskjellige gruppenes relative bidrag til totalen. Dette skyldes antagelig små endringer i fysiske forhold gjennom sesongen sammenlignet med helt øverst i strandkanten der de sesongmessige endringene av sammensetning av funksjonelle grupper er større. Mengden makrofytter i Nitellabeltet øker også utover sesongen (pers. observasjon), og en skulle tro dette ga endringer i sammensetningen av funksjonelle grupper, men dette ble ikke observert i noen særlig grad. Gruppen oppdelere er satt i sammenheng med makrofytter, men på dette dypet består denne gruppen kun av marflo. Marflo er som tidligere nevnt en relativt omnivor art som spiser mye forskjellig og følger derfor ikke nødvendigvis makrofyttens sesongmønster. Den relative mengden av predatorer endret seg heller ikke mye sesongmessig, i likhet med i Särkkäs (193) studier i Finland. Dette kan forklares med at tilgangen på byttedyr er stabil gjennom sesongen, selv om artssammensetningen endrer seg. Ved å se på bunndyrsamfunnet gjennom å klassifisere dyrene i økologiske grupper kan vi få et annet bilde på strukturen enn ved kun å se på den taksonomiske sammensetningen. Selv om både artsrikdom og andre indekser var høye på 1-2 meters dyp i oktober var det i hovedsak to funksjonelle grupper som dominerte på dette dypet; samlere (fjærmygglarver og fåbørstemark) og filtrerere (muslinger). Dette gir funksjonelt sett et ganske homogent samfunn selv om artsdiversiteten kan sies å være stor.

KONKLUSJON

Målet med dette studiet har vært å kartlegge den bentiske makroinvertebratfaunaen i en oligotrof subarktisk innsjø, Takvatn. Diversitet, artssammensetning og tetthet varierte med både sesong og dyp. De sesongmessige variasjonene var mest uttalt for, og induisert av, insekter med adulte stadier over vann og tidspunkt for klekking av disse. Dette var særlig tydelig på 0,5 m, der store mengder temporære vannboere med varierende livssykluser og strategier for næringsinntak sørget for store skiftninger i samfunnsstruktur gjennom hele sesongen.

Dybdemessig varierte sammensetning av arter markant med endrede habitatforhold og med det bunnsstrat, næringstilgang og ly for predatorer. Heterogenitet i miljøet skal gi økende artsrikdom, og i hypotesene var det beskrevet en forventning om større diversitet og tetthet øverst i bølgeslagsonen og i Nitellabeltet enn på dypene med jevnere sand- og siltbunn. Diversitetsmålene svarte ikke til dette, men en nærmere analyse av funksjonelle grupper viste at den økologiske variasjonen var mindre på sand og siltbunn på 1-2 og 12-14 m enn på dypene med mer heterogene miljøforhold, dvs bølgeslagsonen (0,5 m) og Nitellabeltet (6-9 m).

Økosamfunn endres i takt med svingninger av tilgjengelige ressurser og abiotiske faktorer. Organismene som opptrer i disse samfunnene har gjennom tid utviklet tilpasninger til sine unike nisjer og utnytter dermed de varierende ressursene som finnes gjennom sesongen og i ulike habitater på forskjellige måter. De romlige og tidsmessige variasjonene i samfunnsstrukturen i littoralsona i Takvatn er et godt eksempel på dette og denne studien bygger en plattform for videre undersøkelser som bør strekke seg over flere år. Endringer, menneskeskapte eller naturlige, som påvirker økosamfunn og de økologiske interaksjonene innad i disse, vil påvirke hele økosystemer, og å dokumentere diversitet og samfunnsstruktur over tid kan gjøre det lettere å oppdage og overvåke disse endringene.

