

# Effekter av regulering på bunndyr



Gaute Velle

**NORCE**

Laboratorium for ferskvannøkologi og innlandsfiske (LFI)

Forsidefoto viser døgnfluen *Ephemerella aurivilli* fra den regulerte elven Vassbygdelvi i Aurland. Arten var ikke tilstede i elven før regulering, men ble vanlig etter at temperaturen i elven økte som følge av regulering (Raddum et al. 2008). Foto: G. Velle.

# Laboratorium for ferskvannøkologi og innlandsfiske (LFI)

**NORCE (Norwegian Research Center)**

**ADRESSE:** NORCE LFI, Nygårdsgaten 112, 5008 Bergen, Tel: 55 58 22 28

**ISSN nr:** 2535-6623

**LFI-rapport nr:** 434

**Miljødirektoratet rapport nr:** M-2377|2022

**Tittel:** Effekter av regulering på bunndyr

**Dato:** 01.11.2022

**Forfatter:** Gaute Velle

**Kvalitetssikring:** Christian Lucien Bodin (NORCE), Steinar Sandøy (Miljødirektoratet)

**Geografisk område:** Norge

**Finansiering:** Miljødirektoratet

**Antall sider:** 65

**Emneord:** Vassdrag, vannkraft, inngrep, fysisk habitat, biologisk mangfold, forvaltning

## Sammendrag

Bruk av ferskvann øker i Norge og i resten av verden. I Norge er mer en to tredjedeler av vassdragene regulert. Regulering og andre menneskelige aktiviteter i vassdrag og i nedslagsfeltet til vassdrag bidrar til å endre landskapet og gjøre det fysiske habitatet i vann mer homogent, spesielt når det gjelder vannføring, elveløp og elfeforgreininger, dynamikk, sedimenter og konnektivitet på langs av elven, på tvers av elven og vertikalt i elven. Endringer i det fysiske habitatet vil påvirke organismer tilknyttet vann. Endringene påvirker som regel organismene negativt og det er derfor en utfordring å forvalte vannressurser uten at det går ut over økologisk tilstand.

I denne rapporten sammenstilles hovedtrekkene i forventet biologisk respons hos bunndyr på inngrep i vassdrag som gjøres under regulering. Bunndyr er en sentral komponent i økosystemer i ferskvann og viktig for en rekke økosystemtjenester. Tettheten av fisk sterkere korrelert med tettheten av bunndyr enn noen annen miljøvariabel, noe som illustrerer viktigheten av å tilrettelegge for bunndyr dersom man ønsker en god populasjon av fisk. Rapporten tar for seg seksten hovedtyper inngrep, og beskriver inngrepet og effekten inngrepet har på sammensetningen av arter, biologisk mangfold og biologisk produksjon av bunndyr. Inngrepene som beskrives inkluderer for eksempel vannføring, substrat, temperatur, flomsikring og HyMo. Inngrepene er valgt siden de har forventet størst påvirkning på bunndyr. Informasjonen er fremkommet gjennom et omfattende litteratursøk.

Vi har god kunnskap om effekter på bunndyr som følge av vassdragsregulering og kan til en viss grad forutsi hvordan et bestemt inngrep vil påvirke bunndyr. Likevel må utredninger benyttes for å avdekke faktiske effekter som følge av et inngrep. Det er fordi ett inngrep kan føre til flere miljøendringer, som kan ha ulike påvirkninger på bunndyr.

## Referanse

Velle, G. 2022. Effekter av regulering på bunndyr. NORCE LFI rapport 434, Miljødirektoratet rapport M-2377|2022. NORCE Bergen. ISSN 1892-8889, 65 sider.



# Innholdsfortegnelse

<b>INNLEDNING .....</b>	<b>7</b>
<b>BUNNDYR.....</b>	<b>9</b>
<i>Funksjon og mangfold .....</i>	<i>9</i>
<i>Viktige miljøgradienter.....</i>	<i>11</i>
<i>Påvirkning som følge av regulering .....</i>	<i>12</i>
<i>Stress-på-stress effekter .....</i>	<i>12</i>
<i>Variasjonen i habitater gir biologisk mangfold .....</i>	<i>14</i>
<b>METODER.....</b>	<b>15</b>
<b>PÅVIRKNING PÅ BUNNDYR SOM FØLGE AV REGULERING .....</b>	<b>16</b>
1. VANNSTAND I REGULERINGSMAGASINER .....	16
2. SUBSTRAT I REGULERINGSMAGASINER .....	18
3. ENDRINGER NEDSTRØMS REGULERINGSMAGASINER .....	18
4. ENDRET VANNFØRING .....	19
<i>Effekter av naturlig flom på bunndyr .....</i>	<i>20</i>
<i>Økt vannføring.....</i>	<i>22</i>
<i>Redusert vannføring .....</i>	<i>23</i>
<i>Raske endringer i vannføring og effektkjøring .....</i>	<i>25</i>
<i>Stabil vannføring gjennom sesongen .....</i>	<i>28</i>
5. SUBSTRAT OG SUSPENDERT MATERIALE.....	28
6. KANALISERING, FLOMSIKRING OG ENDRING AV ELVELØP .....	30
<i>Kanalisering og flomsikring .....</i>	<i>31</i>
<i>Forgreinede elveløp.....</i>	<i>31</i>
7. TERSKLER OG VANDRINGSHINDER .....	32
8. TEMPERATUR .....	33
<i>Påvirkning av temperatur.....</i>	<i>34</i>
<i>Endret vintertemperatur .....</i>	<i>35</i>
<i>Endret sommertemperatur.....</i>	<i>36</i>
9. OKSYGEN .....	36
10. NÆRINGSTILGANG OG VANNKJEMI .....	37
11. GASOVERMETNING .....	37
12. BEGROING.....	40
13. KANTVEGETASJON OG VEGETASJON I NEDSLAGSFELTET .....	42
14. SMÅKRAFTVERK.....	44
15. HYDROMORFOLOGISKE PROSESSER (HYMO) .....	44
16. EFFEKTER AV RESTAURERINGSTILTAK.....	47
<b>REFERANSER .....</b>	<b>48</b>



## Innledning

Mennesker bruker vann i økende grad til husholdning, landbruk, kraftproduksjon og annen industri. På grunn av økt bruk blir vannforekomster og kilder til vann modifisert. I naturen er dette vannet levested for en rekke organismer. Det er derfor en utfordring å forvalte vannressurser uten at det går ut over økologisk tilstand (Baron et al. 2002, Poff et al. 2003, Richter et al. 2003). Presset på vannressurser går ut over livet i ferskvann, og har blant annet ført til at nesten en firedel av ferskvannsfiskene i verden er utryddet eller truet av utryddelse på verdensbasis (Su et al. 2021).

Mer enn to tredeler av vassdragene i Norge er regulert. Regulering er en av de største påvirkningene på ferskvann og vannlevende organismer i Norge. Regulering og andre menneskelige aktiviteter i elver og i nedslagsfeltet til elver bidrar til å endre landskapet og gjøre det fysiske habitatet mer homogent, spesielt når det gjelder vannføring, elveløp og elveforgreininger, dynamikk og konnektivitet på langs av elven, på tvers av elven og vertikalt i elven (Kondolf et al. 2006, Surian et al. 2009). Effekten av reguleringen på organismene varierer, avhengig av graden av regulering, type regulering og rådende miljøforhold. I forvaltning av natur er det økt fokus på at tiltak skal være kunnskapsbasert. Et ønske om å oppnå best mulig økologisk tilstand må da veies mot ønsket om å oppnå best mulig resultat av reguleringen, for eksempel å produsere mest mulig kraft.

I denne rapporten sammenstilles hovedtrekkene i forventet biologisk effekt som følge av spesifikke inngrep i vassdrag som gjøres under regulering. Vi bruker «regulering» for menneskeskapte fysiske inngrep i vassdrag, samt endringer i vannføring som forandrer vassdragets naturlige hydromorfologiske egenskaper. Drivere kan være vannkraft, flomsikring, skogs/jordbruk, byutvikling eller uttak av vann til drikke, fiskeoppdrett og vanning. Vi vil først og fremst ta for oss effekter som følge av kraftregulering, og vil spesifisere dersom reguleringen vi omtaler gjelder noe annet enn kraftregulering. Den fysiske endringen som skjer i vassdrag, for eksempel redusert vannføring eller endret substrat, vil uansett ofte forekomme og være den samme, uavhengig av årsak til regulering. Rapporten tar for seg femten hovedtyper inngrep, og beskriver inngrepet og effekten inngrepet har på sammensetningen av arter, biologisk mangfold og biologisk produksjon av bunndyr. Inngrepene er valgt siden de har forventet størst påvirkning på bunndyr. Det er likevel effekter som vi i liten grad har omtalt, for eksempel reguleringsmagasiner som får økt omrøring, mer utjevnet temperatur eller redusert siktedyp som følge av regulering.

Selv om utredninger må benyttes for å finne faktiske effekter som følge av en påvirkningsfaktor, har vi mye kunnskap om effekter på bunndyr som følge av vassdragsregulering. Dette har vært et aktivt forskningsfelt i 50 år. Til en viss grad kan vi derfor forutsi hvordan en bestemt endring i miljøet kan

påvirke både sammensetningen av arter, biologisk mangfold og sammensetningen av arter. Organismer er tilpasset miljøet de lever i, og svingninger i miljøet som forekommer med naturlig hyppighet og størrelse. Avvik fra naturlig svingninger vil utgjøre forstyrrelser som påvirker bunndyrsamfunnet.

I rapporten omtales effekter både i reguleringsmagasiner, nedstrøms reguleringsmagasiner og i elver uten reguleringsmagasiner. Magasinkraftverk i Norge betyr ofte kraftverk med magasin på fjellet som har fallhøyde, og lang elvestrekning som er fraført vann. Elvekraftverk har ofte oppdemming av elver med liten fallhøyde, relativt kort fraført elvestrekning og er tilsigsstyrt. Magasinkraftverk og elvekraftverk har vesentlige tekniske og hydrologiske forskjeller. Miljøpåvirkningene kan dermed variere mellom disse to typene.



# Bunndyr

## Funksjon og mangfold

Bunndyr er små evertebrater som lever på bunnen i elver og innsjøer. Det er flere tusen arter bunndyr, for eksempel insektlarver, krepsdyr, fåbørstemark, snegler, muslinger og vannmidd (Figur 1). Bunndyr inntar flere nivåer av næringskjeden i ferskvann, fra å skrape elvebunnen for alger, spise planter og dødt organisk materiale, til å filtrere vann og spise andre dyr. Bunndyr kan leve på vegetasjon, grave i substratet, leve under stein eller leve på stein. Kalkrike til middels kalkrike elver med høyt mangfold i substrat og strømforhold, og der det samtidig er god tilgang på organisk materiale, vil ha høyest biologisk mangfold. Høyest tetthet finnes gjerne på relativt grunt vann, det vil si fra 5 cm til 40 cm dyp. Innad i en elv er det ofte høyest tetthet og størst artsrikdom på strykstrekninger med stein og grov grus på grunt vann (ned til ca 40 cm dyp; Fjellheim 1996), og der substratet samtidig er dekket av mose. Det kan være svært høye tettheter og arter av bunndyr i rennende vann (gjerne et par hundre arter og 50 000 dyr per kvadratmeter), og de er dermed viktig for det biologiske mangfoldet. Bunndyr er en helt sentral komponent i økosystemer i ferskvann siden de er tallrike og fyller de fleste økologiske habitater, nisjer, trofiske nivåer og funksjoner.



**Figur 1.** Vanlig smådøgnflue *Baetis rhodani* og steinfluen *Capnia pygmea* er to vanlige arter bunndyr i norske elver. Foto: G. Velle.

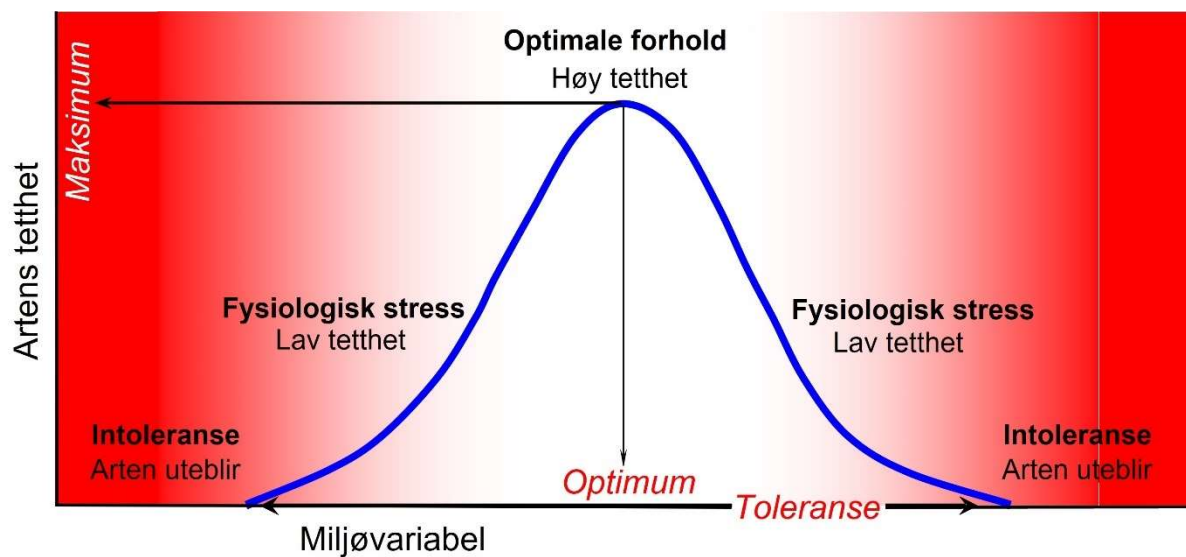
Bunndyrartene kan inndeles etter hvilken funksjon de har i økosystemet, det vil si om de er beitere, gressere, samlere, oppdelere (shredders) eller rovdyr (Wallace and Webster 1996). Noen arter har også flere funksjoner samtidig eller bytter funksjon når de vokser. De er viktige for økosystemtjenester, for eksempel ved å tilgjengeliggjøre og omsette energi i ferskvann, bryte ned dødt organisk materiale, filtrere og rense vann og å være føde for fisk og fugl. Tettheten av både voksen ørret og yngel av ørret er for eksempel sterkere korrelert med tettheten av bunndyr enn noen annen miljøvariabel (Jowett 1992, Jowett et al. 1996), noe som illustrerer viktigheten av å tilrettelegge for bunndyr dersom man ønsker en god populasjon av fisk (Figur 2).



**Figur 2.** Tettheten av ørret er sterkere korrelert med tettheten av bunndyr enn noen annen miljøvariabel. Bildet viser prøvafiske etter ørret i et reguleringsmagasin. Foto: G. Velle.

## Viktige miljøgradienter

Bunndyr er viktige indikatororganismer i overvåkingen av ferskvann (Cairns Jr. and Pratt 1993) siden de er sensitive for ulike typer miljøpåvirkning. I Norge er bunndyr et av fire kvalitetselementer i vannforskriften for vurdering av økologisk tilstand (Vanndirektivet 2018). Bunndyr og andre organismer er i prinsippet påvirket av alle miljøvariabler så lenge miljøgradienten er tilstrekkelig lang. Som regel vil en art sin responskurve mot en miljøvariabel være klokkeformet (Figur 3).



**Figur 3.** En idealisert klokkeformet responskurve mot en miljøvariabel. Toleransen angir vinduet av en gitt miljøvariabel, for eksempel temperatur, der arten forekommer. Arten er intolerant og uteblir dersom temperaturen er for lav eller for høy. Ved optimal temperatur kan vi forvente at arten har maksimal tetthet. I realiteten påvirkes en art av mange miljøvariabler samtidig og av biotiske interaksjoner (f.eks. konkurranse og predasjon). Responskurven kan dermed bli forskjøvet mot den ene enden av gradienten eller mangle et tydelig optimum.

De viktigste fysiske faktorer som styrer artssammensetning og tetthet av bunndyr inkluderer vanddybde, vannhastighet og kornstørrelse på substratet. I tillegg er stabiliteten til substratet og sedimentering av finkornete partikler viktige fysiske faktorer. Ustabil substrat og sedimentering av finkornete partikler bidrar til å redusere tettheten av bunndyr (Lods-Crozet et al. 2001, Jowett 2003). Viktige fysisk-kjemiske miljøvariabler for bunndyr inkluderer temperatur, pH/ kalsiuminnhold i vannet, forurensning og næringsinnhold i vannet (Ren et al. 2015). Flommer spiller også en viktig rolle i å regulere utbredelsen og tettheten av bunndyr i rennende vann (Robinson et al. 2004). Når det gjelder elvemorfologi påvirkes tetthet og biologisk produksjon av bunndyr av naturlig morfologi og fysiske

påvirkninger (kanaler, forbygninger, dammer og plastring). Elvemorfologien gjenspeiler sediment- og habitatforhold, tilførsel av organisk materiale, vandringsmuligheter og vannføring. En naturlig elv vil ha gradienter i habitater, og spesielt fysiske betingelser varierer både på fin- (mikro- og mesohabitater) og grov skala (elvestrekning). En reduksjon i diversiteten av habitater vil påvirke bunndyrsamfunnet negativt (Munn and Brusven 1991).

Av biotiske faktorer påvirkes bunndyr av konkurranse og predasjon fra andre bunndyr og av predasjon fra fisk (Dibble and Harrel 1997, Ren et al. 2015) og eventuelt predasjon fra fossekall (Ormerod and Tyler 2006). Sammensetningen av arter, biologisk mangfold og biologisk produksjon av bunndyr påvirkes også av begroing (Velle et al. 2021).

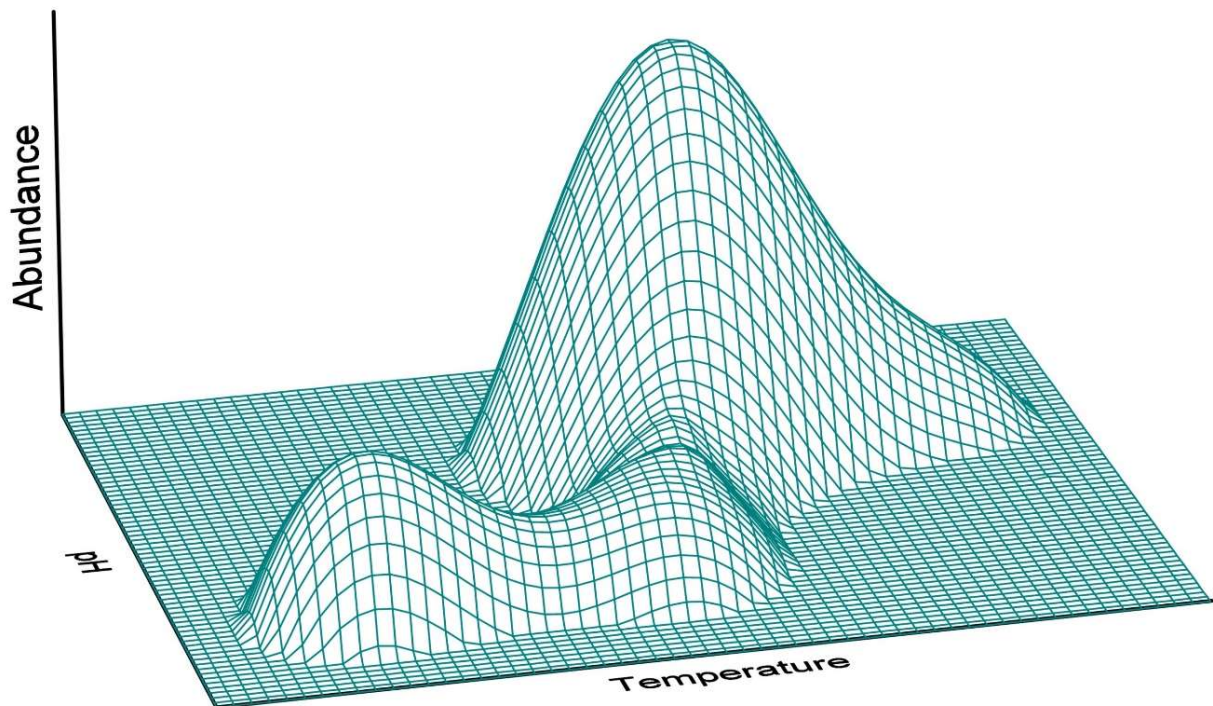
### Påvirkning som følge av regulering

Det er flere miljøfaktorer i elven som endres ved regulering og som påvirker bunndyr. Effekter som følge av en påvirkning kan variere mellom vassdrag og være avhengig av morfologien til elven eller innsjøen, sediment sammensetningen og/ eller faunasammensetning. For eksempel kan enkelte arter foretrekke grunnere habitater og lavere vannføring i små elver enn i større elver (Jowett 2000). Det vil derfor alltid være usikkerheter forbundet ved å overføre kunnskap om effekter mellom vassdrag, eller ved å generalisere effekter som følge av en bestemt påvirkning. Selv om artssammensetningen av bunndyr påvirkes av regulering, vil ikke nødvendigvis indekser som brukes for å sette økologisk status påvirkes (Schneider and Petrin 2016). Det er fordi artene som forsvinner erstattes av arter med liknende preferanse for føde. Dette innebærer at vi foreløpig mangler indekser for påvirkning som følge av regulering. Vassdragsspesifikke kartlegginger og utredninger må dermed avdekke de faktiske effektene. Kunnskap fra utredninger og om enkeltarter benyttes for å avdekke flaskehalsar og finne beste tiltak for å kunne utbedre miljøforhold for å oppnå god økologisk tilstand eller godt økologisk potensial. På grunn av usikkerheter med å overføre kunnskap mellom vassdrag er det best å være sted-spesifikk dersom man ønsker å tilrettelegge habitatet for å optimalisere for bunndyr (Moyle and Baltz 1985, Shirvell et al. 1985, Gore and Nestler 1988, Jowett 2003).

