

Magasinmanøvrering: Effekt på næringsdyr og fisk

Åge Brabrand og Reidar Borgstrøm

Åge Brabrand (f. 1950) er cand. real. i zoologi og emeritus seniorforskar ved Laboratorium for ferskvassøkologi og innlandsfiske, Naturhistorisk museum, Universitetet i Oslo.
age.brabrand@nhm.uio.no

Reidar Borgstrøm (f. 1942) er cand. real. i zoologi, dr. agric. og professor emeritus i fiskebiologi og naturforvalting ved Fakultet for miljøvitenskap og naturforvalting, Noregs miljø- og biovitenskaplege universitet (tidl. Noregs landbrukshogskole, NLH).
reidar.borgstrom@nmbu.no

Lagring av vatn i magasin for produksjon av elektrisk kraft medfører at vasstanden vil variera gjennom året, med periodevis tørrlegging av magasinbotnen som ligg mellom høgaste og lågaste regulerte vasstand. Dette fører til ein generell nedgang i talet på arter og mengde av botndyr. Dette betyr mindre fiskenaering og lågare fiskeproduksjon. I høgareliggjande magasin i Sør-Noreg har to krepsdyrartar, skjoldkreps og linsekreps, likevel greidd seg bra. Men dette krev at vasstanden i juni–juli kjem opp på det nivået der eggene vart lagt hausten før. Då kan overvintrande egg av desse krepsdyrartane klekka. I dei siste tiåra har det vore ein endring av magasinmanøvreringa, ofte med ekstra låge vasstandar om sommaren. I slike tilfelle har det blitt dramatisk reduksjon i klekking av skjoldkreps og linsekreps. Det er fleire døme på sterkt avmagring av auren under slike forhold. Innsjøreguleringar har difor i seinare tid ført til ekstra store skadeverknader på fiske og biologisk mangfald.

Innleiing

I Noreg er det over 800 kraftverksmagasin der naturlege innsjøar er blitt oppdemt for å lagre vatn for produksjon av elektrisk kraft. Sidan behovet for kraft er størst om vinteren, har det vore vanleg praksis å forsøka å ha fulle magasin ved inngangen til vinteren, og så utnytta dette magasinvatnet i vintermånadane, når tilsiget av vatn er lite og kraftbehovet er størst. Det betyr at lågaste vasstand i magasina som regel har kome i april–mai, med ny fylling frå snøsmeltinga utover våren og sommaren. I nokre tilfelle er det fastsett såkalla fyllingsrestriksjon; det vil seie at det i manøvreringsreglementet er presisert at vasstanden skal vera opp til ein viss kotehøgde innan ein bestemt dato.

Det vart tidleg vist at regulering av innsjøar i samband med elektrisk kraftproduksjon

kunne føra til radikale endringar for fisk og fiskens næringsdyr (Dahl 1926, 1933; Huitfeldt-Kaas 1935). Vekslingane i vasstand fører til at arealet mellom høgaste og lågaste vasstand periodevis blir tørrlagt, samstundes med at det vert erosjon i reguleringssona. Ved senking av vasstanden vert både organisk og uorganisk materiale erodert og transportert frå reguleringssona til djupare vatn, og i tillegg vert finare partiklar og næringssalt vaska ut og tilført vassmassen (Lindstrøm 1973). Den sterke omforminga av strandsona, med periodevis tørrlegging og frysing, gir dårlegare livsmiljø for botndyr, og både mengde og artstal går sterkt attende alt etter fyrste reguleringsår (Dahl 1932; Grimås 1961, 1962; Aass 1963; Lindstrøm 1973). Det fører til mindre næring for fisk som lever av insekt og krepsdyr, og fis-

keproduksjon og utøving av fisket blir generelt sterkt negativt berørt. Ei oppsummering av effekta i fjellvatn er gitt av Aass (1991) og Hirsch m.fl. (2017).

