

Femti år etter utsettingene av mysis (*Mysis relicta*) og firetornet istidskreps (*Pallasiola quadrispinosa*) i norske innsjøer: til gagn eller skade?

Av Odd Terje Sandlund, Jo Vegar Arnekleiv, Trygve Hesthagen, Jan Ivar Koksvik og Tor F. Næsje

Odd Terje Sandlund (Dr.philos) er seniorrådgiver (pensjonert forskningssjef) ved Norsk institutt for naturforskning (NINA).

Jo Vegar Arnekleiv (Cand.real) er forsker ved NTNU Vitenskapsmuseet.

Trygve Hesthagen (Dr. philos) er seniorforsker ved Norsk institutt for naturforskning (NINA).

Jan Ivar Koksvik (Cand.real) er 1. amanuensis emeritus ved NTNU Vitenskapsmuseet.

Tor F. Næsje (Dr.scient) er seniorforsker ved NINA.

Summary

Introductions of Mysis relicta and Pallasiola quadrispinosa in Norwegian reservoirs: beneficial or detrimental? The crustacean species *Mysis relicta* (mysis) and *Pallasiola quadrispinosa* (pallasea) occur naturally in a few lakes in south-eastern Norway. During the 1960s and -70s, management authorities initiated introduction of mysis to nine hydropower reservoirs in central Norway, in order to maintain fish production in spite of reduced invertebrate production due to water level fluctuations. Presently, mysis occurs in around 20 lakes and reservoirs in this region. Pallasea was also introduced in some of the lakes. Soon after the introductions, international research demonstrated that mysis competes with fish for zooplankton prey. It also appeared that fish only to a limited degree preyed on mysis. The introduced populations of mysis and pallasea quickly developed a high abundance, and were detected in fish stomachs within 3-5 years. In the following decades, both Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta*) to a varying degree preyed on the two crustaceans. In some cases mysis was shown to constitute up to 95% (by volume) of

the stomach contents of Arctic charr, 70% in brown trout and 100% in burbot (*Lota lota*). In other cases mysis was nearly absent from the stomachs. Pallasea was generally less abundant in the diet, but in some cases constituted up to 25% in Arctic charr, 29% in brown trout and 30% in burbot. During the first years after establishment, mysis had a great negative impact on cladoceran zooplankton, but in some of the lakes zooplankton abundance and composition was back to the pre-introduction level after three to four decades. The introductions occurred in heavily regulated lakes, and it is difficult to evaluate to what extent mysis and pallasea has compensated for the loss of littoral zoobenthos production caused by the water level fluctuations. The two introduced species have obviously had a great impact on the food web and energy pathways in the lakes, but this needs to be clarified through targeted research.

Sammendrag

Krepsdyra *Mysis relicta* (mysis, pungreke) og *Pallasiola quadrispinosa* (firetornet istidskreps, heretter kalt pallasea) forekommer i Norge

naturlig i noen innsjøer på Østlandet. Etter utsettinger i regulerte innsjøer i Midt-Norge på 1960-70-tallet forekommer mysis eller begge arter nå i ca. 20 innsjøer. Hensikten med utsettingene av mysis var å forbedre næringstilgangen for aure og røye i regulerte innsjøer. Pallasea fulgte i noen tilfelle «som nissen på lasset». Kort tid etter at utsettingen hadde skjedd viste forskning at mysis er en viktig predator på vannlopper og dermed en næringskonkurrent til røya. I tillegg virket det som om røya i liten grad spiste mysis. Etter utsettingene etablerte begge arter raskt bestander, og etter tre-fem år ble de påvist i fiskemager. Både aure og røye utnytter i ulik grad mysis og pallasea. I enkelte innsjøer utgjorde mysis på noen tidspunkt opptil 95% av mageinnholdet hos røya, opptil 70% hos aure og opptil 100% hos lake. I andre tilfeller var derimot mysis av svært liten betydning. Pallasea viste seg å være noe mindre viktig som fiskedielt, men utgjorde likevel i enkelte tilfeller opptil 25% hos røye, 29% hos aure og 30% hos lake. Mysis hadde stor effekt på planktonsamfunnet, særlig vannloppene, men etter flere tiår ser disse i enkelte innsjøer ut til å ha stabilisert seg på omtrent samme nivå som før utsettingene. Fordi utsettingene skjedde i hardt regulerte innsjøer, er det vanskelig å vurdere hvorvidt mysis og pallasea har kompensert for tapt bunndyrproduksjon. Etableringen av disse to artene har hatt stor effekt på energistrømmen i innsjøene, noe som kun kan belyses gjennom målrettet forskning.

Innledning

Mysis relicta (heretter mysis¹) er en naturlig forekommende art flere innsjøer i Sør-Norge (Spikkeland mfl. 2016). Mellom 1964 og 1974 ble den satt ut i flere regulerte innsjøer i Midt-Norge (Mehli 1976). Begrunnelsen var at dette relativt store krepsdyret ville kompensere for bortfallet av egnede næringsdyr som skyldtes vannstandsreguleringene (Gunnerød 1977). Slike utsettinger var gjennomført i flere regule-

ringsmagasiner i Sverige på 1960-tallet (Fürst 1965, 1970), etter inspirasjon fra Nord-Amerika. I Sverige ble det til å begynne med rapportert om til dels gode resultater, bl.a. med positiv effekt på veksten hos røye i reguleringsmagasiner (Fürst 1981). Senere kom det mer blandete meldinger fra Sverige (Fürst mfl. 1984), men da var det allerede gjort flere utsettinger i Norge. De aller første norske forsøkene ble gjort i perioden fra 1960 til 1968 i Benna sør for Trondheim, med utsetningsmateriale fra Lyseren, Øyeren og Mjøsa (Snekvik 1972). Etter dette importerte en handlekraftig norsk forvaltning mysis fra Stora Blåsjön i Jämtland og satte den ut i åtte innsjøer i Midt-Norge i løpet av 1969-1974 (Mehli 1976, Gunnerød 1977, Rikstad 2016). I Benna ble også firetornet istidskreps (*Pallasiola* (= *Pallasea*) *quadrispinosa*, heretter kalt pallasea i denne artikkelen) satt ut. Denne arten forekommer også naturlig i innsjøer i Sørøst-Norge, bl.a. Mjøsa. Pallasea var også med ved flere av de senere utsettingene med materiale fra Sverige, selv om dette ikke ble like godt dokumentert (Garnås mfl. 1980).

Det var imidlertid mysis som fikk all oppmerksomhet i ettertid. Etter at utsettingene var gjennomført ble det tilsynelatende stor oppstandelse i det norske fagmiljøet da man oppdaget at mysis var en effektiv planktonspiser som konkurrerte med røye om maten. Mysis bidro følgelig til å desimere planktonbestanden, spesielt vannloppene *Daphnia* spp. og *Bosmina* spp. (Langeland mfl. 1986, Nesler & Bergesen 1991). Det var også indikasjoner på at fisken kanskje ikke valgte å beite på dette «nye» næringsdyret i den grad man hadde trodd. Det som var tenkt å være et godt tiltak for å oppnå større og bedre røyebestander, så snarere ut til å legge stein til byrden for fisken i reguleringsmagasinene ved at det ble innført et ekstra ledd i næringskjeden, og at dette ekstra leddet attpåtil var en konkurrent om maten. Selv om meningene var delte om hvilken effekt utsettingene av mysis hadde i innsjøer som allerede var hardt påvirket av regulering, reiste grunneierne rundt Selbusjøen sak mot staten ved Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk med krav om erstatning for ødelagt

¹ Mysis-slekta er revidert i senere tid (Audzijonytė & Väinölä 2005), men det er fastslått at alle utsettingene i Midt-Norge var med arten *M. relicta* (Spikkeland mfl. 2016).



Pallaseopsis quadricornis. Foto: Arild Hagen



Mysis relicta. Foto: Arild Hagen

røyefiske. Her fikk grunneierne medhold i Høyesterett og ble tilkjent en betydelig erstatning, som dannet grunnlaget for det såkalte Mysisfondet som gir støtte til ulike tiltak for å fremme grunneiernes interesser og fisket i denne innsjøen (https://www.selbusjoengrunneierlag.no/?page_id=154). Resultatet av rettsaken kan betraktes som samfunnets aksept for at utsetting av mysis var et tiltak som skadet allmennhetens interesser gjennom negative økologiske effekter.

Det har nå gått omkring fem tiår etter utsettingene av mysis og pallasea. Det er dessverre ikke opprettet noen målrettet overvåking av utviklingen i disse store innsjøene/reguleringsmagasinene med sikte på å forstå hvilken effekt de to næringsdyra har hatt på innsjøøkosystemene. Imidlertid er det gjennomført flere undersøkelser som gir et inntrykk av hvilken rolle mysis og pallasea spiller, og spesielt i hvilken grad fiskeartene utnytter disse «nye» næringsdyrene. Denne artikkelen gir en kortfattet gjennomgang av disse resultatene.