### Stress-på-stress effekter

I denne rapporten omtaler vi effektene av enkeltpåvirkninger, og tar for oss mange ulike påvirkninger. Det er likevel klart at påvirkningene vil handle sammen. For eksempel bunndyr i en elv påvirkes både av hydromorfologisk degradering, mengde total fosfat i vannet og prosent dyrket mark i nedslagsfeltet (Friberg et al. 2009). Den samlede påvirkningen utgjør en stress-på-stress effekt på organismene. En

stress-på-stress effekt er minst lik summen av enkeltpåvirkningene (Elbrecht et al. 2016, Meißner et al. 2019). Effektene vil være artsspesifikke siden artene har ulike krav til miljøforhold og habitat, og med varierende livshistorie, for eksempel livssyklus med tidspunkt for klekking og antall generasjoner som gjennomføres per år. Ofte vil effektene medføre indirekte økologiske endringer i konkurranse, predasjonstrykk og sykdommer. Vi mangler fremdeles forståelse av direkte og indirekte stress-på-stress effekter, noe som bidrar til at det er vanskelig å forutsi effekter av en påvirkning med stor grad av sikkerhet. Det er også verdt å bemerke at effekten av klimaendringer kommer på toppen av andre effekter som følge av regulering, og kan dermed forstørre den samlede effekten (Durance and Ormerod 2007, Allen 2010). Det kan være vanskelig å måle effekten av flere stressfaktorer som opptrer samtidig siden påvirkning av en stressfaktor kan endres når andre stressfaktorer er til stede (Velle m. fl. 2010) (Figur 4).



**Figur 4.** En art sin responskurve mot en miljøvariabel, for eksempel temperatur, kan påvirkes av responskurven til andre miljøvariabler, for eksempel pH (figuren er fra Velle et al. 2010). Figuren viser en art om har en annen responskurve mot temperatur ved høy pH enn ved lav pH.

## Variasjonen i habitater gir biologisk mangfold

Dersom man ønsker å opprettholde biologisk mangfold etter en regulering, må man tilstrebe å opprettholde variasjonen i habitater, for eksempel ved å kontrollere vannføring, kornstørrelse på substratet og bevare hulrom i elvebunnen (Ward 1976). Det kan være fordelaktig å redusere tiden bunndyr er eksponert for ekstremt høy eller ekstremt lav vannføring og forhindre raske endringer i vannføring (Morgan li et al. 1991). Ofte vil tiltak som gjøres for å forbedre habitatkvaliteten for fisk, for eksempel utlegg av gytegrus eller å renske elvebunnen for fensedimenter, også være gunstig for bunndyr (Wood and Armitage 1997, Merz and Ochikubo Chan 2005). Et unntak er at bunndyr gjerne har høyere tetthet og mangfold ved raskere vannhastighet enn fisk (Fornaroli et al. 2016). Det er også verdt å bemerke at det kan gå lang tid før en restaurering av fysisk-kjemiske betingelser, for eksempel temperatur, fører til endringer i bunndyrsamfunnet. Dette gjelder spesielt dersom reguleringen har ført til etablering av arter med konkurransefordel, det er lang avstand til kildepopulasjoner eller det fremdeles er en forskjell på temperaturen i vannet i forhold til naturlig tilstand (Vinson 2001).

## Metoder

Sammenstillingen av kunnskap i denne rapporten er basert på omfattende søk i internasjonal vitenskapelig faglitteratur og til en viss grad også fra norske rapportserier. Det er skrevet mange forskningsartikler om bunndyr og om miljøfaktorer som påvirker bunndyr, og om effekter av regulering. Vi har først og fremst søkt etter vitenskapelige artikler i databasene ISI Web of Science og Google Scholar. Under søkene har brukt mange kombinasjoner av søkeord:

Termer for bunndyr: «zoobenthos», «benthic animals», «benthic invertebrates», «macroinvertebrates», «Plecoptera», «Trichoptera» eller «Ephemeroptera».

+

Termer som omtaler vanntype: «lake», «reservoir», «magasine/ magazine», «dam», «standing water», «river», «running water» eller «creek».

+

Termer som omtaler miljøfaktorer: «sedimentation», «sediment», «substrate», «drought», «flooding», «flow», «water chemistry», «oxygen», «discharge», «water level», «temperature», «hydromorphology», «supersaturation», «nutrients», «algae» eller «macrophytes».

+

Termer knyttet til regulering: «regulation», «hydropeaking», «power plant», «hydropower», «hydroelectric».

Søkene ga mange treff, og i flere tilfeller har vi også funnet aktuelle artikler i referanselisten til artiklene fra søket. I tillegg søkte vi i Google med tilsvarende termer på norsk for å finne rapporter som er publisert på norsk. Siden mengden informasjon fra søkene var såpass stor har vi benyttet ekspertvurdering for å bedømme hvilke artikler som er mest relevante i forhold til de enkelte temaer som omtales, og også for mengden informasjon som er inkludert i teksten. Vi har prøvd å vekte informasjon slik at marginale effekter eller motstridende effekter i liten grad er omtalt. Dersom søkene ga treff på artikler med informasjon fra Norge, har vi prøvd å prioritere denne informasjonen. I en jungel av tilgjengelig informasjon kan vi likevel ikke utelukke at vi har oversett artikler.

# Påvirkning på bunndyr som følge av regulering

## 1. Vannstand i reguleringsmagasiner

Det er mange fysisk-kjemiske betingelser som endres i reguleringsmagasiner og i menneskeskapte dammer i forhold til naturlige innsjøer. Dette gjelder for eksempel vanntemperatur, næringstilgang, tørrlegging og substrat. Endringene påvirker livet i vannet, og man kan forvente en negativ påvirkning på biologisk mangfold og tetthet av bunndyr og makrofyter, gjerne med få dominerende arter (Ivicheva et al. 2019).

Vannstanden i reguleringsmagasiner kan i løpet av året variere mellom høyeste og laveste reguleringsgrense (HRV og LRV). Høydeforskjellen mellom HRV og LRV kan være betydelig, og gjerne over 30 meter (Figur 5). I de fleste reguleringsmagasiner i Norge senkes vannstanden utover vinteren og har laveste vannstand rett før vårfloppen. Magasinet fylles deretter i løpet av vårfloppen, sommeren og høsten. Vannstanden i en del magasiner, for eksempel magasiner som er knyttet sammen med rør- eller tunnelsystemer og vannpumper, har mer variabel manøvrering.



**Figur 5.** Det kan være betydelig høydeforskjell mellom laveste og høyeste reguleringshøyde i reguleringsmagasiner. Bildet viser Stordalsvatnet i Matre, der HRV er 576 moh og LRV er 444 moh. Organismer i littoralsonen er svært utsatt for frost om vinteren. Foto: G. Velle.



Regulering av vannstanden i reguleringsmagasiner kan påvirke økosystemer på flere måter. Makrofytter, bunndyr og fisk vil først påvirkes direkte i littoralsonen. Påvirkningene i littoralsonen vil igjen påvirke økosystemet i hele innsjøen (Poikane et al. 2019). En mindre forutsigbar regulering vil ha større biologiske konsekvenser enn en forutsigbar regulering (Brabrand 2010). Artene kan i liten grad tilpasses uforutsigbare hendelser med tørke. En uforutsigbar regulering vil dermed ha uforutsigbare og negative biologiske konsekvenser (Jennings 1997).

En forutsigbar regulering av vannstanden vil også ha negative effekter på bunndyr. Her kan vi til en viss grad forutsi påvirkningen. Bunndyr i strandsonen som er lite- eller moderat bevegelige har en øvre tålegrense for reguleringshøyde (Tabell 1). Bunndyr som lever i dypere områder under LRV vil i mindre grad påvirkes av reguleringen. Dette er en stor gruppe med mange arter (spesielt fjærmygg (Chironomidae) og fåbørstemark (Oligochaeta) som enten lever i innsjøenes dypområder eller pelagisk nær bunnen. Pelagiske dyr vil også i liten grad påvirkes av reguleringshøyde, så sant ikke nedtappingen medfører utrasinger og redusert siktedyp. Dette medfører stor negativ effekt på den pelagiske næringskjeden (Aass 1978, 1986, Borgström et al. 1992). Produksjonen av pelagiske dyr vil være avhengig av magasinets volum i den biologiske produksjonssesongen. Det innebærer høy totalproduksjon om sommeren dersom magasinet er fullt og redusert produksjon dersom magasinet ikke fylles, selv om tettheten av dyrene er uforandret (Brabrand 2010).

**Tabell 1.** Tålegrense for maksimum reguleringshøyde for ulike bunndyr og krepsdyr (gjengitt etter Brabrand 2010).

Gruppe	Tålegrense reguleringshøyde
Marflo	6 m
Snegl	8 m
Vårflue	10-12 m
Fjærmygg	> 35,5 m
Skjoldkreps	> 35,5 m
Linsekreps	> 35,5 m
Bytrotrephes	> 35,5 m
Dahnia sp.	> 35,5 m

## 2. Substrat i reguleringsmagasiner

Reguleringsmagasiner kan ha substrat som skiller seg fra naturlige innsjøer ved at magasinene er en sedimentfelle for finere sedimentpartikler. På sikt vil magasinet fylles med sediment. Det kan også være økt erosjon i reguleringsmagasiner der det er stor høydeforskjell mellom høyeste og laveste reguleringsgrense. Grunnvannserosjon, utrasinger og bølgeerosjon bidrar til høy partikkelkonsentrasjon i vannet, og det blir redusert vannkvalitet og høy sedimentasjonsrate (Bogen and Bønsnes 2001b).

Økt partikkelkonsentrasjon fører til at dybden på den eufotiske sonen i vannet reduseres og dermed også til redusert primærproduksjon, både av alger og makrofytter. Produksjonen av bunndyr påvirkes også negativt av redusert primærproduksjon. I tillegg vil høy sedimentasjonsrate føre til endret artssammensetning og lavere tetthet av bunndyrene som lever i profundalsonen av innsjøen, både fordi bunndyr påvirkes negativt av inorganiske sedimenter (Zhang et al. 2013) og fordi det er høyest tetthet av bunndyr på fast grunn i innsjøer (Schramm and Jirka 1989).

## 3. Endringer nedstrøms reguleringsmagasiner

Bunndyr påvirkes direkte av endringer som skjer i reguleringsmagasiner og dammer. I tillegg endres geomorfologi, vannkvalitet, temperaturregime og vannføring i habitatet i rennende vann nedstrøms magasinet. Endringene inkluderer for eksempel mangel på dynamikk i vannføring, temperatur og sedimenttransport, noe som fører til at det dannes et armeringslag i elvebunnen og økt begroing (Lehmkuhl 1972, Ward 1974, Voelz and Ward 1989, Voelz and Ward 1991). Det vil være en gradient av påvirkning nedstrøms et magasin med størst påvirkning nærmest magasinet og avtakende påvirkning med økende avstand fra magasinet. Gradienten kan være komprimert til noen få kilometer, i motsetning til tilsvarende gradienter i naturlige vassdrag som kan være mange titalls kilometer eller mer (Vannote et al. 1980). Endringene i nedstrøms magasiner påvirket fisk, bunndyr, primærprodusenter og nedbrytere i varierende grad mellom vassdrag (Voelz and Ward 1991). Biologisk mangfold av bunndyr vil som regel påvirkes negativt (Ward and Stanford 1983, Rader and Ward 1988, Munn and Brusven 1991, Voelz and Ward 1991, Manuel et al. 2002), og vi kan forvente at biologisk mangfold er negativt korrelert med dammens størrelse (Wang et al. 2020). Rett nedstrøms et magasin vil det være lavt biologisk mangfold og høy andel filtrerende bunndyr (eks skjoldgjelledøgnfluer (Caenidae), knott (Simuliidae) og Hydropsychidae: Ellis and Jones 2013). Steinfluer (Plecoptera), vårfluer (Trichoptera) og teger (Heteroptera) er de mest sensitive bunndyrgruppene og vil ha størst reduksjon i antall arter (Wang et al. 2020). Samtidig kan tettheten av bunndyr være høy nedstrøms

dammer (Wang et al. 2020). Her vil bunndyrene påvirkes av høy primærproduksjon og næringstilgang fra magasinet og det vil være høy andel påvekstlger, økt driv av plankton fra magasinet, endret kornstørrelse og endret temperaturregime. Dammer fører ofte til at substratet i utløpselven blir finere, noe som er hovedårsaken til at biologisk mangfold påvirkes negativt (Wang et al. 2020). Påvirkningen fortsetter minst 5 km nedover elven, og påvirkningen fra endret temperaturregime kan fortsette flere titall kilometer nedover elven eller mer (Ellis and Jones 2013, Ellis and Jones 2016).

Detaljerte beskrivelser av effekter i regulerte elver er angitt i kapitlene nedenfor.

#### 4. Endret vannføring

En regulering fører til endret vannføring i vassdrag. Regulering vil normalt ha en flomdempende virkning, selv om flommer som inntreffer når magasinene er fulle vil kunne forsterkes (Aars 1981). Størrelsen på endringene i vannføring varierer mye mellom vassdrag og innad i et vassdrag. Regulering fører generelt til mer stabil vannføring, økt vintervannføring og lavere vårvannføring (Schneider and Petrin 2016). En endret vannføring som følge av regulering kan grovt deles i fire kategorier: redusert vannføring, økt vannføring, stabil vannføring gjennom en sesong og raske endringer i vannføring (Ward 1976).

Vannføring er kanskje den mest sentrale delen av det fysiske habitatet som bunndyr er tilpasset til. Vannhastighet vil variere med vannføring, og er regnet som den viktigste miljøfaktoren som påvirker bunndyr i en elv (Fjellheim 1996, Nelson and Lieberman 2002, Jackson et al. 2007). Vannhastighet påvirker sammensetningen av arter (Brittain and Saltveit 1989). Endringer i vannføring vil også påvirke vanndybde, og vanndybde påvirker igjen sammensetningen av arter (Fjellheim 1996, Brittain et al. 2001, Lods-Crozet et al. 2001).

Effektene som endringer i vannføring har på organismene i elven er i stor grad påvirket av morfologien til elveleiet. For eksempel vil en stor andel av elvebunnen tørrlegges som følge av redusert vannføring dersom elvekanalen er bred og grunn (høy ratio mellom bredde og dybde). Dersom elven er smal og dyp (lav ratio mellom bredde og dybde) vil elvens dybde reduseres ved redusert vannføring (Gordon et al. 2004). Vannføring er også viktig for bunndyr siden den påvirker konektivitet mellom deler av vassdraget, vandring, spredning, suksesjon og andelen forstyrrelser i habitatet (Bunn and Arthington 2002, Elosegi et al. 2010). Endret vannføring som følge av regulering vil alene ha samme effekter på bunndyr som naturlige endringer i vannføring (Bækkeli et al. 2017). Dersom endringene i vannføring som følge av regulering skjer hyppigere og raskere enn naturlige endringer kan vi forvente at effekten på bunndyr øker (se kapitlet om raske endringer i vannføring og effektkjøring).

## Effekter av naturlig flom på bunndyr

Flommer påvirker både utbredelsen og tettheten av bunndyr (Robinson et al. 2004). For å bedre forstå hvordan ekstreme vannføringer påvirker bunndyr har vi beskrevet påvirkning som følge av flom.

Mindre flommer forekommer jevnlig i urørte vassdrag og større flommer forekommer med ujevne mellomrom. Flom påvirker bunndyr enten direkte i løpet av flommen eller indirekte etter flommen dersom habitatet endres av flommen. Det er størrelsen på flommen som først og fremst avgjør effektene på bunndyr. Bunndyr er godt tilpasset mindre flommer og vil i liten grad påvirkes. I store flommer vil bunndyrfaunaen bli mer utsatt for utspyling og medføre stor reduksjon i tetthet (70-99 %; Fritz and Dodds 2004) (Figur 6). Flere flommer kan forekomme innenfor samme sesong. Ved gjentatte flommer av omtrent samme størrelse kan vi forvente at den første flommen har størst negativ effekt på bunndyrene (Death 1996, Robinson et al. 2004). Påvirkningen på bunndyr vil også variere mellom habitater. For eksempel er det ofte størst tap av tetthet i bassenger og mindre tap i områder med større stein og berggrunn som blir mindre påvirket av strøm (Robinson et al. 2004). Dette er fordi substratet er mer stabilt i områder med større stein og berggrunn, og dermed vaskes ikke dyrene ut sammen med substratet.



**Figur 6.** Større flommer fører til skade på bygningsmasser og også til at 70-99% av bunndyrene spyles ut. Rekoloniseringen etter naturlige flommer vil som regel skje etter noen uker. Bildet er tatt rett etter storflommen i Flåm i 2014. Foto: G. Velle.

### *Direkte påvirkning*

Bunndyr tettheter kan reduseres med over 90% rett etter en flom og effekten er sterkt koblet til størrelsen på flommen, habitat/substrat og bunndyrsammensetning (Robinson et al. 2004). Effekten avtar deretter over tid. Under en storflom vil store mengder dyr kunne akkumuleres i flomkanaler og midlertidige dammer. Når flommen trekker seg tilbake vil disse dyrene være strandet og til slutt dø når områdene tørker ut (Perry and Perry 1986, Robinson et al. 2004). Enkelte grupper bunndyr er sensitive ovenfor flom og spyles først ut. Det biologiske mangfoldet vil derfor reduseres etter en flom, samtidig som den relative tettheten av bunndyr som er motstandsdyktige ovenfor flom øker (Robinson et al. 2003, Robinson et al. 2004). Elver som blir utsatt for årlige flommer domineres derfor ofte av arter med fysiologiske trekk som gir dem høyere motstandsdyktighet mot flommer (Fritz and Dodds 2004), for eksempel gode svømmere som Gammaridea. Dårlige svømmere, som Turbellaria, er mer sensitive ovenfor flom (Robinson et al. 2003).

Utspylingen av bunndyr reduseres dersom vårflommen uteblir, noe som bidrar til økt biomasse av bunndyr. Hulrom i substratet vil imidlertid tettes igjen dersom flommer uteblir, noe som reduserer tilgjengelig habitat for mange bunndyr og favoriserer gravende arter (Bremnes and Saltveit 1995) (se også eget kapittel 5 om substrat). Det er derfor viktig med spyleflommer. Flommer om våren kan føre til at større andel av bunndyrene blir spylt ut enn flommer om høsten. Det er fordi bunndyrene har store og klekkeklare larver om våren som er mindre motstandsdyktige mot utspyling og finnes som egg eller små larver skjult i hulrom i substratet om høsten.

### *Indirekte påvirkning*

Flommer kan flytte substrat og endre sedimentering og strømføring. Flom kan også forårsake en økning i suspendert organisk materiale og uorganiske sedimenter (Imbert and Perry 2000). Enkelte arter bunndyr er avhengige av helt spesielle typer substrat og habitater, dermed vil endringer i habitatet ha stor innflytelse på disse dyrene. Dersom substratet vaskes bort under en flom vil dermed biologisk mangfold reduseres (Robinson et al. 2003, Gholizadeh 2021).

### *Rekolonisering etter flom*

Rekolonisering etter en flom skjer fra en kildepopulasjon. I en elv med god kildepopulasjon kan bunndyrene rekolonisere på bare få uker eller måneder (Robinson et al. 2003, Robinson et al. 2004, Snyder and Johnson 2006). Rekolonisering skjer raskest når det finnes nærliggende refugium oppstrøms de mest utsatte områdene der dyrene i mindre grad var påvirket av flommen (Fritz and Dodds 2004). Dette viser at evnen til å rekolonisere området etter flom ofte er viktigere enn å kunne motstå flommen i seg selv. Snyder og Johnson (2006) viser at rekolonisering ofte kan være koblet med

substrattyper, og der rekolonisering skjer raskere i områder der det er stabile sedimenter med større steiner og grus. For eksempel kan områder med større steiner være et tilfluktsted for mange bunndyr under en flom (Gholizadeh 2021). Dyrene som blir værende i disse habitatene etter flom vil også bidra til rekoloniseringen av områdene nedstrøms hvor substratet blir skylt ut, som blant annet i bassenger med løst substrat.