Med den nye energilova som vart innført i 1991, gjekk kraftproduksjonen over til å bli ein fri marknad for handel med elektrisk kraft, gjennom den nordiske kraftbørsen Nord Pool, med Statnett som norsk deltarar. Lovendringa har medført at magasinmanøvreringa i langt større grad har blitt styrt ut frå straumpris og kraftselskapa sine mogeleghei-ter for salg av kraft. Med opninga av dei siste overføringskablane av elektrisk kraft til Tyskland og Storbritannia i 2021, auka eksportka-pasiteten av kraft vesentleg, med den fylge at mange magasin i Sør-Noreg vart tappa ekstra mykje ned hausten og vinteren 2021/22, med ekstra låge vasstandar som resultat våren 2022. Magasinfyllinga har dessutan gått seint utover sommaren 2022. Overgang frå regelmessig tapping ein gong i året til irregu-

lær tapping «når som helst» får store negative fylgjer for dyrelivet.

Låg vasstand om sommaren gir andre fysiske endringar i magasinet enn vintertapping og rask fylling under snøsmeltinga, medan isen enno ligg. Den umiddelbare forskjellen er redu-sert vassvolum og innsjøareal i den biologiske produksjonssesongen. Ein ofte undervurdert parameter er tilgrumsing av magasinvatnet (auka turbiditet). Låg vasstand gir ei bølgeslag-sone der det er fine og lett eroderbare sediment, noko som er forskjellig frå låg vasstand medan isen enno ligg. Der reguleringssona er bratt, vil det i tillegg lett inntreffa ras, og ved nedbør vil regnvatn og bekkar renna gjennom den tørrlag-de reguleringssona og føra med seg finmateriale ut i magasinet (figur 1). Summen av dette er redusert siktetdjup, noko som reduserer algepro-duksjonen og dermed også store deler av dy-replanktonproduksjonen (Borgstrøm m.fl. 1992; James og Graynoth 2002; Karlsson m.fl. 2009; Finstad m.fl. 2014).



Figur 1. Frå Ringedalsmagasinet i Ullensvang kommune. Foto: R. Borgstrøm.

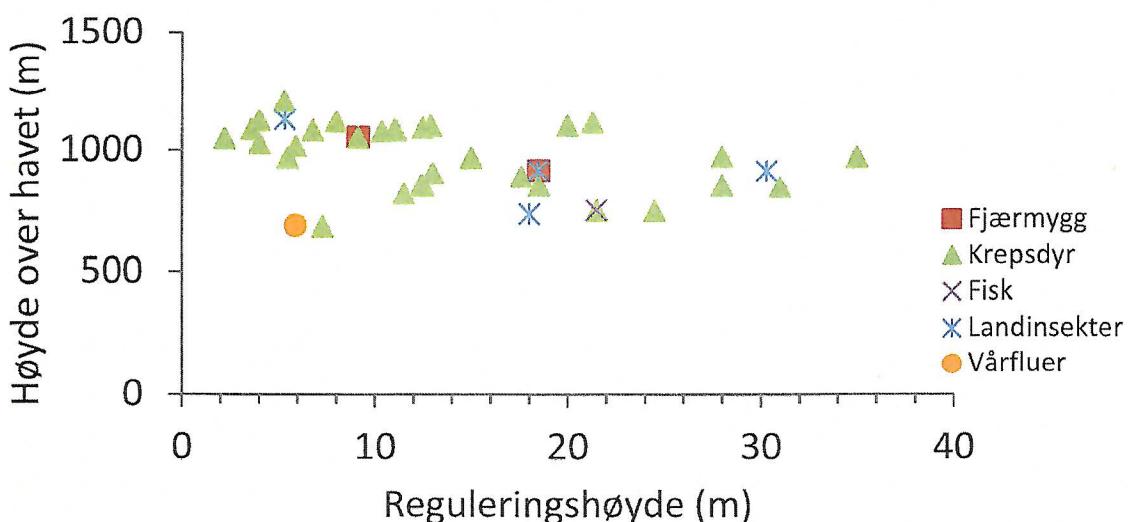
Strandsona i reguleringsmagasina kan trass i vassstandsvariasjonar opp til 6–10 meter produsera fleire viktige næringsdyr for fisk, men dette føreset vassdekking av reguleringssona tidleg på sommaren, og ei utforming av strandsona som gir tilgjengeleg habitat for desse næringsdyra (Vadeboncoeur m.fl. 2008; McMeans m.fl. 2016).

Vi vil i denne artikkelen særleg retta søke-ljoset på dei effektane eit nytt tapperegime med låg sommarvasstand får for fleire kreps-dyrartar og aure.