REFERANSER

- Aagaard, K. & Dolmen, D. (*Editors*). 1996. Limnofauna Norvegica, Katalog over norsk ferskvannsfæuna.
- Aass, P., Sægrov, H. & L'Abée-Lund, J.H. 2002. Long-term variation in piscivory in a brown trout population : effect of changes in available prey organisms. *Ecol. Freshw. Fish* **11**: 260–269.
- Amundsen, P.-A. & Klemetsen, A. 1988. Diet , gastric evacuation rates & food consumption in a stunted population of Arctic charr , *Salvelinus alpinus* L ., in Takvatn , northern Norway. *J. Fish Biol.* **33**: 697–709.
- Amundsen, P.-A., Knudsen, R. & Klemetsen, A. 2007. Intraspecific competition & density dependence of food consumption & growth in Arctic charr. *J. Anim. Ecol.* **76**: 149–58.
- Amundsen, P.-A., Lafferty, K.D., Knudsen, R., Primicerio, R., Klemetsen, A. & Kuris, A.M. 2009. Food web topology & parasites in the pelagic zone of a subarctic lake. *J. Anim. Ecol.* **78**: 563–72.
- Amundsen, P.-A., Lafferty, K.D., Knudsen, R., Primicerio, R., Kristoffersen, R., Klemetsen, A. & Kuris, A.M. 2012. New parasites & predators follow the introduction of two fish species to a subarctic lake: implications for food-web structure & functioning. *Oecologia* **171**: 993–1002.
- Artsdatabanken. (2014). <http://www.artsportalen.artsdatabanken.no/#artstre>.
- Barton, D.R. 1988. Distribution of Some Common Benthic Invertebrates in Nearshore Lake Erie, with Emphasis on Depth & Type of Substratum. *J. Great Lakes Res.* **14**: 34–43. Elsevier.
- Baumgärtner, D. & Rothhaupt, K.-O. 2005. The impact of predation by burbot (*Lota lota* L.) on the macroinvertebrate community in the littoral zone of a large lake. *Aquat. Ecol.* **39**: 79–92.
- Beaty, S.R., Fortino, K. & Hershey, A.E. 2006. Distribution & growth of benthic macroinvertebrates among different patch types of the littoral zones of two arctic lakes. *Freshw. Biol.* **51**: 2347–2361.
- Brittain, J.E. & Lillehammer, A. 1978. The fauna of the exposed zone of Ovre Heimdalsvatn : Methods , sampling stations & general results. *Holarct. Ecol.* **1**: 221–228.
- Brittain, J.E., Lillehammer, A. & Saltveit, S.J. 1984. The effect of temperature on intraspecific variation in egg biology & nymphal size in the stonefly , *Capnia atra* (plecoptera). *J. Anim. Ecol.* **53**: 161–169.

- Browne, R.A. 1981. Lakes as islands : biogeographic distribution , turnover rates , & species composition in the lakes of central New York. *J. Biogeogr.* **8**: 75–83.
- Brönmark, C. & Hansson, L.-A. 2010. The Biology of Lakes & Ponds. *In* 2nd edition. Oxford University Press.
- Bush, A.O., Fernández, J.C., Esch, G.W. & Seed, J.R. 2001. Platyhelminthes: the flatworms. *In* Parasitism, the diversity & ecology of animal parasites. Cambridge University Press. pp. 103–159.
- Buss, D.F. & Vitorino, A.S. 2010. Rapid Bioassessment Protocols using benthic macroinvertebrates in Brazil: evaluation of taxonomic sufficiency. *J. North Am. Benthol. Soc.* **29**: 562–571.
- Covich, A.P., Palmer, M. a. & Crowl, T. a. 1999. The Role of Benthic Invertebrate Species in Freshwater Ecosystems: Zoobenthic species influence energy flows & nutrient cycling. *Bioscience* **49**: 119–127.
- Dall, P.C., Lindegaard, C. & Jonasson, P.M. 1990. In-lake variations in the compositions of zoobenthos in the littoral of Lake Esrom, Denmark. *Int. Assoc. Theor. Appl. Limnol.* **24**: 613–620.
- Danks, H. V. 2007. How aquatic insects live in cold climates. *Can. Entomol.* **139**: 443–471.
- Elliott, J.M. & Humpesch, U.H. 2010. Mayfly larvae (Ephemeroptera) of Britain & Ireland: Keys & a Review of their Ecology. *Edited by* D. Sutcliffe. The Freshwater Biological Assosiation, The Ferry Landing, Far Sawrey, Ambleside, Cumbria LA22 0LP, UK.
- Elliott, J.M. & Mann, K.H. 1979. A key to the British freshwater leeches. The Freshwater Biological Assosiation, The Ferry Landing, Far Sawrey, Ambleside, Cumbria LA22 0LP, UK.
- Findik, Ö. 2013. Spatial & seasonal distribution of macroinvertebrates in high altitude reservoir (Beyler Reservoir , Turkey)*. *Chinese J. Oceanol. Limnol.* **31**: 994–1001.
- Gaston, K.J. & Spicer, J.I. 1998. Biodiversity, An Introduction. Blackwell Science Ltd.
- Gu, B., Alexander, V. & Schell, D.M. 1997. Stable isotopes as indicators of carbon flows & trophic structure of the benthic food web in a subarctic lake. *Arch. für Hydrobiol.* **138**: 329–344.
- Gustafsson, S., Österling, M., Skurdal, J., Schneider, L.D. & Calles, O. 2013. Macroinvertebrate colonization of a nature-like fishway: The effects of adding habitat heterogeneity. *Ecol. Eng.* **61**: 345–353. Elsevier B.V.
- Hargeby, A., Andersson, G., Blindow, I. & Johansson, S. 1994. Trophic web structure in a shallow eutrophic lake during a dominance shift from phytoplankton to submerged macrophytes. *Hydrobiologia* **279-280**: 83–90.