Hvert enkelt habitat har sine egne fysiske trekk som gjør dem mer eller mindre påvirket av flom, mens hvert habitat samtidig har sin egen sammensetning av bunndyrarter som igjen viser stor diversitet i motstandsdyktighet og evne til å rekolonisere (Robinson et al. 2004). Derfor vil heterogene elver med variert substrat som også inneholder flere tilfluktssteder (stabile under flom, som større steiner og berggrunn), og som samtidig har nærliggende refugium, være mindre påvirket og ha raskere rekoloniseringstid etter en flom (Gholizadeh 2021).

Bunndyrsamfunn i elver med hyppige flommer er generelt mer tilpasset til å tåle flommer enn bunndyrsamfunn i elver med lite forstyrrelser. Artene er mer fysiologisk tilpasset til å motstå raske endringer, samtidig som de rekoloniserer områder raskere. For eksempel har arter med korte usynkroniserte livssykluser og høy spredningsevne kortest rekoloniseringstid (Fritz and Dodds 2004). Dette er trekk som er vanlige hos blant annet fjærmygg, knott og sviknott (Ceratopogenidae). Robinson et al. (2003) fant at fjærmygg og knott kan øke i tetthet bare få dager etter en flom. Andre grupper kan bruke år på rekolonisering, for eksempel husbyggende vårfluer (Limnephilidae). Husene til vårfluer skades eller begravnes lett i sedimenter under flommer, noe som kan føre til at dyrene forlater husene sine og blir mer sårbare (Robinson et al. 2003). Antallet husbyggende vårfluer er ofte svært lavt inntil ett år etter en flom, og de kan bruke tre år på å nå samme tetthet som før flommen (Robinson et al. 2003).

## Økt vannføring

Vannføringen nedstrøms kraftverksutløpet vil variere avhengig av kjøringen i kraftverket. Her vil en regulering ofte føre til økt vannføring, og spesielt dersom vannet overføres fra andre nedslagsfelt, dersom vann fra flere inntak samles eller om vinteren når nedbør faller som snø. En regulering fører gjerne til at vannføring om vinteren øker i forhold til vannføringen før elven ble regulert.

Økt vannføring vil føre til økt vannhastighet og vanddekt areal. Begge faktorer kan påvirke bunndyr. Effekten av ekstreme endringer i vannføring som følge av regulering vil tilsvare effekten av flom. Bunndyr beveger seg naturlig nedover elver og koloniserer nye områder ved å slippe seg fra substratet og drive nedover i strømmen. Økt vannføring og flommer vil føre til at bunndyr i større grad enn ved

normal vannføring slipper seg fra substratet eller bli skylt nedover elven (Smith et al. 2019). Spesielt ved raskt økende vannføring kan vi forvente at mange individer og arter spyles ut eller har økt drivaktivitet (Radford and Hartland-Rowe 1971, Matter et al. 1983). Ved økt vannføring vil også arts-sammensetningen endres, for eksempel fra arter som foretrekker stillestående vann og bakevjer med vegetasjon til arter som foretrekker rask vannhastighet og hardt substrat (O'Keeffe and De Moor 1988).

En mer eller mindre permanent økning i vannføring kan føre til økt biologisk produksjon fordi vanddekt areal øker og fordi det ofte er høyest tetthet og mangfold av bunndyr ved relativt høy vannhastighet (Nelson and Lieberman 2002). Spesielt økt vintervannføring vil økt vannføring om vinteren

### Redusert vannføring

Mengden vann som renner gjennom bekker og elver reduseres dersom vann tas ut til menneskelige formål. Spesielt i tilknytning til magasinkraftverk kan det være lange elvestrekning med fraført vann og redusert vannføring. Elvestrekninger nedenfor vanninntak og ovenfor utløp fra kraftverk (i det såkalte restfeltet), samt i nedslagsfelt som vannet ledes bort fra, vil ha redusert vannføring (Figur 7). En regulering som fører til redusert vannføring vil utgjøre en av de største påvirkningene for økosystemer i elver siden vannføring er en svært viktig abiotisk miljøfaktor i elver. En redusert vannføring vil i stor grad påvirke miljøbetingelsene, og dermed bunndyrsamfunnet. Ved redusert vannføring endres miljøbetingelsene ved at vannhastighet, vannføring og dybde reduseres, og ved at deler av elveleiet tørrlegges. Reduksjon i vannføring kan også ha indirekte effekter ved å påvirke vanntemperatur, avrenning av næringssalter, mengden påvekststalger og finpartikler, eller ved at forurensende stoffer i mindre grad blir fortynnet (Wen et al. 2017). I tillegg fører redusert vannføring til økt avleiring av sedimenter på elvebunnen.

Reduksjonen i vannføring medfører lavere tetthet og biomasse av bunndyr (Zelinka 1984), og kan føre til lavere biologisk mangfold fordi arter forsvinner fra elven når områder tørrlegges (Iversen et al. 1978, Schneider and Petrin 2016), og ved at vannet blir varmere om sommerhalvåret slik at antallet arter som er tilpasset kaldt vann reduseres (Cazaubon and Giudicelli 1999). Dersom vannføringen strupes helt inn vil de fleste arter strande og forsvinne fra systemet, mens noen få arter likevel kan overleve og være tilstede når vannføringen øker igjen (Wright et al. 1984). Biologisk mangfold kan også påvirkes negativt ved at variasjonen i habitater reduseres når vannføringen reduseres (Henricson and Sjöberg 1984, Dewson et al. 2007). Ved redusert vannhastigheten vil enkelte slekter erstattes av andre. For eksempel er slektene av døgnfluene *Paraleptophlebia*, *Choroerpes*, *Siphonurus* og *Pseudocloen* tilpasset habitater med lav vannhastighet (Brittain and Saltveit 1989) og kan erstatte arter som er tilpasset høy vannhastighet, som vårfluen *Rhyacophila nubila* (Graeber et al. 2013).



**Figur 7.** Daleelva i Vaksdal er regulert for vannkraft. Restfeltet i elven kan ha betydelig redusert vannføring siden vannet ledes bort fra elven og inn i kraftverket. Foto: G. Velle.

Mange bunndyr har optimal tetthet ved høy vannføring. I elver på New Zealand fant man for eksempel høyest tetthet av de 12 vanligste bunndyrartene ved vannhastighet høyere enn 0,6 m per sekund (Jowett and Richardson 1990), noe som er høyere enn vannhastigheten som ørret foretrekker (Fornaroli et al. 2016).

Det er flere prosesser som fører til endret artssammensetning, i tillegg til lavere vannhastighet. Redusert vannføring kan føre til økt drivaktivitet av bunndyr (Corrarino and Brusven 1983) og til at artssammensetningen endres til å bestå av arter med mindre størrelse (Williams and Winget 1979, Garnås 1985), som for eksempel døgnfluen *Baetis rhodani*. Endringer i antallet dyr og artssammensetning forårsakes også av økt deponering av partikler på elvebunnen (Wood and Armitage 1999, Brunke et al. 2001). Med lavere vannføring vil transporten av organiske materiale i vannet reduseres, noe som fører til at filtrerende arter bunndyr erstattes av samlere (collector/gatherers). Når i tillegg oksygeninnholdet i vannet synker om sommeren som følge av økt temperatur (Parr and Mason 2004) påvirkes hele økosystemet. Dette fører til redusert omsetningen av



organisk materiale og redusert evne til å rense vann (Graeber et al. 2013). Bunndyr som er stasjonære vil være spesielt utsatt, for eksempel muslinger. Negative effekter som følge av redusert vannføring vil øke med synkende vannføring (Corrarino and Brusven 1983) og øke dess lengre vannføringen er lav (Iversen et al. 1978).

Det er en dynamisk likevekt mellom vannet i en elv og grunnvannet. Grunnvannsspeilet vil dermed senkes ved lav vannføring i elven. Dette kan påvirke vannstanden i små tilførselsbekker, med mulige negative konsekvenser for bunndyr. Konsekvensene av redusert vannføring i tilførselsbekker er lite undersøkt.

### Raske endringer i vannføring og effektkjøring

Vannføringen i elver varierer naturlig i løpet av dager, sesonger og år. Bunndyr er derfor tilpasset endringene i vannføring. Effektkjøring (engelsk: «hydropeaking») er en type drift av vannkraftverkene som medfører raskere og hyppigere endringer i vannføring og vannstand enn i naturlige elver. Endringene i vannføring under effektkjøring skjer over minutter, timer og dager, der en mangedobling og tilsvarende reduksjon av vannføring kan forekomme en til to ganger per døgn. Effektkjøring kan ha flere mulige innvirkninger på livet i elven, og først og fremst på grunn av hyppige endringer i vanddekt areal, vanddybde, vannhastighet, vegetasjon og bunnsstrat nedstrøms kraftstasjonen (Schülting et al. 2019).

Bunndyr er mindre mobile enn fisk, noe som fører til at effektkjøring har større påvirkning på bunndyr enn fisk (Kraabøl and Thomassen 2017). Få bunndyrarter kan tilpasse seg raske endringer i vannføring (Brittain and Saltveit 1989). Selv om effektene vil variere avhengig av hvilke arter som er tilstede (Brittain and Saltveit 1989), vil en regulering med effektkjøring føre til redusert biologisk mangfold og lavere biologisk produksjon med lavere tetthet av bunndyr (Ward 1976, Brittain and Saltveit 1989). Bunndyr som lever i grunne områder av elven eller på steiner o.l. som stikker et stykke opp fra elvebunnen er spesielt utsatt. Vannstandsendinger kan føre til at områdene blir tørrlagt og medfører stranding av bunndyr og gyteområder for fisk. Effekten av vannstandsendinger vil variere mellom funksjonelle grupper og er spesielt avhengig av hvordan dyrene finner næring og beveger seg (Troelstrup and Hergenrader 1990). For eksempel vil skrapere og samlere påvirkes negativt siden disse lever eksponert på steiner, og det samme gjelder rovdyr som aktivt søker etter bytte (Troelstrup and Hergenrader 1990, Englund and Malmqvist 1996). Gravende bunndyr er minst påvirket.

Med endringer i vanddekt areal vil arealet for biologisk produksjon også endres. Endringer i vanddekt areal som følge av regulering er en av de viktigste faktorene som påvirker tetthet og mangfold av

bunndyr i elver (Raddum et al. 2006). Kun ett døgn med tørrlegging kan medføre tap av bunndyrtettheter i det tørrlagte området på 80-90% (Arnekleiv et al. 1994, Bakken et al. 2016). Bunndyrtettheten reduseres fordi dyr på grunt vann tørrlegges og dør eller slippe seg nedover strømmen ved driv (Perry and Perry 1986, Brittain and Eikeland 1988). Bunndyr spres eller beveger seg aktivt ved driv, og vanligvis med høyest aktivitet om natten. Ved effektkjøring vil dyrene i tillegg ha en periode med høy drivaktivitet når vannføringen øker, også utenom natten (Matter et al. 1983). Drivaktiviteten øker raskt etter økt vannføring og når et maksimum allerede etter tre minutter, før aktiviteten daler sakte i de påfølgende timene (Bruno et al. 2015). Dyrene slipper seg fordi de er sensitive ovenfor endringer i vannføring og høy vannhastighet eller fordi substratet på elvebunnen er ustabil ved høy vannføring. For eksempel vil arter som er tilpasset høy vannhastighet og som lever dypere i substratet (f.eks. *Leuctra* sp., *Hydropsyche* sp.) være mindre påvirket enn arter som er tilpasset lav vannhastighet (f.eks. *Lepidostoma hirtum* og Leptoceridae) (Schülting et al. 2016). Arealet av habitater med stillestående vann vil reduseres ved effektkjøring, noe om resultater i at antallet dyr tilpasset stillestående vann synker signifikant (Leitner et al. 2017). Ved effektkjøring om natten vil tettheten av bunndyr i driv være større enn ved effektkjøring om dagen (Schülting et al. 2019). Det er fordi mange arter bunndyr er mer aktive om natten enn om dagen. Effektkjøring kan også påvirke næringskjeden når tettheten av bunndyr i driv endres (Miller and Judson 2014). Arter som foretrekker dypere områder i elven som er permanent vanndekt (dypål) er mindre påvirket av effektkjøring og vil dermed favoriseres (Harby et al. 2004, Herland 2012, Bakken et al. 2016).

Vannhastighet og vannføring bestemmer i stor grad sedimenttilførsel og derfor også substrattypen og tilførsel av næring (Bakken et al. 2016). De fleste bunndyr har preferanser for få bestemte substrattypen, og vannhastighet er sammen med temperatur de viktigste faktorene på hvor mye bunndyr en elv kan produsere. Noen bunndyr er også sensitive ovenfor økt sedimentering som forekommer som følge av effektkjøring og vil påvirkes negativt (Rabeni et al. 2005). Endringer i vannføring og påfølgende endringer i sedimentregime kan også påvirke dekningsgraden av moser, alger og makrofyter i elven (Johansen 2000). Plantene er viktige som substrat, skjul og føde for bunndyr og en endring i dekningsgrad og artssammensetning av planter kan påvirke bunndyr negativt (Allan and Castillo 2007).

Tetthet og biologisk mangfold er gjerne lavere i faunaen som blir funnet i driv i regulerte elver enn i uregulerte elver, noe som reflekterer en generelt lavere tetthet og mangfold i regulerte elver (Schülting et al. 2019). Påvirkningen på biologisk mangfold ved effektkjøring kan være betydelig. For eksempel var det tre arter av døgnfluer rett nedstrøms et kraftverk med effektkjøring, mens 4,5 km nedstrøms var det 10 arter og 12,5 km nedstrøms var det 12 arter (Hudson and Nichols 1986). I en studie fra Norge

ble det funnet at fjærmygg og døgnfluer blir mest negativt påvirket av effektkjøring i sonen som tørrlegges (ramping zone), mens fåbørstemark ikke blir påvirket (Kjærstad et al. 2018). Arter som har mange livssykluser per år (såkalt multivoltine arter) ha en fordel ved effektkjøring i forhold til arter med færre livssykluser per år. Multivoltine arter har en kort generasjonstid med rask eggutvikling og larvevekst. Det er til en hver tid større sannsynlighet for arter med multivoltin livssyklus har klekket og kan legge nye egg i områder av elven som har vært tørrlagt, samtidig som det er større sannsynlighet for at artene rekker fullføre en hel livssyklus før en ny tørrlegging. Artene er kjent for å rekolonisere raskt og kan dominere faunaen i områder med mye forstyrrelser (Perry and Perry 1986, Gillooly and Dodson 2000, Raddum et al. 2006). En annen tilpasning til forstyrrelser finner man hos enkelte arter der nymfer eller larver kan gå inn i diapause (dvale) dersom miljøforholdene blir ugunstige (Neumann and Krüger 1985, Brittain 1990). Dette finner man blant annet hos steinfluer og enkelte arter fjærmygg (op. cit.), som dermed vil favorisere av effektkjøring.

I tillegg til endringene beskrevet over, kan effektkjøring påvirke vanntemperatur. Temperaturendringene (kaldere eller varmere) kan skje raskt og graden av endring vil variere med sesong og om vannet tappes over eller under termoklinen i magasinet. Ved plutselige endringer i temperatur som følge av effektkjøring (engelsk: «thermopeaking») vil bunndyr bli stresset og ha høy drivaktivitet (Carolli et al. 2012). Larver av fjærmygg, knott og døgnfluer innen familien Baetidae er spesielt utsatt og slipper seg nedover strømmen ved thermopeaking. Denne type driv kan skje i tillegg til driv som følge av endret vannføring, noe som kan observeres som to topper i drivaktivitet når endringer i vannføring og temperatur ikke er synkrone (Carolli et al. 2012). Ved synkrone topper kan kald thermopeaking i kombinasjon med effektkjøring gir lavere drift enn kun effektkjøring alene (Schülting et al. 2016).

Etter en periode med raske endringer i vannføring, vil habitatstabilitet være en viktig faktor for å gi bunndyr tid til å rekoloniser habitatene (Brittain et al. 2001). Rekolonisering skjer via drift av bunndyr som kommer fra habitater oppstrøms, egg som legges av flygende dyr og fra dyr som beveger seg fra dypålen eller har overlevd i substratet under tørrlegginga (Williams and Hynes 1976). I elver med intakte habitater og gode kildepopulasjoner oppstrøms kan det gå en måned (Harby et al. 2004) til 48 dager (Kjærstad et al. 2018) før normal bunndyrfauna er etablert etter overgang til stabil vannføring. Rekoloniseringen tar lengre tid dersom elven mangler intakte habitater oppstrøms og dersom substratet i den tørrlagte delen av elven er kompakt. Området mellom overflatevann og grunnvann i elvebunnen (hyporeisk sone) er et viktig refugium for bunndyr både under perioder med tørrlegging og perioder under høy vannføring (Bruno et al. 2009). Her er det rolige forhold og vann der bunndyr kan søke tilflukt. Et porøst bunns substrat der bunndyr lett kan søke ned i elvebunnen vil derfor til en

viss grad redusere negative effekter av effektkjøring. En porøs elvebunn mangler som regel i regulerte elver der bunnen ofte består av tett armeringslag som følge av erosjon under høy vannføring, sedimentering under lav vannføring og mangel på rensende flommer (Saltveit 2006, Bruno et al. 2009).

### Stabil vannføring gjennom sesongen

Stabil vannføring og mangel på utspyling kan føre til avsetning av fine sedimenter (se mer om effekter i kapittel 5 om substrat). Perioder uten høy vannføring og flommer vil være gunstig for alge- og mosevekst. Begroingen vil være gunstig for bunndyr som lever av alger og mose, eller som bruker alge og mose som habitat (Brittain and Saltveit 1989). Tette matter med alge og mose kan føre til økt biomasse av bunndyr (Armiger 1976). Artssammensetningen av bunndyr vil dermed endres, for eksempel ved at andelen av døgnfluer innen familien Baetidea øker mens andelen av familien Heptageniidae synker (Lillehammer and Saltveit 1984). Det er også funnet at en redusert variasjon i vannføring kan påvirke funksjonene i bunndyrsamfunnet ved at andelen gressere og skrapere minker (Schneider et al. 2018).

## 5. Substrat og suspendert materiale

Elvestrekninger nedenfor vannkraftverk og demninger har endret vannføringsregime, noe som fører til endret sedimenttransport (Bogen and Bønsnes 2001a). Reguleringsmagasiner fungerer som sedimentfeller slik at det blir redusert sedimenttransport nedstrøms dammen, og spesielt grovere kornstørrelser mangler (Wang et al. 2020). I Litauen er det funnet at transporten av suspendert fint uorganisk materiale kan øke med 60 - 80% i regulerte elver (Hansen 1975). En reduksjon i suspendert materiale kan føre til at økt erosjonspotensial. Når spyleflommer samtidig mangler vil fine sedimenter avsettes i hulrom i substratet, og det dannes et armeringslag med grov stein i en matriks av fine sedimenter på elvebunnen (Figur 8).

Finsedimenter avsettes også dersom vannføringen reduseres som følge av regulering eller når regulering begunstiger begroing. I store restfelt med sikker vannforsyning og uten sedimentfeller kan imidlertid naturtypiske hydromorfologiske egenskaper være til stede, dog nedskalert. Slike strekninger kan fortsatt ha en viktig funksjon for vassdragsmiljøet og tilby naturtypiske habitater og prosesser.



**Figur 8.** Elvebunnen i regulerte elver har ofte et armeringslag med gov stein i en matriks av fine sedimenter på elvebunnen. I Aurlandselva er det utført forsøk med å spyle ut finsedimentene manuelt. Foto: G. Velle.

Variasjonen i substratet i elver bidrar til diversitet i habitater, både når det gjelder kornstørrelse, organisk innhold og hulrom i elvebunnen. Dessuten bidrar variasjon i substrat til variasjon i vannhastigheten over elvebunnen. Vanndybde, kornstørrelse og vannhastighet er faktorer som påvirker både biologisk mangfold og tettheter av bunndyr (Jowett et al. 1991, Lods-Crozet et al. 2001, Tsybulskiy et al. 2002, Baryshev 2020). Dersom andelen hulrom reduseres vil også habitatets kvalitet reduseres (Saltveit et al. 2019). Høy diversitet i kornstørrelse på mikrohabitatnivå i en elv bidrar til høyt biologisk mangfold siden mange arter har ulik preferanse for kornstørrelse (Harper et al. 1992). På mesoskala nivå i en elv med hardt substrat kan man forvente at tetthet og biologisk mangfold av bunndyr øker med økende kornstørrelse helt opp til stein og blokk (Culp et al. 1983, Minshall 1984, Death 2000, Gore et al. 2001).