Hvor skjedde introduksjonene?

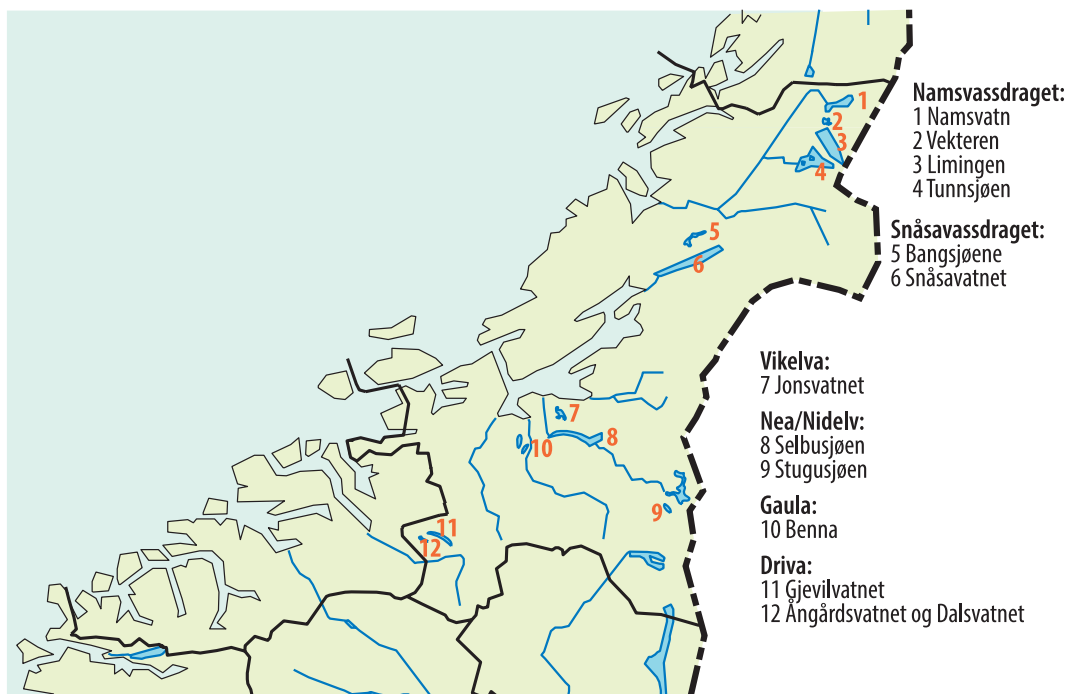
I følge Artsdatabankens oversikt i fremmedartsbasen (<https://www.artsdatabanken.no/Fremmedarter/2018/N/2885>) forekommer mysis nå i totalt 20 større eller mindre regulerte innsjøer i Midt-Norge. Disse forekomstene ligger utenfor artens naturlige utbredelsesområde og skyldes utsettinger i regi av Direktoratet for jakt, viltstell

og ferskvannsfiske (DVF, en forløper for Miljødirektoratet) med sikte på å forbedre næringsforholdene for fisk i kraftverksmagasiner. I perioden 1969 til 1974 ble mysis satt ut i åtte lokaliteter i regi av DVF (tabell 1). Materialet til disse utsettingene ble hentet fra Stora Blåsjön i Jämtland, Sverige (Mehli 1976). De første forsøkene ble imidlertid gjort, nærmest på privat initiativ, i 1960-1968 i Benna, som ligger i Gaulas nedbørfelt. Resultatet ble imidlertid rapportert til forvaltningen, og viste tydelig at dette var et gjennomførbart tiltak (Snekvik 1972). I alt skjedde dermed direkte utsettinger i ni lokaliteter, med påfølgende sekundær spredning (tabell 1, figur 1).

Spredningen av pallasea er mindre sikkert dokumentert, da det kan virke som om denne arten bare ble med «som nissen på lasset» da mysis ble satt ut i forvaltningens regi. Vi vet med sikkerhet at pallasea ble satt ut i Stugusjøen, Selbusjøen og Gjeviltvatnet samtidig med mysis (tabell 1) uten at Gunnerød (1977) nevner dette. I en oversiktsartikkel omtaler Mehli (1976) pallasea, men hevder at arten ikke etablerte seg. Men pallasea dukket opp i tråltrekk i både Stugusjøen, Selbusjøen og Gjeviltvatnet allerede i 1980-1982 (Garnås & Gunnerød 1983). I 1983 ble den også påvist i fiskemager i Nidelva nedstrøms Selbusjøen (Koksvik & Arnekleiv 1984). Det er usikkert om arten også var med uten å etablere bestander i de øvrige utsettingene i 1969-1974. Erfaringene fra Benna hadde vist at pallasea kunne utvikle en tett bestand raskere

Tabell 1. Ni reguleringsmagasiner i Trøndelag der mysis (*Mysis relicta*) ble satt ut mellom 1961 og 1974, og fire utvalgte innsjøer der mysis har kommet ved sekundær spredning. Data fra Mehli (1976), Gunnerød (1977), Snekvik (1972), Kjosnes mfl. (2004). Utsetting og etablering av firetornet istidskreps (*pallasea*) (*Pallasiola quadricornis*) er markert med *. Vann ID er hentet fra <https://vann-nett.no/portal/#/waterbody/>

Innsjø	Vann ID	Utsatt år	Antall mysis satt ut
Bangsjøene	138-27184-L	1971-73	100.000
Namsvatnet	139-698-L	1974	100.000
Vekteren	307-1123-L	1974	100.000
Limingen	307-1131-L	1969	70.000
Tunnsjøen	139-696-L	1974	100.000
Stugusjøen*	123-902-L	1973	50.000
Selbusjøen*	123-892-1-L	1973	100.000
Benna*	122-877-L	1960-68	Ukjent
Gjevilvatnet*	109-2101-L	1973	50.000
		Først registrert	
Snåsavatnet	128-930-L	1975	Sekundær spredning
Jonsvatnet*	123-910-L	1978	Sekundær spredning
Ångårdsvatnet*	109-2104-L	1973?	Sekundær spredning
Dalsvatnet*	109-2103-L	1973?	Sekundær spredning



Figur 1. Beliggenhet til et utvalg av innsjøer og reguleringsmagasiner i Trøndelag som fikk tilført mysis enten ved direkte utsetting eller sekundær spredning på 1960-70 tallet.

enn mysis (Snekvik 1972). Det er usikkert hvor mange bestander av pallasea som nå finnes i Midt-Norge, men det er trolig færre enn for mysis (<https://artsdatabanken.no/fremmedarter/-2018/N/2888>). Arten er ikke påvist verken i innsjøene i Namsvassdraget eller Bangsjøene/Snåsavatnet. I Sverige ble også pallasea satt ut, og den har etablert bestander i flere innsjøer (Hill mfl. 1990).

Den sekundære spredningen av begge de introduserte artene skjedde både gjennom tunneller og nedstrøms i det naturlige vassdraget. Kraftverkstunell var spredningsvei østover fra Bangsjøene til Snåsavatnet. Bangsjøene drenerer naturlig vestover via elva Bongna til Bangsund. Fra Snåsavatnet skjedde den videre spredningen nedstrøms i vassdraget til Fossemvatnet og Reinsvatnet (Rikstad 2016). I Tunnsjøen ble det satt ut mysis i 1974, men ettersom kraftverkstunellen mellom Limingen og Tunnsjøen var åpnet allerede i 1963, og mysis var introdusert i Limingen i 1969, er det mulig at arten allerede fantes i Tunnsjøen før 1974 (Langeland mfl. 1982). Mysis har deretter spredd seg ned vassdraget fra Tunnsjøen til Tunnsjøflyan. Fra Gjevilvatnet spredde både mysis og pallasea seg til Ångårdsvatnet gjennom en kraftverkstunell, med påfølgende spredning til Dalsvatnet i samme vassdrag. Fra Stugusjøen har både mysis og pallasea spredd seg nedover Tya til Håen og derfra overført via tunnel til Sellisjøen (Koksvik & Rønning 2009). Pallasea ble påvist i fiskemager i Nidelva nedstrøms Selbusjøen i 1983 (Koksvik & Arnekleiv 1984), og har seinere etablert seg godt i vassdraget helt ned til Nedre Leirfoss (Arnekleiv mfl. 2012, 2013). Spredningen av mysis og pallasea fra Selbusjøen til Jonsvatnet skjedde sannsynligvis gjennom en tunell bygd for å sikre drikkevannsforsyningen til Trondheim. Denne tunnelen ble åpnet første gang i 1978, og har senere bare vært åpen enkelte ganger i forbindelse med vedlikeholdsarbeid av lukkesystemene. Første observasjon av mysis i Jonsvatnet ble gjort i 1981 (Koksvik mfl. 1991). Jonsvatnet drenerer til Vikelvvassdraget.