- Hawksworth, D.L. 1996. Biodiversity, Measurement & Estimation. *Edited by* D.L. Hawksworth. Chapman & Hall.
- Hegge, O., Hesthagen, T. & Skurdal, J. 1993. Vertical distribution & substrate preference of brown trout in a littoral zone. *Environ. Biol. Fishes* **36**: 17–24.
- Heino, J. 2000. Lentic macroinvertebrate assemblage structure along gradients in spatial heterogeneity, habitat size & water chemistry. *Hydrobiologia* **418**: 229–242.
- Heino, J. 2008. Patterns of functional biodiversity & function-environment relationships in lake littoral macroinvertebrates. *Limnol. Oceanogr.* **53**: 1446–1455.
- Heino, J., Virkkala, R. & Toivonen, H. 2009. Climate change & freshwater biodiversity: detected patterns, future trends & adaptations in northern regions. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **84**: 39–54.
- Hilsenhoff, W.L. 1991. Diversity & Classification of Insects & Collembola. *In Ecology & Classification of North American Freshwater Invertebrates. Edited by* J.H. Thorp & A.P. Covich. Academic Press. pp. 593–663.
- Hooper, D.U., Chapin III, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. & Warlde, D.A. 2005. ESA Report: Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* **75**: 3–35.
- Hubendick, B. 1962. Aspects on the Diversity of the Fresh-Water Fauna. *Oikos* **13**: 249–261.
- Jacobsen, D., Schultz, R. & Encalada, A. 1997. Structure & diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with. *Freshw. Biol.* **38**: 247–261.
- James, M.R., Weatherhead, M., Stanger, C. & Graynoth, E. 1998. Macroinvertebrate distribution in the littoral zone of Lake Coleridge, South Island, New Zealand—effects of habitat stability, wind exposure, & macrophytes. *New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.* **32**: 287–305.
- Janecek, B.F.U., Moog, O., Moritz, C., Orendt, C. & Saxl, R. 2002. Chironomidae. *In Fauna Aquatica Austriaca. Edited by* O. Moog.
- Johnson, R.C., Carreiro, M.M., Jin, H.-S. & Jack, J.D. 2012. Within-year temporal variation & life-cycle seasonality affect stream macroinvertebrate community structure & biotic metrics. *Ecol. Indic.* **13**: 206–214. Elsevier Ltd.
- Johnson, R.K. 2000. Spatial congruence between ecoregions & littoral macroinvertebrate assemblages Spatial congruence between ecoregions & littoral macroinvertebrate assemblages. *J. North Am. Benthol. Soc.* **19**: 475–486.
- Johnson, R.K. & Goedkoop, W. 2002. Littoral macroinvertebrate communities: spatial scale & ecological relationships. *Freshw. Biol.* **47**: 1840–1854.

- Johnson, R.K., Goedkoop, W. & Sandin, L. 2004. Spatial scale & ecological relationships between the macroinvertebrate communities of stony habitats of streams & lakes. *Freshw. Biol.* **49**: 1179–1194. Blackwell Science Ltd.
- Kelly, D.W., Dick, J.T.A. & Montgomery, W.I. 2002. The functional role of *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda): shredders, predators, or both? *Hydrobiologia*: 199–203.
- Khamis, K., Hannah, D.M., Brown, L.E., Tiberti, R. & Milner, A.M. The use of invertebrates as indicators of environmental change in alpine rivers & lakes. *Sci. Total Environ.* Elsevier B.V.
- Klemetsen, A., Knudsen, R., Staldvik, F.J. & Amundsen, P. -A. 2003. Habitat, diet & food assimilation of Arctic charr under the winter ice in two subarctic lakes. *J. Fish Biol.* **62**: 1082–1098.
- Klemetsen, A., Amundsen, P., Grotnes, P.E. & Knudsen, R. 2002. Takvatn through 20 years: long-term effects of an experimental mass removal of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, from a subarctic lake. *Environ. Biol. Fishes* **64**: 257–265.
- Klemetsen, A. & Elliott, J. 2010. Spatial Distribution & Diversity of Macroinvertebrates on the Stony Shore of a Subarctic Lake. *Internat. Rev. Hydrobiol.* **95**: 190–206.
- Knudsen, R., Klemetsen, A. & Staldvik, F. 1996. Parasites as indicators of individual feeding specialization in Arctic charr during winter in northern Norway. *J. Fish Biol.* **48**: 1256–1265.
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological Methodology*. Addison-Wesley Educational Publishers, Inc.
- Lafferty, K.D., Allesina, S., Arim, M., Briggs, C.J., De Leo, G., Dobson, A.P., Dunne, J. A., Johnson, P.T.J., Kuris, A.M., Marcogliese, D.J., Martinez, N.D., Memmott, J., Marquet, P.A., McLaughlin, J.P., Mordecai, E.A., Pascual, M., Poulin, R. & Thielges, D.W. 2008. Parasites in food webs: the ultimate missing links. *Ecol. Lett.* **11**: 533–46.
- Lafferty, K.D., Dobson, A.P. & Kuris, A.M. 2006. Parasites dominate food web links. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **103**: 11211–6.
- Langeland, A. & L'Abée-Lund, J.H. 1996. Habitat use, size & age structure in sympatric brown trout (*Salmo trutta*) & Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) stocks: resistance of populations to change following harvest. **5**: 49–58.
- Lencioni, V. 2004. Survival strategies of freshwater insects in cold environments. *J. Limnol.* **63**: 45–55.
- Lillehammer, A. 1988. *Stoneflies (Plecoptera) of Fennoscandia & Denmark*. E. J. Brill / Scandinavian Science Press Ltd.
- Lindegaard, C. 1992. Zoobenthos ecology of Thingvallavatn: vertical distribution, abundance, population dynamics & production. *Oikos* **64**: 257–304. Blackwell.

- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. The Theory of Island Biogeography. *In* 13th edition. Princeton University Press.
- Moon, H.P. 1940. An investigation of the movements of fresh-water invertebrate faunas. *J. Anim. Ecol.* **9**: 76–83.
- Moore, W. 1978. Some Factors Influencing the Diversity & Species Composition of Benthic Invertebrate Communities in Twenty Arctic & Subarctic Lakes. *Int. Rev. der Gesamten Hydrobiol.* **63**: 757–771.
- Mousavi, S.K. & Amundsen, P.-A. 2012. Seasonal variations in the profundal Chironomidae (Diptera) assemblage of a subarctic lake. *Boreal Environ. Res.* **17**: 102–112.
- Mueller, M., Pander, J., & Geist, J. 2013. Taxonomic sufficiency in freshwater ecosystems: effects of taxonomic resolution, functional traits, & data transformation. *Freshw. Sci.* **32**: 762–778.
- Naeem, S. & Li, S. 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* **390**: 507–509.
- Namayandeh, A. & Quinlan, R. 2011. Benthic Macroinvertebrate Communities in Arctic Lakes & Ponds of Central Nunavut, Canada. *Arctic, Antarct. Alp. Res.* **43**: 417–428.
- Nilsson, A.N. (*Editor*). 1996. Aquatic Insects of North Europe. A taxonomic handbook. Vol. 1: Ephemeroptera, Plecoptera, Heteroptera, Magaloptera, Neuroptera, Coleoptera, Trichoptera & Lepidoptera.
- Nilsson, A.N. & Söderberg, H. 1996. Abundance & species richness patterns of diving beetles (Coleoptera, Dytiscidae) from exposed & protected sites in 98 northern Swedish lakes. *Hydrobiologia* **321**: 83–88.
- NVE-Atlas. (mai 2014). <http://atlas.nve.no/ge/Viewer.aspx?Site=NVEAtlas>.
- Næstad, F. & Brittain, J.E. 2010. Long-term changes in the littoral benthos of a Norwegian subalpine lake following the introduction of the European minnow (*Phoxinus phoxinus*). *Hydrobiologia* **642**: 71–79.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. 2011. vegan: Community Ecology. R package version 2.0-2.
- Oliver, D.R. 1968. Adaptations of arctic chironomidae. *Ann. Zool. Fennici* **5**: 111–118.
- Palomiiki, R. & Hellsten, S. 1996. Littoral macrozoobenthos biomass in a continuous habitat series. *Hydrobiologia* **339**: 85–92.