Wood og Armitage (1997) beskrev fire måter som avsetning av finsedimenter kan påvirke bunndyr: 1) ved å endre sammensetningen av substratet og dermed endre tilgjengeligheten til substratet for enkelte arter (Hynes 1970, Waters 1995); 2) ved at finsedimenter er ustabile og dermed at dyrene er

mer utsatt for å tas av strømmen (Rosenberg and Wiens 1978, Culp et al. 1986); 3) ved at deponering av finsedimenter og akkumulering av organisk materiale kan føre til redusert konsentrasjon oksygen i vannet, som påvirker respirasjon (Waters 1995); og (4) ved å påvirke næringsopptak siden påvekstalger og mengden byttedyr kan reduseres (Peckarsky 1985, Graham 1990). Bunndyr vil påvirkes negativt både i hurtigflytende og sakteflytende deler av elven (Hogg and Norris 1991).

Fint substrat i utløpselven er hovedårsaken til at biologisk mangfold og artssammensetning påvirkes negativt nedstrøms reguleringsmagsiner (Wood and Armitage 1997, Wang et al. 2020). Påvirkningen fortsetter minst 5 km nedover elven (Ellis and Jones 2013, Ellis and Jones 2016). Gravende former som fjærmygg, fåbørstemark og kule- og ertemuslinger (Sphaeriidae) vil favoriseres, og arter innen døgnfluer, steinfluer og vårfluer vil som regel synke i antall og mangfold (Bremnes and Saltveit 1995, Waters 1995, Kaller and Hartman 2004). Arter som er vanlige i Norge og som påvirkes negativt inkluderer for eksempel *Baetis rhodani*, *Hydropsyche pellucidula*, *Asellus aquaticus* og husbyggende vårfluer (Wood et al. 2005).

Bunndyrsamfunnet kan også påvirkes negativt dersom andelen suspenderte finsedimenter øker. Da vil respirasjonsorganer og munneler og nett som brukes til å filtrere vannet tettes igjen (Bilotta and Brazier 2008).

## **6. Kanalisering, flomsikring og endring av elveløp**

Det er mange grunner til at elveløp og bekkeløp kanaliseres og endres, for eksempel for å hindre flom, øke drenering, effektivt transportere vann gjennom elvestrekningen eller for å bruke vannveier til transport. Kanalisering skjer ved at elveleiet og elvebankene forsterkes ved hjelp av blokker og/ eller betong, og gjerne i sammenheng med at elveløp rettes ut eller at forgreininger fjernes (Figur 9). Endringene bidrar til mer homogene fysiske forhold, spesielt når det gjelder vannføring, forgreinede elveløp, dynamikk og konnektivitet på langs av elven, på tvers av elven og vertikalt i elven (Kondolf et al. 2006, Surian et al. 2009), noe som fører til tap av viktige habitater.



**Figur 9.** Store Veitabekken ved Flesland med typisk steinsetting som man ser i mange norske vassdrag. Denne type regulering er lite gunstig for biologisk mangfold og biologisk produksjon. Foto: G. Velle.

### Kanaliserings og flomsikring

Kanaliserings fører til forkorting og utretting av elveløpet, økt vannhastighet og økte erosjonskrefter (Figur 9). Både tetthet og biologisk mangfold påvirkes negativt, og i tillegg vil artssammensetningen påvirkes (Kubíček et al. 1995, Negishi et al. 2002, Horsák et al. 2009). I en studie av bunndyr langs en gradient av kanalisering fant man at graden av modifikasjoner av elvebanken er den viktigste miljøvariabelen som påvirker bunndyr (Horsák et al. 2009). Tetthet og mangfold av bunndyr er lavest i betongkanaler. Ved kanalisering økes skjærstresset langs elvebunnen slik at bunndyr og organisk materiale lett vaskes ut (Kubíček et al. 1995, Horsák et al. 2009). I tillegg er det liten variasjon i habitater, og redusert mengde kantvegetasjon i forhold til naturlige elveleier. Det er mange tiltak som kan gjøres dersom man ønsker å sikre mot flom på en mer miljøvennlig måte. Pulg m.fl. (2022) gjennomgår en rekke av tiltakene.

### Forgreinede elveløp

Mange naturlige elver har forgreininger. En forgreinet elv har flere grunne elvekanaler på en elveslette der kanalene er adskilt av små sedimentbanker eller øyer. Systemet er dynamisk, og oppstår gjerne

der det er god tilførsel av sedimenter forhold til vanntilførselen (f.eks. i Æneselven i Hardanger), og/eller at sedimentene har grove kornstørrelser (f.eks. i Veig i Eidfjord). Vannpytter er vanlige på elvesletter med forgreinede elveløp. Her kan det være høyt mangfold av spesialiserte arter innen amfipoder, vårfluer, døgnfluer snegler og fjærmygg (Gray and Harding 2007). Artene vil forsvinne dersom pyttene dreneres.

I forhold til elveløp med enkeltkanaler vil forgreinede elveløp ha større areal og heterogenitet med flere mikrohabitater. Total elvebredde er også lengre i en forgreinet elv enn i en enkeltkanal, noe som fører til variasjon i prosesser som påvirkes av elvebredder og nedslagsfelt, slik som vanntemperatur, konduktivitet og oksygen, og med mer tilførsel av alloktont organiske materiale. En fjerning av forgreininger vil føre til en homogenisering i habitater (Elosegi et al. 2010).

På grunn av stort areal, stort antall habitater og god tilgang på alloktont materiale kan man forvente at forgreinede elveløp har større biologisk produksjon og større biologisk mangfold enn tilsvarende areal i elver med enkeltkanaler (Elosegi et al. 2010). Dette er i midlertid ikke alltid tilfelle siden habitatene i forgreinede elveløp ofte er ustabile på grunn svært aktive sediment prosesser, noe som kan føre til redusert biologisk produksjon og biologisk mangfold (Gray and Harding 2007). Vanlig forekommende bunndyrarter i forgreinede elveløp kan være innen spissgjelledøgnfluer (Leptophlebiidae), fjærmygg og elvebiller (Elmidae) (Gray and Harding 2007).

## 7. Terskler og vandringshinder

Terskler er lave demninger uten reguleringsinnretninger bygget på tvers av elveleiet. Bygging av terskler er svært vanlig i regulerte vassdrag. Formålet er å opprettholde vannstanden selv ved lite tilsig i et forsøk på å bedre biologiske og estetiske forhold i en elv etter kraftutbygging. Terskler kan bygges av betong, steinblokker eller av tre. Terskelbyggingen fører til at vandekt areal øker i forhold til regulerte elver uten terskler, samtidig som vanngjennomstrømningen blir redusert og elva blir mer stillestående (Nilsson et al. 2005). Finsedimenter vil avleires i terskelbassengene og langskuddvegetasjon og alger som er knyttet til stilleflytende vann blir begünstiget (Rørslett 1990).

Vannhastighet er en av de viktigst miljøfaktoren for bunndyr elver (Nelson and Lieberman 2002). I terskelbassenger endres bunndyrfaunaen fra å bestå av arter tilpasset rask vannstrøm til å bestå av arter tilpasset sakteflytende vann og graving (Fjellheim et al. 1992). Etter hvert vil faunaen bli mer lik forholdene i stillestående vann. Biomassen av bunndyr i terskelbasseng kan være høy siden bassengene fungerer som en sedimentasjonsfelle for organisk materiale. Det kan for eksempel være høy tett av fåbørstemark og fjærmygg i terskelbassengene (Raastad 1979, Fjellheim et al. 1992). I



tillegg kan knott favoriseres. Knott har kort livssyklus og kan oppnå høy tetthet på selve terskelen der det er høy vannhastighet og god tilgang på næring (Raastad 1979). Lav gjennomstrømningshastighet og høyt organisk innhold i terskelbassengene kan føre til oksygensvinn om sommeren, noe som vil påvirke artssammensetningen og nedbryting av organisk materiale (Graeber et al. 2013). Selv om den biologiske produksjon av bunndyr kan være høy i terskelbassenger, kan vi forvente at det biologiske mangfoldet er lavere enn i rask-flytende strekninger av elven (Ivicheva et al. 2019). Faunaen i terskelbasseng er tilpasset sakteflytende vann og dyrene sårbare for å spyles ut under høy vannføring og flommer (Fjellheim et al. 1992).

Siden terskelbassengene fungerer som sedimentasjonsfeller for organisk materiale vil mindre organisk materiale være tilgjengelig i elven nedstrøms bassenget. Dette kan ha negativ påvirkning på den biologisk produksjon i strykepartier (Fjellheim et al. 1989, Fjellheim et al. 1992).

Bunndyrsamfunn påvirkes i stor grad av dyrenes evne og mulighet til å spres. Hovedspredningen av dyr i elver skjer passivt via drift i vannstrømmen, og denne prosessen er avhengig av konnektivitet. Spredning påvirkes negativt dersom det er vandringshindre i elven, slik som dammer og terskelbassenger (Ptatscheck et al. 2020).

Andre sekundære påvirkninger som følge av barrierer forårsakes av redusert vannføring (Nilsson et al. 2005), som igjen kan føre til økt temperatur (Kokavec et al. 2018), mindre løst oksygen (Verberk et al. 2016) og mindre fortykning av næringsalter (Wen et al. 2017).

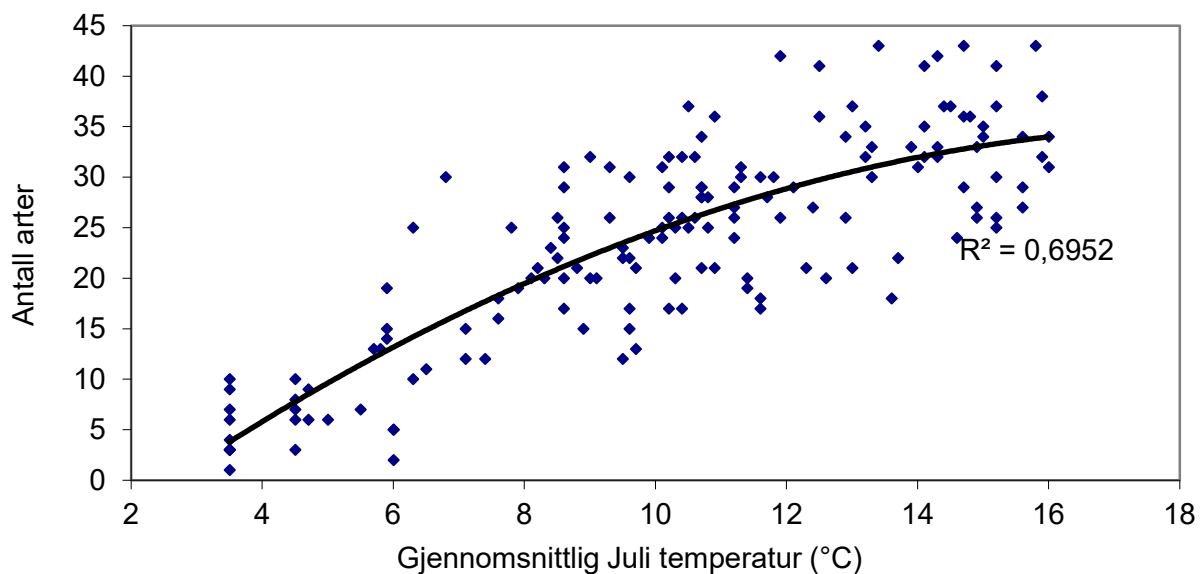
## 8. Temperatur

Vanntemperatur kan påvirkes ved flere prosesser i et regulert vassdrag. Vannet som renner gjennom kraftverk kan enten ha opprinnelse fra bekke- eller elveinntak eller fra reguleringsmagasiner. Reguleringsmagasiner ligger ofte i kjeder fra fjellet og ned mot havnivå. Vannet føres fra et reguleringsmagasin via bratte tilløpstuneller eller rør til kraftverk som enten har avløp i nye reguleringsmagasiner, i elver eller i sjøen. Vannet kommer gjerne fra fjellet og blir ikke varmet opp av solen i elveleiet. Vann som tappes fra reguleringsmagasiner vil også være kaldt dersom inntaket ligger under termoklinen, dvs dypere enn 8-12 meters dyp. Under termoklinen (i hypolimnion) er vannet sjelden over 6 °C, og temperaturen synker ned mot 4 °C ved økende dybde. Avløpsvannet fra kraftverk, både med opprinnelse fra reguleringsmagasiner og bekkeinntak, bidrar derfor til at både reguleringsmagasiner og avløpselver er kaldere enn i ikke-regulerte innsjøer og elver om sommeren (Casado et al. 1989). Om vinteren vil vann fra reguleringsmagasiner som regel føre til at temperaturen nedstrøms kraftverket blir varmere enn om elven ikke var regulert.

Vannet som ligger grunnere enn termoklinen i reguleringsmagasiner (epilimnion) vil være varmt i sommerhalvåret. Dersom vanninntaket ligger over termoklinen kan vannet nedstrøms utslippspunktet varmes opp.

### Påvirkning av temperatur

Bunndyrene er vekselvarme. Vanntemperatur er derfor en av de viktigste miljøvariablene for bunndyr, og påvirker både vekstrate, livshistorie, biologisk mangfold, biologisk produksjon og sammensetning av arter (Ward 1992, Jacobsen et al. 1997, Füreder 1999, Brittain et al. 2001, Velle et al. 2005, Haidekker and Hering 2008). En endring i temperatur som følge av regulering vil derfor påvirke bunndyrsamfunnet (Jackson et al. 2007). Dette gjelder ved temperaturendringer både i stillestående vann og i rennende vann. I rennende vann vil påvirkningen nedstrøms et utslipp av vann med endret temperatur fortsette flere titall kilometer nedover elven eller mer (Ellis and Jones 2013, Ellis and Jones 2016). Vi kan forvente at det biologiske mangfoldet synker dersom temperaturen reduseres (Figur 10).



**Figur 10.** Forholdet mellom gjennomsnittlig temperatur i Juli og antall arter fjærmygg i 158 innsjøer i Norge (Velle m.fl. upublisert).

Antallet bunndyrfamilier øker gjerne lineært med økende temperatur (Jacobsen et al. 1997), noe som kan være årsaken til at det er færre arter døgnfluer mangfold nedstrøms dammer som tappes fra hypolimnion (Brittain and Saltveit 1989). Livssyklusen til bunndyr vil også påvirkes av temperatur. For

det første vil temperatur påvirke hvorvidt en art kan vokse raskt nok til å fullføre livssyklusen i elv og dermed være til stede (Raddum et al. 2008). Antall livssykluser som en art kan gjennomføre per år vil også påvirkes. En art kan bruke to år på å fullføre livssyklusen i høyfjellet der vannet er kaldt, og ett år i lavlandet der vannet er varmere (Brittain 1978). For eksempel kan døgnfluen *Baetis rhodani* ha en ekstra livssyklus om sommeren ved varm temperatur, men rekker ikke å fullføre sommerlivssyklusen nedstrøms en dam på grunn av kaldt avløpsvann (Pearson et al. 1967). Dette fører til redusert biologisk produksjon. Effekt av en endring i temperatur vil være størst i kontinentalt klima og varmere regioner der utslipp av vann fra hypolimnion og til elver kan føre til store temperaturendringer (Saltveit et al. 1987, Brittain and Saltveit 1989).

Bunndyr er også ansett for å være sårbare for klima-induserte endringer i temperatur og vannføring. Klimaendringer vil påvirke bunndyr sammen med andre påvirkningsfaktorer og kan være komplekse å skille fra andre effekter, og spesielt effekten av økt næringstilgang (Velle et al. 2010). Vi kan likevel forvente at lokale endringer i vassdraget har større effekt på avrenning og vannkvalitet enn klimaendringer (Floury et al. 2012).

### Endret vintertemperatur

Vekst hos bunndyr varierer med sesong, der noen arter vokser under vinterhalvåret, mens andre vokser under sommerhalvåret (Brittain 1990, Söderström 1991). En endring i vintertemperatur vil påvirke andre arter enn en endring i sommertemperatur. En temperaturøkning om vinteren vil føre til økt vekst og fremskynde tidspunktet for klekking. Dyr som klekker for tidlig risikerer i være ute av fase med lufttemperatur under det voksne livsstadiet og dø på grunn av lav lufttemperatur (Raddum 1985). Endret vintertemperatur kan også påvirke sammensetningen av arter. I Vassbygdelvi i Aurland ble vannføringen redusert som følge av regulering. Dette førte til at grunnvann dominerte vannføringen i elven om vinteren og til en økning i vintertemperatur (Fjellheim and Raddum 2008). De to steinfluene *Nemurella pictetii* og *Leuctra nigra* forsvant fra elven som følge av endret temperatur, mens *Ephemerella aurivillii* etablerte seg i elven (Fjellheim and Raddum 2008, Raddum et al. 2008).

Vekstraten hos bunndyr reduseres med kaldere temperatur siden vekstrate og temperatur er korrelert for de fleste artsgrupper av bunndyr. Det er for eksempel funnet for steinfluer (Brittain 1983), døgnfluer (Fjellheim and Raddum 2008) og fjærmygg (Velle et al. 2005). En reduksjon i temperatur om vinteren vil føre til redusert vekst og utsatt klekking. Disse dyrene er dermed også ute av fase i forhold til lufttemperaturen som de er tilpasset, og kan risikere å ikke rekke å fullføre veksten i løpet av ett år.

## Endret sommertemperatur

Lav temperatur om sommeren kan påvirke bunndyrene på flere måter. Dersom temperaturen reduseres i et vassdrag som følge av regulering vil også den biologiske produksjonen reduseres (Saltveit et al. 1994). Effekten er størst rett nedstrøms utløpet av kaldt vann, men vil også være betydelige videre nedover vassdraget (Vannote et al. 1980, Saltveit et al. 1994). Nedstrøms reguleringsmagasiner kan effekten av lav temperatur motvirkes noe siden det er økt tilførsel av plankton og organisk materiale fra magasinet (Perry and Perry 1986, Patterson and Smokorowski 2011). Effekten av økt organisk tilførsel kan føre til økt tetthet av bunndyr, selv om den totale biologiske produksjonen ikke nødvendigvis øker. Produksjonen øker ikke siden temperaturen er redusert, og fordi større individer lettere skylles vekk og artssammensetningen dermed endres til å bestå av små arter (Brittain and Saltveit 1989).

Temperaturen i en normalt kald elv kan øke dersom vannet tappes fra epilimnion (Fralely 1979). I Michagen, USA, fant Lessard og Hayes (2003) at vanntemperaturen i enkelte elver nedstrøms vannkraftverk om sommeren var 5°C varmere i enkelte elver i forhold til temperaturen før regulering. Effektene på bunndyr er sammensatte. En økt temperatur kan påvirke sammensetningen og tettheten av arter som er sensitive for temperatur (Fralely 1979, Kondratieff and Voshell 1981, Lessard and Hayes 2003). Biologisk produksjon eller antallet arter vil ikke nødvendigvis påvirkes (Lessard and Hayes 2003).

## 9. Oksygen

Under termoklinen i innsjøer kan det være perioder med naturlig lavt oksygeninnhold, og spesielt på dypere vann. Mengden løst oksygen er lavt fordi vannmassene sirkulerer to ganger per år og oksygenet brukes opp før våromrøringen og høstomrøringen. Dette kan også gjelde i reguleringsmagasiner, og spesielt dersom det er økt biomasse av makrofytter i forhold til naturlige innsjøer. Da vil nedbrytingen føre til oksygenvinn (Smock and Stoneburner 1980).

Oksygenvinn påvirker bunndyr reguleringsmagasinet, og det kan også påvirke bunndyr i utløpselven dersom vanninntaket er dykket (Ward and Stanford 1987). Bunndyr påvirkes i stor grad av endringer i løst oksygen (Verberk et al. 2016). Tetthet, biologisk mangfold og dyrenes størrelse reduseres når oksygenmengden reduseres (Verberk et al. 2011, Audzijonyte et al. 2018). Dødeligheten til bunndyr øker ved lave verdier av løst oksygen. Klekkeaktiviteten avtar ved verdier som er noe høyere enn dødelige nivåer elver (Connolly et al. 2004). Hos bunndyr er døgnfluer mest sensitive for lave nivåer av oksygen. Døgnfluer har forhøyet dødelighet dersom nivået av løst oksygen er under 20% i elver (Connolly et al. 2004). Ved vedvarende lave nivåer av løst oksygen vil bunndyrsamfunnet domineres

av noen få arter som tåler oksygenvinn, for eksempel fjærmygg (spesielt tribus Chironomini) og fåbørstemark.

Nedstrøms reguleringsmagasinet vil effekten av redusert oksygen raskt avta dersom det er god omrøring og oksygenering av vannmassene.

