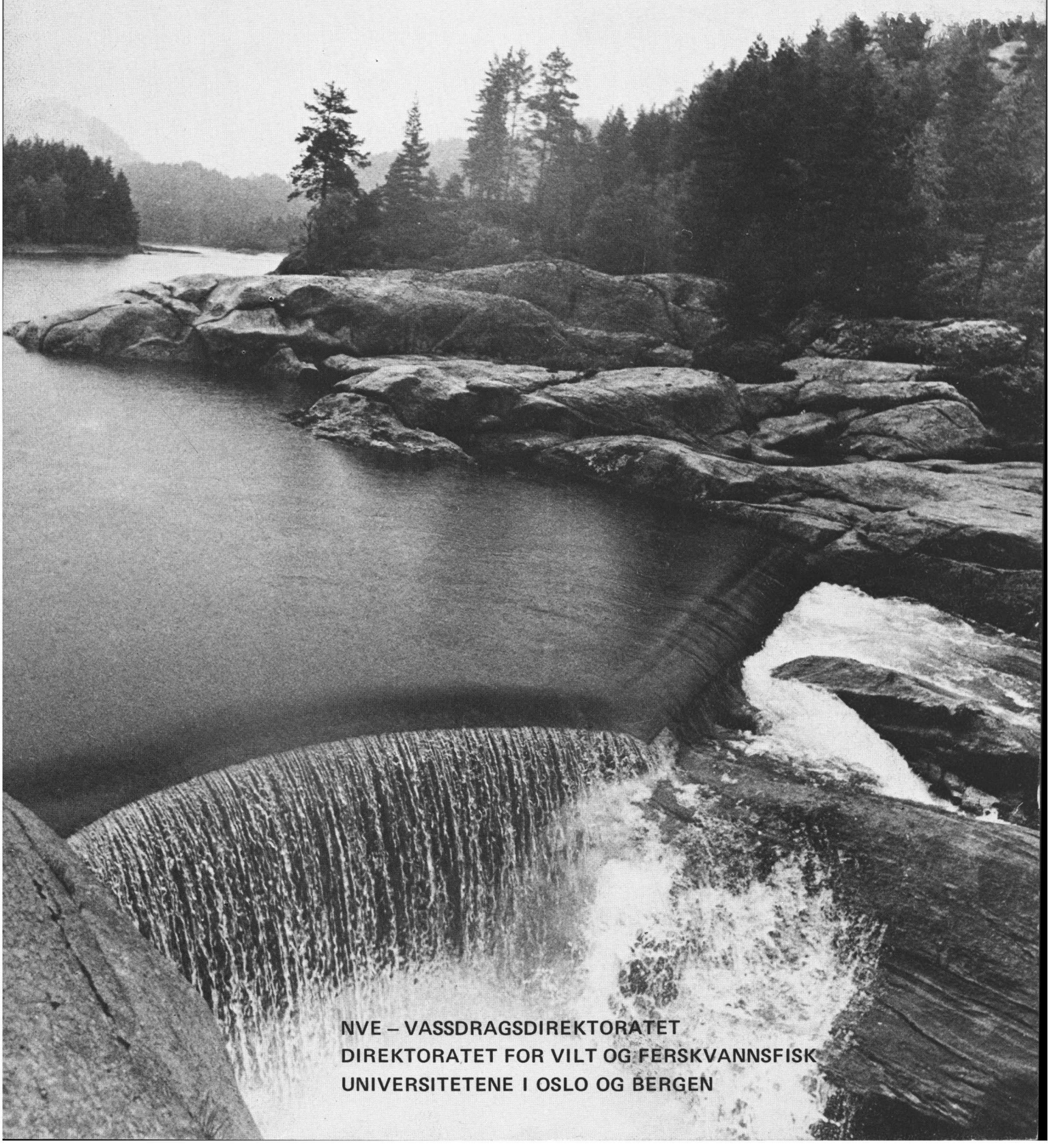
TERSKELPROSJEKTET 15

INFORMASJON NR.



NVE – VASSDRAGSDIREKTORATET
DIREKTORATET FOR VILT OG FERSKVANNSFISK
UNIVERSITETENE I OSLO OG BERGEN

Prosjektet, hvis fulle navn er "Undersøkelse av tersklenes innvirkning på biologiske forhold i regulerte vassdrag" ble startet i 1975. Terskelprosjektet er et samarbeidsprosjekt mellom Norges vassdrags- og elektrisitetsvesen - Vassdragsdirektoratet, Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk - DVF (Trondheim-Ås), Universitetet i Oslo og Universitetet i Bergen. Prosjektet finansieres med midler fra Konsesjonsavgiftsfondet og ved egeninnsats fra de deltagende institusjoner.

Målsettingen for Terskelprosjektet er:

- å klarlegge økologiske endringer som finner sted i rennende vann ved reguleringer og terskelbygging.

- på grunnlag av de observasjoner som gjøres å komme med synspunkter på hvorledes fremtidige tiltak bør være for å styre utviklingen i de regulerte vassdrag i en ønsket retning.

Den ansvarlige ledelse er lagt til Vassdragsdirektoratet ved Natur- og landskapsavdelingen med cand. real Pål Mellquist som prosjektleder.

I tillegg til prosjektlederen har Terskelprosjektet et faglig styringsutvalg som består av for tiden 8 personer fra følgende institusjoner/avdelinger:

Forsøksleder Tor B. Gunnerød Ph.D., DVF, Reguleringsundersøkelsene.

Vitenskapelig konsulent, Fil.dr. Per Aass, DVF, Fiskeforskningen.

Overingeniør Øystein Aars, NVE-Vassdragsdirektoratet
Hydrologisk avdeling.

Fagsjef Knut Ove Hillestad
NVE-Vassdragsdirektoratet, Natur- og landskapsavdelingen.

Amanuensis Roald Larsen, Zoologisk museum, Universitet i Bergen.

Dr.philos Petter Larsson, Zoologisk museum, Universitet i Bergen.

Amanuensis Reidar Borgstrøm, NLH, Institutt for naturforvaltning.

Dr.philos. Albert Lillehammer, Zoologisk museum, Universitet i Oslo.

Forskningsresultatene vil bli presentert i "Informasjon fra Terskelprosjektet" og/eller i nasjonale og internasjonale fagtidsskrifter. Data fra Terskelprosjektets rapporter kan publiseres videre under forutsetning av at kildene oppgis. Det gjøres oppmerksom på at mange av rapportene i denne serien vil være delrapporter og tildels av foreløpig karakter.

Forespørsler om Terskelprosjektet kan rettes til:

Terskelprosjektet v/prosjektleder P. Mellquist
NVE-Vassdragsdirektoratet, Middelthunsgt. 29, OSLO 3
Tlf.: (02) 46 98 00

H. Sperstad

K.O. Hillestad

TERSKLENES INNVIRKNING PÅ BIOLOGISKE FORHOLD
I REGULERTE VASSDRAG - (TERSKELPROSJEKTET)

BUNNDYRPRODUKSJON I EKSINGEDALSELVA VED EKSE ETTER REGULERING OG TERSKELBYGGING

Benthic animal production in the Eksingedalen River at Ekse after regulation and weir-building

Torleif Bækken, Arne Fjellheim, & Roald Larsen,
Avd. for Zoologisk Økologi, Zoologisk Museum,
Universitetet i Bergen

NVE-VASSDRAGSDIREKTORATET
1981

ISBN 82-554-0283-7

INNHOLDSFORTEGNELSE

	Side
FORORD	5
INNLEDNING	6
LOKALITETSBESKRIVELSE	6
METODIKK	7
RESULTATER	14
DISKUSJON	21
SAMMENDRAG	25
SUMMARY	26
LITTERATUR	27

FORORD

Bunndyrene har på mange måter en sentral plass i det økosystem som en elv utgjør. De er på en gang viktige nedbrytere og omdannere av organisk materiale, samtidig som de selv er viktige fødeobjekter for fisk. Viten om hvorledes bunndyrsamfunnene svarer på endringer som vannføringsreduksjoner og terskelbygging er vesentlig for forståelsen av hele systemet.

Resultatene av bunndyrundersøkelsene i Eksingedalen er av praktiske grunner gitt ut som to rapporter, den foreliggende og nr. 13.: "Bunndyrstudier i Eksingedalselven ved Ekse etter regulering og terskelbygging". Det henvises i denne sammenheng også til flere av de andre rapportene fra Terskelprosjektet hvor bunndyrundersøkelser inngår i varierende grad.

Arbeidet i Eksingedalen har vært ledet av amanuensis Roald Larsen og er i sin helhet finansiert over Terskelprosjektets budsjett. Rapporten er maskinskrevet av Lisbeth Bakken, NVE-Vassdragsdirektoratet.

P. Mellquist

INNLEDNING

Denne rapporten omhandler bunndyrproduksjonen i Eksingedalselva ved Ekse etter regulering og terskelbygging. Den bygger på data fra 1976, som var basisåret for Terskelprosjektets undersøkelser i Eksingedalen (Bækken & al. 1980a).

Måling av bunndyrproduksjon i rennende vann medfører betydelige metodiske vanskeligheter. De beste data får en ved å måle produksjonen til hver enkelt art. Dette er imidlertid svært tidkrevende. For å bøte på dette, framla Hynes & Coleman (1968) en metode for å måle produksjonen av et samlet samfunn. Denne er senere blitt revidert av Hamilton (1969). Hynes - Hamiltons metode har flere svakheter (Hynes & Coleman 1968, Fager 1969, Hamilton 1969, Waters & Crawford 1973, Benke & Waide 1977). Den er imidlertid den beste metoden som finnes i dag for å beregne produksjonen uten altfor store kostnader.