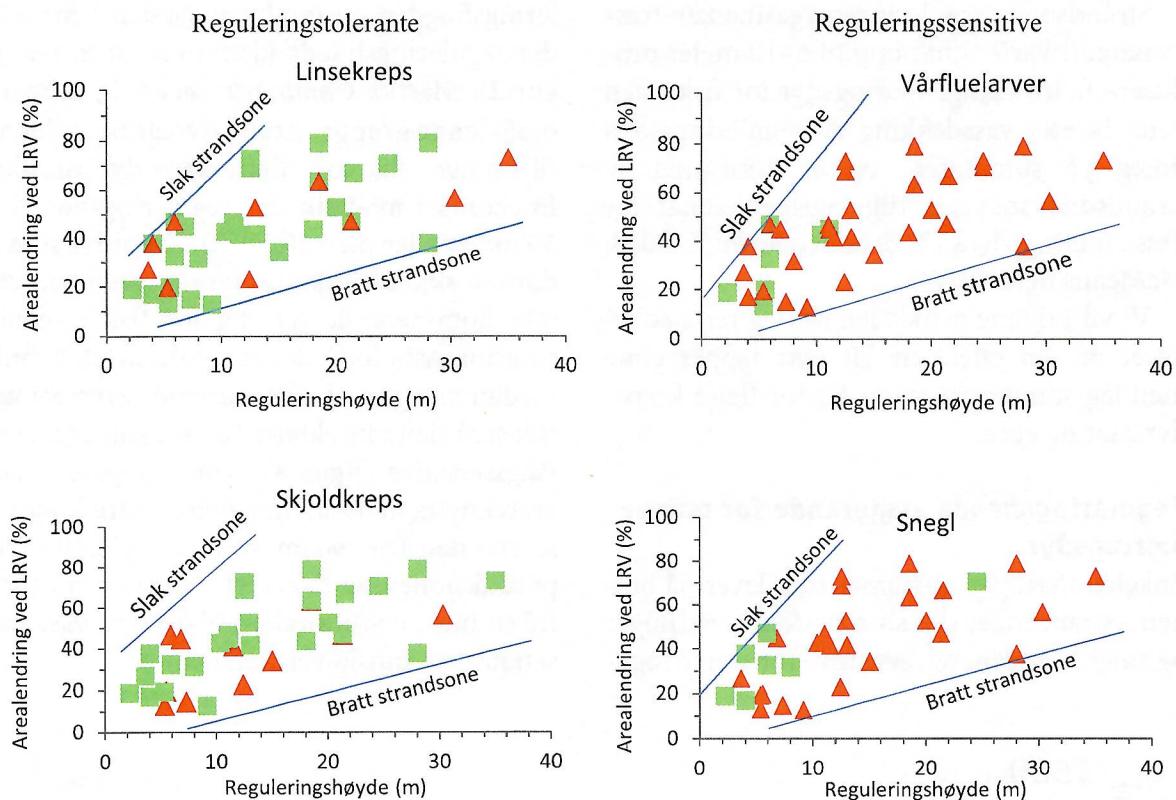
Reguleringshøgda avgjerande for mange næringsdyr

Enkelte næringsdyrgrupper som lever på botnen i strandsona, slik som til dømes vårfluger og sniglar, er generelt sensitive for større regu-

leringshøgder, og førekjem sjeldan i magasin der reguleringshøgda kjem over 10 meter (figur 2). Marflo, *Gammarus lacustris*, tilhører også denne gruppa. Andre dyregrupper knytta til botnen, slik som fleire krepsdýrartar, kan førekoma i magasin der reguleringshøgda er 30 meter eller meir (figur 2). Krepsdýr som til dømes skjoldkreps, *Lepidurus arcticus*, vert ofte dominerande næring for fisk i reguleringsmagasin fordi dei er reguleringstolerante, medan mange andre botnlevande evertebratar, slik som fleire insektartar og sniglar, er reguleringssensitive (figur 3). Skjoldkreps er i stor grad knyttta til botn, men fleire andre krepsdýr lever i den frie vassmassen (er pelagiske), og produksjonen av fisk vert i større grad flytta frå strandsona (littoralen) til den frie vassmassen når ein innsjø vert regulert.