Mens mysis raskt etablerte en solid bestand i Jonsvatnet (Næsje mfl. 1991), finnes pallasea

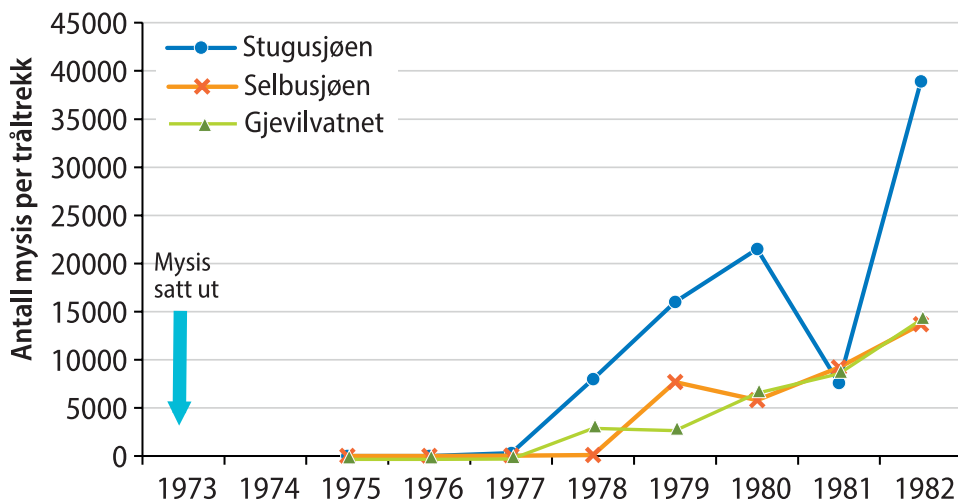
fortsatt bare i en svært tynn bestand i denne innsjøen (G. Kjærstad, pers. medd.).

Utvikling i mysisbestandene

Utviklingen i de introduserte bestandene av mysis de første årene ble dokumentert i Stugusjøen, Selbusjøen og Gjevilvatnet ved årlige undersøkelser med bunntål (Gunnerød 1977, Garnås mfl. 1980, Garnås & Gunnerød 1983) (figur 2). Tallene for fangst av mysis i bunntål er gjennomsnitt av fem tråltrekk, hver med varighet 15 minutter, men prøvevolum eller -areal per tråltrekk er ikke oppgitt (Garnås mfl. 1980).

I 1974, året etter at utsettingene skjedde, ble mysis ikke registrert i noen av disse innsjøene. I 1975 ble det fanget noen få individer i alle tre innsjøer, fulgt av en svak økning til 1976, da variasjonen i dyras størrelse tydet på at det da hadde etablert seg selvreproduserende bestander. I 1977 ble det fanget 333 mysis per tråltrekk i Stugusjøen, mens det både i Selbusjøen og Gjevilvatnet var under 50 dyr per tråltrekk (Garnås mfl. 1980). I Stugusjøen fulgte så en kraftig økning fram til at det i 1982 ble fanget 38900 dyr per tråltrekk (figur 2). Utviklingen i mysis-bestanden gikk langsommere i Selbusjøen, slik at det i 1982 ble fanget 13700 dyr per tråltrekk (figur 2). I 1983 og 1984 viste bunntålling i Selbusjøen en tetthet på henholdsvis ca. 9000 og 2000 dyr per tråltrekk, mens vertikale håvtrekk på 0-20 m dyp i 1980-1984 viste en mysis-tetthet i de åpne vannmassene på mellom 217 og 78 individer per m² (Langeland mfl. 1986). I Snåsavatnet ble det i perioden 1984-1987 registrert en tetthet i de åpne vannmassene på 38 - 94 individer per m² som årsgjennomsnitt for fire stasjoner i ulike deler av vatnet (Koksvik & Arnekleiv 1988). Lille Jonsvatn hadde spesielt høy tetthet i perioden 2003-2008, med et gjennomsnitt på 212 individer per m² som tilsvarer 7 individer per m³ (Koksvik & Reinertsen 2012). I Gjevilvatnet hadde antallet mysis i tråltrekkene i 1978 økt til ca. 3000 dyr, med videre økning til 14500 dyr i 1982 (Garnås & Gunnerød 1983).

Et ukjent antall pallasea ble altså satt ut i Stugusjøen, Selbusjøen og Gjevilvatnet i 1973. Det ble påvist pallasea i tråltrekkene i Stugusjøen



Figur 2. Utvikling i tettheten av mysis i Stugusjøen, Selbusjøen og Gjevilvatnet etter at arten ble satt ut i 1973, uttrykt som antall individ per 15 minutters tråltrekk med bunnetrål. Omtegnet etter Garnås & Gunnerød (1983).

og Selbusjøen i 1979, og i Gjevilvatnet året etter (Garnås mfl. 1980, Garnås & Gunnerød 1983). Fra Selbusjøen har pallasea spredt seg videre nedover Nidelva og var vanlig i bunndyrprøver (sparkeprøver og grabbprøver) både i øvre del og mellom Leirfossene i 2011-2012 (Arnekleiv mfl. 2012, 2013). Bunndyrprøver tatt i strandsona i Gjevilvatnet i 1986, 1988 og 1995 viste at pallasea var godt etablert og dominerende i prøvene (5 min. sparkeprøver). Arten økte i antall utover sesongen fra juni til september med maksimalt 81 individer per. prøve i september (Arnekleiv mfl. 1995, Arnekleiv & Haug 1996). Utviklingen i pallasea-bestandene er ikke godt dokumentert, men i Benna foreligger det en beskrivelse av utviklingen de første årene (Snekvik 1972). Allerede i 1968 forekom pallasea i røyemager, og i 1971 hadde flertallet av de undersøkte røyene fra Benna spist store mengder pallasea. Derimot kunne man fram til 1971 ikke påvise mysis i auremager (Snekvik 1972). Undersøkelser i Benna i 1989, dvs. vel 20 år etter utsettingene, viste at bunngarnfanget røye hadde 20-50% mysis i magene (Langeland & Moen 1992). Pallasea er ikke omtalt i denne rapporten, men man vet at pallasea fremdeles forekommer der da den skaper problemer ved å bli fanget på silene for uttak av drikkevann (Terje Nøst, Trondheim kommune, pers. medd.).

Bakgrunnen for at Høyesterett tilkjente rettighetshaverne ved Selbusjøen erstatning for tapt røyefiske var altså en negativ økologisk effekt av utsetting av mysis, fordi røya fikk dårligere leveforhold og redusert bestandsstørrelse. Årsaken er at mysis er predator på krepsdyrplankton, spesielt vannloppene *Daphnia* spp. og *Bosmina* spp., og at arten dermed er en sterk næringskonkurrent til røya. Undersøkelser av endringer i zooplanktonsamfunnet i flere innsjøer der mysis hadde etablert seg bekrefter dette (Langeland mfl. 1986, Langeland & Moen 1992, Koks-vik mfl. 2009). Undersøkelser i Selbusjøen i 2003 og 2004 viste at mengdene zooplankton fremdeles var på det samme relativt lave nivået som etter nedgangen på 1980-tallet (Arnekleiv mfl. 2006).

Jonsvatnet ble altså tilført mysis og pallasea gjennom en tunell for overføring av vann fra Selbusjøen i 1978. Jonsvatnet består av tre basseng (Kilvatn, Store Jonsvatn og Lille Jonsvatn) som er atskilt med smale og grunne sund. Overføringstunellen fra Selbusjøen munnar i Kilvatnet. I 1981 ble det påvist at mysis hadde etablert en bestand i Store Jonsvatn (Koks-vik mfl. 1991). En langtidsundersøkelse av planktonkreps påbegynt i 1980 har vist ulik utvikling i de tre bassengene. I Lille Jonsvatn ble det registrert en nesten total kollaps av vannlopper i tiårs-

perioden 1985-1994, mens gruppen kom tilbake i betydelige mengder etter 1995, med sterk dominans av *Daphnia longispina* som er en av de mest attraktive byttedyrene for mysis. Dette skjedde med tilstedeværelse av mysis i større tetthet enn i de andre omtalte sjøene og representerer således et særtilfelle (Koksvik mfl. 2009, Koksvik & Reinertsen 2012). I Store Jonsvatn gikk biomassen av vannlopper gradvis tilbake i perioden 1988-2006 (Koksvik & Reinertsen 2012). Deretter har den økt og variert slik at det for hele undersøkelsesperioden 1980-2019 ikke er noen påviselig negativ trend. Det samme gjelder for hoppekreps (Hårsaker mfl. 2020). I Kilvatnet gikk biomassen av vannlopper drastisk ned i perioden 1983-1985, dvs. fem til åtte år etter første åpning av tunnelen fra Selbusjøen (Koksvik & Reinertsen 2012). Men også her kom vannloppene tilbake, riktig nok med store variasjoner mellom år, og det er ingen signifikant utviklingstrend for perioden 1980-2019 (Hårsaker mfl. 2020).