LOKALITETSBESKRIVELSE

Lokaliteten ved Ekse ligger i den subalpine regionen, ca 560 m o.h. (fig. 1). Den er tidligere beskrevet av Mellquist (1976). Terskelen på Ekse ble bygget i 1973 og danner et basseng med lengde 375 m (fig. 2). Terskelbassenget er dypt i den nedre enden og grunnere i den øvre, henholdsvis ca. 1,5 og 0,4 m ved lav vannføring (ca. 0,2 $m^3 s^{-1}$). Arealet av terskelbassenget varierer fra 5500 m^2 til 10600 m^2 ved vekslende vannstand.
Fig. 3 viser vannføringen fra oktober 1975 til juli 1978. Sommervannføringen i 1976 var uvanlig høy på grunn av tapping fra reguleringsmagasinet i forbindelse med reparasjonsarbeider. Vanntemperaturen (fig. 4) var tilnærmet konstant, $0^{\circ}C$, fra midten av november til slutten av april. I hele denne perioden var elva islagt. Om sommeren nådde vanntemperaturen et maksimum på $17^{\circ}C$ i august. For øvrige fysisk - kjemiske parametre henvises til Bækken & al. (1981b).

Bunnsubstratet i terskelbassenget varierer fra en blanding av sand og silt nederst i bassenget til sand og grus i den øvre enden. I elva utenom terskelbassenget er bunnsubstratet grovere. Det er lite høyere vegetasjon i elva. For beskrivelse av land- og vannvegetasjonen henvises til Fredriksen (1980). Terskelbassenget hadde en relativt stor bestand av ørret. (Salmo trutta L.). I august/september 1976 var bestanden av ørret eldre enn årsklasse 2 ca. 1200 individer (Andersen 1979).

METODIKK

Bunnprøver ble samlet inn 10 ganger i tidsrommet desember 1975 til november 1976. (3. des., 3. feb., 3. mars, 28. april, 7. juli, 3. aug., 7. sept., 6. okt., og 2. nov.). Prøvetakingen ble konsentrert til fem tverrsnitt over elven (transekter). Transekt 1 ligger nedenfor terskelen, transekt 2, 3 og 4 i selve terskelbassenget og transekt 5 ligger ovenfor (fig. 5). Bunnprøvene ble samlet inn med et sugeapparat (Larsen 1977a) og konservert på etanol. Fig. 6 viser bunnprøvetaking i terskelbassenget.

Materiale til vekt- og energibestemmelser ble samlet inn separat. Denne innsamlingen pågikk hovedsakelig i 1977. Vi regner imidlertid ikke med at dette har noen innflytelse på resultatene. Det ble brukt sugeapparatur i terskelbassenget og sparkemetoden i områdene utenfor. Dette materialet ble dypfryst i felt. For nærmere detaljer om bunnprøveinnsamlingen henvises til Bækken & al. (1981a).

Bunnprøvene ble sortert til grupper under binokular med 12X forstørrelse. Dyrene i hver gruppe ble målt separat og delt inn i mm-klasser. Det er foretatt korreksjoner for lengdedifferanser mellom frysekonservert og spritkonservert materiale i de tilfeller det var påkrevd.

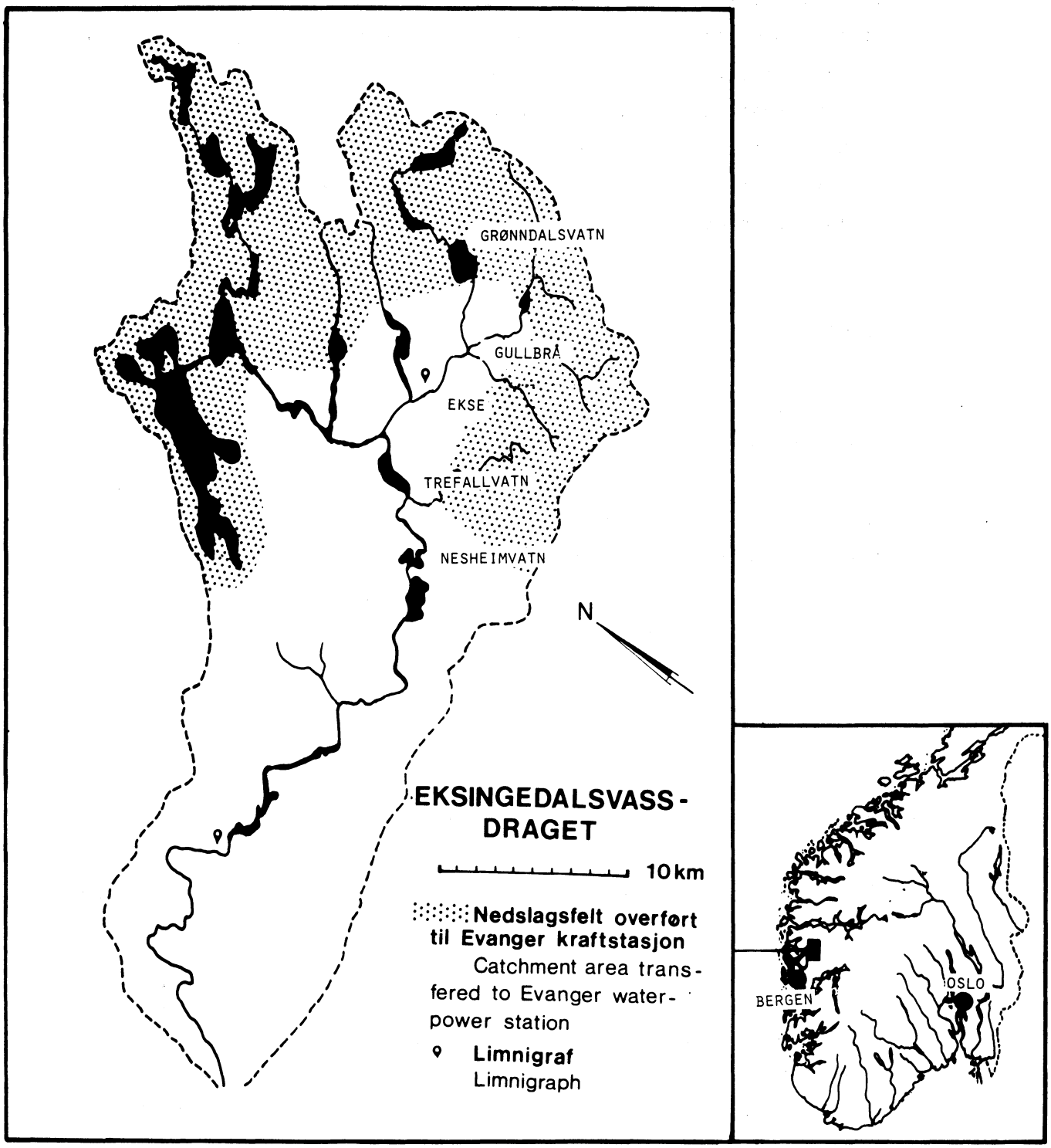


Fig. 1: Oversiktskart, Eksingedalen

Location map, Eksingedalen.

Fig. 2. Terskelbassenget ved Ekse. Terskelaksen er inntegnet. Til høyre på bildet sees feltstasjonen.

The weir basin at Ekse. The weir axis is indicated. The field station is situated to the right.

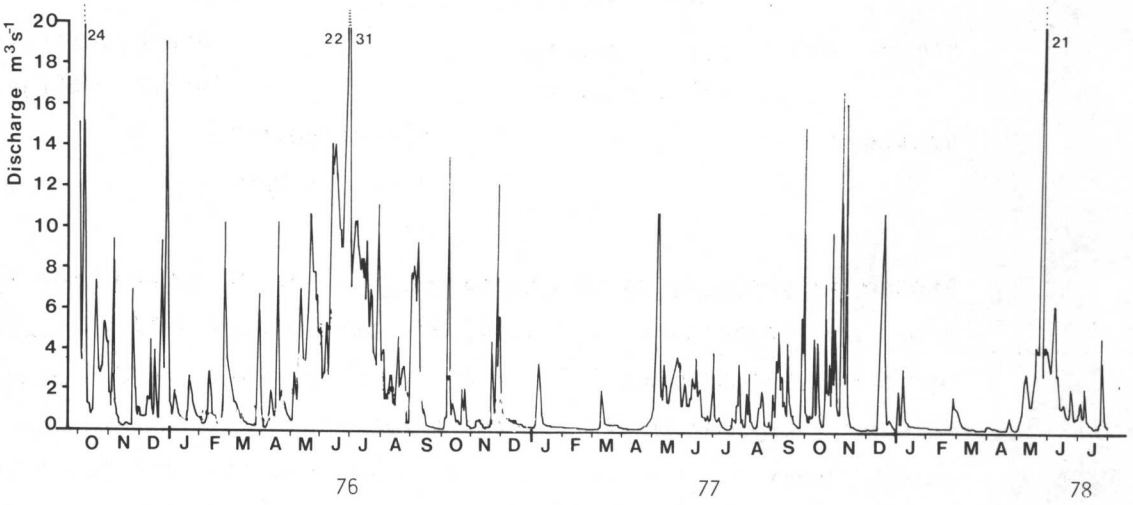


Fig. 3 Middelvannføring pr. døgn ved Ekse fra oktober 1975 til august 1978.

Mean water discharge (24 hour) at Ekse October 1975 - August 1978.