## 10. Næringstilgang og vannkjemi

Den kjemiske sammensetningen av vannet kan endres som følge av regulering, og spesielt nedstrøms reguleringsmagasiner der inntaket ligger under termoklinen. Vannet her kan være oksygenfattig, noe som igjen kan føre til økt konsentrasjon av metaller og hydrogensulfid. Økt konsentrasjon av metaller og hydrogensulfid i vannet nedstrøms dammer kan føre til lave tettheter av bunndyr, der døgnfluer er spesielt sensitive både ovenfor metaller (Weatherley et al. 1975, Scullion 1983, Gore and Bryant 1986) og hydrogensulfid (Oseid and Smith 1975).

De første årene etter regulering får man økt næringstilgang på grunn av utvasking. Dette gjelder for eksempel i Røssvatnet, som var påvirket av en "reguleringseffekt" med utvasking av næringssalter fra litoralsonen og høyere primærproduksjon (Lyché Solheim et al. 2021). Etter et par tiår kan regulering føre til en utarming (oligotrofiering), som følge av økt sedimentasjon og retensjon av fosfor. Samtidig har vann som kommer fra høyreliggende reguleringsmagasiner eller bekkeinntak ikke drenert gjennom terrenget og elver på samme måte som i naturlige elver. Andelen løste næringsstoffer og organiske partikler er dermed lavere enn i ikke-regulerte systemer (Minshall et al. 2014). Vannet er også kaldt, noe som medfører lav primærproduksjon. Her kan vi forvente at både artssammensetning, biologisk mangfold og tetthet av bunndyr er påvirket (Fjellheim et al. 2009, Minshall et al. 2014, Koperski 2021). Dersom elven påvirkes av næringssalter vil redusert vannføring bidra til mindre fortykning av næringssalter (Wen et al. 2017), det vil si eutrofiering. Vi kan forvente høyest mangfold av bunndyr ved intermediært innhold av næringssalter (Koperski 2021).

Nedstrøms reguleringsmagasiner vil primærkilden til næring utgjøres av autoktone alger som er i ferd med å brytes ned og med høyest forekomst under vårfloppen, i motsetning til naturlige elver der hovedkilden til næring er alloktont løv og med høyest forekomst om høsten (Rader and Ward 1988).

## 11. Gassovermetning

Ferskvann i naturen er sjelden mettet med mer enn 100 % luft. Gassovermetning, det vil si mer enn 100% metning av luft, kan likevel forekomme naturlig, for eksempel under kortvarige episoder

nedstrøms fossefall. Gassovermetning kan også oppstå i vannkraftverk når luft suges inn i tunnelsystemet eller når luft tilsettes i turbinkammeret (Figur 11). Gassovermetning kan også oppstå dersom vann slippes fra dammer. Luften løses da i vannet under høyt trykk og gassovermetningen oppstår når trykket reduseres etter at vannet har passert turbinen.

Ved gassovermetning risikerer fisk og bunndyr å bli rammet av gassblæresyke, tilsvarende som dykkersyke hos mennesker. Lakseyngel dør fra ca. 110 % gassmetning og lavere nivåer vil påvirke langvarig overlevelse og vekst (Pulg et al. 2018b, Stenberg et al. 2020). Andre organismer som amfibier og bunndyr vil også påvirkes negativt (Nebeker et al. 1981, Colt et al. 1984). For de fleste organismer er toleransen til gassovermetning imidlertid ukjent, og særlig for europeiske arter. Gassovermetning blir ofte oversett som miljøfaktor, og vi har foreløpig dårlig kunnskap om omfanget til problemet. Resultater fra målinger viser at gassovermetning kan være mer utbredd enn antatt (Pulg et al. 2018b).



**Figur 11.** Gassovermettet vann fra utløpet av et kraftverk i Ekso i Eksingedalen får blakket vann når bobler felles ut av vannet. Vann fra restfeltet er ikke blakket eller overmettet med gass. Foto: Eirik Straume Normann.

I labforsøk ser det ut til at bunndyr er mer tolerante for gassovermetning enn laksefisk. I Nord Amerika fant Nebeker et al. (1981) at LC50 (konsentrasjonen der halvparten av individene dør) var 129 % gassmetning for vårfluen *Timpanoga Hecuba*, og høyere enn 129 % for en art døgnflue, en art stikkemygg og en art fjærmygg. *Daphnia magma* tåler ti dager med 118 % gassovermetning før halvparten av individene dør, signalkreps (*Pacifastacus leniusculus*) tåler 133% i ti dager og steinfluene *Acroneuria californica*, *A. pacifica* og *Pteronarcys californica* tåler 125% i ti dager (Nebeker 1976, Nebeker et al. 1976). Det har også blitt utført labforsøk på bunndyr i Norge. Forsøkene viste høy dødelighet for døgnfluen *Baetis rhodani* og tanglusen *Asellus aquaticus* fra ca. 110 % gassovermetning, mens det ikke var signifikant forhøyet dødelighet for syv andre bunndyrarter (Velle et al. upublisert, Pulg et al. 2018b) (Figur 12). Hos bunndyr førte gassovermetning til bobledannelser (emboli) i kroppsvev og indre organer. Syv av ni arter bunndyr som ble testet i lab fløt opp da de ble utsatt for gassovermetning. Både arter som dør og arter som flyter opp forsvinner fra økosystemet, med effekter på tetthet og biologisk mangfold av bunndyr, samt økosystemtjenester.



**Figur 12.** Forsøk i lab viste at døgnfluen *Baetis rhodani* utviklet bobler under eksoskjelletet i kroppen de de ble eksponeres for mer enn 110% gassovermetning. Boblene førte først til at dyrene fløt opp før de døde. Ved 119% gassovermetning tok det 3 dager og 18 timer før halvparten av dyrene i forsøket var døde (Velle et al. upublisert, Pulg et al. 2018b). Foto: G. Velle.

## 12. Begroing

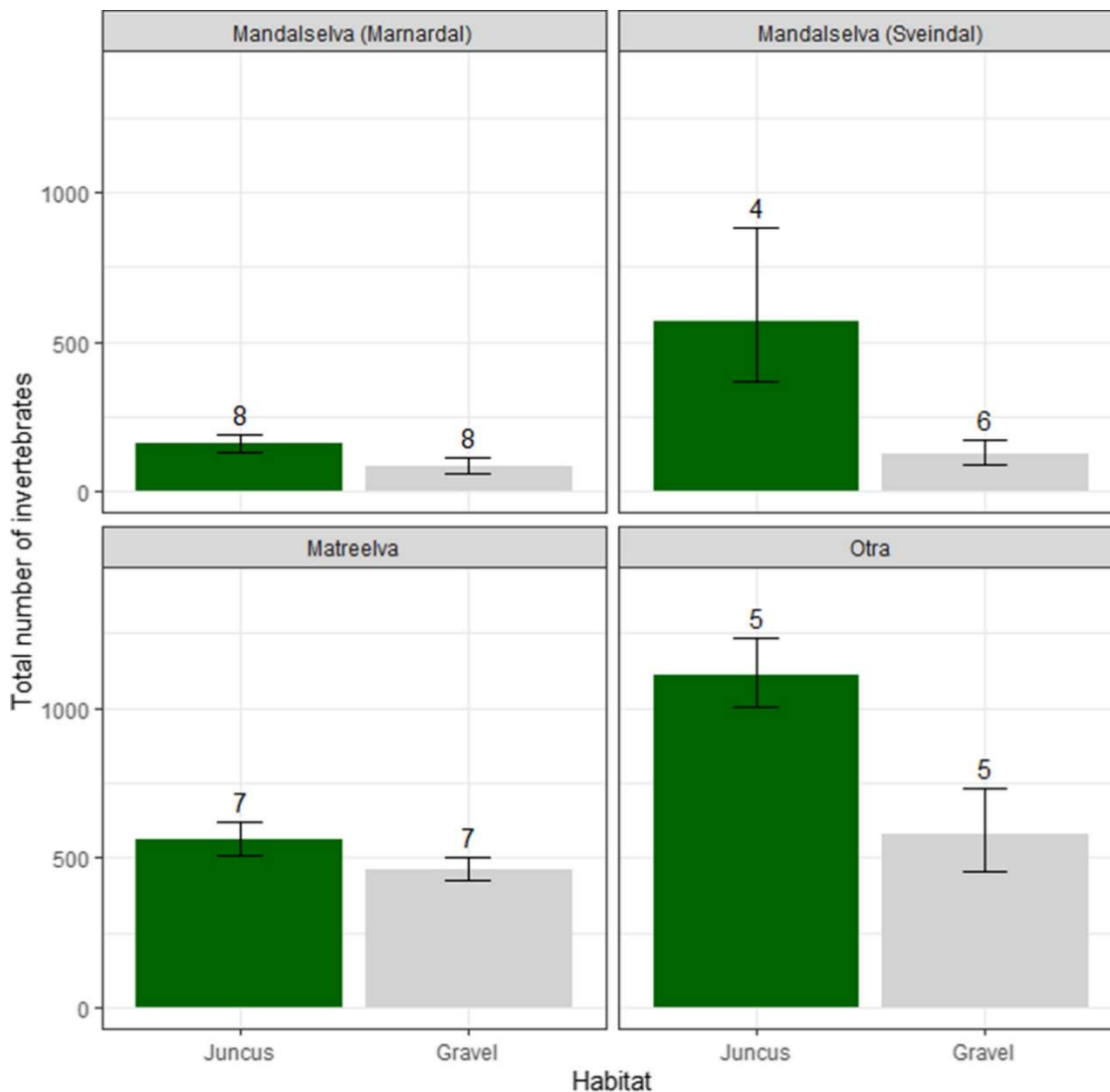
Begroing av mose, påvekstalger og makrofytter øker som regel etter regulering (Figur 13). Det er flere faktorer som kan forklarer den økte begroingen. Regulering fører til mangel på dynamikk i forhold til uregulerte elver, det vil si mer stabil temperatur (høyere vintertemperatur og lavere sommertemperatur), mer stabil vannføring, mangel på flommer med tilhørende stabilisering av elvebunnen, mangel på islegging om vinteren og redusert tilførsel av sedimenter (Rørslett 1988, Rørslett et al. 1989, Kohler et al. 2010, Ibáñez and Peñuelas 2019). Dette er faktorer som kan stimulere vekst og hindre slitasje av begroingen. Oppdemming av reguleringsmagasin gir også en utvasking av jordsmonnet som kan stimulere algevekst (Reinertsen and Kronborg 1996). Det er spesielt høy biomasse av påvekstalger i utløpselven rett nedstrøms dammer (Ellis and Jones 2014). Dersom reguleringen fører til økt vannføring kan man forvente redusert begroing (Biggs 2006).



**Figur 13.** Prøvetaking med surber etter bunndyr i et område med tett begroing av krypsiv (*Juncus bulbosus*) i Otra. Utbredelsen og tettheten av krypsiv har økt i flere vassdrag i Norge de siste 40 årene, og økningen skyldes blant annet regulering (Moe et al. 2013). Foto: G. Velle.



Makrofytter og mose er viktige habitater for bunndyr og har direkte påvirkning på bunndyr. Dyrene bruker planter som mat, skjul for predatorer, de legger egg i planter og bruker planter som livsmedium og som feste for tuber og hus (Papas 2007). Økt begroing er dermed gunstig for bunndyr som lever av planter, eller som bruker planter som habitat (Brittain and Saltveit 1989, Velle et al. 2021) (Figur 14). Tette matter med planter kan føre til økt biomasse, tetthet og biologisk mangfold av bunndyr både i rennende vann og i stillestående vann (Armiger 1976, Schramm and Jirka 1989, Velle et al. 2021). Artssammensetningen av bunndyr endres med økende plantemasse fordi arter som bruker planter som habitat øker. For eksempel vil andelen av fjærmygg, døgnfluer innen familien Baetidea og vårflueslekten Hydroptila øke, mens andelen av døgnfluefamilien Heptageniidae vil synke (Hessen et al. 1992, Bremnes and Saltveit 1995, Biggs 2006).



**Figur 14.** Antall individer av bunndyr og biomasse øker som regel i deler av elven med tett vegetasjon, i det tilfelle krypsiv (*Juncus bulbosus*), i forhold til partier av elven med grus (Figuren er hentet fra Velle et al. 2021). Antallet dyr vises med usikkerhet og antall surberprøver per stasjon.

Keast (1984) fant at det var høyere mangfold av bunndyr i områder med to arter makrofytter enn i områder med kun en art. Dette kan indikere at regulerte elver med fremvekst av enkeltarter makrofytter har lavere mangfold av bunndyr enn elver med fremvekst av flere arter makrofytter.

Planter kan ha indirekte påvirkning på bunndyr siden planter påvirker sediment, oksygenivå og vannhastighet. Vi kan forvente at antallet og tettheten gravende bunndyrarter øker når fine sedimenter akkumuleres i og rundt makrofytter (Velle et al. 2021). Artssammensetningen av bunndyr påvirkes også når bunnssubstratet stabiliseres (Death 1996, Townsend et al. 1997) og når makrofytter påvirker vannhastigheten (Gregg and Rose 1985). Planter påvirker mengden løst oksygen i vannet, og økt biomasse av planter kan føre til lave nivåer av løst oksygen om natten og til lave nivåer av oksygen når døde planter brytes ned. Dette kan igjen påvirke bunndyr negativt, og spesielt i innsjøer siden vannet er stillestående (Smock and Stoneburner 1980, Gregg and Rose 1985, Strayer et al. 2003).

Bunndyr bruker også begroingsalger som føde, men for begroingsalger er det en øvre grense av biomasse der de begynner å påvirke bunndyr negativt. Ved høy biomasse av begroingsalger reduseres tilgjengelig habitat som dyrene kan bruke som underlag og som feste for tuber og hus, algene reduseres fremkommeligheten og påvirker vannføring i habitatet (Ellis and Jones 2013).

Stabil vannføring kan føre til økt mosevekst. Dette kan igjen påvirke bunndyrfaunen. For eksempel kan tettheten av enkelte arter døgnfluer øke dersom regulering fører til økt mosevekst (Brusven 1984, Brittain and Saltveit 1989).

### **13. Kantvegetasjon og vegetasjon i nedslagsfeltet**

Kantvegetasjon er en viltvoksende sone med planter langs vassdraget fra vannkanten og opp til flomsikret land. Tetthet og sammensetningen av plantearter i kantvegetasjonen påvirkes av hydrologi (Gregory et al. 1991, Naiman and Decamps 1997), og kan derfor påvirkes som følge av regulering (Nilsson et al. 1991, Jansson et al. 2000). Kantvegetasjonen kan også fjernes i regulerte elver, for eksempel som følge av erosjonssikring.

Kantvegetasjon er svært viktig for økosystemer i elver (Figur 15). Ifølge Knight og Bottorff (1984) vil fjerning av kantvegetasjon påvirke bunndyr ved å

- 1) redusere alloktont organisk materiale, dvs næring
- 2) øke innstråling og dermed øke primærproduksjonen i vannet
- 3) øke innstrålingen og dermed øke temperaturen i vannet
- 4) endre vannets kvalitet og kvantitet

## 5) redusere tilgjengelig habitat på land for voksne insekter

I tillegg forebygger kantvegetasjon erosjon langs elvebredden, demper flommer og bidrar til å filtrere og rense forurensning (Osborne and Kovacic 1993, Sweeney et al. 2004). Fjerning av kantvegetasjon vil derfor føre til en reduksjon i tetthet og biologisk mangfold av bunndyr, og i tillegg påvirke artssammensetningen (Sweeney 1993, Rios and Bailey 2006). Artssammensetningen påvirkes når de funksjonelle gruppene som lever direkte av planterester (samlere og oppdeler) reduseres, og som igjen påvirker predatorer. Med redusert omsetning av organisk material vil også filtrere påvirkes negativt.

Det er også verdt å nevne at vegetasjonen i nedslagsfeltet påvirker økosystemet i elven. Hogst i nedslagsfeltet kan påvirke biologisk mangfold og sammensetningen av arter i flere tiår etter at trærne ble felt (Zhang et al. 2009). Dersom skogen i nedslagsfeltet til et vassdrag felles i forbindelse med regulering kan vi dermed forvente negative effekter på bunndyr (Harding et al. 1999). Biologisk mangfold i vassdraget påvirkes negativt fordi hogst fører til endringer i jordsmonn og sedimenttransport (Sweeney et al. 2004).



**Figur 15.** Kantvegetasjon er svært viktig for økosystemet i elven, blant annet fordi vegetasjonen gir skjul. Denne ørreten ligger på elvebunnen under røtter i Vadelva (Stord). Foto G. Velle.

## 14. Småkraftverk

Effekten av regulering i mindre elver, såkalte småskala vannkraftverk eller småkraftverk, ser ut til å variere mellom kraftverk. Generelt vil småkraft føre til endret vannføring og sedimenttransport, redusert vanndekt areal i rennende vann og tap av vandringsveier. Dette er miljøfaktorer som kan påvirke artssammensetning, mangfold og tettheter av bunndyr. Enkelte studier rapporterer likevel om relativt små effekter på bunndyr (Sharma et al. 2005, Principe 2010), mens andre studier rapporterer om betydelige negative effekter (Jesus et al. 2004, Mantel et al. 2010, Başkaya et al. 2011, Kibler and Tullos 2013, Premalatha et al. 2014). I en studie fra Kina ble biofysiske miljøeffekter av vannkraft normalisert til å gjelde effekter per mega watt kraft produsert. Her fant man økende negative miljøkonsekvenser med minkende kraft som produseres, og spesielt miljøeffekter knyttet til tap av habitater og redusert vannføring og uttørring i elveleiet (Kibler and Tullos 2013). Tap av habitater ble også funnet i et studie om miljøeffekter av småkraftverk i Tyrkia (Başkaya et al. 2011). I elver påvirket av småkraftverk i Litauen er det funnet økt sedimentering av finere sedimenter og tilhørende endret artssammensetning av bunndyr (Vaikasas et al. 2015). Dette økte den relative andelen av fjærmygg og fåbørstemark, mens andelen døgnfluer og sensitive EPT-taksa (Ephemeroptera, Plecoptera og Trichoptera) sank (Vaikasas et al. 2015).

## 15. Hydromorfologiske prosesser (HyMo)

Hydromorfologiske prosesser (HyMo) inkluderer menneskeskapt endringer i hydrologi og geomorfologi, det vil si fysiske prosesser knyttet til vannføring, vannstand, vannhastighet, substrat, erosjon, sedimentering, konnektivitet, kantsone og variasjon i disse parameterne. Regulering påvirker HyMo både i elver og innsjøer. I Norge er det utviklet forslag til system for HyMo klassifisering i elver. Systemet klassifiserer inngrep på langs av elva (f.eks. erosjon, kanalisering, kantvegetasjon), i elveleiet (f.eks. kornstørrelse, vanndekt areal, dybde), på tvers av elva (f.eks. barrierer som fragmenterer habitatet og hindrer transport av sedimenter) og hydrologi (f.eks. effektkjøring, høyeste og laveste vannføring, temperatur, isdekke, grunnvann) (Harby et al. 2018). En sammenlikning med referansetilstand brukes for å indikere tilstandsklasse basert på HyMo.

HyMo-prosessene er sentrale faktorer for det fysiske habitatet til organismer i vassdragene, og endringer i HyMo påvirker derfor biologiske samfunn. Vi kan forvente at degradering av habitatet som følge av påvirkning fra HyMo har en negativ effekt på biologisk mangfold (Göthe et al. 2015). Det finnes også biologiske indekser for enkeltpåvirkninger på biologiske samfunn som følge av HyMo (se oversikt i Poikane et al. 2019), for eksempel LIMCO som har vært brukt i Sverige og Finland for å klassifisere

graden av påvirkning på bunndyr i littoralsonen av innsjøer (Miler et al. 2013). Imidlertid er dose-respons forholdet mellom HyMo og biologiske samfunn dårlig kjent, selv om HyMo er en viktig påvirkningsfaktor. Det er minst tre hovedutfordringer som fører til at det er vanskelig å fastslå forholdet mellom HyMo-dose og biologisk respons:

- 1) Endringer i HyMo påvirker gjerne flere fysiske prosesser samtidig som alle kan påvirke biologiske habitater (Lorenz et al. 2016). De fleste enkeltpåvirkninger som er beskrevet i denne rapporten kan klassifiseres som HyMo. I tillegg kan en fysisk påvirkning føre til flere fysiske endringer i habitatet som påvirker bunndyr (og andre organismegrupper). Moderat påvirkning på vannstand i et reguleringsmagasin er et eksempel på en HyMo-påvirkning som fører til at flere fysiske prosesser endres samtidig (se kapittel 1 om vannstand i reguleringsmagasiner). Enkelte studier har funnet at endringer i vannstand kan påvirke biologisk mangfold (Aroviita and Hämäläinen 2008) og biomasse av bunndyr (Tikkanen et al. 1989, Palomäki 1994), mens andre studier ikke finner disse effektene (García-Criado et al. 2005, Evtimova and Donohue 2016).
- 2) Forholdet mellom HyMo og bunndyr kan være ikke-lineært og inkludere terskelverdier (Burdon et al. 2013). Både endringer i vannføring i elver og tilførsel av fine sedimenter kan forårsake en ikke-lineær respons. Påvirkningen som følge av redusert vannføring vil foregå i terskler dersom flater i elven tørrlegges når vannstanden synker. Redusert vannføring kan først føre til at mindre arealer av elven tørrlegges, helt til vannstanden når en flate. Da tørrlegges større arealer. Når det gjelder tilførsel av finsedimenter finner man en markant påvirkning på EPT-taksa først når ca 20% av elveleiet er dekket av finsedimenter (Burdon et al. 2013).
- 3) Den biologiske effekten av HyMo kan være diffus og sekundær og vanskelig å måle (Sweeney et al. 2004). Et eksempel på en diffus påvirkning vil være felling av skog i nedslagsfeltet i et vassdrag, noe som påvirker jordsmonn og erosjon (Sweeney et al. 2004). Det er ikke lett å forutsi graden av påvirkning fra hogst siden felling av trær kan skje gradvis, fordi vi som regel mangler gode data fra tiden før påvirkningen og fordi effekten ikke er direkte.