Det er interessant å merke seg at også pallassea kan leve delvis pelagisk («semipelagic») og ha krepsdyrplankton som en del av dietten (Hill 1988, Hill mfl. 1990). Det er derfor rimelig å tro at en tett bestand av pallassea også kan ha effekt på krepsdyrplanktonet i disse innsjøene, men dette er ikke undersøkt.

I Namsvassdraget ble mysis satt ut i fire reguleringsmagasiner; i Limingen i 1969 og i Vekteren, Tunnsjøen og Namsvatnet i 1974 (Mehli 1976). Pallassea var trolig ikke med i disse utsettingene, da arten ikke er påvist ved senere undersøkelser. Limingen drenerte opprinnelig til Ångermanälven i Sverige. Ved det andre stadiet i reguleringen (i 1963) ble det slått en tunell til Tunnsjøen (som, i motsetning til Limingen, naturlig drenerer til Namsen) og det aller meste av vannet ble ledet dit. Avrenninga til Sverige ble redusert til nødvendig driftsvassføring for det svenske Linvasselv kraftverk (Sandlund mfl. 2017). Mysis ble altså satt ut i Tunnsjøen i 1974, men ettersom overførings-tunnelen fra Limingen til Tunnsjøen ble åpnet allerede i 1963 er det trolig at mysis kom til Tunnsjøen straks etter utsettingen i Limingen

tidlig på 1970-tallet (Langeland mfl. 1982). I Vekteren og Namsvatnet, som ligger oppstrøms fra Limingen, ble det satt ut mysis i 1974 (Mehli 1976). Vertikale håvtrekk i 1979-1981 viste relativt stor pelagisk tetthet av mysis i Vekteren (40-100 ind. per m² i 1980-81), mens både Limingen og Tunnsjøen hadde svært fåtallige bestander (2-4 individer per m² i 1980-81). I Namsvatnet ble mysis først påvist i 1981, og da svært fåtallig (Langeland mfl. 1982).

Mysis og pallassea i fiskens diett²

Namsvassdraget

Den første reguleringen av Limingen ble gjennomført i 1953, og fiskebestanden ble overvåket gjennom et standardisert prøvefiske allerede fra starten (Aass 1982). Denne overvåkingen dokumenterte en kraftig nedgang i bestandene av både røye og aure på grunn av reguleringsene (Aass 1986, Aass mfl. 2004). Ved introduksjonen av mysis i 1969 var fiskebestandene allerede på et svært lavt nivå sammenlignet med tilstanden før reguleringen, og etableringen av mysis ga ingen synbar effekt i fangstutviklingen i prøvefisket (Gregersen mfl. 2006, Arnekleiv mfl. 2007). I 1974, fem år etter utsettingen, ble mysis først registrert i røyemagene, med 8% av innholdet. I 1976 hadde andelen økt til 50%, og ved senere undersøkelser fram til 1982 varierte innholdet av mysis i røyas mageinnhold mellom 12 og 36% (Aass 1982, Gregersen 1998, Aass mfl. 2006). I Limingen forekommer røya i tre forskjellige økologiske former, kalt normalrøye, dverggrøye og grårøye (Aass 1973). Disse formene har ulik habitatbruk. Grårøya og dverggrøya lever langs bunnen på relativt dypt vann, mens normalrøya finnes noe grunnere ved bunnen og i de åpne vannmassene (Sandlund mfl. 2017). Det var imidlertid først ved undersøkelser i 2006 at disse formene ble adskilt i analysene av mageinnhold. Arnekleiv mfl. (2007) fant at mysis utgjorde ca. 13% i mageinnholdet hos normalrøya og 50% hos dverggrøya. Hos grårøya var det bare fire individer som hadde mageinnhold, og det var kun fisk. Ved undersøkelser i

² I denne artikkelen viser prosent av mageinnholdet til gjennomsnittlig andel av mageinnholdets volum.

2016 utgjorde mysis 18% av mageinnholdet hos normalrøye, 38% hos dvergroye og 35% hos grårøye (Sandlund mfl. 2017). Forekomsten av mysis som byttedyr har ført til reduserte forskjeller i dietten mellom de tre formene av røye (Knudsen mfl. 2020). Hos den fåtallige aurebestanden i Limingen har det som regel vært registrert 2-10% mysis i mageprøvene (Aass 1982, Aass mfl. 2006, Sandlund mfl. 2017).

Det er ikke gjort mange undersøkelser i Tunnsjøen, men i et lite materiale fra 1979 ble mysis påvist i både røye- og auremager (Langeland mfl. 1980). I en fiskeundersøkelse i august 2014 utgjorde mysis ca. 15% av mageinnholdet hos røya, mens auren nesten ikke hadde spist mysis (Sandlund mfl. 2015).

Vekteren er den grunneste av de fire mysis-sjøene i Namsvassdraget. Allerede i august 1979 utgjorde mysis 50% av mageinnholdet hos røye fanget i bunngarn og 10% i flytegarn, mens auren hadde tatt henholdsvis 13% og 20% mysis (Langeland mfl. 1980). Ved en undersøkelse i august 2016 utgjorde mysis 41% av røyas og 13% av aurens mageinnhold (Sandlund mfl. 2016b).

Namsvatnet er Namsens kilde, og er et stort reguleringsmagasin skapt ved neddemming av tre mindre innsjøer (Sægvog mfl. 2014). Bestanden av mysis så ut til å etablere seg noe senere her enn i Vekteren, da arten ikke ble påvist før i 1981 (Langeland mfl. 1982). Undersøkelser i 2013 viste at røye fanget på dypt vann hadde opptil 20% mysis i magene, mens aure fanget i strandsona hadde spist mellom 13 og 40% mysis (Sægvog mfl. 2014).

Bangsjøene/Snåsavatnet

Forekomsten av mysis i Snåsavatnet skyldes sekundær spredning via kraftverkstunell fra reguleringsmagasinet Bangsjøene (som ble skapt ved neddemming av tre mindre innsjøer), der mysis ble satt ut første gang i 1971 (Mehli 1976). Pallasea var trolig ikke med i utsettingene i Bangsjøene. Det er bare aure i Bangsjøene, og mysis ble påvist i mageprøver i 1975 (Mehli 1976). Undersøkelser i juni og august 1985 viste imidlertid at innslaget av mysis i dietten varierte

gjennom året. Aure fanget i juni dette året hadde 22% mysis i magene, mens fisken i august bare hadde 1% mysis (Arnekleiv & Koksvik 1986). I juni og august 1990 bestod imidlertid bare 1% eller mindre av mageinnholdet til auren av mysis (Arnekleiv & Ofstad 1991). I mageinnholdet til 96 aure fanget ved prøvafiske i august 2019 ble det ikke funnet mysis (Kielland mfl. 2020). Ved alle undersøkelsene var det relativt lave tettheter av mysis i vannmassene i Bangsjøene.

Mysis ble først registrert i Snåsavatnet i 1975, men arten ble ikke registrert i mageinnholdet til røya hverken da eller i 1976. Omkring 10 år senere, i perioden 1984-1987, utgjorde derimot denne «nye» arten 40-95% av mageinnholdet til røya om sommeren og 46-58% om høsten (Arnekleiv & Koksvik 1988). Hos aure var tilsvarende tall 28-70% og 25-32%. I Snåsavatnet forekommer det lake og den hadde 50 - 95% mysis i magene om høsten disse fire årene. Lake fanget om sommeren i 1985 og 1986 hadde 100% mysis i magene (Arnekleiv & Koksvik 1988). Ved prøvafiske sommer og høst i 1999 utgjorde mysis henholdsvis 37 og 95% i magene til røya, 19 og 17% hos auren, og 5 og 85% hos laken (Arnekleiv mfl. 2004).

Neavassdraget

Mysis og pallasea ble satt ut i to av de store innsjøene i dette vassdraget, Stugusjøen og Selbusjøen, i 1973 (Gunnerød 1977, Garnås mfl. 1980).