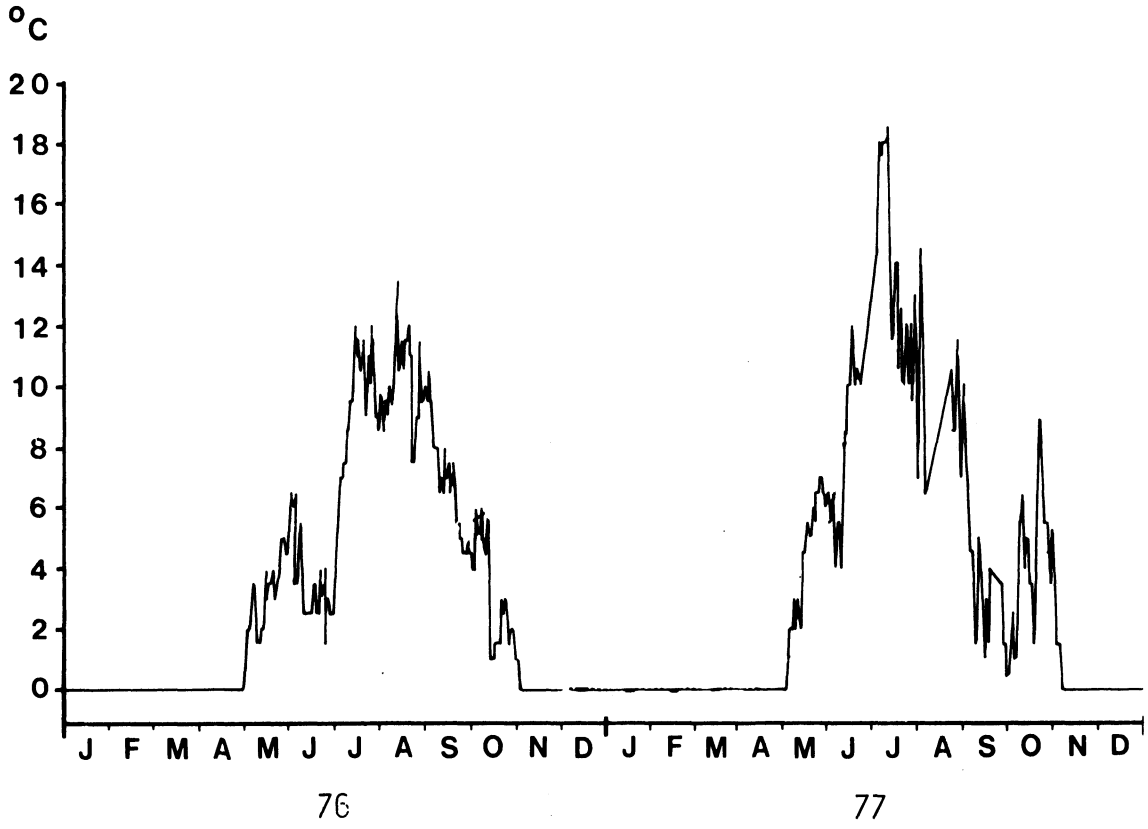


Fig. 4 Midlere vanntemperatur på Ekse. 10-dagers perioder fra januar 1976 til desember 1977.

Mean water temperature per 10-day period at Ekse from January 1976 to December 1977.

Til vekt- og energibestemmelser ble følgende arter og grupper behandlet separat:

Døgnfluer:	Baetis rhodani	Tovinger:	Fjærmygg
	Andre døgnfluer		Knott
Steinfluer:	Capnia pygmaea		Stankelbeinlarver
	Andre steinfluer		Andre tovinger
Vårfluer		Fåbørstemark	
		Andre grupper	

Artene Baetis rhodani og Capnia pygmaea var de dominerende artene innen hhv. døgnfluer og steinfluer (Bækken & al 1981a). B. rhodani hadde to generasjoner i året. På grunn av dette ble det valgt å måle produksjonen av disse artene separat. Dyr fra separate millimeterklasser ble frysetørret i et døgn. Deretter ble hver prøve veid på en Cahn 25 mikrovekt, homogenisert i morter og presset til en pellet. Etter frysetørring i ytterligere et døgn ble energiinnholdet i pelleten målt ved bruk av et Philipson mikrobombekalorimeter (Prus 1975). Vekten av fåbørstemarkene bygger på en regresjonsanalyse der forholdet mellom antall og vekt i 20 prøver fordelt over hele året ble bestemt.

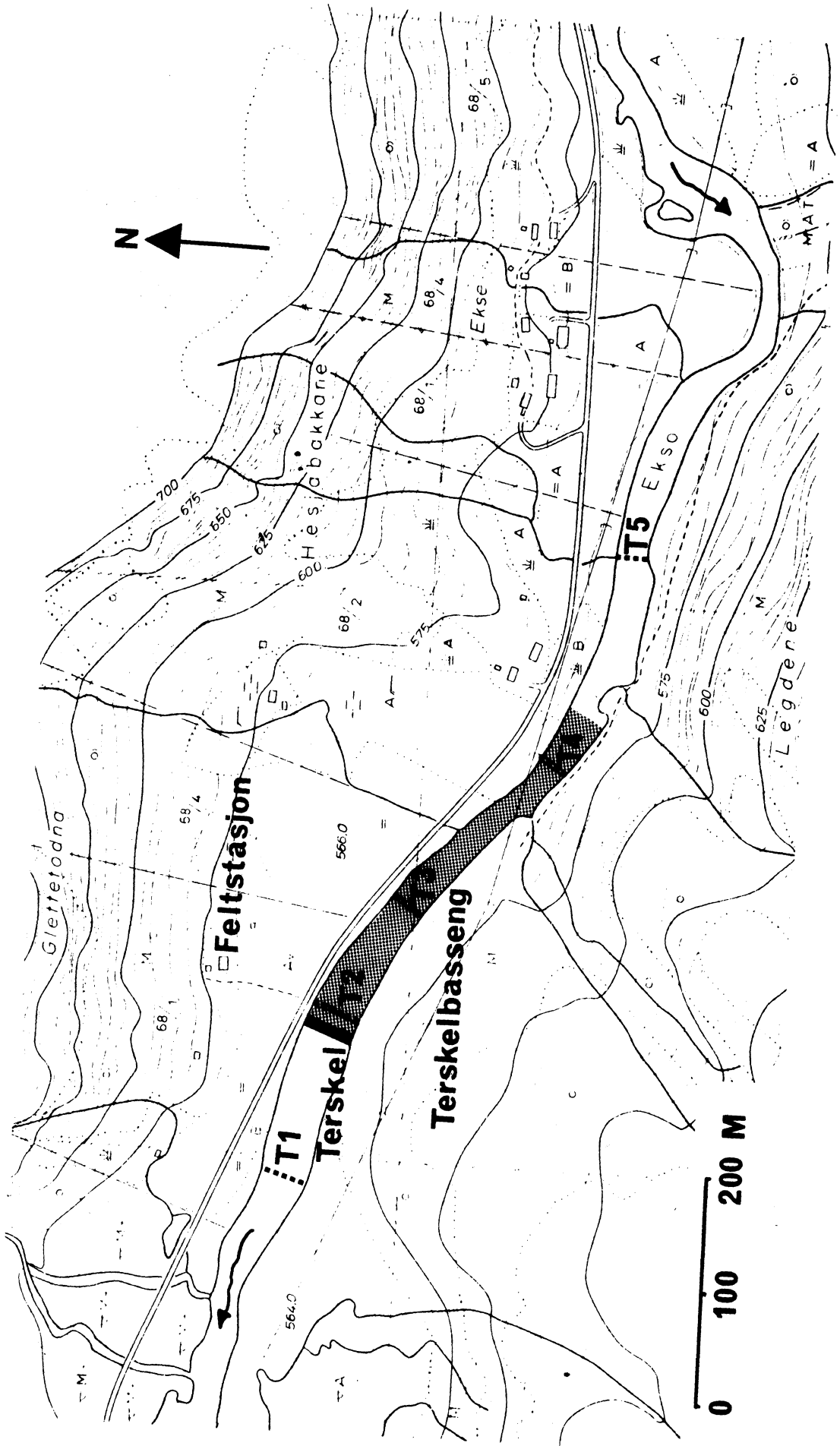


Fig. 5 Kart over undersøkelsesområdet ved Ekse. Terskelbassenget er skravert og undersøkelseslokalitetene er merket T1 - T5.

Map of the investigated area at Ekse. The sampling stations are marked T1 - T5. Shaded area: weir basin.

Fig. 6 Bunnprøvetaking i terskelbassenget ved Ekse om vinteren (Transekt 2). I bakgrunnen sees feltstasjonen.

Benthic sampling on the weir basin at Ekse in winter (transect 2). The field station can be seen in the background.

Produksjonen av artene Baetis rhodani og Capnia pygmaea ble beregnet etter følgende formel (Winberg & al. 1971):

$$P = \sum_{t=1}^{i} \left[(\bar{w}_t - \bar{w}_{t-1}) n_t + \left(\frac{\bar{w}_t - \bar{w}_{t-1}}{2} \right) (n_{t-1} - n_t) \right]$$

hvor P er produksjonen g pr. m^2 i tiden fra t-1 til t, t er prøvetakingsnummeret, i er antall prøvetakingsserier, w er middel tørrvekt og n er antall individer pr. m^2. Ved utregningen av produksjonen i energienheter ble middel tørrvekt i ovenstående formel erstattet med middel energiinnhold.

Den ovenfornevnte formel er egentlig en matematisk løsning av arealet under en kurve som beskriver sammenhengen mellom antall og middel vekt (Allens kurve). Dette arealet er tilnærmet lik produksjonen i det aktuelle tidsrom. Denne metoden kan bare brukes når

størrelse og sammensetning av de enkelte årsklasser er kjent. Derfor er den bare anvendbar på artsnivå. Metoden tar hensyn til predasjonen på det stedet prøvene ble tatt. Den forutsetter at innvandring skal være lik utvandring. Større innvandring enn utvandring vil forårsake for høyt produksjonstall. Ved det motsatte tilfellet vil produksjonstallet bli for lavt. For nærmere detaljer om metoden henvises til Winberg et al. (1971).