På grunn av disse utfordringene er det vanskelig å fastslå sammenhenger mellom HyMo og endringer i biologisk mangfold, tetthet, artssammensetning og økologiske funksjoner. Det er derfor ikke lett å forutsi hvordan en endring i HyMo vil påvirke biologiske samfunn og å finne gode avbøtende tiltak (Lorenz et al. 2016), noe som reflekteres i at eksisterende biologiske indekser for HyMo ikke er særlig treffsikre (Poikane et al. 2019). De fleste eksisterende indekser skiller heller ikke HyMo fra andre påvirkningsfaktorer, og spesielt eutrofiering (Poikane et al. 2019). Inntil vi samler mer data for å finne dose-respons forhold mellom HyMo og biologiske samfunn vil en god tilnærming for å finne effekter av HyMo være å kartlegge og klassifisere det fysiske habitatet og forutsi effekten av summen av

enkeltpåvirkninger. Mange enkeltpåvirkninger er omtalt i kapitlene ovenfor i denne rapporten. Man kan også forsøke å finne den antatt viktigste påvirkningsfaktoren og benytte en bunndyrindeks for denne faktoren, dersom det finnes en passende indeks. Det er utviklet bunndyrindekser for flere miljøpåvirkninger, for eksempel når det gjelder påvirkning fra finsedimenter, vannføring eller eutrofiering (Tabell 2). Indeksene er utviklet for fauna i Storbritannia og fungerer ikke nødvendigvis godt for norsk fauna.

**Tabell 2.** Bunndyrindekser som viser graden av påvirkning for miljøvariabler som kan være relatert til HyMo.

Indeks	Påvirkning	Referanse	Bruk i Norge
Average score per taxon ASPT	Eutrofiering	Armitage et al. (1983)	Utviklet for UK. Mye brukt i hele Norge (Vanndirektivet 2018)
Proportion of Sediment-sensitive Invertebrates PSI	Finsedimenter	Glendell et al. (2014)	Utviklet for UK. Fungerer ved lokaliteter påvirket av finsedimenter fra steinbrudd i Larvik (Persson 2022). Lite testet ellers i Norge
The Lotic-invertebrate Index for Flow Evaluation LIFE	Vannføring	Extence et al. (2013)	Utviklet for UK. Lite testet i Norge
Littoral Invertebrate Multimetric Index based on Composite Sampling LIMCO	Effekt av regulering på litorale bunndyr i innsjøer	Miler et al. (2013)	Utviklet for syv europeiske land. Testet i Finland og Sverige, ikke testet i Norge

Lorenz et al. (2016) samlet data fra 675 vitenskapelig studier for å finne de viktigste HyMo-prosessene og variablene som påvirker økologien i elver negativt, eller som er positive dersom man skal restaurere vassdrag. De konkluderte med at vannføring er den viktigste HyMo-prosessen. Vannføring er viktig i seg selv og påvirker også mange andre prosesser i elver, slik som kantvegetasjon, sedimenttransport, konnektivitet, suksesjon og andelen forstyrrelser (se også kapittel 4 om vannføring). Dette indikerer at det kan være en god tilnærming å kartlegge effekter som følge av endringer i vannføring dersom man skal finne påvirkning fra HyMo. Det indikerer også at et effektivt restaureringstiltak vil være å gjeninnføre mest mulig naturlig vannføringsforhold og dynamikk.

## 16. Effekter av restaureringstiltak

Restaurering av naturlige prosesser i regulerte vassdrag vil som regel ha svært gunstige effekter på naturmiljøet og bunndyr. For eksempel førte sikringstiltak og restaurering i Hofstadelva, Stjørdal, til økt bunndyrproduksjon og økt biologisk mangfold av døgn-, stein, og vårfluer (Bergan et al. 2021). Tiltakshåndboka for bedre fysisk vannmiljø (Pulg et al. 2018a) beskriver en rekke tiltak som kan gjøres i regulerte vassdrag for å forbedre den fysiske miljøtilstanden. Konsekvensutredninger bør likevel gjennomføres før eventuelle restaureringstiltak for å avdekke mulige negative effekter. En mulig negativ effekt kan være spredning av invasive arter dersom barrierer fjernes. Invasive arter kan være etablert nedenfor barrieren i løpet av tiden som har gått siden barrieren ble bygget, men mangler oppstrøms barrieren (se eksempel fra Trysilelva i Thorstad et al. 2021). Riving av en dam kan potensielt også føre til at næringsstoffer som er akkumulert i magasinet oppstrøms dammen frigjøres, noe som kan forårsake eutrofiering nedstrøms magasinet.

## Referanser

Aars, Ø. 1981. Konsekvenser av vassdragsreguleringer. Hydrologisk avdeling, Norges Vassdrags og Elektrisitetsvesen, Oslo.

Aass, P. 1978. Tilslammingen av Hallingdalselva 1966-67: fisket i Ustedalsfjorden og Strandafjorden. *in* T. B. Gunnerød and P. Mellqvist, editors. Vassdragsregulerings biologiske virkninger i magasin og lakseelver. Foredrag og diskusjoner ved symposiet mai 1978. NVE og DVF.

Aass, P. 1986. Utvidet senking i regulerte innsjøer – effekt på fisket. *Fauna* **39**:85-91.

Allan, J. D., and M. M. Castillo. 2007. Stream ecology - Structure and function of running waters. Chapman and Hall, London.

Allen, D. J. 2010. The status and distribution of freshwater biodiversity in the Eastern Himalaya. IUCN.

Armiger, P. D. 1976. A quantitative study of the invertebrate fauna of the River Tees below Cow Green Reservoir. *Freshwater Biology* **6**:229-240.

Armitage, P. D., D. Moss, J. F. Wright, and M. T. Furse. 1983. The performance of a new biological water quality score system based on macroinvertebrates over a wide range of unpolluted running-water sites. *Water Research* **17**:333-347.

Arnekleiv, J. V., J. I. Koksvik, N. A. Hvidstein, and A. J. Jensen. 1994. Virkninger av Bratsbergreguleringen (Bratsberg kraftverk) på bunndyr og fisk i Nidelva, Trondheim (1982-1986). Vitenskapsmuseet, Rapport Zoologisk Serie.

Aroviita, J., and H. Härmäläinen. 2008. The impact of water-level regulation on littoral macroinvertebrate assemblages in boreal lakes. Pages 45-56 *in* K. M. Wantzen, K.-O. Rothhaupt, M. Mörtl, M. Cantonati, L. G. Tóth, and P. Fischer, editors. Ecological Effects of Water-Level Fluctuations in Lakes. Springer Netherlands, Dordrecht.

Audzijonyte, A., D. Barneche, A. Baudron, J. Belmaker, T. Clark, C. Marshall, J. Morrongiello, and I. van Rijn. 2018. Is oxygen limitation in warming waters a valid mechanism to explain decreased body sizes in aquatic ectotherms? *Global Ecology and Biogeography* **28**.

Bakken, T., T. Forseth, A. Harby, K. Alfredsen, J. Arnekleiv, O. K. Berg, R. Casas-Mulet, J. Charmasson, F. Greimel, D. Halley, R. Hedger, B. Larsen, F. Leo, A. Melcher, M. Puffer, U. Pulg, O. Reitan, N. Rüter, S. Saltveit, and P. Zinke. 2016. Miljøvirkninger av effektkjøring: Kunnskapsstatus og råd til forvaltning og industri (Environmental effects of hydropeaking: state of knowledge and advice for management and industry).

Baron, J. S., N. L. Poff, P. L. Angermeier, C. N. Dahm, P. H. Gleick, N. G. Hairston Jr., R. B. Jackson, C. A. Johnston, B. D. Richter, and A. D. Steinman. 2002. MEETING ECOLOGICAL AND SOCIETAL NEEDS FOR FRESHWATER. *Ecological Applications* **12**:1247-1260.

Baryshev, I. A. 2020. Zoobenthos of Pools of Rapid Rivers: Composition, Abundance, and Trophic Structure (Based on the Example of Eastern Fennoscandia). *Inland Water Biology* **13**:69-78.

Başkaya, Ş., E. Başkaya, and A. Sari. 2011. The principal negative environmental impacts of small hydropower plants in Turkey. *African Journal of Agricultural Research* **6**.



- Bergan, M. A., M. O. Kyrkjeeide, A. C. Mehlhoop, and J. O. Gjershaug. 2021. Undersøkelser av biologisk mangfold i Hofstadelva, Stjørdal, etter sikringstiltak og restaurering – Sluttrapport for bunndyr, fisk, planteliv og fugl i perioden 2016-2019. NINA, Trondheim.
- Biggs, B. 2006. The Contribution of Flood Disturbance, Catchment Geology and Land Use to the Habitat Template of Periphyton in Stream Ecosystems. *Freshwater Biology* **33**:419-438.
- Bilotta, G., and R. Brazier. 2008. Understanding the Influence of Suspended Solids on Water Quality and Aquatic Biota. *Water research* **42**:2849-2861.
- Bogen, J., and T. Bønsnes. 2001a. The impact of a hydroelectric power plant on the sediment load in downstream water bodies, Svartisen, northern Norway. *The Science of the total environment* **266**:273-280.
- Bogen, J., and T. E. Bønsnes. 2001b. Virkninger av effektregulering på erosjon og sedimentasjon i vannkraftmagasiner. Statkraft Grøner, Lysaker.
- Borgström, R., Å. Brabrand, and J. T. Solheim. 1992. Effects of siltation on resource utilization and dynamics of allopatric brown trout, *Salmo trutta*, in a reservoir. *Environmental Biology of Fishes* **34**:247-255.
- Brabrand, Å. 2010. Virkning av reguleringshøyde og ulik manøvrering på næringsdyr i reguleringsmagasiner., Laboratorium for ferskvannøkologi og innlandsfiske (LFI) Naturhistorisk museum.
- Bremnes, T., and S. J. Saltveit. 1995. Effekter av regulering på tetthet og sammensetning av bunndyr i Suldalslågen. Statkraft, Oslo.
- Brittain, J., and T. Eikeland. 1988. Invertebrate drift — A review. *Hydrobiologia* **166**:77-93.
- Brittain, J. E. 1978. Semivoltinism in Mountain Populations of *Nemurella pictetii* (Plecoptera). *Oikos* **30**:1-6.
- Brittain, J. E. 1983. The Influence of Temperature on Nymphal Growth Rates in Mountain Stoneflies (Plecoptera). *Ecology* **64**:440-446.
- Brittain, J. E. 1990. Life History Strategies in Ephemeroptera and Plecoptera. Pages 1-12 *in* Mayflies and Stoneflies: Life Histories and Biology. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Brittain, J. E., and S. J. Saltveit. 1989. A review of the effect of river regulation on mayflies (Ephemeroptera). *Regulated Rivers: Research & Management* **3**:191-204.
- Brittain, J. E., S. J. Saltveit, E. Castella, J. Bogen, T. E. Bønsnes, I. Blakar, T. Bremnes, I. Haug, and G. Velle. 2001. The macroinvertebrate communities of two contrasting Norwegian glacial rivers in relation to environmental variables. *Freshwater Biology* **46**:1723-1736.
- Brunke, M., A. Hoffmann, and M. Pusch. 2001. Use of mesohabitat-specific relationships between flow velocity and river discharge to assess invertebrate minimum flow requirements. *Regulated Rivers Research & Management* **17**:667-676.
- Bruno, M. C., M. Cashman, B. Maiolini, S. Biffi, and G. Zolezzi. 2015. Responses of benthic invertebrates to repeated hydropeaking in semi-natural flume simulations. *Ecohydrology* **9**.

- Bruno, M. C., B. Maiolini, M. Carolli, and L. Silveri. 2009. Impact of hydropeaking on hyporheic invertebrates in an Alpine stream (Trentino, Italy). *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* **45**:157-170.
- Brusven, M. A. 1984. the distribution and abundance of benthic insects subject to reservoir-release flows in the Clearwater River, Idaho, USA. Pages 167-180 in A. Lillehammer and S. J. Saltveit, editors. *Regulated Rivers*. Universitetsforlaget, Oslo.
- Bunn, S. E., and A. H. Arthington. 2002. Basic Principles and Ecological Consequences of Altered Flow Regimes for Aquatic Biodiversity. *Environmental Management* **30**:492-507.
- Burdon, F. J., A. R. McIntosh, and J. S. Harding. 2013. Habitat loss drives threshold response of benthic invertebrate communities to deposited sediment in agricultural streams. *Ecological Applications* **23**:1036-1047.
- Bækkeli, K. A. E., S. Schneider, C. Hagman, and Z. Petrin. 2017. Effects of flow events and nutrient addition on stream periphyton and macroinvertebrates: an experimental study using flumes. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems* **418**:47.
- Cairns Jr., J., and J. R. Pratt. 1993. A History of Biological Monitoring Using Benthic Macroinvertebrates. Pages 10-27 in D. M. Rosenberg and V. H. Resh, editors. *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates*. Chapman/Hall, New York.
- Carolli, M., M. C. Bruno, A. Siviglia, and B. Maiolini. 2012. Responses of benthic invertebrates to abrupt changes of temperature in flume simulations. *River Research and Applications* **28**.
- Casado, C., D. Garcia de Jalon, C. M. Del Olmo, E. Barcelo, and F. Menes. 1989. The effect of an irrigation and hydroelectric reservoir on its downstream communities. *Regulated Rivers* **4**:275-284.
- Cazaubon, A., and J. F. Giudicelli. 1999. Impact of the residual flow on the physical characteristics and benthic community (algae, invertebrates) of a regulated Mediterranean river: the Durance, France. *Regulated Rivers-research & Management* **15**:441-461.
- Colt, J., K. Orwicz, and D. Brooks. 1984. Effects of gas-supersaturated water on *Rana catesbeiana* tadpoles. *Aquaculture* **38**:127-136.
- Connolly, N., M. Crossland, and R. Pearson. 2004. Effect of low dissolved oxygen on survival, emergence, and drift of tropical stream macroinvertebrates. *Journal of The North American Benthological Society - J N AMER BENTHOL SOC* **23**:251-270.
- Corraro, C. A., and M. A. Brusven. 1983. The Effects of Reduced Stream Discharge on Insect Drift and Stranding of near Shore Insects. *Freshwater Invertebrate Biology* **2**:88-98.
- Culp, J. M., S. J. Walde, and R. W. Davies. 1983. Relative Importance of Substrate Particle Size and Detritus to Stream Benthic Macroinvertebrate Microdistribution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **40**:1568-1574.
- Culp, J. M., F. J. Wrona, and R. W. Davies. 1986. Response of stream benthos and drift to fine sediment deposition versus transport. *Canadian Journal of Zoology* **64**:1345-1351.
- Death, R. G. 1996. PREDICTING THE IMPACTS OF BIOLOGICAL AND PHYSICAL DISTURBANCES: DOES THEORETICAL ECOLOGY HOLD ANY ANSWERS? *New Zealand Journal of Ecology* **20**:17-26.

- Death, R. G. 2000. Invertebrate–substratum relationships. Pages 157–178 in K. J. Collier and M. J. Winterbourn, editors. *New Zealand Stream Invertebrates: Ecology and Implications for Management*. New Zealand Limnological Society, Hamilton.
- Dewson, Z. S., A. B. W. James, and R. G. Death. 2007. A review of the consequences of decreased flow for instream habitat and macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society* **26**:401-415, 415.
- Dibble, E., and S. Harrel. 1997. Largemouth Bass Diets in Two Aquatic Plant Communities. *Journal of Aquatic Plant Management* **35**.
- Durance, I., and S. J. Ormerod. 2007. Climate change effects on upland stream macroinvertebrates over a 25-year period. *Global change biology* **13**:942-957.
- Elbrecht, V., A. J. Beermann, G. Goessler, J. Neumann, R. Tollrian, R. Wagner, A. Wlecklik, J. J. Piggott, C. D. Matthaei, and F. Leese. 2016. Multiple-stressor effects on stream invertebrates: a mesocosm experiment manipulating nutrients, fine sediment and flow velocity. *Freshwater Biology* **61**:362-375.
- Ellis, L. E., and N. E. Jones. 2013. Longitudinal trends in regulated rivers: a review and synthesis within the context of the serial discontinuity concept. *Environmental Reviews* **21**:136-148.
- Ellis, L. E., and N. E. Jones. 2014. A Test of the Serial Discontinuity Concept: Longitudinal Trends of Benthic Invertebrates in Regulated and Natural Rivers of Northern Canada. *River Research and Applications* **32**:462-472.
- Ellis, L. E., and N. E. Jones. 2016. A Test of the Serial Discontinuity Concept: Longitudinal Trends of Benthic Invertebrates in Regulated and Natural Rivers of Northern Canada. *River Research and Applications* **32**:462-472.
- Elosegi, A., J. R. Diez, and M. Mutz. 2010. Effects of Hydromorphological Integrity on Biodiversity and Functioning of River Ecosystems. *Hydrobiologia* **657**:199-215.
- Englund, G., and B. Malmqvist. 1996. Effects of flow regulation, habitat area and isolation on the macroinvertebrate fauna of rapids in north Swedish rivers. *Regulated Rivers: Research & Management* **12**:433-445.
- Evtimova, V. V., and I. Donohue. 2016. Water-level fluctuations regulate the structure and functioning of natural lakes. *Freshwater Biology* **61**:251-264.
- Extence, C. A., R. P. Chadd, J. England, M. J. Dunbar, P. J. Wood, and E. D. Taylor. 2013. The assessment of fine sediment accumulation in rivers using macro-invertebrate community response. *River Research and Applications* **29**:17-55.
- Fjellheim, A. 1996. Distribution of benthic invertebrates in relation to stream flow characteristics in a Norwegian river. *Regulated Rivers-Research & Management* **12**:263-271.
- Fjellheim, A., J. Håvardstun, G. G. Raddum, and Ø. A. Schnell. 1992. Bunndyrstudier i Eksingedalen ved Ekse. Effekter av økt vannføring på bunndyrsamfunnet. NVE, Oslo.
- Fjellheim, A., and G. G. Raddum. 2008. Growth and voltinism in the aquatic insects of a regulated river subject to groundwater inflows. *River Research and Applications* **24**:710-719.