Figur 2. Dominerande næringsdyrgrupper i dietten til aure i høgfjellsmagasin i Sør-Noreg med ulik reguleringshøgd. Fleire artar krepsdýr utgjer viktig næring for aure i reguleringsmagasina. (Data frå Aass 1969.)



Figur 3. Førekommst av næringsdyr (grøne symbol) i reguleringsmagasin: Reguleringsstolerante (linsekreps og skjoldkreps) og reguleringsfølsame (vårfluger og snegl) i auremagar frå magasin med ulik reguleringshøgd. Y-aksen viser arealendring i magasina ved full senking. Raudt symbol: Ingen førekommst. (Data frå Aass 1969.)

Skjoldkreps og linsekreps: Nøkkelartar i mange reguleringsmagasin

I høgfjellsmagasin er skjoldkreps og linsekreps, *Eury cercus lamellatus*, to av dei viktigaste næringsdyra for aure (figur 4). Begge artane tåler store reguleringshøgder, og dei opptrer særleg tallrike i dietten til aure i august–september (Aass 1969).

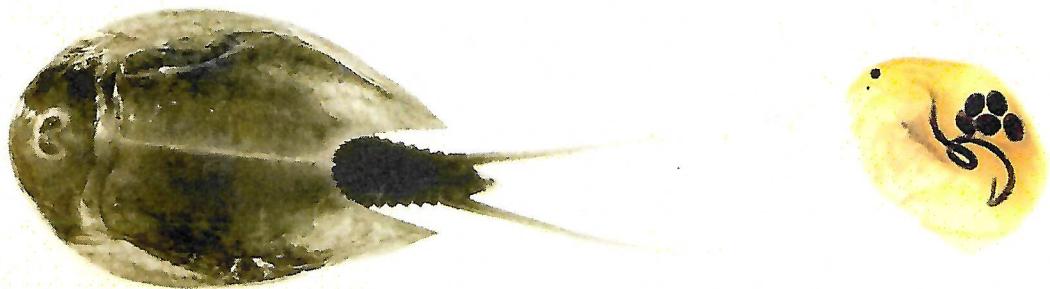
Skjoldkreps er ein typisk arktisk art, der kjerneområdet i Sør-Noreg er Hardangervidda, Jotunheimen og dei sørlege Trøndelagsfjella. Her ligg dei fleste lokalitetane over 900 moh., medan skjoldkrepslokalitetane i Nordland, Troms og Finnmark kan liggja betydeleg lågare. I fleire tilfelle har skjoldkreps dukka opp i lågareliggjande innsjøar der den før regulering ikkje var påvist, som til dømes i Volbufjorden (434 moh.) i Øystre Slidre (Bra brand og Saltveit 1980), og i Savalen (706 moh.) (Borgstrøm 1997). I Pålsbufjorden (750 moh.) vart det ein sterk auke i førekommsten av skjoldkreps etter den fyrste reguleringa med 8

meter senking av vasstanden vinteren 1927/28 (Dahl 1933).

Linsekreps er ei relativt stor vassloppa knytta til innsjøbotn (figur 4). Denne småkrepse ser òg ut til å greia seg godt under normale tilhøve i eit reguleringsmagasin. Ved regulering av eit vatn kan det til og med bli eit stort oppsving av bestanden, på same måte som for skjoldkreps. Dette påviste Dahl (1933) då Pålsbufjorden vart regulert i 1927/28. I reguleringssona auka talet på linsekreps frå 73 til 2339 individ per m^2 frå august 1927 til august 1928.

I magasin er førekommsten av skjoldkreps og linsekreps meir eller mindre uavhengig av sjølve reguleringshøgda, men dei er i fyrste rekke avhengig av korleis magasina vert manøvrert.