- Persson, L., Amundsen, P.-A., De Roos, A.M., Klemetsen, A., Knudsen, R. & Primicerio, R. 2007. Culling prey promotes predator recovery--alternative states in a whole-lake experiment. *Science* **316**: 1743–6.
- Poff, N.L., Olden, J.D., Vieira, N.K.M., Finn, D.S., Simmons, M.P., Kondratieff, B.C., Poff, N.L. & Olden, J.D. 2006. Functional trait niches of North American lotic insects : traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships Functional trait niches of North American lotic insects : traits-based ecological applications in light of phylogenetic r. *J. North Am. Benthol. Soc.* **25**: 730–755.
- Purvis, A. & Hector, A. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* **405**: 212–9.
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. www.R-project.org<<http://www.R-project.org>>.
- Sandin, L. & Johnson, R.K. 2000. Ecoregions & benthic macroinvertebrate assemblages of Swedish streams Ecoregions & benthic macroinvertebrate assemblages of. *J. North Am. Benthol. Soc.* **19**: 462–474.
- Sandin, L. & Solimini, A.G. 2012. Spatial variation in lake benthic macroinvertebrate acological assessment: a syntesis of European case studies. *Fundam. Appl. Limol.* **180**: 185–191.
- Statens kartverk. (mai 2014). <http://norgeskart.no/#5/653849/7735481>
- Stoffels, R.J., Clarke, K.R. & Closs, G.P. 2005. Spatial scale & benthic community organisation in the littoral zones of large oligotrophic lakes: potential for cross-scale interactions. *Freshw. Biol.* **50**: 1131–1145.
- Suurkuukka, H., Meissner, K.K. & Muotka, T. 2012. Species turnover in lake littorals: spatial & temporal variation of benthic macroinvertebrate diversity & community composition. *Divers. Distrib.* **18**: 931–941.
- Särkkä, J. 1983. A quantitative ecological investigation of the littoral zoobenthos of an oligotrophic Finnish lake. *Ann. Zool. Fennici* **20**: 157–178.
- Thorp, J.H. & Covich, A.P. 1991. An Overview of Freshwater Habitats. *In Ecology & Classification of North American Freshwater Invertebrates. Edited by J.H. Thorp & A.P. Covich.* Academic Press. pp. 17–36.
- Tolonen, K.T., Holopainen, I.J., Hämäläinen, H., Rahkola-Sorsa, M., Ylöstalo, P., Mikkonen, K. & Karjalainen, J. 2005. Littoral species diversity & biomass: concordance among organismal groups & the effects of environmental variables. *Biodivers. Conserv.* **14**: 961–980.
- Townend, J. 2002. *Practical Statistics for Environmental & Biological Scientists.* John Wiley & Sons Ltd.

- Usseglio-Polatera, P., Bournaud, M., Richoux, P. & Tachet, H. 2000. Biological & ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates: relationships & definition of groups with similar traits. *Freshw. Biol.* **43**: 175–205.
- Vadeboncoeur, Y., Vander Zanden, M.J. & Lodge, D.M. 2002. Putting the Lake Back Together: Reintegrating Benthic Pathways into Lake Food Web Models. *Bioscience* **52**: 44.
- Wallace, I.D., Wallace, B. & Philipson, G.N. 2003. Keys to the case-bearing caddis larvae of Britain & Ireland. The Freshwater Biological Association, The Ferry Landing, Far Sawrey, Ambleside, Cumbria LA22 0LP, UK.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**: 389–95.
- Weatherhead, M. & James, M.R. 2001. Distribution of macroinvertebrates in relation to physical & biological variables in the littoral zone of nine New Zealand lakes. *Hydrobiologia* **462**: 115–129.
- Wellborn, G. A., Skelly, D.K. & Werner, E.E. 1996. Mechanisms Creating Community Structure Across a Freshwater Habitat Gradient. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **27**: 337–363.
- Wetzel, R. 2001. *Limnology Lake & River Ecosystems*. In third. Academic Press.
- www.freshwaterecology.info. (april 2014).
- Vander Zanden, M.J. & Rasmussen, J.B. 1996. A Trophic Position Model of Pelagic Food Webs : Impact on Contaminant Bioaccumulation in Lake Trout. A trophic position model of pelagic food-webs: Impact on contaminant bioaccumulation in lake trout. *Ecol. Monogr.* **66**: 451–477.
- Økland, J. & Økland, K.A. 1996. Vann og vassdrag 2. Økologi. Vett & Viten.

Vedlegg 1. Fullstendig artsliste med antall individer funnet og antall pr m².