- Fjellheim, A., G. G. Raddum, and Ø. A. Schnell. 1989. Bunndyrsamfunnets endringer i terskelbassenget på Eske. Pages 73-84 in J. A. Eie and J. E. Brittain, editors. Eksingedalen. Utbygging - forskning - forvaltning. Fortid - nåtid - fremtid. NVE, Oslo.
- Fjellheim, A., G. G. Raddum, V. Vandvik, D. Cogălniceanu, A. Boggero, A. Brancelj, J. Galas, Sporka, Vidinova, P. Bitušík, E. Dumnicka, N. Gâldean, A. Kownacki, I. Krno, E. Preda, G. Rîsnoveanu, and E. Stuchlík. 2009. Diversity and distribution patterns of benthic invertebrates along alpine gradients. A study of remote European freshwater lakes. *Advances in Limnology* **62**:167-190.
- Floury, M., C. Delattre, S. Ormerod, and Y. Souchon. 2012. Global versus local change effects on a large European river. *The Science of the total environment* **441C**:220-229.
- Fornaroli, R., R. Cabrini, L. Sartori, F. Marazzi, S. Canobbio, and V. Mezzanotte. 2016. Optimal flow for brown trout: Habitat – prey optimization. *Science of The Total Environment* **566**.
- Fraley, J. J. 1979. Effects of Elevated Stream Temperatures below a Shallow Reservoir on a Cold Water Macroinvertebrate Fauna. Pages 257-272 in J. V. Ward and J. A. Stanford, editors. *The Ecology of Regulated Streams*. Springer US, Boston, MA.
- Friberg, N., L. Sandin, and M. Fejerskov. 2009. Assessing the effects of hydromorphological degradation on macroinvertebrate indicators in rivers: examples, constraints, and outlook. *Integrated environmental assessment and management* **5**:86-96.
- Fritz, K. M., and W. K. Dodds. 2004. Resistance and Resilience of Macroinvertebrate Assemblages to Drying and Flood in a Tallgrass Prairie Stream System. *Hydrobiologia* **527**:99-112.
- Füreder, L. 1999. High alpine streams: Cold habitats for insect larvae. Pages 181-196 in R. Margesin and F. Schinner, editors. *old-Adapted Organisms - Ecophysiology, Enzymology, Molecular Biology*. Springer-Verlag, Heidelberg.
- García-Criado, F., E. Bécares, C. Fernández-Aláez, and M. Fernández-Aláez. 2005. Plant-associated invertebrates and ecological quality in some Mediterranean shallow lakes: implications for the application of the EC Water Framework Directive. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **15**:31-50.
- Garnås, E. 1985. Effekt av redusert vannføring på bunndyr og fisk fra 1982-1984 i Søre Osa, Hedmark.
- Gholizadeh, M. 2021. Effects of floods on macroinvertebrate communities in the Zarin Gol River of northern Iran: implications for water quality monitoring and biological assessment. *Ecological Processes* **10**:46.
- Gillooly, J., and S. Dodson. 2000. The relationship of egg size and incubation temperature to embryonic development time in univoltine and multivoltine aquatic insects. *Freshwater Biology* **44**:595-604.
- Glendell, M., C. Extence, R. Chadd, and R. E. Brazier. 2014. Testing the pressure-specific invertebrate index (PSI) as a tool for determining ecologically relevant targets for reducing sedimentation in streams. *Freshwater Biology* **59**:353-367.
- Gordon, N. D., T. A. McMahon, B. L. Finlayson, C. J. Gippel, and R. J. Nathan. 2004. *Stream hydrology: an introduction for ecologists*. Wiley, Chichester, West Sussex, England ; Hoboken, NJ.
- Gore, J. A., and R. M. Bryant. 1986. Changes in fish and macroinvertebrate assemblages along the impounded Arkansas River. *Journal of Freshwater Ecology* **3**:333-345.

- Gore, J. A., J. B. Layzer, and J. Mead. 2001. Macroinvertebrate instream flow studies after 20 years: A role in stream management and restoration. *Regulated Rivers: Research & Management* **17**:527-542.
- Gore, J. A., and J. M. Nestler. 1988. Instream flow studies in perspective. *Regulated Rivers: Research & Management* **2**:93-101.
- Graeber, D., M. T. Pusch, S. Lorenz, and M. Brauns. 2013. Cascading effects of flow reduction on the benthic invertebrate community in a lowland river. *Hydrobiologia* **717**:147-159.
- Graham, A. A. 1990. Siltation of stone-surface periphyton in rivers by clay-sized particles from low concentrations in suspension. *Hydrobiologia* **199**:107-115.
- Gray, D., and J. Harding. 2007. Braided river ecology: A literature review of physical habitats and aquatic invertebrate communities. *Science for Conservation* **279**:1-50.
- Gregg, W. W., and F. L. Rose. 1985. Influences of aquatic macrophytes on invertebrate community structure, guild structure, and microdistribution in streams. *Hydrobiologia* **128**:45-56.
- Gregory, S. V., F. J. Swanson, W. A. McKee, and K. W. Cummins. 1991. An Ecosystem Perspective of Riparian Zones. *BioScience* **41**:540-551.
- Göthe, E., P. Wiberg-Larsen, E. A. Kristensen, A. Baattrup-Pedersen, L. Sandin, and N. Friberg. 2015. Impacts of habitat degradation and stream spatial location on biodiversity in a disturbed riverine landscape. *Biodiversity and Conservation* **24**:1423-1441.
- Haidekker, A., and D. Hering. 2008. Relationship between benthic insects (Ephemeroptera, Plecoptera, Coleoptera, Trichoptera) and temperature in small and medium-sized streams in Germany: A multivariate study. *Aquatic Ecology* **42**:463-481.
- Hansen, E. 1975. Inadvertent effects of man on the hydrological cycle. A Nordic case book. Nordic IHD, Oslo.
- Harby, A., K. Alfredsen, J. A. Arnekleiv, L. E. W. Flodmark, J. H. Halleraker, S. Johansen, and S. J. Saltveit. 2004. Raske vannstandsendringer i elver - Virskninger på fisk, bunndyr og begroing. SINTEF Energiforskning AS, Trondheim.
- Harby, A., T. H. Bakken, B. K. Dervo, M.-P. Gosselin, M. R. Kile, M. Lindholm, H. Sundt, and P. Zinke. 2018. Forslag til metode for klassifisering av hydromorfologisk tilstand i norske elver. Sintef energi AS, Trondheim.
- Harding, J., E. Benfield, P. Bolstad, G. Helfman, and E. B. D. Jones. 1999. Stream Biodiversity: The Ghost of Land Use Past. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **95**:14843-14847.
- Harper, D. M., C. D. Smith, and P. J. Barham. 1992. Habitat as the building blocks for river conservation assessment Pages 311-319 *in* P. J. C. Boon, P. Petts, G.E., editor. *River Conservation and Management*. John Wiley & Sons Ltd., Chichester.
- Henricson, J., and J. Sjöberg. 1984. Stream zoobenthos below two short-term regulated hydro-power dams in Sweden. Pages 211-222 *in* A. Lillehammer and S. J. Saltveit, editors. *Regulated Rivers*. Columbia University Press, New York.

Herland, A. K. 2012. The effect of hydropeaking on density, diversity and species richness of mayflies (Ephemeroptera) and stoneflies (Plecoptera) in two river systems. Norwegian University of Science and Technology, Trondheim.

Hessen, D., T. E. Brandrud, T. Bækken, G. Kjellberg, E.-A. Lindstrøm, M. Mjelde, and B. Rørslett. 1992. Etterundersøkelser ved Osa kraftverk, Strandfossen kraftverk og Braskereidfoss kraftverk, Hedmark. NIVA, Oslo.

Hogg, I., and R. Norris. 1991. Effects of runoff from land clearing and urban development on the distribution and abundance of macroinvertebrates in pool areas of a river. *Marine and Freshwater Research* **42**:507-518.

Horsák, M., J. Bojková, S. Zahrádková, M. Omesová, and J. Helešic. 2009. Impact of reservoirs and channelization on lowland river macroinvertebrates: A case study from Central Europe. *Limnologia* **39**:140-151.

Hudson, P. L., and S. J. Nichols. 1986. Benthic community of the Savannah River below a peaking hydropower station. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society* **102**:107-121.

Hynes, H. B. N. 1970. *The ecology of running waters*. Liverpool University Press, Liverpool.

Ibáñez, C., and J. Peñuelas. 2019. Changing nutrients, changing rivers. *Science* **365**:637-638.

Imbert, J., and J. Perry. 2000. Drift and benthic responses to stepwise and abrupt increases in non-scouring flow. *Hydrobiologia* **436**:191-208.

Iversen, T. M., P. Wiberg-Larsen, S. B. Hansen, and F. S. Hansen. 1978. The effects of partial and total drought on the macroinvertebrate communities of three small Danish streams. *Hydrobiologia* **60**:235-242.

Ivicheva, K., N. Makarenkova, V. Zaytseva, and D. Philippov. 2019. Influence of flow velocity, river size, a dam, and an urbanized area on biodiversity of lowland rivers. *Biosystems Diversity* **26**:292-302.

Jackson, H. M., C. N. Gibbins, and C. Soulsby. 2007. Role of discharge and temperature variation in determining invertebrate community structure in a regulated river. *River Research and Applications* **23**:651-669.

Jacobsen, D., R. Schultz, and A. Encalada. 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: The influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology* **38**:247-261.

Jansson, R., C. Nilsson, M. Dynesius, and A. Elisabet. 2000. Effects of River Regulation on River-Margin Vegetation: A Comparison of Eight Boreal Rivers. *Ecological Applications* **10**:203-224.

Jennings, S. 1997. Aquatic life cycle strategies: survival in a variable environment. *Trends in Ecology & Evolution* **12**:384-385.

Jesus, T., N. Formigo, P. Santos, and G. Tavares. 2004. Impact Evaluation of the Vila Viçosa Small Hydroelectric Power Plant (Portugal) on the Water Quality and on the Dynamics of the Benthic Macroinvertebrate Communities of the Ardena River. *Limnetica* **23**:241-256.

Johansen, S. W. 2000. Konsekvenser av effektkjøring på økosystemer i rennende vann. Effekter på ulike begroingssamfunn. NIVA, Oslo.

Jowett, I. 1992. Models of the Abundance of Large Brown Trout in New Zealand Rivers. *North American Journal of Fisheries Management* **12**:417-432.

Jowett, I. 2003. Hydraulic Constraints on Habitat Suitability for Benthic Invertebrates in Gravel-Bed Rivers. *River Research and Applications* **19**:495-507.

Jowett, I., and J. Richardson. 1990. Microhabitat preferences of benthic invertebrates in a New Zealand river and the development of in-stream flow-habitat models for *Deleatidium* spp. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **24**:19-30.

Jowett, I. G. 2000. Flow management. Pages 289-312 *in* K. J. Collier and M. J. Winterbourn editors. *New Zealand Stream Invertebrates: Ecology and Implications for Management*. New Zealand Limnological Society, Christchurch.

Jowett, I. G., J. Richardson, B. J. F. Biggs, C. W. Hickey, and J. M. Quinn. 1991. Microhabitat preferences of benthic invertebrates and the development of generalised *Deleatidium* spp. habitat suitability curves, applied to four New Zealand rivers. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **25**:187-199.

Jowett, I. G., J. Richardson, and R. M. Mcdowall. 1996. Relative effects of in-stream habitat and land use on fish distribution and abundance in tributaries of the Grey River, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **30**:463-475.

Kaller, M. D., and K. J. Hartman. 2004. Evidence of a threshold level of fine sediment accumulation for altering benthic macroinvertebrate communities. *Hydrobiologia* **518**:95-104.

Keast, A. 1984. The introduced aquatic macrophyte, *Myriophyllum spicatum*, as habitat for fish and their invertebrate prey. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **62**:1289-1303.

Kibler, K. M., and D. D. Tullos. 2013. Cumulative biophysical impact of small and large hydropower development in Nu River, China. *Water Resources Research* **49**:3104-3118.

Kjærstad, G., J. Arnekleiv, J. Speed, and A. Herland. 2018. Effects of hydropeaking on benthic invertebrate community composition in two central Norwegian rivers. *River Research and Applications* **34**.

Knight, A., and R. Bottorff. 1984. The importance of riparian vegetation to stream ecosystems. *in* R. E. Warner and K. M. Hendrix, editors. *Conference: California Riparian Systems Conference: Ecology, Conservation, and Productive Management*. University of California Press.

Kohler, J., J. Hachol, and S. Hilt. 2010. Regulation of submersed macrophyte biomass in a temperate lowland river: Interactions between shading by bank vegetation, epiphyton and water turbidity. *Aquatic Botany* **92**:129-136.

Kokavec, I., T. Navara, P. Beracko, A. Rogánska, T. Lánczos, and F. Sporka. 2018. Effect of a series of reservoirs on the environmental conditions and non-insect benthic communities in Slovakia's longest river. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie* **191**:123-142.

Kondolf, G. M., A. J. Boulton, S. O'Daniel, G. C. Poole, F. J. Rahel, E. H. Stanley, E. Wohl, Å. Bång, J. Carlstrom, C. Cristoni, H. Huber, S. Koljonen, P. Louhi, and G. Nakamura. 2006. Process-based ecological

river restoration : Visualizing three-dimensional connectivity and dynamic vectors to recover lost linkages. *Ecology & society* **11**:1-16.

Kondratieff, B., and J. R. Voshell. 1981. Influence of a reservoir with surface release on the life history of the mayfly *Heterocloeon curiosum* (McDunnough) (Ephemeroptera: Baetidae). *Canadian Journal of Zoology* **59**:305-314.

Koperski, P. 2021. Linear and nonlinear effects of nutrient enrichments on the diversity of macrobenthos in lowland watercourses. *Aquatic Ecology* **55**:1011-1031.

Kraabøl, M., and G. Thomassen. 2017. Miljøkonsekvenser av effektkjøring i regulerte vassdrag – en kunnskapsoppsummering. Multiconsult, Oslo.

Kubíček, F., J. Helešic, and O. Komárek. 1995. The Benthic Community in Artificial Concrete Channels. *Folia Fac. Sci. Nat. Masarikiana Univ. Brno, Biologia* **91**:63 -76.

Lehmkuhl, D. M. 1972. Change in Thermal Regime as a Cause of Reduction of Benthic Fauna Downstream of a Reservoir. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **29**:1329-1332.

Leitner, P., C. Hauer, and W. Graf. 2017. Habitat use and tolerance levels of macroinvertebrates concerning hydraulic stress in hydropeaking rivers – A case study at the Ziller River in Austria. *Science of The Total Environment* **575**:112-118.

Lessard, J., and D. Hayes. 2003. Effects of Elevated Water Temperature on Fish and Macroinvertebrate Communities Below Small Dams. *Appl. Environ. Biol.* **19**.

Lillehammer, A., and S. J. Saltveit. 1984. The effect of the regulation on the aquatic macroinvertebrate fauna of the River Suldalslågen, Western Norway. Pages 201-210 *in* A. Lillehammer and S. J. Saltveit, editors. *Regulated Rivers*. Universitetsforlaget, Oslo.

Lods-Crozet, B., V. Lencioni, J. S. Olafsson, D. L. Snook, G. Velle, J. E. Brittain, E. Castella, and B. Rossaro. 2001. Chironomid (Diptera : Chironomidae) communities in six European glacier-fed streams. *Freshwater Biology* **46**:1791-1809.

Lorenz, S., V. Martínez Fernández, C. Alonso, E. Mosselman, D. Garcia de Jalon, M. González del Tánago, B. Belletti, D. Hendriks, and C. Wolter. 2016. Fuzzy cognitive mapping for predicting hydromorphological responses to multiple pressures in rivers. *Journal of Applied Ecology* **53**:559-566.

Lyrche Solheim, A., A. K. Schartau, J. Persson, K. A. E. Bækkeli, G. Dahl-Hansen, B. Demars, J. G. Dokk, K. Ø. Gjelland, D. Hammenstig, T. B. Havn, T. C. Jensen, E. F. Lie, M. Mjelde, B. Skjelbred, M. T. Solhaug Jenssen, and B. Walseng. 2021. ØKOSTOR 2020: Basisovervåking av store innsjøer. Utprøving av metodikk for overvåking og klassifisering av økologisk tilstand i henhold til vannforskriften. NIVA NINA, Oslo.

Mantel, S. K., N. W. Muller, and D. A. Hughes. 2010. Ecological impacts of small dams on South African rivers Part 2: biotic response - abundance and composition of macroinvertebrate communities. *Water SA* **36**:361-370.

Manuel, R., V. Cortes, M. Ferreira, S. Varandas, and D. Oliveira. 2002. Macroinvertebrate community in a regulated river segment with different flow conditions. *River Research and Applications* **18**:367-382.



- Matter, W. J., P. L. Hudson, and G. E. Saul. 1983. Invertebrate drift and particulate organic material transport in the Savannah River below Lake Hartwell during a peak power generation cycle. Pages 357-369 in T. D. Fontaine and S. M. Bartell, editors. *Dynamics of Lotic Ecosystems*. Ann Arbor Press, Michigan.
- Meißner, T., B. Sures, and C. K. Feld. 2019. Multiple stressors and the role of hydrology on benthic invertebrates in mountainous streams. *Science of The Total Environment* **663**:841-851.
- Merz, J. E., and L. K. Ochikubo Chan. 2005. Effects of gravel augmentation on macroinvertebrate assemblages in a regulated California River. *River Research and Applications* **21**:61-74.
- Miler, O., G. Porst, E. McGoff, F. Pilotto, L. Donohue, T. Jurca, A. Solimini, L. Sandin, K. Irvine, J. Aroviita, R. Clarke, and M. T. Pusch. 2013. Morphological alterations of lake shores in Europe: A multimetric ecological assessment approach using benthic macroinvertebrates. *Ecological Indicators* **34**:398-410.
- Miller, S. W., and S. Judson. 2014. Responses of macroinvertebrate drift, benthic assemblages, and trout foraging to hydropeaking. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **71**:675-687.
- Minshall, G. W. 1984. Aquatic insect– substratum relationships. Pages 358–400 in V. H. Resh and D. M. Rosenberg, editors. *The Ecology of Aquatic Insects*. Praeger Publishers New York.
- Minshall, G. W., B. Shafii, W. J. Price, C. Holderman, P. J. Anders, G. Lester, and P. Barrett. 2014. Effects of Nutrient Replacement on Benthic Macroinvertebrates in an Ultraoligotrophic Reach of the Kootenai River, 2003–2010. *Freshwater Science* **33**:1009-1023, 1015.
- Moe, T. F., A. K. Bryisting, T. Andersen, S. C. Schneider, O. Kaste, and D. O. Hessen. 2013. Nuisance growth of *Juncus bulbosus*: the roles of genetics and environmental drivers tested in a large-scale survey. *Freshwater Biology* **58**:114-127.
- Morgan li, R., R. Jacobsen, S. Weisberg, L. McDowell, and H. Wilson. 1991. Effects of Flow Alteration on Benthic Macroinvertebrate Communities Below the Brighton Hydroelectric Dam. *Journal of Freshwater Ecology* **6**:419-429.
- Moyle, P., and D. Baltz. 1985. Microhabitat Use by an Assemblage of California Stream Fishes: Developing Criteria for Instream Flow Determinations. *Transactions of the American Fisheries Society* **114**:695-704.
- Munn, M., and M. Brusven. 1991. Benthic macroinvertebrate communities in nonregulated and regulated waters of the Clearwater River, Idaho, USA. *Regulated Rivers: Research & Management* **6**:1-11.
- Naiman, R., and H. Decamps. 1997. The Ecology of Interfaces: Riparian Zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* **28**.
- Nebeker, A. V. 1976. Survival of Daphnia, Crayfish, and Stoneflies in Air-Supersaturated Water. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **33**:1208-1212.
- Nebeker, A. V., F. D. Baker, and S. L. Weitz. 1981. Survival and Adult Emergence of Aquatic Insects in Air-Supersaturated Water. *Journal of Freshwater Ecology* **1**:243-250.
- Nebeker, A. V., D. G. Stevens, and J. R. Brett. 1976. Effects of gas supersaturated water on freshwater aquatic invertebrates. Pages 51-65 in D. H. Fickeisen and M. J. Schneider, editors. *Gas Bubble Disease*. CONF-741033. Technical Information Center, Oak Ridge, Tennessee.

- Negishi, J., M. Inoue, and M. Nunokawa. 2002. Effects of Channelisation on Stream Habitat in Relation to a Spate and Flow Refugia for Macroinvertebrates in Northern Japan. *Freshwater Biology - FRESHWATER BIOL* **47**:1515-1529.
- Nelson, S. M., and D. M. Lieberman. 2002. The influence of flow and other environmental factors on benthic invertebrates in the Sacramento River, U.S.A. *Hydrobiologia* **489**:117-129.
- Neumann, D., and M. Krüger. 1985. Combined Effects of Photoperiod and Temperature on the Diapause of an Intertidal Chironomid. *Oecologia* **67**:154-156.
- Nilsson, C., A. Ekblad, M. Gardfjell, and B. Carlberg. 1991. Long-Term Effects of River Regulation on River Margin Vegetation. *Journal of Applied Ecology* **28**:963-987.
- Nilsson, C., C. A. Reidy, M. Dynesius, and C. Revenga. 2005. Fragmentation and Flow Regulation of the World's Large River Systems. *Science* **308**:405-408.
- O'Keeffe, J. H., and F. C. De Moor. 1988. Changes in the physico-chemistry and benthic invertebrates of the great fish river, South Africa, following an interbasin transfer of water. *Regulated Rivers: Research & Management* **2**:39-55.
- Ormerod, S., and S. Tyler. 2006. Exploitation of prey by a river bird, the dipper *Cinclus cinclus* (L.), along acidic and circumneutral streams in upland Wales. *Freshwater Biology* **25**:105-116.
- Osborne, L. L., and D. A. Kovacic. 1993. Riparian vegetated buffer strips in water quality restoration and stream management. *Freshwater Biology* **29**:243-258.
- Oseid, D. M., and L. L. Smith, Jr. 1975. Long-term Effects of Hydrogen Sulfide on *Hexagenia limbata* (Ephemeroptera) 1. *Environmental Entomology* **4**:15-18.
- Palomäki, R. 1994. Response by macrozoobenthos biomass to water level regulation in some Finnish lake littoral zones. *Hydrobiologia* **286**:17-26.
- Papas, P. 2007. Effect of macrophytes on aquatic invertebrates – a literature review.
- Parr, L., and C. F. Mason. 2004. Causes of low oxygen in a lowland, regulated eutrophic river in Eastern England. *The Science of The Total Environment* **321**:273-286.
- Patterson, R. J., and K. E. Smokorowski. 2011. Assessing the benefit of flow constraints on the drifting invertebrate community of a regulated river. *River Research and Applications* **27**:99-112.
- Pearson, W. D., R. H. Kramer, and D. R. Franklin. 1967. macroinvertebrates of the green river below Flaming Dam 1964-65 and 1967. *Proceedings of Utah Academy of Sciences, Arts & Letters* **45**:148-167.
- Peckarsky, B. L. 1985. Do predaceous stoneflies and siltation affect the structure of stream insect communities colonizing enclosures? *Canadian Journal of Zoology* **63**:1519-1530.
- Perry, S. A., and W. B. Perry. 1986. Effects of experimental flow regulation on invertebrate drift and stranding in the Flathead and Kootenai Rivers, Montana, USA. *Hydrobiologia* **134**:171-182.
- Persson, J. 2022. Tiltaksorientert overvåking av larvikittbruddene i Larvik kommune i 2022. NIVA, Oslo.