Mysis ble først registrert i røyemager i Stugusjøen i 1977, med ca. 5 volumprosent. Allerede i 1978 utgjorde mysis ca. 40% og i 1979 over 50% (Garnås mfl. 1980). I 1980-82 var mysis fortsatt et viktig næringsdyr, som forekom i 33-85% av magene, og utgjorde mellom 40 og 66% i volum (Garnås & Gunnerød 1983). Det ble fanget svært få aure i Stugusjøen i disse årene, men i et lite antall mageprøver i 1980 og 1982 utgjorde mysis henholdsvis 33% og 4% av mageinnholdet (Garnås & Gunnerød 1983). Mysis ble også registrert med 5% i mageprøver fra lake allerede i 1977. I perioden fra 1978 til 1982 hadde 33-80% av lakene spist mysis, som utgjorde mellom 15 og 50% i volum. Både hos røye og lake ble det

registrert noen pallasea i magene fra 1979 og framover, og i 1980-1982 utgjorde pallasea opp til 25% av mageinnholdet hos røye, mellom 3 og 17% hos aure, og mellom 15 og 30% hos lake (Garnås & Gunnerød 1983). Dette betyr at allerede få år etter utsettingen i Stugusjøen utgjorde mysis og pallasea en svært viktig andel av dietten til røye og lake. En undersøkelse i 2012 kan tyde på at de to artene hadde mindre betydning som næringsemne for fisken dette året. Pallasea utgjorde 5% av mageinnholdet til aure (n=44), men ble ikke funnet i røyemagene. Mysis utgjorde <2% av mageinnholdet til aure og 12% av mageinnholdet til bunngarnfanget røye (n=41), mens røye fanget på flytegarn (n=24) ikke hadde spist mysis (Sjursen mfl. 2013).

I Selbusjøen ble mysis registrert i røyemager fra 1979, dvs. seks år etter utsettingen. Det var stor forskjell i næringsvalg mellom pelagisk og bentisk røye i perioden fram til 1984 (Langeland mfl. 1986). I de åpne vannmassene betydde mysis aldri over 10 volumprosent i røyas diett fram til 1984. Hos røye fanget langs bunnen utgjorde derimot mysis opptil 60% mellom 1981 og 1984. Hos aure kom mysis inn i dietten 1979, og spilte en betydelig rolle som føde både for flyte- og bunngarnfanget fisk i denne perioden (Langeland mfl. 1986). Laken i Selbusjøen begynte å ta mysis i 1978 (Garnås mfl. 1983), og i perioden 1979-1984 var dette det viktigste byttedyret med ca. 40-70% (Langeland mfl. 1986). Pallasea betydde lite som næring (5% eller mindre) både for aure og lake i Selbusjøen i denne perioden, og hos røye ble ikke dette byttedyret registrert i det hele tatt (Langeland mfl. 1986).

Undersøkelser i Selbusjøen i 2003 viste at mysis betydde mest i dietten til lake. I fire innsamlingsrunder fra mai til oktober varierte mysis mellom ca. 58 og 76 volumprosent i lakemagene (Arnekleiv & Koksvik 2006). Røyas utnyttelse av mysis varierte også mye gjennom den isfrie perioden, fra 35% i juni til vel 3% i august/september. Auren hadde spist mye mysis i juli, august/september og oktober (mellom ca. 16 og 46%), mens dette byttedyret betydde mindre i juni (vel 9%). Alle de tre fiskeartene

spiste også pallasea, og i oktober utgjorde pallasea 16% hos lake, 18% hos røye og 29% hos aure.

Ved prøvofisken i Selbusjøen i 2016 kan det se ut til at forholdene har endret seg. Da ble det fanget svært få røye på bunngarn, og den pelagiske røya hadde spist svært lite mysis. Mysis var også nesten fraværende hos aure i de åpne vannmassene, mens auren ved bunnen hadde spist 16% mysis og 28% pallasea (Arnekleiv mfl. 2017). For lake var imidlertid disse introduserte artene dominerende i mageprøvene, med 43% mysis og 42% pallasea. Dette bekrefter at begge artene er viktige i dietten både for aure og lake om høsten. Dette prøvofisken tyder imidlertid på at røya i Selbusjøen har en avvikende atferd i forhold til det som ellers er vanlig, da den ikke utnytter habitatet langs bunnen slik det skjer i andre innsjøer (Langeland mfl. 1991, 1995, Gjelland mfl. 2017).

Fiskeundersøkelser i utløpselva fra Selbusjøen, Nidelva, både i øvre del og mellom Leirfossene, har vist at pallasea har fått stor betydning som næringsdyr for aure, der den utgjorde 22-44% av mageinnholdet til fisken i august og september 2011 (Arnekleiv mfl. 2012, 2013). Også mysis som tilføres Nidelva gjennom kraftverksvatnet fra Svean kraftverk utnyttes av aurebestanden (Koksvik & Arnekleiv 1984).

Driva-vassdraget

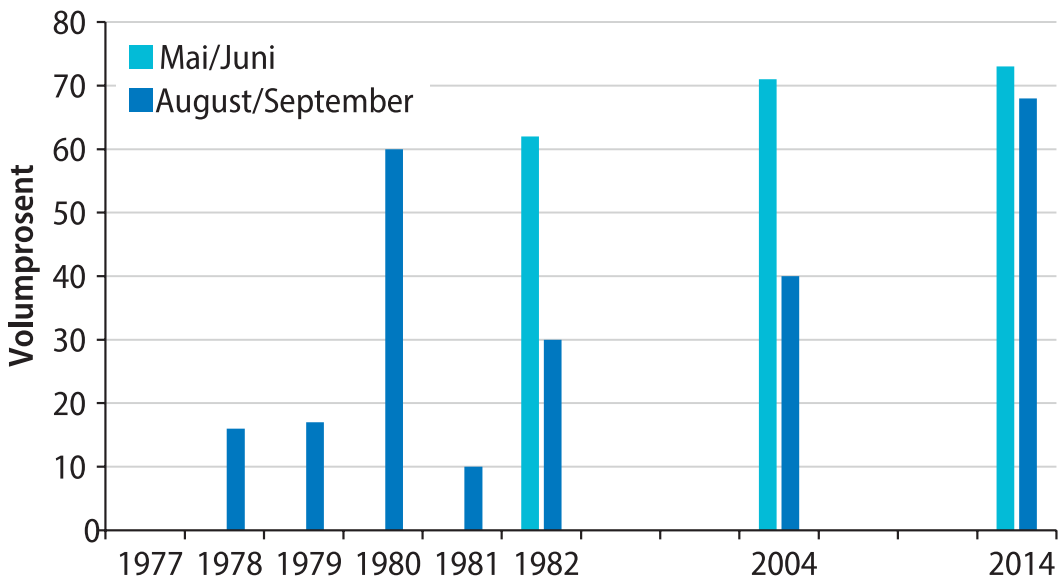
Gjeviltvatnet drenerer til Drivavassdraget, og mysis ble satt ut i september 1973 (Gunnerød 1977). Selv om pallasea ikke ble eksplisitt nevnt, viser oppfølgende undersøkelser at denne arten også var med i utsettingsmaterialet (Garnås & Gunnerød 1983). Undersøkelser med bunntål i 1974 påviste ikke mysis, men fire tilsvarende tråltrekk i 1975 fanget tre store og ti små individer av denne arten. Fem tråltrekk i 1976 fanget 54 individer. Pallasea ble ikke påvist i tråltrekkene i Gjeviltvatnet i 1979, men i perioden 1980-1982 fanget trålen opptil 150 pallasea per trekk.

Det ble ikke påvist mysis i magene til verken røye eller aure fra Gjeviltvatnet i årene 1974-1977 (Gunnerød 1977, Garnås mfl. 1980). Men fra 1978 og fram til 1982 hadde både aure og røye spist mysis (Garnås & Gunnerød 1983). I

1982 utgjorde mysis en større andel av mageinnholdet hos begge arter i juni enn i juli/august; hos aure henholdsvis 35 og 10%, hos røye 70 og 37% (figur 3). Undersøkelser i 1986 (juni, juli, august og september) og 1988 (august og september) viste at i juni og juli utgjorde mysis i gjennomsnitt 25% av mageinnholdet hos bunnlevende røye mens i august og september var gjennomsnittet 35% mysis (403 mageprøver). Røye fanget på flytegarn (juli, august og september) hadde i gjennomsnitt bare 4% mysis i magene (195 prøver). Hos aure fanget på bunn-garn i august og september utgjorde mysis 23% av mageinnholdet (Arnekleiv & Haug 1996). Prøvefiske i august 1995 viste at bunn-garnfanget røye hadde spist 70% mysis, mens røye fanget på flytegarn hadde 38% mysis i magen. Undersøkelsene i 1986, 1988 og 1995 viste at også pallasea inngikk i dietten, særlig hos aure (19%), men også hos røye (3-4%). Mysis har vært viktig i dietten hos røya også ved undersøkelser i 2004 og 2014. Både i 1982, 2004 og 2014 ble det fisket både forsommer og høst, og i alle årene utgjorde mysis en større andel av mageinnholdet hos røya i mai/juni enn i august/september (figur 3). Auren i Gjevilvatnet har i mindre grad

vært predator på mysis, men både i 1982 og 2014 var mysis viktigere bytte for auren på forsommeren enn på høsten (Garnås & Gunnerød 1983, Arnekleiv mfl. 2015). I 2004 ble mysis ikke registrert i auremager verken i juni eller august (Kjøsnes mfl. 2005). Ved prøvefiske i 2014 ble fangstene skilt på tre habitater: litoral, profundal og pelagisk (Arnekleiv mfl. 2015). I mageinnholdet til røye fanget i strandsona utgjorde mysis 39% og pallasea 3% av volumet, mens tilsvarende tall for røye i profundalsona var 73% og 2%. Pelagisk røye hadde ikke tatt mysis og kun 1% pallasea. I september hadde røya i littoralsona tatt 5% mysis og 45% pallasea, mens på dypere vann utgjorde mysis 68% mens pallasea manglet i mageprøvene. Pelagisk røye hadde i september spist 46% mysis og 2% pallasea.