Produksjonen av fåbørstemarkene ble regnet ut etter vektdata fra Ekse og etter data fra forhold mellom produksjon og biomasse (P/B) (Zytkowicz 1976). Dette forholdet har i mange tilfeller vist seg å være relativt konstant for en og samme dyregruppe fra sted til sted og gir et mål for fornyelseshastigheten av levende vev. For fåbørstemarkene er det brukt en P/B-rate på 5. Dette ligger nær det Winberg & al. (1972) fant for to sjøer i Sovjetunionen (henholdsvis 5,3 og 5,4). En P/B-rate på 5 er også tidligere anvendt av andre forfattere (Mann & al. 1972, Zytkowicz 1976).
Produksjonen av de andre gruppene ble beregnet etter Hynes - Hamiltons metode (Hynes & Coleman 1968, Hamilton 1969). Vi har imidlertid modifisert metoden endel. Mens den opprinnelige metoden måler produksjonen av alle dyregruppene under ett, har vi valgt å dele bunndyrmaterialet inn i grupper og måle produksjonen av disse gruppene separat. Hynes - Hamiltons metode forutsetter at alle dyrene, i prinsippet, er formet som sylindre med diameter 1/5 av lengden. Videre forutsetter den at dyrene har en egenvekt på 1,05. Ut fra dette beregnes produksjonen i våtvekt. Vi har i stedet målt energiinnholdet og tørrvekten av de forskjellige millimeterklassene innen hver gruppe og brukt disse data i metoden. Tilsammen 20458 individer fordelt på 338 prøver ble målt, veiet og bestemt energiinnholdet av. Krepsdyrene ble utelatt, da de hovedsakelig var produsert i reguleringsmagasinet og tilført elva under en unormal flomsituasjon (Bækken & al. 198la).

RESULTATER

Tørrvekt og energiinnhold

Fig. 7 viser tørrvektinnholdet av forskjellige størrelsesgrupper hos noen arter og grupper. I tillegg er den tørrvekten som ville framkommet dersom Hynes - Hamiltons metode skulle vært anvendt på det totale materialet inntegnet. I arbeidene til Hynes & Coleman (1968) og Hamilton (1969) ble produksjonen beregnet i våtvektenheter. For å kunne sammenligne våtvekten med de tørrvektene som er målt på dyrene fra Ekse har vi regnet om våtvekten ved to forskjellige tilfeller: a). tørrvekten er 10% av våtvekten og b). tørrvekten er 5% av våtvekten. I begge tilfeller ligger Hynes - Hamiltons beregninger høyere enn våre målinger.

Tovingelarvene hadde lavest vekt, fulgt av steinfluen Capnia pygmea og en samlegruppe bestående av andre steinfluer og vårfluer. Døgnfluen Baetis rhodani hadde den høyeste tørrvekten i forhold til lengden.

Fig. 8 viser forholdet mellom antall og tørrvekt i 20 prøver av fåbørstemark i prøveperioden. Sammenhengen mellom antall og vekt er god, og ligningen: vekt = $\frac{\text{Antall} - 7.23}{6.21}$ ble brukt til å beregne vekten av fåbørstemark i resten av prøvene.

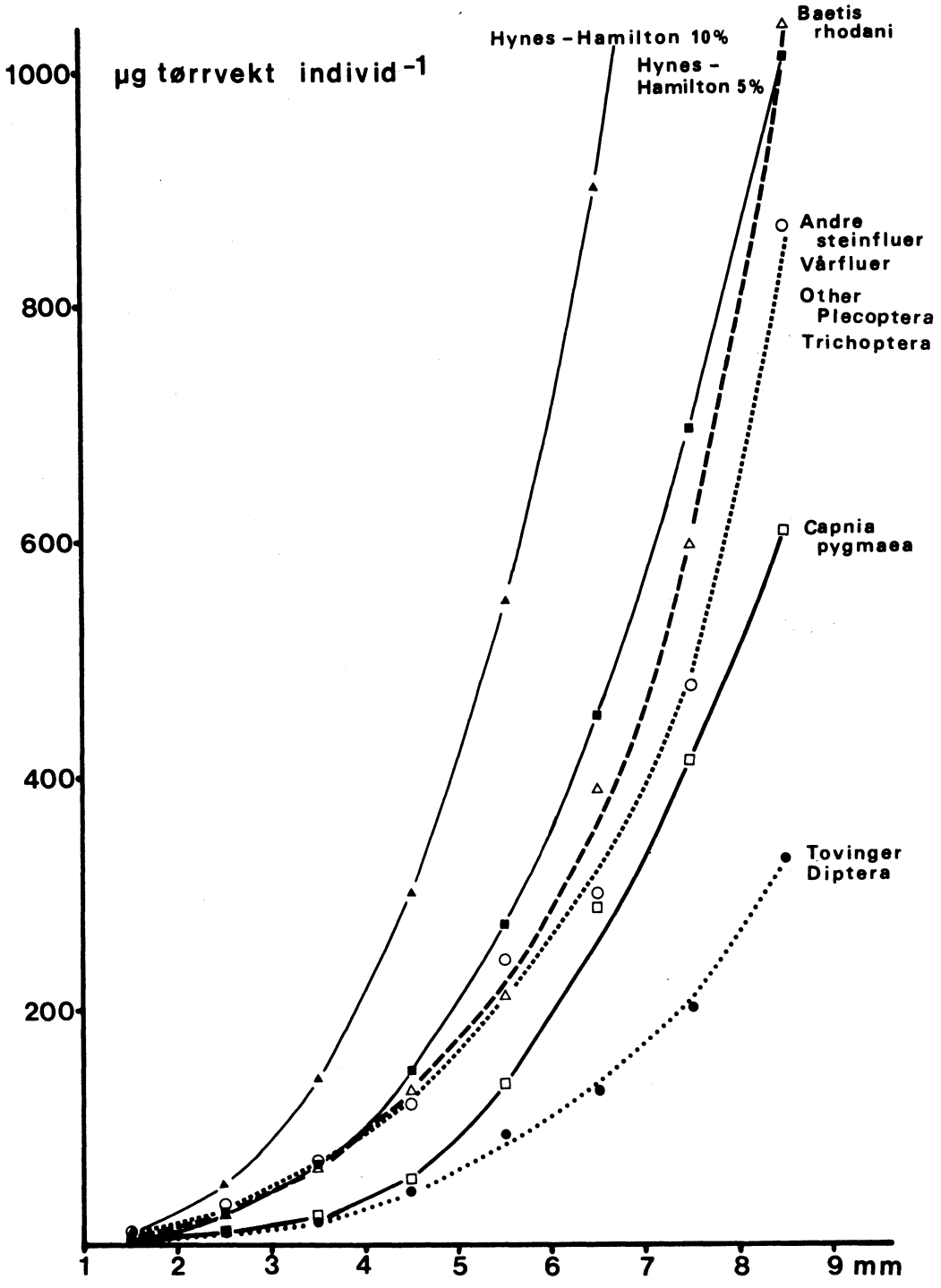


Fig. 7 Forholdet mellom tørrvekt og kroppslengde hos Baetis rhodani, Capnia pygmaea, andre steinfluer og vårfluer og tovingelarver fra bunndyrprøver ved Ekse. Hypotetiske tørrvekter fra metoden til Hynes & Coleman (1968) og Hamilton (1969) er plottet inn for to tilfeller: 5 og 10 % tørrvektinnhold av våtvekten.

The relations between dry weight and body length of baetis rhodani, Capnia pygmaea other Plecoptera and Trichoptera and Diptera larvae from benthic samples at Ekse. Hypothetical dry weights according to the method by Hynes & Coleman (1968) and Hamilton (1969) are plotted for two values: 5 and 10 % dry weight of the wet weight.