- Poff, N., J. D. Allan, M. Palmer, D. Hart, B. Richter, A. Arthington, K. Rogers, J. Meyer, and J. Stanford. 2003. River Flows and Water Wars: Emerging Science for Environmental Decision Making. *Frontiers in Ecology and the Environment* **1**.
- Poikane, S., T. Zohary, and M. Cantonati. 2019. Assessing the ecological effects of hydromorphological pressures on European lakes. *Inland Waters* **10**.
- Premalatha, M., A. Tabassum, T. Abbasi, and S. A. Abbasi. 2014. A critical view on the eco-friendliness of small hydroelectric installations. *Science of the Total Environment* **481**:638-643.
- Principe, R. E. 2010. Ecological effects of small dams on benthic macroinvertebrate communities of mountain streams (Córdoba, Argentina). *Ann. Limnol. - Int. J. Lim.* **46**:77-91.
- Ptatscheck, C., B. Gansfort, N. Majdi, and W. Traunspurger. 2020. The influence of environmental and spatial factors on benthic invertebrate metacommunities differing in size and dispersal mode. *Aquatic Ecology* **54**:447-461.
- Pulg, U., B. Barlaup, H. Skoglund, G. Velle, S.-E. Gabrielsen, S. Stranzl, E. E. Olsen, G. B. Lehman, T. Wiers, B. Skår, E. S. Nordmann, H.-P. Fjeldstad, and F. Kroglund. 2018a. Tiltakshåndbok for bedre fysisk vannmiljø. NORCE LFI, Bergen.
- Pulg, U., T. E. Isaksen, G. Velle, S. Stranzl, E. Olsen, and T. B. Barlaup. 2018b. Gassovertmetning i norske vassdrag – en kunnskapsoppsummering. LFI, Bergen.
- Pulg, U., Hauer, C., Floedl, P., Postler C., Stranzl, S., Espedal, E.O, Bodin, C.L. og Velle, G. 2022: Flom og miljø i et endret klima. NORCE LFI rapport 458. Norwegian Research Center LFI, Bergen.
- Raastad, J. E. 1979. Bunndyrundersøkelser i regulerte elver - med hovedvekt på insektgruppen knott (Diptera Simuliidae). NVE, Oslo.
- Rabeni, C., K. Doisy, and L. Zweig. 2005. Stream Invertebrate Community Functional Responses to Deposited Sediment. *Aquatic Sciences* **67**:395-402.
- Raddum, G. G. 1985. Effects of winter warm reservoir release on benthic stream invertebrates. *Hydrobiologia* **122**:105-111.
- Raddum, G. G., A. Fjellheim, and G. Velle. 2008. Increased growth and distribution of *Ephemerella aurivillii* (Ephemeroptera) after hydropower regulation of the Aurland catchment in Western Norway. *River Research and Applications* **24**:688-697.
- Raddum, G. R., J. V. Arnekleiv, G. A. Halvorsen, S. J. Saltveit, and A. Fjellheim. 2006. Bunndyr. Pages 65-77 in S. J. Saltveit, editor. Økologiske forhold i vassdrag - konsekvenser av vannføringsendringer. NVE, Oslo.
- Rader, R. B., and J. V. Ward. 1988. Influence of regulation on environmental conditions and the macroinvertebrate community in the upper Colorado river. *Regulated Rivers: Research & Management* **2**:597-618.
- Radford, D. S., and R. Hartland-Rowe. 1971. A Preliminary Investigation of Bottom Fauna and Invertebrate Drift in an Unregulated and a Regulated Stream in Alberta. *Journal of Applied Ecology* **8**:883.

- Reinertsen, H. R., and L. Kronborg. 1996. Næringsalter og begroing (alger og mose) i Altaelva sommeren. NINIA, Trondheim.
- Ren, H. Q., X. Z. Yuan, H. Liu, Y. W. Zhang, and S. B. Zhou. 2015. The effects of environment factors on community structure of benthic invertebrate in rivers. *Shengtai Xuebao/ Acta Ecologica Sinica* **35**:3148-3156.
- Richter, B., R. Mathews, D. Harrison, and R. Wigington. 2003. Ecologically Sustainable Water Management: Managing River Flows For Ecological Integrity. *Ecological Applications* **13**:206-224.
- Rios, S. L., and R. C. Bailey. 2006. Relationship between Riparian Vegetation and Stream Benthic Communities at Three Spatial Scales. *Hydrobiologia* **553**:153-160.
- Robinson, C., S. Aebischer, and A. Uehlinger. 2004. Immediate and habitat-specific responses of macroinvertebrates to sequential, experimental floods. *Am. Benthol. Soc* **23**:853-867.
- Robinson, C. T., U. Uehlinger, and M. T. Monaghan. 2003. Effects of a multi-year experimental flood regime on macroinvertebrates downstream of a reservoir. *Aquatic Sciences* **65**:210-222.
- Rosenberg, D. M., and A. P. Wiens. 1978. Effects of sediment addition on macrobenthic invertebrates in a Northern Canadian River. *Water Research* **12**:753-763.
- Rørslett, B. 1988. Aquatic weed problems in a hydroelectric river: The R. Otra, Norway. *Regulated Rivers: Research & Management* **2**:25-37.
- Rørslett, B. 1990. Tilgroing i terskelbasseng i Otra ved Valle. Problemanalyse og forslag om tiltak [in Norwegian]. Norwegian Institute for Water Research.
- Rørslett, B., M. Mjelde, and S. W. Johansen. 1989. Effects of hydropower development on aquatic macrophytes in norwegian rivers: Present state of knowledge and some case studies. *Regulated Rivers: Research & Management* **3**:19-28.
- Saltveit, S., J. Brittain, and A. Lillehammer. 1987. Stoneflies and River Regulation — A Review. Pages 117-129.
- Saltveit, S. J. 2006. Økologiske prosesser i rennende vann. *in* S. J. Saltveit, editor. Økologiske forhold i vassdrag - konsekvenser av vannføringsendringer. NVE, Oslo.
- Saltveit, S. J., Å. Brabrand, and J. E. Brittain. 2019. Rivers need floods: Management lessons learnt from the regulation of the Norwegian salmon river, Suldalslågen. *River Research and Applications* **35**:1181-1191.
- Saltveit, S. J., T. Bremnes, and J. E. Brittain. 1994. Effect of a changed temperature regime on the benthos of a norwegian regulated river. *Regulated Rivers: Research & Management* **9**:93-102.
- Schneider, S., and Z. Petrin. 2016. Effects of flow regime on benthic algae and macroinvertebrates - A comparison between regulated and unregulated rivers. *Science of The Total Environment* **579**.
- Schneider, S. C., J. E. Sample, J. S. Moe, Z. Petrin, T. Meissner, and D. Hering. 2018. Unravelling the effect of flow regime on macroinvertebrates and benthic algae in regulated versus unregulated streams. *Ecohydrology* **11**:e1996.

- Schramm, H. L., and K. J. Jirka. 1989. Effects of Aquatic Macrophytes on Benthic Macroinvertebrates in Two Florida Lakes. *Journal of Freshwater Ecology* **5**:1-12.
- Schülting, L., C. K. Feld, and W. Graf. 2016. Effects of hydro- and thermopeaking on benthic macroinvertebrate drift. *Science of The Total Environment* **573**:1472-1480.
- Schülting, L., C. K. Feld, B. Zeiringer, H. Hušek, and W. Graf. 2019. Macroinvertebrate drift response to hydropeaking: An experimental approach to assess the effect of varying ramping velocities. *Ecohydrology* **12**:e2032.
- Scullion, J. 1983. Effects on impoundments on downstream bed materials of two upland rivers in mid-Wales and some ecological implications of such effects. *Archiv Fur Hydrobiologie* **96**:117-129.
- Sharma, C. M., S. Sharma, R. Borgstrom, and I. Bryceson. 2005. Impacts of a small dam on macroinvertebrates: A case study in the Tinau River, Nepal. *Aquatic Ecosystem Health & Management* **8**:267-275.
- Shirvell, C. S., C. D. o. F. a. Oceans, C. F. R. Branch, and C. M. d. p. e. d. océans. 1985. Pitfalls of Physical Habitat Simulation in the Instream Flow Incremental Methodology. Department of Fisheries and Oceans, Fisheries Research Branch, West Vancouver Laboratory.
- Smith, A., B. Baldigo, B. Duffy, S. George, and B. Dresser. 2019. Resilience of benthic macroinvertebrates to extreme floods in a Catskill Mountain river, New York, USA: Implications for water quality monitoring and assessment. *Ecological Indicators* **104**:107-115.
- Smock, L. A., and D. L. Stoneburner. 1980. The Response of Macroinvertebrates to Aquatic Macrophyte Decomposition. *Oikos* **35**:397-403.
- Snyder, C., and Z. Johnson. 2006. Macroinvertebrate assemblage recovery following a catastrophic flood and debris flows in an Appalachian mountain stream. *Journal of The North American Benthological Society - J N AMER BENTHOL SOC* **25**:825-840.
- Stenberg, S. K., G. Velle, U. Pulg, and H. Skoglund. 2020. Acute effects of gas supersaturation on Atlantic salmon smolt in two Norwegian rivers. *Hydrobiologia*.
- Strayer, D., C. Lutz, H. Malcom, K. Munger, and W. Shaw. 2003. Invertebrate communities associated with a native (*Vallisneria americana*) and an alien (*Trapa natans*) macrophyte in a large river. *Freshwater Biology* **48**:1938-1949.
- Su, G., M. Logez, J. Xu, S. Tao, S. Villéger, and S. Brosse. 2021. Human impacts on global freshwater fish biodiversity. *Science* **371**:835-838.
- Surian, N., M. Rinaldi, L. Pellegrini, C. Audisio, F. Maraga, L. B. Teruggi, O. Turitto, and L. Ziliani. 2009. Channel adjustments in northern and central Italy over the last 200 years.
- Sweeney, B. W. 1993. Effects of Streamside Vegetation on Macroinvertebrate Communities of White Clay Creek in Eastern North America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* **144**:291-340.
- Sweeney, B. W., T. L. Bott, J. K. Jackson, L. A. Kaplan, J. D. Newbold, L. J. Standley, W. C. Hession, and R. J. Horwitz. 2004. Riparian deforestation, stream narrowing, and loss of stream ecosystem services. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **101**:14132.

- Söderström, O. 1991. Life cycle and nymphal growth of twelve coexisting mayfly species in a boreal river. Pages 503-514 in J. Alba-Trecedor and A. Sanchez-Ortega, editors. Overview and Strategies of Ephemeroptera and Plecoptera. Sandhill Crane Press, USA, Gainesville.
- Thorstad, E. B., Å. H. Garseth, T. Gjøen, S. Gulla, H. Lo, M. Malmstrøm, T. A. Mo, G. Velle, H. de Boer, K. Eldegard, K. Hindar, L. R. Hole, J. Järnegren, K. Kausrud, L. R. Kirkendall, I. E. Måren, E. B. Nilsen, R. E. Olsen, E. Rimstad, E. K. Rueness, Ø. Øverli, and A. Nielsen. 2021. Assessment of the risk of negative impact on biodiversity from import and release of eggs or live fish from landlocked Atlantic salmon from Klarälven in Sweden to Trysilälva in Norway. VKM, Oslo.
- Tikkanen, P., L. Kantola, T. Niva, S. Hellsten, and E. Alasaarela. 1989. Ekologiset näkökohdat joidenkin Pohjois-Suomen järvien säännöstelyssä. Osa 3. Järven pohjaeläimistö ja aikuisten kalojen ravinto ( Ecological aspects of lake regulation in Northern Finland. Part 3. Macrozoobenthos and feeding of fish) (in Finnish with English abstract). Technical Research Centre of Finland, Espoo.
- Townsend, C., M. Scarsbrook, and S. Dolédec. 1997. Quantifying Disturbance in Streams: Alternative Measures of Disturbance in Relation to Macroinvertebrate Species Traits and Species Richness. *Journal of the North American Benthological Society* **16**:531.
- Troelstrup, N. H., and G. L. Hergenrader. 1990. Effect of hydropower peaking flow fluctuations on community structure and feeding guilds of invertebrates colonizing artificial substrates in a large impounded river. *Hydrobiologia* **199**:217-228.
- Tsybulskiy, A., S. Afanasyev, and G. A. Yu. 2002. On the Hydrobiological Regime of the Lena River Delta. *Hydrobiological Journal* **38**:3-10.
- Vaikasas, S., N. Bastienė, and V. Pliūraitė. 2015. Impact of small hydropower plants on physicochemical and biotic environments in flatland riverbeds of Lithuania. *Journal of Water Security* **1**:1-13.
- Vanndirektivet, D., editor. 2018. Klassifisering av miljøtilstand i vann - Økologisk og kjemisk klassifiseringssystem for kystvann, grunnvann, innsjøer og elver. Veileder 02:2018. Direktoratgruppen Vannportalen.
- Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell, and C. E. Cushing. 1980. River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **37**:130-137.
- Velle, G., K. P. Brodersen, H. J. B. Birks, and E. Willassen. 2010. Midges as quantitative temperature indicator species: lessons for palaeoecology. *The Holocene* **20**:989-1002.
- Velle, G., S. J. Brooks, H. J. B. Birks, and E. Willassen. 2005. Chironomids as a tool for inferring Holocene climate: an assessment based on six sites in southern Scandinavia. *Quaternary Science Reviews* **24**:1429-1462.
- Velle, G., H. Skoglund, and B. Barlaup. 2021. Effects of nuisance submerged vegetation on the fauna in Norwegian rivers. *Hydrobiologia*.
- Verberk, W., D. Bilton, P. Calosi, and J. Spicer. 2011. Oxygen supply in aquatic ectotherms: Partial pressure and solubility together explain biodiversity and size patterns. *Ecology* **92**:1565-1572.

- Verberk, W. C. E. P., I. Durance, I. P. Vaughan, and S. J. Ormerod. 2016. Field and laboratory studies reveal interacting effects of stream oxygenation and warming on aquatic ectotherms. *Global Change Biology* **22**:1769 - 1778.
- Vinson, M. 2001. Long-Term Dynamics of an Invertebrate Assemblage Downstream from a Large Dam. *Ecological Applications* **11**:711-730.
- Voelz, N. J., and J. V. Ward. 1989. Biotic and abiotic gradients in a regulated high elevation Rocky mountain river. *Regulated Rivers-research & Management* **3**:143-152.
- Voelz, N. J., and J. V. Ward. 1991. Biotic Responses along the Recovery Gradient of a Regulated Stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**:2477-2490.
- Wallace, J., and J. Webster. 1996. The Role of Macroinvertebrates in Stream Ecosystem Function. *Annual review of entomology* **41**:115-139.
- Wang, J., C. Ding, J. Heino, X. Jiang, J. Tao, L. Ding, W. Su, M. Huang, and D. He. 2020. What explains the variation in dam impacts on riverine macroinvertebrates? A global quantitative synthesis. *Environmental Research Letters* **15**:124028.
- Ward, J., and J. Stanford. 1983. The Serial Discontinuity Concept Of Lotic Ecosystems. *Dynamics of Lotic Ecosystems* **10**.
- Ward, J. V. 1974. A temperature-stressed stream ecosystem below a hypolimnia<sup>1</sup> release mountain reservoir. *Archiv fur Hydrobiologie* **74**:247–275.
- Ward, J. V. 1976. Effects of flow patterns below large dams on stream benthos: A review. Pages 235-253 in J. F. Orsborn and C. H. Allman, editors. *Instream Flow Needs*. American Fisheries Society, Bethesda, MD.
- Ward, J. V. 1992. *Aquatic Insect Ecology: 1. Biology and Habitat*. Wiley, Chichester, UK.
- Ward, J. V., and J. A. Stanford. 1987. The ecology of regulated streams: Past accomplishments and directions for future research. Pages 391–409 in J. F. Craig and J. B. Kemper, editors. *Regulated Streams Advances in Ecology*. Plenum Press, New York.
- Waters, T. F. 1995. *Sediment in streams : sources, biological effects, and control*. American Fisheries Society, Bethesda, Md.
- Weatherley, A. H., P. Dawson, and L. Penridge. 1975. Assessment and eradication of heavy metal pollution in a planned urban environment. *Verhandlungen der internationalen Vereinigung theoretische und angewandte Limnologie* **19**:2112-2120.
- Wen, Y., G. Schoups, and N. van de Giesen. 2017. Organic pollution of rivers: Combined threats of urbanization, livestock farming and global climate change. *Scientific Reports* **7**:43289.
- Williams, D. D., and H. B. N. Hynes. 1976. The Recolonization Mechanisms of Stream Benthos. *Oikos* **27**:265-272.
- Williams, R. D., and R. Winget. 1979. Macroinvertebrate Response to Flow Manipulation in the Strawberry River, Utah (U.S.A.).

Wood, P., and P. Armitage. 1997. Biological Effects of Fine Sediment in the Lotic Environment. *Environmental management* **21**:203-217.

Wood, P., J. Toone, M. Greenwood, and P. Armitage. 2005. The response of four lotic macroinvertebrate taxa to burial by sediments. *Archiv für Hydrobiologie* **163**:145-162.

Wood, P. J., and P. D. Armitage. 1999. Sediment deposition in a small lowland stream management implications. *Regulated Rivers-research & Management* **15**:199-210.

Wright, J., P. Hiley, D. Cooling, A. Cameron, M. Wigham, and A. Berrie. 1984. The invertebrate fauna of a small chalk stream in Berkshire, England, and the effect of intermittent flow. *Archiv Fur Hydrobiologie* **99**:167.

Zelinka, M. 1984. The effect of low discharge rates on mayfly fauna Pages 323-328 *in* V. Landa, T. Soldan, and M. Tonner, editors. Proceedings of the Fourth International Conference on Ephemeroptera, Bechyne, September 4-10, 1983. Czechoslovak Academy of Sciences, Ceske Budejovice : Institute of Entomology.

Zhang, E., H. Tang, Y. Cao, P. Langdon, R. Wang, X. Yang, and J. Shen. 2013. The effects of soil erosion on chironomid assemblages in Lugu Lake over the past 120 years. *International Review of Hydrobiology* **98**.

Zhang, Y., J. Richardson, and X. Pinto. 2009. Catchment-scale effects of forestry practices on benthic invertebrate communities in Pacific coastal streams. *Journal of Applied Ecology* **46**:1292-1303.





## Laboratorium for ferskvannsekologi og innlandsfiske (LFI)

LFI ble opprettet ved Universitet i Bergen i 1969, og er nå en seksjon ved Norwegian Research Centre (NORCE). LFI gjennomfører forskning, overvåking, tiltak og utredninger innen ferskvannsekologi. Vi har spesiell kompetanse på laksefisk (laks, sjøaure, innlandsaure) og bunndyr, og på hvilke miljøbetingelser som skal være til stede for at disse artene skal ha livskraftige bestander. Sentrale tema er:

- Bestandsregulerende faktorer
- Gytebiologi hos laksefisk
- Biologisk mangfold basert på bunndyrsamfunn i ferskvann
- Effekter av vassdragsreguleringer
- Effekter av fiskeoppdrett, lakselus og rømming
- Forsuring og kalking
- Habitattanalyser
- Vassdragsrestaurering
- Miljødesign og habitattiltak
- Effekter av klimaendringer
- Fiskepassasjer
- Gassovermetning