Til Ångårdsvatnet har mysis og pallasea kommet fra Gjevilvatnet via en kraftverkstunnel, og begge artene har deretter spredd seg videre nedstrøms til det nærliggende Dalsvatnet. Hos bunn-garnfanget røye i Ångårdsvatnet i 2004 utgjorde mysis 49% av dietten i mai og 23% i august. Hos pelagisk røye i august var 10% av mageinnholdet mysis. Hos bunn-garnfanget aure utgjorde mysis 6% i mai og 19%



Figur 3. Mysis som byttedyr for bunn-garnfanget røye i Gjevilvatnet, 1977 – 2014, uttrykt som volumprosent i mageinnholdet. Data fra Garnås & Gunnerød (1983), Kjøsnes mfl. (2005) og Arnekleiv mfl. (2015). Verdiene for 2014 gjelder røye fanget ved bunnen dypere enn ca. 10 m.

i august, mens pallasea utgjorde 10% i mai og 22% i august (Kjøsnes mfl. 2005).

I 2014 hadde bunngarnfanget aure spist 11% mysis i mai og bare 0,3% i august, mens pallasea utgjorde 11% i mai og 13% i august (Hesthagen mfl. 2015). Hos aure fanget i flytegarn i august 2014 utgjorde mysis 35% av mageinnholdet. Røye fanget i bunngarn i juni og august 2014 hadde tatt henholdsvis 41% og 39% mysis. Pallasea ble ikke registrert i røyas mageprøver. Det ble ikke fanget røye i flytegarn i 2014.

I Dalsvatnet er det bare aure og hos fisk fanget i bunngarn i 2004 utgjorde mysis 1% i mai og 15% i august. Tilsvarende for pallasea var 8% i mai og 17% i august (Kjøsnes mfl. 2005). Aure fanget i flytegarn i august 2004 hadde 13% mysis og 42% pallasea i magene.

Aure fanget i bunngarn i Dalsvatnet i mai og august 2014 hadde spist henholdsvis 4% og 11% mysis, og 3% og 10% pallasea (Hesthagen mfl. 2015). Både i juni og august 2014 ble det fanget aure på flytegarn. Hos disse individene utgjorde mysis 23% av mageinnholdet i juni og 20% i august, mens pallasea utgjorde henholdsvis 7% og 27%.

Diskusjon

Mysis har etablert bestander i alle de ni næringsfattige innsjøene i Midt-Norge der arten ble satt ut på 1960- og 70-tallet. Årlig prøvetaking med bunntål i Stugusjøen, Selbusjøen og Gjevilvatnet i ni år etter at utsettingene skjedde viser etablerte bestander med formering allerede etter tre år, og etter fem-seks år skjedde en kraftig økning i bestandstettheten (Garnås mfl. 1980, Garnås & Gunnerød 1983). Det ble ikke foretatt innsamling i de frie vannmassene i disse første undersøkelsene, så vi vet ikke om det skjedde en parallell utvikling av en pelagisk og bentisk komponent av mysisbestanden, eller om utvikling av tettheten i pelagialen skjedde senere og eventuelt avhengig av stor tetthet i det bentiske habitatet. Den vertikale døgnvandringen som generelt forekommer hos mysis (Beeton & Bowers 1982, Moen & Langeland 1989) tilsier imidlertid at bestandene også utnyttet de åpne vannmassene i disse første årene. Håvtrekk i

Selbusjøen i perioden 1980-1984, dvs. 7-11 år etter at mysis ble introdusert, viste varierende tetthet, mellom ca. 220 dyr per m² i 1980 og ca. 80 dyr per m² i 1981 og 1983 (Langeland mfl. 1986). Dette tyder på at mysis hadde utviklet en solid bestand som utnyttet både bentisk og pelagisk habitat. Generelt har introdusert mysis utviklet bestander som utnytter alle innsjøhabitatene (Næsje mfl. 1991, 2003), noe som reflekterer artens habitatbruk der den forekommer naturlig (Kjellberg mfl. 1991).

Pallasea ble trolig satt ut i færre innsjøer, og ble i ettertid påvist i Stugusjøen, Selbusjøen og Gjevilvatnet, samt i Benna. Utviklingen av de introduserte bestandene av pallasea synes å ha gått like raskt som for mysis (Garnås & Gunnerød 1983). I Benna så denne arten til og med ut til å utvikle en tettere bestand raskere enn mysis (Snekvik 1972).

Sekundær spredning av begge disse artene skjer raskt både gjennom tunneler og nedstrøms i naturlige elveløp. Spredningen av mysis fra Bangsjøene til Snåsavatnet skjedde gjennom en kraftverkstunell, med videre spredning til Fossem- og Reinsvatnet. Spredningen av mysis og pallasea fra Selbusjøen til Jonsvatnet skjedde i løpet av en kort periode i 1978 da tunnelen mellom innsjøene var åpen. Det tok imidlertid noe lengre tid før pallasea etablerte seg i øvre del av Nidelva, men der er den nå tallrik i hele elva ned til Nedre Leirfoss. Fra Gjevilvatnet har både mysis og pallasea spredd seg og utviklet tallrike bestander i Ångårdsvatnet og Dalsvatnet (Kjøsnes mfl. 2005). I Jonsvatnet kan det derimot se ut til at pallasea ennå bare har utviklet en svært tynn bestand, mer enn 40 år etter at den kom inn i innsjøen (G. Kjørstad, pers. medd.).

I Stugusjøen, Selbusjøen og Gjevilvatnet begynte fisken å ta mysis fire til seks år etter introduksjonen. Også i Limingen ble mysis funnet i fiskemager etter omkring fem år. Både mysis og pallasea ser ut til å ha en habitatbruk som gjør dem lett tilgjengelige for fisk når bestandstettheten er tilstrekkelig høy (Hill 1988). Mysis er vel kjent for å leve både langs bunnen og i vannmassene, og i begge habitater foretar de vertikale vandringer (Næsje mfl. 1991). Dette

betyr at arten i løpet av døgnet blir tilgjengelig som bytte for både røye, aure og lake. Habitatbruken til pallasea er mindre undersøkt, men arten utnytter trolig pelagialsona i noe mindre grad enn mysis. Hill (1988) omtaler imidlertid pallasea som «semipelagic». I Dalsvatnet hadde aure fanget i flytegarn mye pallasea i magene, men vi kan anta at det neppe er stor forskjell på næringshabitatet til fisk fanget i flytegarn og bunn garn i en så grunn innsjø (maks. dyp 10,5 m).

Mysis spiller en viktig rolle som bytte for fisken i de fleste innsjøene i Trøndelag der arten ble satt ut eller spredte seg videre etter utsetting. De ulike fiskeartene utnytter imidlertid dette byttedyret i forskjellig grad, og det er forskjeller mellom innsjøene. Mens lake alltid ser ut til å ta mye mysis, er både aure og røye mer variable som predatorer på dette byttedyret. I de innsjøene der pallasea har etablert bestander er også denne arten viktig bytte for de tre fiskeartene.

Fiskens utnyttelse av mysis er avhengig av overlapp i habitatbruk mellom bytte og predator (Næsje mfl. 1991, Næsje 1995). I innsjøer med røye og aure er det en generell tendens til at auren utnytter strandsona, mens røya lever på dypere vann langs bunnen og i de åpne vannmassene (se f.eks. Langeland mfl. 1991, 1995). Ettersom mysis også har en tendens til å leve i profundalsona er det rimelig å vente at arten utgjør en større del av røyas diett på dypt vann, der tilgangen på andre byttedyr kan være mindre. Dette er vist både i Namsvatnet (Sægrov mfl. 2014), Limingen (Sandlund mfl. 2017, Knudsen mfl. 2020) og Gjeviltvatnet (Arnekleiv mfl. 2015). Undersøkelsene i Selbusjøen i 2016 viste en uventet situasjon, der røya bare ble fanget i pelagialen og ikke hadde spist verken mysis eller pallasea (Arnekleiv mfl. 2017). Dette er forskjellig fra alle de andre lokalitetene med røye. Det er antydning at dette kan ha sammenheng med at det siden 2004 har etablert seg gjedde i Selbusjøen (Kjøsnes & Rustadbakken 2010). De to fiskepredatorene gjedde og lake har komplementær habitatbruk, med gjedda i strandsona og lake på dypere vann. Når begge

artene er til stede kan det tenkes å forsterke den effekten en tett lakebestand alene kan ha, ved at røya får en mer pelagisk atferd (Knudsen mfl. 2010).