PHYLUM	U.PHYLUM	KLASSE	U.KLASSE	ORDEN	FAMILIE	U.FAMILIE		antall	pr m ²
Mollusca		Gastropoda			Lymnaeidae		<i>Radix peregra</i>	7	98,98
				Valvatidae		<i>Valvata</i> sp.	12	169,68	
				Planorbidae		<i>Gyraulus acronicus</i>	48	678,72	
		Bivalvia			Sphaeriidae		indet.	1488	21040,32
Annelida		Hirudinea		Rhyncobdellida	Glossiphoniidae		<i>Glossiphonia</i> sp.	24	339,36
			Clitellata	Oligochaeta	Lumbriculida	Lumbriculidae		<i>Lumbricus variegatus</i>	1
				Haplotaxida	Enchytraeidae		? <i>Fridericia</i> sp.	1	3,54
							? <i>Marionina</i> sp.	1	14,14
							? <i>Cognettia</i> sp.	4	24,76
							Enchytraeidae sp/spp	21	275,74
					Naididae		<i>Nais</i> sp.	6	84,84
							<i>Dero</i> sp.	2	28,28
							<i>Stylaria lacustris</i>	1	14,14
							? <i>Uncinaiis uncinata</i>	2	28,28
							<i>Spirosperma ferox</i>	50	707
							? <i>Tubifex tubifex</i>	6	84,84
							Tubificinae sp.	5	70,7
							Oligochaetae uident.	238	19929,1
	Nematoda							indet.	24
Arthropoda	Cheliserata	Arachnida					indet.	1	14,14
	Crustacea	Malacostraca		Amphipoda	Gammaridae		<i>Gammarus lacustris</i>	236	3294,64
	Hexapoda	Insecta		Coleoptera	Dytiscidae		Hydrophorinae sp.	1	14,14
							<i>Platambus maculatus</i>	2	17,68
							Halplidae		
							<i>Halplus fulvus</i>	4	56,56
							<i>Halplus confinis</i>	4	56,56
				Diptera	Chironomidae	Chironomini	Stictochironomus spp.	710	10039,4
							Demicryptochironomus	12	169,68
							Protanypus sp.	7	98,98
							Monodiamesa sp.	26	367,64
							Specified chironomus	39	551,46
							Orthocladinae		
							<i>Heterotrissocladus subpilosus</i>	228	3223,92
							H. maeari	226	3195,64
							H. marcidus	19	268,66
							Tanypodinae		
							Procladius sp A.	995	14069,3
							Tanypodinae sp. B,C,D	30	424,2
							Tanypodinae taxa spp. B (long head)	52	735,28
							Tanypodinae sp. C (golden head)	26	367,64
							T. sp. D (light head- thick body)	48	678,72
							Tanypodinae sp. E (big head)	46	650,44
							Tanytarsini		
							Tanytarsini group	562	7946,68
							Chironomidae indet.	468	6617,52
					Empididae		<i>Chelifera</i> sp.	6	84,84
							<i>Wiedermannia</i> sp.	1	14,14
					Pediciidae		<i>Dicranota</i> sp.	33	445,42
					Sciomyzidae		<i>Renocera</i> sp.	1	14,14
					Tipulidae		<i>Tipula salicetorum</i>	31	417,14
				Ephemeroptera	Ameletidae		<i>Ameletus inopinatus</i>	495	6278,5
					Ametropodidae		<i>Meterotopus borealis</i>	256	3619,84
					Baetidae		<i>Centroptilum lutoleum</i>	10	35,4
					Heptageniidae		<i>Heptagenia dalecarlica</i>	692	9700,04
							<i>Ecdyonuru joernensis</i>	1	14,14
					Leptophlebiidae		indet.	1	14,14
					Siphonuridae		<i>Siphonurus lacustris</i>	8	113,12
				Plecoptera	Capniidae		<i>Capnia atra</i>	1248	16735,12
					Perlodidae		<i>Arcynopteryx compacta</i>	3	10,62
							<i>Diura bicaudata</i>	279	3903,26
				Tricoptera	Leptoceridae		<i>Mystacides azurea</i>	4	56,56
					Limnephilidae		<i>Apatania auricula</i>	1	14,14
							<i>Apatania wallengreni</i>	12	159,08
							<i>Chaetopteryx villosa</i>	8	113,12
							<i>Nemotaulius punctatolineatus</i>	2	28,28

Vedlegg 2 Tabeller med testresultater

Tabell V1. Resultater av Generalisert lineær modell (GLM) analyse der det ble testet for variasjon i total bunndyrstetthet gjennom dyp (kontinuerlig variabel) og innsamlingstidspunkt (fiksert variabel, 3 nivåer). D.f. = degrees of freedom, S.S. = Sum of Squares og M.S. = Mean of Square. Tetthetsverdier ble log-transformert før analysen.

	d.f.	S.S	M.S.	F-verdi	p-verdi
Dyp	1	3,05	3,05	2,188	0,141
Måned	2	5,14	2,57	1,843	0,161
Dyp:Måned	2	89,04	44,52	31,929	< 0,001
Residualer	174	242,61	1,39		

Tabell V2. P-verdier basert på Kruskal-Wallis test utført for endringer i tetthetene av bunndyr i de forskjellige gruppene og totalt i prøvene. Testverdiene indikerer signifikansnivå for endringer gjennom sesong for hvert dyp, og for endringer mellom dyp for hvert innsamlingstidspunkt. Signifikante verdier i fet skrift.