Begge artane har størst førekommst på grunt vatn ned til rundt fem meters djup (figur 5). Dei har ein eitt-årig livssyklus, med egg som tåler frost og tørke (Borgstrøm og Larsson 1973). Skjoldkrepsegga vert lagt på botnen frå august og utover hausten. Her blir eggna liggjande vinte-

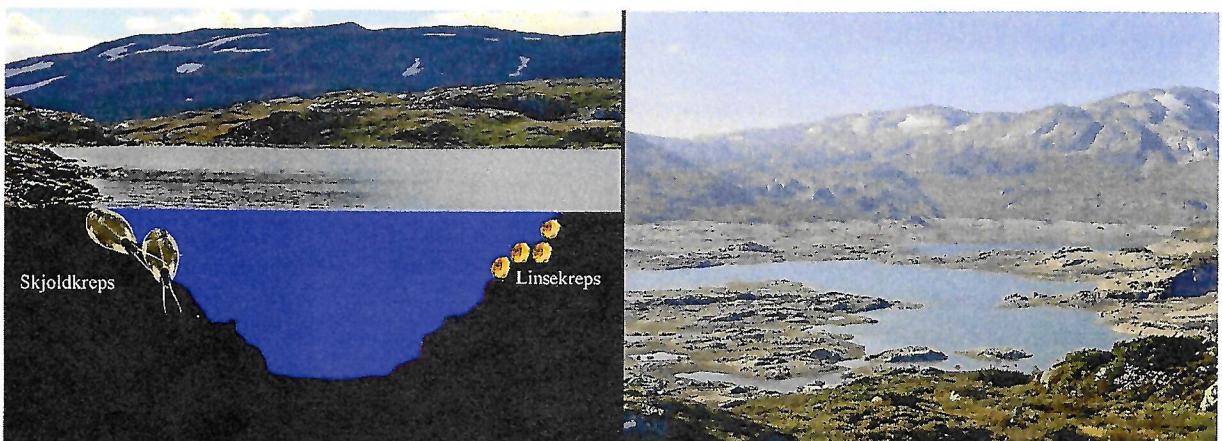


Figur 4. Skjoldkreps, *Lepidurus arcticus*, opptil 25 mm lang (til venstre) (etter Borgstrøm 1970) og linsekreps, *Eurycercus lamellatus*, 2–4 mm (etter Sars 1993).

ren gjennom, og klekker først neste sommar, i juni–juli. Individua veks fort, og fra august startar hoene egglegging på grunt vatn. Eggja vil difor utover seinhausten og vinteren liggja på tørt land i reguleringssona fram til ny fylling av magasinet på våren eller forsommaren året etter. Føresetnaden for at klekkinga skal skje, er at egg som har overvintra i reguleringssona kjem under vatn tidleg på sommaren, slik at dei kan klekka under vatn. Det er difor ein klar samanheng mellom tidspunkt for fylling av magasinet og førekomensten av skjoldkreps i mageinnhald hos aure. Om eggja klekker for seint, vil ikkje skjoldkreps rekke å gjennomføre livssyklusen sin før vinteren kjem. Skulle eggja klekka medan dei ligg i den tørrlagde, men fuktige reguleringssona, vil det fyrste stadiet (naupliusstadiet) truleg raskt stryka med. Det er difor ein samanheng mellom kor fullt magasinet er på hausten

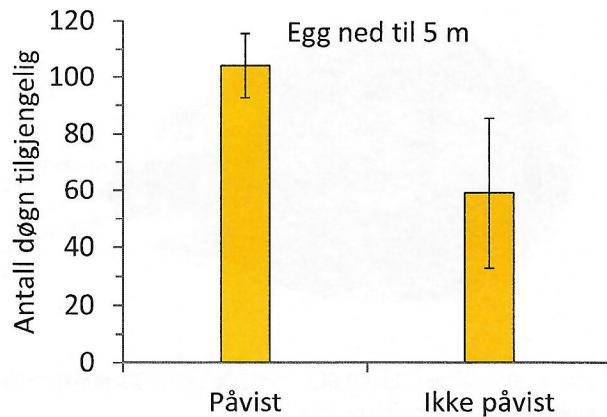
når eggja vert produsert, og når på forsommaren året etter at vasstanden når opp til der eggja ligg. Fra eit større materiale er det vist at eggja må dekkast med vatn innan 15.–20. juli (Brabrand 2010) (figur 6).