Forekomsten av mysis og pallasea i fiskens diett nådde et betydelig nivå både hos aure, røye og lake mindre enn ti år etter at krepsdyra hadde etablert tallrike bestander i resipienten. I alle innsjøene som er undersøkt tok aure mysis, som i enkelte undersøkelser utgjorde opptil 35% av dietten. Der pallasea forekommer var også den viktig føde for auren. Den eneste lokaliteten der mysis synes å spille liten rolle som fiskeføde er i Bangsjøene. Med forbehold om det kan være stor variasjon i fiskens fødeinntak gjennom året, kan dette skyldes at mysisbestanden i denne innsjøen er relativt tynn (Kielland mfl. 2020).

Laken er en fiskeart som er sterkt bundet til bunnære områder, ofte dypere enn strandsona (Sandlund mfl. 1985, Gjelland mfl. 2017, men se også Knudsen mfl. 2010). Ettersom både mysis og pallasea for en stor del også lever i det bunnære habitatet (Hill 1988, Næsje mfl. 1991), er det å forvente at disse to krepsdyra vil spille en stor rolle i lakens diett. Dette bekreftes av at lakens mageinnhold f.eks. i Snåsavatnet ved enkelte tidspunkt bestod av 85-100 volumprosent mysis. Hos lake fanget i Selbusjøen i 2016 utgjorde mysis og pallasea til sammen 85 % av mageinnholdet (Arnekleiv mfl. 2017).

Det ser generelt ut til å være stor variasjon i den sesongmessige betydningen av mysis i dietten til både røye og aure. Dette kan ha sammenheng med at habitatbruk hos mysis varierer gjennom året, slik at den i enkelte perioder blir mer tilgjengelig som bytte (Næsje mfl. 1991). Den sesongmessige variasjonen i forekomsten av de vannloppene som er mest attraktive som fiskeføde kan også påvirke hvor viktig mysis er for fisken til enhver tid.

Undersøkelser av dyreplanktonet i innsjøene med introdusert mysis tyder på at den første nedgangen i forekomsten av de artene av vannlopper som røya foretrekker er en varig effekt (Koksvik mfl. 2009). Dette betyr at mysis fortsetter å være en konkurrent til røya om de foretrukne byttedyra i pelagialen (Langeland &

Moen 1992). Næringsanalyser hos pallasea kan tyde på at denne arten bidrar i samme retning (Hill 1988). Langtidsserien i Jonsvatnet indikerer likevel at dyreplanktonet etter en periode med kraftig nedgang kan reetablere livskraftige bestander i mysissjøer (Koksvik & Reinertsen 2012, Hårsaker mfl. 2020)

Samtidig er det tydelig at både mysis og pallasea har blitt en viktig del av dietten til røye, så vel som til aure og lake, i nesten alle de innsjøene der de har etablert bestander. Fiskeartene har tilpasset seg og utnytter de introduserte byttedyra. På den ene side innebærer dette at energistrømmen i innsjøøkosystemet har endret seg ved at mysis, og i noen grad også pallasea, utgjør et ekstra trinn i næringskjeden mellom krepsdyrplankton og fisk. De er dermed næringskonkurrenter med planktonspisende fisk som røye. På den annen side, ettersom både mysis og pallasea også spiser (påvekst-)alger og detritus og foretar vertikale vandringer, vil de bidra til at energi fra innsjøens bunnmiljø blir tilgjengelig for fisk i vannmassene på en annen måte enn før. Dette kan være særlig viktig i hardt regulerte innsjøer der produksjonen i strandsona er svært redusert.

Hvorvidt dette samlet sett betyr en redusert tilgang på energi og byttedyr for fisken er et komplisert spørsmål. Det er et tankekors at i mange av våre ekstremt næringsfattige innsjøer er zooplanktonmengdene lave og tettheten av pelagisk fisk svært lav. Dette gjelder både i uregulerte innsjøer og reguleringsmagasiner (Lyche Solheim mfl. 2017, 2018, Gjelland mfl. 2017, 2018). Eksempler på hardt regulerte og svært næringsfattige innsjøer er Limingen og Namsvatnet. Vi har ikke tilstrekkelig kunnskap til å vurdere om introduksjonen av de to krepsdyrartene i slike tilfelle har vært negativ eller positiv for fiskebestandene.

Det er et generelt behov for en bedre forståelse av energistrømmen og de økologiske funksjonene i de regulerte innsjøene med sikte på en bedre forvaltning. Utvikling av en «håndbok for miljødesign» for reguleringsmagasiner er et ledd i dette (Helland mfl. 2019). Analyse av den økologiske rollen til introduserte arter som

mysis og pallasea, blant annet ved hjelp av moderne metoder som analyse av stabile isotoper av karbon og nitrogen, vil være et viktig bidrag i dette arbeidet.

Referanser

Arnekleiv, J. & Koksvik, J.I. 1986. Fisk, zooplankton og *Mysis relicta* i Bangsjøene 1983-1985. K. norske Vidensk. Selsk. Rapport Zool. Ser. 1986-3: 1-23.

Arnekleiv, J. V., og K. Ofstad. 1991. Reguleringsvirkninger på fisk og fiske i Bangsjøene. Fiskerisakkyndig uttalelse til overskjønn, Trondheim.

Arnekleiv, J.V. og Haug, A. 1996. Økologisk tilstandsrapport for Gjevilvatnet 1986-89, med hovedvekt på plankton, mysis, bunndyr og fisk. Vitenskapsmuseet Rapport Zoologisk Serie 1996-5: 1-63.

Arnekleiv, J.V., Koksvik, J.I., Koksvik, J., Kjærstad, G. & Rønning, L. Fiskebiologiske undersøkelser i Limingen 2006. NTNU Vitenskapsmuseet Zoologisk notat 2007, 3: 1-26.

Arnekleiv, J.V. (red.), Davidsen, J.G., Fremstad, E., Kjærstad, G., Koksvik, J.I., Rønning, L., Sjørnsen, A.D., Thingstad, P.G. & Øien, D.I. 2012. Nye Svean kraftverk i Nidelva, Sør-Trøndelag – Utredning av konsekvenser for naturmiljø og biologisk mangfold. NTNU Vitenskapsmuseet, Zoologisk Rapport 2012 -1: 128 s.

Arnekleiv, J.V., Sjørnsen, A.D., Koksvik, J.I., Fremstad, E., Kjærstad, G. & Reinertsen, H. 2013. Tiltaksretta ferskvannsbiologiske undersøkelser i Nidelva mellom Øvre og Nedre Leirfoss, Trondheim kommune. NTNU Vitenskapsmuseet naturhistorisk rapport 2013-6: 1-41.

Arnekleiv, J.V., Hesthagen, T., Sjørnsen, A.D., Sandlund, O.T., Rønning, L., Berger, H.M & Museth, J. 2017. Fiskebiologiske undersøkelser i Selbusjøen og Nea med sideelver i 2016. NTNU Vitenskapsmuseet naturhistorisk rapport 2017-2: 1-86.

Arnekleiv, J.V., Sjørnsen, A.D., Rønning, L., Davidsen, J.G. & Gjelland, K.Ø. 2015. Fiskebiologiske undersøkelser i Gjevilvatnet, Oppdal kommune, 2014. NTNU Vitenskapsmuseet naturhistorisk rapport 2015-6: 1-62.