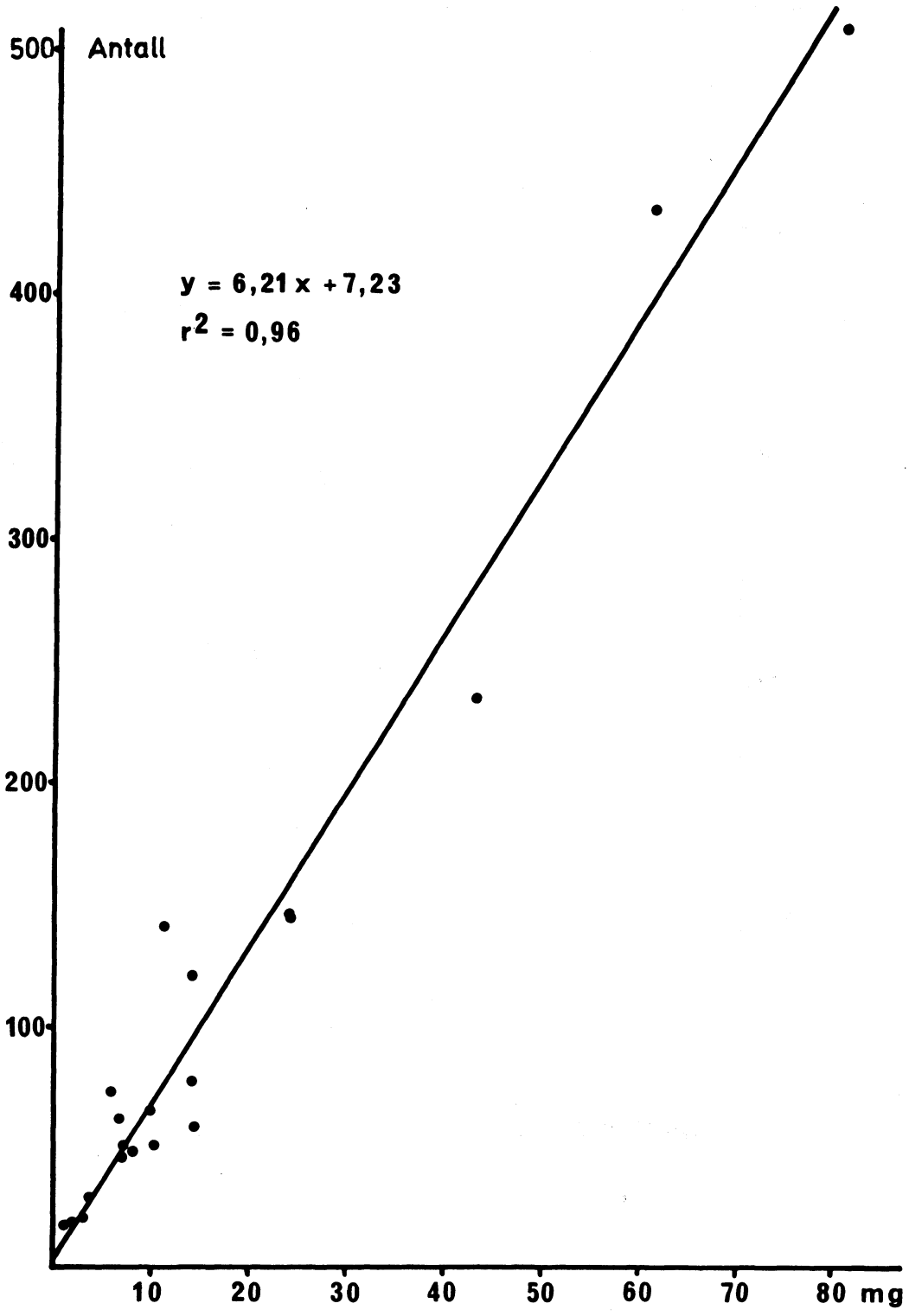


Fig. 8 Forholdet mellom antall og tørrvekt av fåbørstemark fra 20 bunndyrprøver ved Ekse.

The relation between numbers and dry weight of Oligochaeta from 20 benthic samples at Ekse.

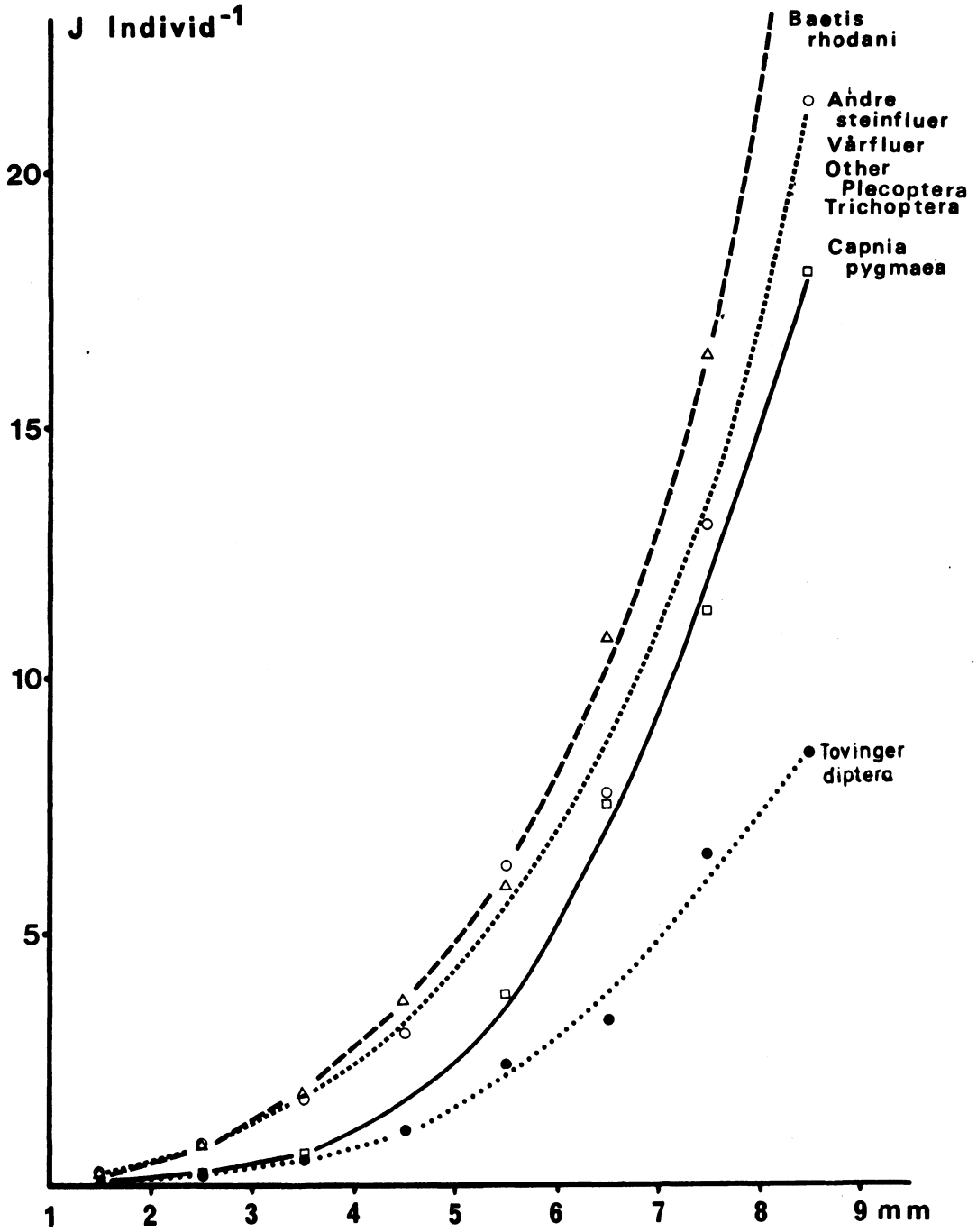


Fig. 9. Forholdet mellom energiinnhold og kroppslengde hos Baetis rhodani, Capnia pygmaea, andre steinfluer og vårfluer og tovingelarver fra bunndyrprøver ved Ekse.

The relation between energy content and body length of Baetis rhodani, Capnia pygmaea, other Plecoptera and Trichoptera and Diptera larvae from benthic samples at Ekse.

Energiinnholdet i individer fra forskjellige størrelsesgrupper av Baetis rhodani, tovinger, Capnia pygmaea og andre steinfluer og vårfluer er vist i fig. 9. Energiinnholdet varierte omtrent som tørrvektene. Baetis rhodani hadde høyest vekt fulgt av gruppene andre steinfluer og vårfluer, Capnia pygmaea og tovingelarver.

Produksjon

Tabell 1 viser nettoproduksjonen på de 5 transektene i energienheter. Fåbørstemarkene hadde høyest produksjon, mellom 40 og 45 kJ m^{-2} $år^{-1}$ på T1, T3 og T5. Produksjonen på T2 og T4 var noe lavere, ca. 25 kJ m^{-2} $år^{-1}$. Fjærmyggene var, produksjonsmessig, den viktigste insektgruppen i området. T5 hadde den høyeste fjærmyggproduksjonen (16,7 kJ m^{-2} $år^{-1}$), men det var liten forskjell mellom terskelbassenget og områdene i elva utenfor. Baetis rhodani, Capnia pygmaea, andre steinfluer og knott hadde markert lavere produksjon i terskelbassenget. Spesielt var forskjellene store hos B. rhodani, som hadde en produksjon på 16,0 kJ m^{-2} $år^{-1}$ på T5, mens den høyeste produksjonen i terskelbassenget var 4,3 kJ m^{-2} $år^{-1}$. Produksjonen av Capnia pygmaea lå mellom 49% og 24% av den totale steinflueproduksjonen, og var høyest på T1 og T5 (henholdsvis 2,2 og 2,0 kJ m^{-2} $år^{-1}$). Selv om vårflue- og stankelbeinlarvene hadde høyest produksjon i områdene utenfor terskelbassenget, var den betydelig også i terskelbassenget. Av insektlarvene hadde fjærmygg, døgnfluer og steinfluer høyere gjennomsnittsproduksjon i området enn vårfluene.

Samlet produksjon var lavest i terskelbassenget, henholdsvis 44,9 61,3 og 48,6 kJ m^{-2} $år^{-1}$ på T2, T3 og T4. På T1 og T5 var produksjonen 78,1 og 90,1 kJ m^{-2} $år^{-1}$.

Produksjonen uttrykt i vektenheter (tabell 2) viser noenlunde den samme innbyrdes variasjon som produksjonen uttrykt i energienheter. Den høyeste produksjonen hadde fåbørstemarkene (2,2 g tørrvekt m^{-2} $år^{-1}$ på T1, T3 og T5). Fjærmyggproduksjonen lå rundt 0,5 g tørrvekt pr. m^{-2} på alle transektene. Samlet bunndyrproduksjon var høyest utenfor terskelbassenget, 3,5 og 3,8 g tørrvekt m^{-2} $år^{-1}$ på T1 og T5. I terskelbassenget varierte bunndyrproduksjonen mellom 2,0 og 2,8 g tørrvekt m^{-2} $år^{-1}$.

Tabell 1. Bunndyrproduksjon (J m^{-2} $år^{-1}$) på Ekse basert på bunnprøver fra perioden 3. des. 1975 - 2. nov. 1976.