Dersom magasinet ikkje vert fylt opp til det nivået der eggja ligg innan ei viss tid på forsommaren, kan skjoldkrepsbestanden få ein bestandsknekk. I slike tilfelle kan det gå 1–2 år før skjoldkreps i det heile teke igjen vert påvist i det aktuelle magasinet (figur 7), og fleire år før bestanden har nådd eit nivå der den på ny kan inngå som viktig næring for aure. Det betyr at dersom det ofte er ugunstige år, det vil sie se så ofte som kvart tredje til femte år, vil skjoldkreps ikkje rekke å bygge opp bestanden før eit nytt ugunstig år inntreff. I slike magasin vil skjoldkreps ikkje lenger ha betydning som næring for aure.

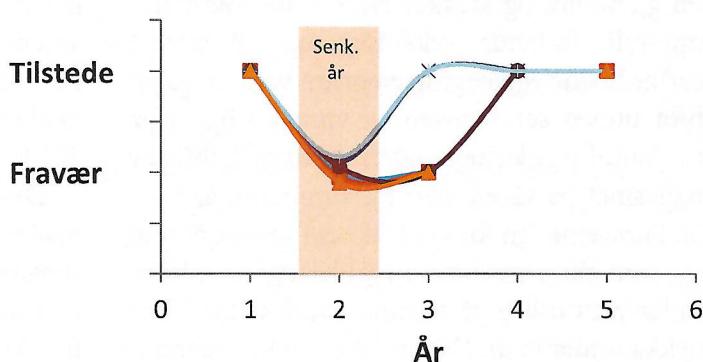


Figur 5. Skjoldkreps og linsekreps har størst førekomst på grunt vatn, der mesteparten av eggja vert lagt. Eggja overlever i den tørrlagde og frosne strandsona, og klekker neste sommar. Dersom vasstanden i eit reguleringsmagasin neste sommar (juni til byjinga av juli) ikke når opp til det nivået eggja ligg, slik vi ser frå det nedtappa magasinet Kjelavatn i Vinje kommune i september 2006 (til høgre), vert klekking av eggja hindra. Foto: R. Borgstrøm.

Figur 6. Gjennomsnittleg tal vekstdøgn ($\pm 95\%$ konfidensintervall) for skjoldkreps frå eggna blir vassdekt fram til 1. september, i magasin der skjoldkreps er påvist og der skjoldkreps ikkje er påvist. Føresetnaden er at det ligg egg ned til 5 meters djup. Det er signifikante forskjellar mellom tal på tilgjengelege vekstdøgn der skjoldkreps er påvist og der skjoldkreps ikkje er påvist ($p < 0,05$). (Etter Brabrand 2010.)



Figur 7. Restitueringsperiode for skjoldkrepsbestandet etter eit spesielt senkingsår i fem høgfjellsmagasin. Skjoldkreps treng 1–2 år med normal fylling før den på ny kan påvisast som næring for aure. (Etter Brabrand 2010.)

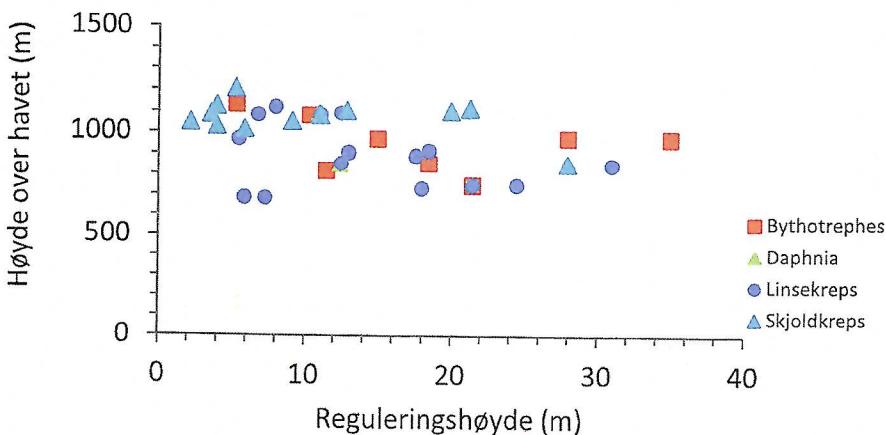


For linsekreps er det ikkje funne ein direkte samband mellom førekommst i dietten til aure og magasinmanøvrering. Det er rekna med at dette heng saman med større spreieing av egg, og at linsekreps har fleire generasjonar gjennom sommarsesongen, noko som gjer at bestanden lettare kan bygga seg opp. Derimot er linsekreps følsam for tilgrumsing av vassmassene (sjå neste avsnitt), og ved låg vasstand vil strandsona lett få tilgrumsing på grunn av utvasking av fine sediment ved bølgeerosjon. Resultatet kan då bli at det vert ein dramatisk reduksjon i næringstilbodet for fisk (Borgstrøm 1973; Aass 1986).