	0,5 m	1-2 m	6-9 m	12-14 m	Juni	August	Oktober
Totalt	0,000	0,590	0,023	0,000	0,000	0,003	0,000
Steinfluer	0,000	-	0,000	-	0,001	0,000	0,000
Døgnfluer	0,000	-	-	-	0,000	0,000	0,000
Vårfluer	0,104	-	0,022	0,368	0,565	0,001	0,127
Fjærmygg	0,000	0,361	0,001	0,000	0,000	0,013	0,003
Marflo	0,288	0,143	-	0,003	0,000	0,000	0,000
Muslinger	-	0,022	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000
Snegler	-	0,014	0,842	0,095	0,029	0,000	0,004
Fåbørstemark	0,000	0,232	0,004	0,033	0,000	0,000	0,000
Igler	-	-	0,446	-	0,006	0,001	0,000
Midd	-	0,368	-	-	-	-	0,392
Nematoder	0,153	0,368	0,129	0,043	0,392	0,598	0,006
Biller	0,998	0,148	0,129	0,368	0,570	0,392	0,565
Diptera	0,000	0,051	0,368	0,368	0,003	0,240	0,000

Vedlegg 3. Gjennomsnittlig tetthet per m² av alle taxa for de ulike innsamlingsdyp og -tidspunkt.

			0,5m			1-2m			6-9m			12-14m		
			Juni	August	Oktober	Juni	August	Oktober	Juni	August	Oktober	Juni	August	Oktober
Ephemeroptera		<i>Ameletus inopinatus</i>	16	1	402	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Centroptilum lutoleum</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Heptagenia dalecarlica</i>	0	614	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Metretopus borealis</i>	0	241	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Siphonurus lacustris</i>	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		Leptophlebiidae indet.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Ecdyonurus joernensis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Plecoptera		<i>Arcynopterus compacta</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Capnia atra</i>	0	0	1108	0	0	0	0	0	8	0	0	0
		<i>Diura bicaudata</i>	1	238	20	0	0	0	0	0	3	0	0	0
Trichoptera		<i>Chaetopteryx villosa</i>	0	5	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0
		<i>Apatania wallengreni</i>	0	1	0	0	0	0	0	6	4	0	0	0
		<i>Apatania auricula</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
		<i>Nemotaulius punctatulinatus</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gammarus		<i>Mystacides azurea</i>	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	1	
	<i>Gammarus lacustris</i>	1	5	7	1	0	5	66	55	55	11	0	15	
Snegler		<i>Radix peregra</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0	3	0	1
		<i>Valvata</i> sp.	0	0	0	0	0	1	0	0	10	0	0	0
		<i>Gyraulus</i> sp.	0	0	0	1	0	8	13	10	8	3	0	1
Muslinger			0	0	0	244	135	206	90	82	247	228	42	129
Igler		<i>Glossiphonia</i> sp.	0	0	0	0	0	0	5	7	11	0	0	0
Midd			0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Nematoda			0	1	7	0	1	0	0	2	0	0	11	0
Oligochaeta			4	64	13	180	226	149	22	19	3	34	35	7
Coleoptera	Dytiscidae	Hydroporinae sp.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Platambus maculatus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Haliplidae	<i>Haliphus fulvus</i>	0	0	0	1	0	0	2	0	0	1	0	0
		<i>Haliphus confinis</i>	0	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0

Vedlegg 3. Fortsatt

			0,5m			1-2m			6-9m			12-14m		
			Juni	August	Oktober	Juni	August	Oktober	Juni	August	Oktober	Juni	August	Oktober
Diptera	Tipulidae	<i>Tipula salicetorum</i>	0	1	3	5	2	16	0	0	1	0	0	0
	Pediciidae	<i>Dicranota</i> sp.	0	2	26	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	Empididae	<i>Chelifera</i> sp.	0	0	0	2	2	2	0	0	0	0	0	0
		<i>Wiedermannia</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
	Sciomyzidae	<i>Renocera</i> sp.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chironomidae	TANYPODINAE	<i>Procladius</i> sp A.	0	0	0	6	0	4	254	150	81	236	139	70
		Tanypodinae sp. B,C,D	0	1	4	35	4	22	14	8	0	19	38	3
		Tanypodinae sp. E (big head)	0	0	0	0	0	0	0	34	0	0	9	0
	Orthocladinae	<i>Heterotrissocladius</i> subpilosus	0	0	0	5	25	154	4	0	0	15	10	3
		<i>H. maeari</i>	0	0	0	13	8	12	32	6	0	138	5	0
		<i>H. marcidus</i>	0	0	0	0	0	5	0	5	0	0	8	0
		Tanytarsini group	0	5	15	0	7	5	315	71	12	49	25	26
	chironomini	<i>Stictochironomus</i> spp.	0	0	0	74	0	11	307	174	67	27	7	2
		<i>Demicryptochironomus</i>	0	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0
		Specified Chironomus	0	0	8	0	0	15	0	0	10	0	0	4
	other	<i>Protanypus</i> sp.	0	0	0	0	4	0	0	0	0	2	0	1
		<i>Monodiamesa</i> sp.	0	0	0	4	0	0	6	1	8	7	0	0
		Chiro unidentified	0	58	3	58	98	38	24	105	8	14	35	2
Totalt			27	1248	1650	632	511	666	1153	736	537	787	365	264

Vedlegg 4. Inndeling av arter i funksjonelle grupper.