Benthic animal production (J m^{-2} yr^{-1}) at Ekse *based on bottom samples from 3 Dec. 1975 to 2 Nov. 1976.*

Gruppe	Transekt					Metode
	1	2	3	4	5	
Baetis rhodani	9 557	356	1 645	4 307	16 046	Winberg et al. 1971
Andre døgnfluer *Other Ephemeroptera*	127	2	348	2	4	Hynes & Coleman 1968 Hamilton 1969
Capnia pygmaea	2 193	182	402	618	1 955	Winberg et al. 1971
Andre steinfluer *Other Plecoptera*	2 263	321	1 254	1 251	2 649	Hynes & Coleman 1968 Hamilton 1969
Vårfluer *Trichoptera*	2 728	1 793	1 095	2 096	4 272	"
Knott *Simuliidae*	240	0,2	37	38	252	"
Fjærmygg *Chironomidae*	12 667	13 371	11 861	12 615	16 665	"
Stankelbeinlarver *Tipulidae*	2 369	1 188	196	1 962	2 416	"
Andre tovinger *Other Diptera*	277	676	363	367	1 164	"
Fåbørstemark *Oligochaeta*	44 546	26 442	43 750	24 987	43 628	P/B=5 (Mann & al. 1972, Zytkowicz 1976)
Andre grupper *Other groups*	1 138	564	374	405	1 032	Hynes & Coleman 1968 Hamilton 1969
Sum	78 105	44 895	61 325	48 558	90 083	

Tabell 2. Bunndyrproduksjon (mg tørrvekt m^{-2} $år^{-1}$) på Ekse basert på bunnprøver fra perioden 3. des. 1975 - 2. nov. 1976.

Benthic animal production (mg dry weight m^{-2} yr^{-1}) at Ekse *based on bottom samples from 3 Dec. 1975 to 2 Nov. 1976.*

Gruppe	Transekt					Metode
	1	2	3	4	5	
Baetis rhodani	346,7	12,8	59,4	159,2	564,7	Winberg et al. 1971
Andre døgnfluer *Other Ephemeroptera*	4,7	0,1	13,6	0,1	0,1	Hynes & Coleman 1968 Hamilton 1969
Capnia pygmaea	77,5	7,1	14,1	22,2	72,1	Winberg et al. 1971
Andre steinfluer *Other Plecoptera*	89,3	12,6	45,9	45,8	102,5	Hynes & Coleman 1968 Hamilton 1969
Vårfluer *Trichoptera*	105,0	64,3	40,0	79,0	153,8	"
Knott *Simuliidae*	10,1	0,01	1,3	1,4	9,1	"
Fjærmygg *Chironomidae*	491,5	502,1	472,9	507,8	584,5	"
Stankelbeinlarver *Tipulidae*	100,3	55,8	8,6	98,7	111,6	"
Andre tovinger *Other Diptera*	12,1	30,2	14,3	13,3	43,0	"
Fåbørstemark *Oligochaeta*	2 196,6	1 303,8	2 157,3	1 232,1	2 151,3	P/B=5 (Mann & al. 1972, Zytkowicz 1976)
Andre grupper *Other groups*	48,8	24,4	16,5	16,5	44,8	Hynes & Coleman 1968 Hamilton 1969
Sum	3 482,6	2 013,2	2 843,9	2 176,1	3 837,5	

Bunndyrproduksjonen i terskelbassenget var totalt 24,9 kg tørrvekt pr. år eller 547 x 10^3 kJ pr. år.

Forholdet mellom produksjon og biomasse (P/B)

Tabell 3 viser forholdet mellom produksjon og gjennomsnitts biomasse for hele året for noen bunndyrgrupper ved Ekse. Grupper som forekommer sparsomt i antall eller vekt er ikke tatt med. Baetis rhodani hadde de høyeste P/B-rater (mellom 7,9 og 8,5). Av steinfluene hadde Capnia pygmaea lavere P/B enn de øvrige steinfluene totalt sett. Vårfluelarvene hadde P/B-rater varierende fra 3,3 til 5,0, fjærmyggene fra 4,2 til 4,9 og stankelbeinlarvene fra 3,3 til 4,6.

Tabell 3. Forholdet mellom produksjon og biomasse (P/B) for noen bunndyrgrupper ved Ekse.
P/B ratios of some benthic animal groups at Ekse.

Gruppe	Transekt				
	1	2	3	4	5
Baetis rhodani	7,9		8,5	8,1	8,5
Capnia pygmaea	4,6			3,8	6,0
Andre steinfluer *Other Plecoptera*	5,3		7,8	5,6	5,0
Vårfluer *Trichoptera*	3,4			5,0	3,3
Fjærmygg *Chironomidae*	4,6	4,3	4,2	4,9	4,9
Stankelbeinlarver *Tipulidae*	4,0			4,6	3,3

DISKUSJON

Hynes - Hamiltons metode har tidligere vært anvendt og diskutert av flere forfattere. Både Waters & Crawford (1973) og Neveu (1977) har testet den på enkeltarter og konkluderer med at den, sammenlignet med andre metoder for produksjonsberegninger, er fullt anvendelig. De har imidlertid ikke testet metoden på det som var Hynes og Hamiltons egentlige intensjoner, usortert materiale av bunndyr delt opp i lengdeklasser.

En rekke betingelser må være oppfylt for at Hynes - Hamiltons metode skal gi sikre produksjonsestimater (Hamilton 1969):

1). Alle artene må være ettårige.
2). Alle dyrene må kunne nå maksimumslengde.
3). Alle dyrene må bruke like lang tid til å vokse gjennom hver lengdeklasse.
4). Populasjonene må være like store fra år til år.
5). Innsamlingsmetodikken må være kvantitativ og prøvetakingen jevnt fordelt i tid.

Av disse punktene kan pkt. 2-4 i følge Hamilton varieres ganske mye uten å ha alvorlige innvirkninger på produksjonsestimatet. Imidlertid påpeker både Waters & Crawford (1973) og Fisher & Likens (1973) at dersom en antar at alle dyrene kan nå maksimal lengde i lengde/-frekvensdiagrammet (pkt. 2) vil produksjonsestimatene kunne bli for høye. Dette ble bekreftet under behandlingen av materialet fra Ekse. Vi har derfor brukt 2 metoder for å redusere denne feilkilden: a). Vi har splittet materialet opp i flere enheter og b). Vi har i de tilfeller det forekom noen få større dyr i et ellers jevnt materiale ikke latt disse størrelsesklassene influere på de øvrige dyrene i fordelingen.

Døgnfluen Baetis rhodani var en viktig art i området, både produksjonsmessig og som næring for fisken (Bækken & al. in prep.). Da den har to generasjoner i året, ble produksjonen for hver generasjon målt separat med Winberg & al.'s metode (1971). Baetis rhodani har et forhold mellom produksjon og gjennomsnitts biomasse som ligger mellom 7,9 og 8,5. Dette forholdet er høyt og skyldes den hurtige omsetningen av levende vev en har hos arter med flere generasjoner i året.

Av steinfluene er Capnia pygmaea behandlet separat. Arten har en ettårig livssyklus (Bækken & al 1981) og var den viktigste av steinflueartene (40,9% av den totale steinflueproduksjonen). De fleste steinflueartene i området har en ettårig livssyklus. Det samme var tilfellet for de fleste fjærmyggartene (Sæther pers. medd.). Selv om steinfluene hadde en markert høyere produksjon i elva utenfor terskelbassenget, var det en del arter som foretrakk terskelbassenget (Bækken & al. 1981a). Det samme gjaldt vårflueartene der Potamophylax cingulatus og Halesus radiatus foretrakk terskelbassenget, mens Rhyacophila nubila bare ble funnet i områdene utenfor, der det var større strømhastigheter.

De største bunndyrene i området ble funnet innen gruppene vårfluelarver og stankelbeinlarver. Som tidligere nevnt kan Hynes - Hamiltons metode overvurderer produksjonen dersom det kommer inn grupper med få og store individer. Disse gruppene ble imidlertid behandlet separat og vil ikke få innflytelse på det øvrige materialet.

Fåbørstemarkene var den viktigste dyregruppen på alle transektene både biomasse- og produksjonsmessig. Produksjonsoverslaget er noe usikkert, da P/B - data fra litteraturen er brukt. Imidlertid viser flere arbeider en P/B-rate på rundt 5 (Mann & al. 1972, Winberg & al. 1972), selv om Mason (1977) fant at den kunne variere fra 2,0 til 11,8 for en og samme art.

Det er tidligere ikke gjort tilsvarende produksjonsmålinger i norske elver, men grove sammenligninger kan gjøres ved å sammenligne gjennomsnitts biomasse gjennom året. I Aurlandselven (Larsen 1968) var biomassen lavere enn ved Ekse, mens Lærdalselven (Raddum 1974) hadde en gjennomsnittsbiomasse omtrent som Eksingedalselva ved Ekse. Forskjellene mellom de enkelte lokalitetene i Lærdalselven var ikke særlig stor, men det var likevel en økning av biomassen fra høyfjell til lavland. Dette mønsteret var ytterligere forsterket i Strondavassdraget (Steine & al. 1972). Her var biomassen i de høyeste lokalitetene omtrent som ved Ekse, mens vassdraget var langt mer produktivt i de nedre deler. I Oselven, som er en lavlandselv, var produksjonen av én enkelt vårflueart ca. 1/3 av den totale bunndyrproduksjonen ved Ekse (Fjellheim 1976). I Oselven var mengden av oppsamlet organisk materiale på elvebunnen høy. Det

organiske materialet øker som regel i kvantitet og kvalitet fra høyfjell til lavland, og er av stor næringsmessig betydning for bunndyrene. Både Brittain (1974) og Lillehammer (1975) fant at artsantallet av insekter økte med mengden av tilført organisk materiale på elvebunnen. De bunndyrene som lever av dødt organisk materiale bidrar til nedbrytningsprosessene av dette materialet. Det er tidligere påvist at grovt organisk materiale blir oppdelt i finere partikler i terskelbassenget (Bækken & al. 1979). Det var lite oppsamlet organisk materiale i elva utenfor terskelbassenget, mens det var oppsamlet relativt store mengder i terskelbassengets dypere deler. De fleste bunndyrene kan bare nyttegjøre seg det øverste lag av dette materialet, da det i de dypere deler er så lite oksygen at bare et fåtall spesielt tilpassede arter kan leve der. Terskelbassenget hadde størst nettotilførsel av grovdelt organisk materiale som driv i de frie vannmasser i perioden april - oktober (Bækken & al. 1979), altså i den perioden bunndyrene var i størst vekst (Bækken & al. 1981a). Den største nettotilførselen av grovdelt organisk materiale som overflatedriv skjedde i perioden august - november. Dette materialet er i liten grad utsatt for mikrobiell nedbrytning og er derfor av liten næringsmessig betydning for bunndyrene (Anderson & MacFayden 1976).