Audzijonyté, A. & Väinölä, R. 2005. Diversity and distributions of circumpolar fresh- and brackish-water *Mysis* (Crustacea: Mysida): descriptions of *M. relicta* Lovén, 1862, *M. salemaai* n. sp., *M. segerstralei* n. sp. and *M. diluviana* n. sp., based on molecular and morphological characters. *Hydrobiologia* 544: 89-141. <https://link.springer.com/article/10.1007/s10750-004-8337-7>

- Beeton, A.M. & Bowers, J.A. 1982. Vertical migration of *Mysis relicta* Lovén. *Hydrobiologia* 93: 53-91.
- Brodtkorb, E. M., Arnekleiv, J. V. og Haug, A. 1996. Fiskebestandene i Gjevilvatnet i 1995: Status og utvikling. Vitenskapsmuseet Rapport Zoologisk Serie 1996-6: 1-25.
- Fürst, M. 1965. Experiments on the transplation of *Mysis relicta* Lovén into Swedish lakes. Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 46: 79-89.
- Fürst, M. 1970. Forsøk på bedring av regulerte innsjøers fiskeproduksjon. Kraft og miljø nr. 1: 35-43. Norges vassdrags- og elektrisitetsvesen (NVE).
- Fürst, M. 1981. Results of introductions of new fish food organisms into Swedish lakes. Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 59: 33-47.
- Fürst, M., Hammar, J., Hill, C., Boström, U. & Kindsten, B. 1984. Effekter av introduktion av *Mysis relicta* i reglerade sjöar i Sverige. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm 1-1984, 84 s.
- Garnås, E. & Gunnerød, T.B. 1983. Fiskeribiologiske undersøkelser i 1980-1982 i tre sjøer med utsatt *Mysis relicta* i Sør-Trøndelag. DVF-Reguleringsundersøkelsene Rapport nr. 12-1983.
- Garnås, E., Hesthagen, T. & Gunnerød, T.B. 1980. Fiskeribiologiske fra 1973 - 1979 i tre sjøer med utsatt *Mysis relicta* i Sør-Trøndelag. DVF-Reguleringsundersøkelsene Rapport nr. 11-1980.
- Gunnerød, T.B. 1977. Utsetting av *Mysis relicta* i Selbusjøen og Stugusjøen i Nea-vassdraget og i Gjevilvatnet (Driva) i Oppdal. DVF-Reguleringsundersøkelsene Rapport nr. 1-1977.
- Helland, I.P., Johnsen, S.I., Eloranta, A.P. 2019. Towards environmental design in hydropower reservoirs Developing a handbook for mitigation measures in regulated lakes. HydroCen Report 10. Norwegian Research Centre for Hydropower Technology, 59 p.
- Hesthagen, T., Saksgård, R. & Sandlund, O.T. 2015. Fiskebiologiske undersøkelser i Dalsvatnet, Ångårdsvatnet og Tovatna i Trollheimen, 2014. NINA Rapport 1172. Norsk institutt for naturforskning.
- Hill, C. 1988. Life cycle and spatial distribution of the amphipod *Pallasea quadrispinosa* in a lake in northern Sweden. *Holarctic Ecology* 11: 298-304.
- Hill, C., Fürst, M. & Hammar, J. 1990. Introduction of the amphipods *Pallasea quadrispinosa* and *Gammaracanthus lacustris* into lakes in northern Sweden. *Annales Zoologici Fennici* 27: 241-244.
- Hårsaker, K., Aspaas, A.M., Davidsen, J.G., Koksvik, J.I. & Reinertsen, H. 2020. Planktonundersøkelser I Jonsvatnet. Årsrapport 2019. NTNU Vitenskapsmuseet naturhistorisk notat 2020-4: 1-26.
- Kielland, Ø.N., Arnekleiv, J.V., Kjørstad, G., Hårsaker, K., Davidsen, A.G., Sjørusen, A.D. & Karlsen, C.E. 2020. Fiskebiologiske undersøkelser i Bangsjøene. NTNU Vitenskapsmuseet naturhistorisk rapport 2020-10: 1-37.
- Kjøsnes, A.J., Solem, Ø. & Aune, S. 2004. Fiskeribiologiske undersøkelser i Gjevilvatnet, Ångårdsvatnet og Dalsvatnet 2004. ABC Oppdragsmelding nr. 4: 1-52.
- Knudsen, R., Eloranta, A.P., Siwertsson, A., Paterson, R.A., Power, M. & Sandlund, O.T. 2019. Introduction of *Mysis relicta* (Mysida) reduces niche segregation between deep-water Arctic charr morphs. *Hydrobiologia* <https://doi.org/10.1007/s10750-019-3953-4>
- Knudsen, R., Amundsen, P.-A. & Klemetsen, A. 2010. Arctic charr in sympatry with burbot: ecological and evolutionary consequences. *Hydrobiologia* 650: 43-54.
- Koksvik, J.I., Reinertsen, H & Langeland, A. 1991. Change in plankton biomass and species composition in Lake Jonsvatn, Norway, following the establishment of *Mysis relicta*. American Fisheries Society Symposium 9: 115-125.
- Koksvik, J.I., Reinertsen, H. & Koksvik, J. 2009. Plankton development in Lake Jonsvatn, Norway, after introduction of *Mysis relicta*: a long term study. *Aquatic Biology* 5: 293-304.
- Koksvik, J. I. & Arnekleiv J. V. 1988. Zooplankton, *Mysis relicta* og fisk i Snåsavatnet 1984- 1987. K. norske Vidensk. Selsk. Mus. Rapport Zool. Ser. 1988-3: 1-50.
- Koksvik, J. I. & Arnekleiv, J.V. 1984. Fiskebestand og næringsforhold i Nidelva ovenfor lakseførende del. K. norske Vidensk. Selsk. Mus. Rapport Zool. Ser. 1984-2: 1-38.
- Koksvik, J. & Rønning, L. 2009. Prøvefiske i Vessingsjøen og Sellisjøen, Tydal kommune, i forbindelse med planer om etablering av Sellisjø pumpekraftverk. NTNU Vitenskapsmuseet Rapport Zoologisk Serie. 1: 1-32.
- Koksvik, J.I. & Reinertsen, H. 2012. Planktonundersøkelser i Jonsvatnet, Trondheim kommune, etter introduksjon av *Mysis relicta*. Oppsummering av resultater fra langtidsserien i perioden 1980 - 2011. NTNU Vitenskapsmuseet Rapp. Zool. Ser. 2012, 3: 1-38.
- Langeland, A., Brabrand, Å., Saltveit, S.J., Styrvold, J.-O. & Raddum, G. 1980. Fremdriftsrapport. Betydningen av utsettinger og bestandsreguleringer for fiskeavkastningen i regulerte innsjøer. K. norske Vidensk. Selsk. Mus. Rapport Zool. Ser. 1980-7: 1-47.

- Langeland, A., Koksvik, J.I. & Nydal, J. 1986. Reguleringer og utsetting av *Mysis relicta* i Selbusjøen – virkninger på zooplankton og fisk. K. norske Vidensk. Selsk. Mus. Rapport Zool. Ser. 1986-2.
- Langeland, A., L'Abée-Lund, J.H., Jonsson, B. & Jonsson, N. 1991. Resource partitioning and niche shift in Arctic charr *Salvelinus alpinus* and brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology* 60: 895-912.
- Langeland, A., L'Abée-Lund, J.H., Jonsson, B. 1995. Ørret- og røyseamfunn – habitatbruk og konkurranse. S. 35-43 i: R. Borgstrøm, B. Jonsson & J.H. L'Abée-Lund (red.) Ferskvannsfisk. Økologi, kultivering og utnytting. Norges forskningsråd, Oslo.
- Moen, V. & Langeland, A. 1989. Diurnal vertical and seasonal horizontal distribution patterns of *Mysis relicta* in a large Norwegian lake. *Journal of plankton research* 11: 729-745.
- Næsje, T.F., Jensen, A.J., Moen, V. & Saksgård, R. 1991. Habitat use by zooplankton, *Mysis relicta*, and Arctic char, in Lake Jonsvatn, Norway. *American Fisheries Society Symposium* 9: 75-87.
- Rikstad, A. 2016. Fremmede, skadelige arter i ferskvatn i Nord-Trøndelag. Fylkesmannen i Nord-Trøndelag Miljøvernavdelingen Rapport 6-2016.
- Sandlund, O.T., Heggberget, T.G., Saksgård, R. og Staldvik, F. 2015. Fiskebiologiske undersøkelser i Tunnsjøen og Tunnsjøflyan, 2014. NINA Rapport 1156. Norsk institutt for naturforskning.
- Sandlund, O.T., Heggberget, T.G., Pettersen, O., Saksgård, L., Sjørnsen, A. 2017. Fiskebiologiske undersøkelser i Vekteren, Nord-Trøndelag, 2016. NINA Kortrapport 58. Norsk institutt for naturforskning.
- Sandlund, O.T., Brabrand, Å., Davidsen, J.G., Gjelland, K.Ø., Heggberget, T.G., Knudsen, R., Pettersen, O., Saksgård, L., Sjørnsen, A.D. & Aass, P. 2017. Fiskebiologiske undersøkelser i Limingen, Nord-Trøndelag, 2016. NINA Rapport 1334. Norsk institutt for naturforskning.
- Sjørnsen, A.D., Davidsen, J.G., Rønning, L., Koksvik, J.I. & Arnekleiv, J.V. 2013. Fiskebiologiske undersøkelser i Stugusjøen 2012. NTNU Vitenskapsmuseet naturhistorisk rapport 2013-4: 1-28.
- Snekvik, E. 1972. Utsettinger av *Mysis relicta* og *Pallasea quadrispinosa* i et dypt skogsvatn i Trøndelag. Upublisert notat til DVF-Fiskeforskningen, 2. mai 1972.