<i>Ameletus inopinatus</i>	Samlere
<i>Siphonurus lacustris</i>	
Leptophlebiidae indet.	
<i>Apatania wallengreni</i>	
<i>Apatania auricula</i>	
<i>Mystacides azurea</i>	
Fåbørstemark	
<i>Tipula salicetorum</i>	
<i>Heterotrissocladius subpilosus</i>	
H. maeari	
H. marcidus	
Tanytarsini group	
Stictochironomus spp.	
Demicryptochironomus	
Specified Chironomus	
Protanypus sp.	
Fjærmygg indet.	
<i>Centroptilum lutoleum</i>	Gressere
<i>Heptagenia dalecarlica</i>	
<i>Metretopus borealis</i>	
<i>Radix peregra</i>	
<i>Valvata</i> sp.	
<i>Gyraulus</i> sp.	
<i>Capnia atra</i>	Oppdelere
<i>Gammarus lacustris</i>	
<i>Arcynopterus compacta</i>	Predatorer
<i>Diura bicaudata</i>	
<i>Chaetopteryx villosa</i>	
<i>Glossiphonia</i> sp.	
<i>Hydroporinae</i> sp.	
<i>Platambus maculatus</i>	
<i>Haliplus fulvus</i>	
<i>Haliplus confinis</i>	
<i>Dicranota</i> sp.	
<i>Chelifera</i> sp.	
<i>Wiedermannia</i> sp.	
<i>Procladius</i> sp A.	
Tanypodinae sp. B,C,D	
Tanypodinae sp. E (big head)	
Monodiamesa sp.	
Muslinger	Filtrerere

Vedlegg 5. Referanseliste for inndeling i funksjonelle grupper

AQEM expert consortium (2002): Ecological classifications by AQEM expert consortium, www.aqem.de

Schmedtje, U. & Colling, M. (1996): Ökologische Typisierung der aquatischen Makrofauna. Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft 4/96, 543 pp.

Bauernfeind, E., Moog, O. & Weichselbaumer, P. (2002): Ephemeroptera. In: Moog, O. (ed.): Fauna Aquatica Austriaca, Lieferung 2002, Wasserwirtschaftskataster, Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft, Wien.

Bauernfeind, E., Moog, O. & Weichselbaumer, P. (1995): Ephemeroptera. In: Moog, O. (ed.): Fauna Aquatica Austriaca, Lieferung 1995. Wasserwirtschaftskataster, Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Wien.

Graf, W., Lorenz, A.W., Tierno de Figueroa, J.M., Lücke, S., López-Rodríguez, M.J. & Davies, C. (2009): Distribution and Ecological Preferences of European Freshwater Organisms. Volume 2 - Plecoptera. Edited by Schmidt-Kloiber, A. & D. Hering. Pensoft Publishers (Sofia-Moscow). 262pp.

Graf, W., Grasser, U. & Weinzierl, A. (2002): Plecoptera. In: Moog, O. (ed.): Fauna Aquatica Austriaca, Lieferung 2002. Wasserwirtschaftskataster, Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft, Wien.

Graf, W., Grasser, U. & Waringer, J. (2002): Trichoptera. In: Moog, O. (ed.): Fauna Aquatica Austriaca, Lieferung 2002. Wasserwirtschaftskataster, Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft, Wien.

Eder, E., Hödl, W., Moog, O., Neseemann, H., Pöckl M. & Wittmann, K. (1995): Crustacea (authors depending on taxagroup). In: Moog, O. (Ed.): Fauna Aquatica Austriaca, Lieferungen 1995, 2002. Wasserwirtschaftskataster, Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft, Wien.

Neseemann, H. & Moog, O. (1995): Hirudinea. In: Moog, O. (Ed.): Fauna Aquatica Austriaca, Lieferungen 1995, 2002. Wasserwirtschaftskataster, Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft, Wien.

Car, M., Mohrig, W., Moog, O., Oosterbroek, P., Reusch, H., Wagner, R. & Zwick, P. (1995): Diptera (except Chironomidae) (authors depending on family). In: Moog, O. (Ed.): Fauna Aquatica Austriaca, Lieferungen 1995, 2002. Wasserwirtschaftskataster, Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft, Wien.

Janecek, B.F.U., Moog, O., Moritz, C., Orendt, C. & Saxl, R. (2002): Chironomidae (authors depending on subfamily). In: Moog, O. (Ed.): Fauna Aquatica Austriaca, Lieferung 2002. Wasserwirtschaftskataster, Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft, Wien.