I Øvre Heimdalsvatn var den totale bunndyrproduksjonen 51,6 kJ m^{-2} $år^{-1}$ eller 2,51 g tørrvekt m^{-2} $år^{-1}$ (Larsson & al. 1978). Disse tall ligger nær bunndyrproduksjonen i terskelbassenget på Ekse, som var henholdsvis 44,9, 61,3 og 48,6 kJ m^{-2} $år^{-1}$ og 2,0, 2,8 og 2,2 g tørrvekt m^{-2} $år^{-1}$ for de tre transektene.

Den totale bunndyrproduksjonen var lavest i terskelbassenget og må, som den lave bunndyrbiomassen, tilskrives de endrete fysiske forholdene byggingen av terskelbassenget har forårsaket (Bækken & al. 1981a). Lavere strømhastigheter gir en ustabil, relativt ensartet bunn som vil favorisere gravende former som fåbørstemark og en del fjærmyggarter.

Ørretpopulasjonen i området har øket kraftig fra tiden før regulering og terskelbygging, og terskelbassenget virker i dag som en refuge for ørreten (Larsen 1977b, Andersen 1979, Bækken et al. in prep.).

Ørreten utnytter i liten grad gravende dyrearter som næring. For eksempel ble fåbørstemark, som hadde den høyeste produksjonen, i svært liten grad spist av ørret (Bækken et al. in prep.). Dette stemmer godt overens med andre arbeider (Lien 1978, Langeland & Haukebø 1979). Derimot utøver den et stort predasjonstrykk på dyr som lever på overflaten av bunnen og på dyr som forekommer hyppig i drivet (Bækken et al. 1981c). Dette medfører hindret kolonisering og lavere biomasse av bunndyr i terskelbassenget. Det kan også medføre at produksjonen blir lavere.

Nettotilførelsen av bunndyr til terskelbassenget i 1976 var 2196 x 10^3 kJ (Bækken et al. 1979). Dette var ca fire ganger så mye som terskelbssengets egenproduksjon i samme tidsrom.

SAMMENDRAG

I forbindelse med Terskelprosjektet's undersøkelser i Eksingedalen er det gjort målinger av bunndyrproduksjonen på 3 transekter i terskelbassenget og 2 transekter i elva utenfor.

Bunndyrmaterialet ble delt inn i grupper og behandlet med ulike metoder. Produksjonen hos døgnfluen Baetis rhodani og steinfluen Capnia pygmaea ble målt etter Winberg & al. (1971), fåbørstemarkene etter P/B-rater fra litteraturen og resten av dyrene ble delt inn i grupper og produksjonen ble målt etter metoden til Hynes & Coleman (1968) og Hamilton (1969).

Forholdet mellom tørrvekt og lengde varierte for ulike grupper. Det var høyest hos Baetis rhodani og lavest hos tovingelarvene. Det samme var tilfelle for forholdet mellom energiinnhold og lengde.

Produksjonen var høyest på strykstrekningene ovenfor og nedenfor terskelbassenget, henholdsvis 3,8 og 3,4 mg tørrvekt m^{-2} $år^{-1}$ eller 90,1 og 78,1 kJ m^{-2} $år^{-1}$. I terskelbassenget var den henholdsvis 2,0, 2,8 og 2,2 mg tørrvekt m^{-2} $år^{-1}$ eller 44,9, 61,3 og 48,6 kJ m^{-2} $år^{-1}$.

Fåbørstemarkene var, produksjonsmessig, den viktigste bunndyrgruppen og utgjorde ca. 50% av den totale bunndyrproduksjonen i området. Fjærmygglarvene var den viktigste insektgruppen, og hadde høy produksjon også i terskelbassenget. Døgnfluer og steinfluer hadde betydelig høyere produksjon på elvestrekningene utenfor terskelbassenget.

De høyeste P/B-rater (7,9 - 8,5) ble funnet hos døgnfluen Baetis rhodani, som har 2 generasjoner i året.

Årsaken til at bunndyrproduksjonen i terskelbassenget er lav sammenlignet med områdene i elva utenfor er endrete fysiske forhold forårsaket av lavere strømhastigheter: Endrete fysiologiske betingelser, mer homogent og mer ustabilt substrat.

Forfatternes adresse: Zoologisk Museum,
Musépl. 3
5014 BERGEN UNIVERSITET

SUMMARY

As part of the Weir project's (Terskelprosjektet) investigations in the river Eksingedalselva, measurements of benthos production have been carried out at 3 transects in the weir basin at Ekse and 2 transects outside the weir basin.

The material collected was divided into groups which were analysed by different methods. Production of the Ephemeropteran Baetis rhodani and the Plecopteran Capnia hygmaea was measured by the method of Winberg et al (1971), while for Oligochaeta production/biomass (P/B) ratios from the literature were used. The rest of the benthos was divided into groups and production for each was calculated using the method developed by Hynes and Coleman (1968) and Hamilton (1969).

The ratio between dry weight and length varied from group to group, being highest for Baetis rhodani and lowest for Diptera larvae. Thw same was true for the ratio between energy content and length.

Production was highest in the rapids upstream and downstream of the weir basin, 3.8 and 3.4 mg dry weight m^{-2} $year^{-1}$ *or 90.1 and 78.1 kJ* m^{-2} $year^{-1}$ *respectively. In the weir basin the values for the transects were 2.0, 2.8 and 2.2 mg dry weight* m^{-2} $year^{-1}$ *or 44.9, 61.3 and 48.6 kJ* m^{-2} $year^{-1}$.

The most important group was Oligochaeta, which accounted for approximately 50 % of the total zoobenthos production in the area. The most important insect group, Chironomidae, had a high production rate within the weir basin too. For Ephemeroptera, Plecoptera and Simuliiade, production rates were considerably higher outside the weir basin.

The highest P/B ratios (7.9-8.5) were found for Baetis rhodani, which has 2 generations a year.

Benthos production is lower in the weir basin than in the river outside it because of changes due to the lowered current speed: altered physiological conditons, and a more homogeneous and less stable substrate.

Authors address: *Zoologisk Museum*
Musé plass 3
5014 Bergen Universitet
NORWAY

LITTERATUR

Andersen, T.F. 1979: Populasjonstetthet og mortalitet hos ørret (Salmo trutta L.) i øvre del av Eksingedalselva etter reguleringen. - Hovedfagsoppgave i zoologisk økologi, Universitetet i Bergen.

Anderson, J.M. & MacFayden, A. 1976: The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes. - Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Benke, A.C. & Waide, J.B. 1977: In defence of average cohorts. - Freshwater Biology 7: 61 - 63.

Brittain, J.E. 1974: Studies on the lentic Ephemeroptera and Plecoptera of southern Norway. - Norw. J. Entomol. 21: 135 - 154.

Bækken, T., Fjellheim, A. & Larsen, R. 1979: Inn- og utførsel av organisk materiale til terskelbassenget ved Ekse, Eksingedalen. - Informasjon nr. 10 fra Terskelprosjektet. NVE - Vassdragsdirektoratet, Oslo.

Bækken, T., Fjellheim, A. & Larsen, R. 1981a: Bunndyrstudier i Eksingedalselva ved Ekse etter regulering og terskelbygging. - Informasjon nr. 13 fra Terskelprosjektet. NVE - Vassdragsdirektoratet, Oslo.

Bækken, T., Fjellheim, A. & Larsen, R. 1981b: Fysiske og kjemiske parametre ved inn- og utløpet av terskelbassenget ved Ekse, Eksingedalen. - Informasjon nr. 16 fra Terskelprosjektet. NVE - Vassdragsdirektoratet, Oslo.

Bækken, T., Fjellheim, A. & Larsen, R. 1981c: Driv av bunndyr inn i og ut av terskelbassenget ved Ekse. - Informasjon nr. 14 fra Terskelprosjektet. NVE - Vassdragsdirektoratet, Oslo.

Fager, E.W. 1969: Production of stream benthos: A critique of the method of assessment proposed by Hynes & Coleman (1968). - Limnol. Oceanogr. 14: 766 - 770.

Fisher, S.G. & Likens, G.E. 1973: Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: An integrative approach to stream ecosystem metabolism. - Ecological Monographs 43: 421 - 439.

Fjellheim, A 1976: Livssyklus, produksjon og drift hos Rhyacophila nubila (Zett.) (Trichoptera) i Oselven, Hordaland. - Hovedfagsoppgave i spesiell zoologi, Universitetet i Bergen.

Fredriksen, K.S. 1980 Vegetasjonsundersøkelser i øvre del av Eksingedalsvassdraget. - Informasjon nr. 11 fra Terskelprosjektet. NVE - Vassdragsdirektoratet, Oslo.

Hamilton, A.L. 1969: On estimating annual production. - Limnol. Oceanogr. 14: 771 - 782.

Hynes, H.B.N. &
Coleman, M.J. 1968: A simple method of assessing the annual production of stream benthos. - Limnol. Oceanogr. 13: 569 - 573.

Langeland, A. &
Haukebø, T. 1979: Ørret, lake og bunndyr i Nea før bygging av terskler. - Informasjon nr. 9 fra Terskelprosjektet. NVE - Vassdragsdirektoratet, Oslo.

Larsen, R. 1968: En faunistisk - økologisk undersøkelse av bunnfaunaen i Aurlandselven, Sogn og Fjordane. - Hovedfagsoppgave i spesiell zoologi, Universitetet i Bergen.

Larsen, R. 1977a: En sammenligning av fire kvantitative metoder ved sampling av bunndyr i rennende vann. - Stensil, Zoologisk Museum, Universitetet i Bergen.

Larsen, R. 1977b: Ørretens vandringer, bestandsstørrelse, vekst og føde i øvre del av Eksingedalselven før reguleringen. - Informasjon nr. 6 fra Terskelprosjektet. NVE - Vassdragsdirektoratet, Oslo.

Larsson, P.,
Brittain, J.E.,
Lien, L., Lillehammer, A. &
Tangen, K. 1978: The lake ecosystem of Øvre Heimdalsvatn. - Holarctic Ecology 1: 304 - 320.

Lien, L. 1978: The energy budget of the brown trout population of Øvre Heimdalsvatn. - Holarctic Ecology 1: 279 - 300.

Lillehammer, A. 1975: Norwegian stoneflies III. Field studies on ecological factors influencing distribution. Norw. J. Ent. 22: 71 - 80.

Mann, K.H., Britton, R.H., Kowalczewski, A., Lack, T.J., Mathews, C.P. & McDonald, I. 1972: Productivity and energy flow at all trophic levels in the River Thames, England. - I: Kajak, Z. & Hillbricht-Ilkowska, E. (Eds.). Productivity problems of fresh waters. 579 - 596.

Mason, C.F. 1977: Populations and production of benthic animals in two contrasting shallow lakes in Norfolk. - J. Anim. Ecol. 46: 147 - 172.

Mellquist, P. 1976: Informasjon om Terskelprosjektet. - Informasjon nr. 1 fra Terskelprosjektet. NVE - Vassdragsdirektoratet, Oslo.

Neveu, A. 1977: Ecologie des larves d'Athericidae (Diptera, Brachycera) dans un ruisseau des Pyrénées-Atlantiques. II Production. Comparison de différentes méthodes de calcul. - Ann. Hydrobiol. 8: 45 - 66.

Odum, H.T. 1957: Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida. - Ecological Monographs 27: 55 - 112.

Prus, T. 1975: Measurement of calorific value using Phillipson microbomb calorimeter. - I: Grodzinski, W., Klekowski, R.Z. & Duncan, A. (Eds.). IBP Handbook no. 24. Methods for Ecological Bioenergetics. 149 - 160.

Raddum, G.G. 1974: Benthos i Lærdalselva. - Rapport nr. 11. Laboratorium for Ferskvannsøkologi og innlandsfiske, Zoologisk Museum, Universitetet i Bergen.

Steine, I., Raddum, G.G. & Haukanes, J. 1972: Faunistisk - økologiske undersøkelser i Strondavassdraget, Voss 1969-70-71. - Rapport nr. 5. Laboratorium for Ferskvannsøkologi og Innlandsfiske, Zoologisk Museum, Universitetet i Bergen.

Waters, T.F. & Crawford, G.W. 1973: Annual production of a stream mayfly population: A comparison of methods. - Limnol. Oceanogr. 18: 286 - 296.

Winberg, G.G., Patalas, K., Wright, J.C., Hillbricht-Ilkowska, A., Cooper, W.E., & Mann, K.H. 1971: Methods for calculating productivity. - I: Edmondson, W.T. & Winberg, G.G. (Eds.). IBP handbook no. 17. A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. 296 - 317.

Winger, G.G., Babitsky, V.A.,
Gavrilov, S.I., Gladkyl, G.V.,
Zakharnekov, I.S., Kovalevskaya, R.Z.,
Mikheeva, T.M., Nevyadomskaya, P.S.,
Ostapenya, A.P., Petrovish, P.G.,
Potaenko, J.S. &
Yakushko, O.F. 1972: Biological productivity of different types of lakes. - I: Kajak, Z. & Hillbricht-Ilkovska, A. (Eds.). Productivity problems of freshwaters. 383 - 404.

Zytkowicz, R. 1976: Production of macrobenthos in Lake Tynwald. - Acta Univ. Nicolai Copernici 38: 75 - 97.

PUBLISERTE ARBEIDER MED TILKNYTNING TIL TERSKELPROSJEKTET:

Andersen, T., Fjellheim, A., Larsen, R. & Otto, C. 1978. Relative abundance and flight periods of Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera in a regulated West Norwegian river. Norw. J. Ent. Vol. 25, pp 139 - 144. Oslo ISSN 0029 - 1897.

UTKOMMET I SAMME SERIE:

1) INFORMASJON OM TERSKELPROSJEKTET.
(THE WEIR PROJECT - GENERAL INFORMATION).
(Pål Mellquist)

2) RAPPORT OM TAKSERINGER AV FUGLEFAUNAEN LANGS DELER AV HALLINGDALSELVA I PERIODEN 1. MAI - 1. AUGUST 1975.
(Jan Michaelsen og Viggo Ree)

3) OM FUGLEFAUNAEN I EN DEL TERSKELBASSENGER LANGS EKSINGEDALSELVA, SOMMEREN 1975.
(Olav Råd og Bjørn Angell-Jacobsen)

4) ØRRETBESTANDEN I MØRKEDØLA FØR BYGGING AV TERSKLER.
(THE TROUT POPULATION IN THE RIVER MØRKEDØLA BEFORE THE CONSTRUCTION OF WEIRS).
(Reidar Borgstrøm)

5) BESTANDEN AV UNGFISK I DEN LAKSEFØRENDE DEL AV SKJOMA FØR BYGGING AV TERSKLER.
(POPULATIONS OF YOUNG SALMON AND TROUT IN THE RIVER SKJOMA BEFORE BUILDING OF WEIRS).
(Tor G. Heggberget)

6) ØRRETENS VANDRINGER, BESTANDSSTØRRELSE, VEKSTE OG FØDE I ØVRE DEL AV EKSINGEDALSELVEN FØR REGULERINGEN.
(MIGRATION, POPULATION SIZE, GROWTH AND NUTRIMENT OF BROWN TROUT (SALMON TRUTTA L.) IN THE RIVER EKSINGEDALSELVEN, WESTERN NORWAY, BEFORE REGULATION OF THE RIVER).
(Roald Larsen)

7) ØRRET OG ØRRETFISKE I HALLINGDALSELVA VED GOL.
(AGE, GROWTH, STOCKING AND YIELD OF BROWN TROUT IN RIVER HALLINGDALSELV AT GOL, EAST NORWAY).
(Per Aass)

8) BUNNDYRUNDERSØKELSER I REGULERTE ELVER MED HOVEDVEKT PÅ INSEKTGRUPPEN KNOTT (DIPTERA, SIMULIIDAE).
(INVESTIGATIONS OF THE BOTTOM FAUNA OF REGULATED RIVERS, WITH SPECIAL EMPHASIS ON BLACK-FLIES, (DIPTERA, SIMULIIDAE)).
(Jan E. Raastad)

9) ØRRET, LAKE OG BUNNDYR I NEA FØR BYGGING AV TERSKLER.
(TROUT, BURBOT AND BOTTOM INVERTEBRATES IN THE RIVER NEA, CENTRAL NORWAY, BEFORE BUILDING OF WEIRS).
(Arnfinn Langeland og Trond Haukebø)

10) INN- OG UTFØRSEL AV ORGANISK MATERIALE TIL TERSKELBASSENGET VED EKSE, EKSINGEDALEN.
(INPUT AND OUTPUT OF ORGANIC MATERIALS TO THE WEIR BASIN AT EKSE, EKSINGEDALEN).
(Torleif Bækken, Arne Fjellheim, Roald Larsen og Christian Otto)

11) VEGETASJONSUNDERSØKELSE I ØVRE DEL AV EKSINGEDALSVASSDRAGET.
(A SURVEY OF VEGETATION IN THE UPPER CATCHMENT AREA OF THE RIVER EKSINGEDALSELVEN, WESTERN NORWAY).
(Karen Skauge Fredriksen)

12) ØRRETVANDRING I ØVRE DEL AV EKSINGEDALSELVA.
(MIGRATION OF BROWN TROUT (SALMO TRUTTA L.) IN THE UPPER PART OF THE RIVER EKSINGEDALSELVA).
(Tor Henning Evensen)

13) BUNNDYRSTUDIER I EKSINGEDALSELVA VED EKSE ETTER REGULERING OG TERSKELBYGGING:
(BENTHIC ANIMAL STUDIES IN THE EKSINGEDALEN RIVER AT EKSE AFTER REGULATION AND WEIR-BUILDING).
(Torleif Bækken, Arne Fjellheim, Roald Larsen)

14) DRIV AV BUNNDYR INN I OG UT AV TERSKELBASSENGET VED EKSE.
(DRIFT OF BENTHIC ANIMALS INTO AND OUT OF THE WEIR BASIN AT EKSE, EKSINGEDALEN RIVER).
(Torleif Bækken, Arne Fjellheim, Roald Larsen)

15) BUNNDYRPRODUKSJON I EKSINGEDALSELVA VED EKSE ETTER REGULERING OG TERSKELBYGGING.
(BENTHIC ANIMAL PRODUCTION IN THE EKSINGEDALEN RIVER AT EKSE AFTER REGULATION AND WEIR-BUILDING).
(Torleif Bækken, Arne Fjellheim, Roald Larsen)