Eit typisk døme på nedtapping med ekstra stor negativ verknad på aure er frå Mårvatn i 1969–1972 (Borgstrøm 1973). Magasinet vart tappa sterkt ned vinteren 1969/70, med den fylge at det ikkje var mogeleg å fylla det opp att sommaren 1970. Høgste regulerte vasstand i dette magasinet er på kote 1121, men sommaren 1970 stod maksimal vasstand heile 9 m lågare, ved kote 1112. Resultatet vart ei sterkt tilgrumsing av magasinvatnet på grunn av ero-

sjon. Skjoldkreps forsvann frå dietten til aure både i 1970 og 1971. Også linsekreps forsvann frå dietten i 1970. I september dette året var insekt frå land einaste innslag i dietten. Resultatet vart sterkt avmagring av auren. Aure i vanleg godt hald har ein såkalla kondisjonsfaktor (k-faktor) på 1,0. I september 1971 var gjennomsnittleg k-faktor 0,77 for kjønnsmogne hofisk og 0,74 for hannfisk, men lågaste enkeltverdiar vart påvist i 1972, med k-faktor heilt ned i 0,58. Dei ordinære fangstane frå fisket i vatnet oppgitt av garnfiskarar var på 350 kg i 1969, men berre 40 kg i 1970, og praktisk talt ingen fangst i 1971 og 1972, delvis på grunn av liten innsats fordi auren var sterkt avmagra, men også fordi fangst per innsats var ekstremt låg. Det er fleire liknande døme, og det er stort sannsyn for at den mest avmagra fisken dør (Borgstrøm m.fl. 1992).

Pelagiske småkreps i reguleringsmagasin
Fleire artar småkreps (vasslopper) som lever i den frie vassmassen, er viktige næringsdyr for fisk, og dei får ekstra stor betydning når ein



Figur 8. Dominerande krepsdyrarter i mageinnhold hos aure frå ei rekke reguleringsmagasin i Sør-Noreg. (Data frå Aass 1969.)

innsjø vert regulert. For aure er den relativt store arten langhalerovkreps, *Bythotrephes longimanus*, særleg viktig, og den kan vera dominerande i til dømes dietten til aure nærmest uavhengig av reguleringsamplituden (figur 8). Når andre fiskeartar, som til dømes røye og sik er til stades, vil desse fiskeartane i stor grad kunna forma småkrepssamfunnet, og særleg dei minste artane vert dominerande i slike tilfelle (Nilsson og Pejler 1973).

På same måte som for skjoldkreps og linsekreps kan dei pelagiske småkrepssartane også verta sterkt påverka når vasstanden blir halden ekstra låg etter at isen går på magasina. Mykje egg blir då liggjande tørrlagd i reguleringssona, men det viktigaste er at erosjon av finkorna sediment (leirebotn) kan gje sterk tilgrumsing av magasinvatnet, med den fylgle at planteplanktonproduksjonen blir redusert. Det blir dermed mindre tilgjengeleg næring for dei algeetande dyreplanktonartane. Det kan også tenkjast at dei fine leirpartiklane i tillegg direkte påverkar enkelte arter av småkreps, som til dømes gelékreps, *Holopedium gibberum* (figur 8). Denne arten var dominerande i sommardiettten til aure i Ringedalsmagasinet i 1984, men etter sterk nedtapping av magasinet vinteren 1984/85 og manglande fylling sommaren 1985, forsvann gelékrepsen frå mageinnhaldet hos aure, og den vart heller ikkje påvist i inn samla planktonprøver (Borgstrøm m.fl. 1992).

Konklusjon

Vassdragsreguleringane som starta i Noreg på byrjinga av 1900-talet, la grunnlag for industrireisinga og velstandsutviklinga i landet.

Men naturinngrepa hadde sine kostnader i form av nedtappa innsjøar, meir eller mindre tørrlagde elvestrekningar, redusert biologisk mangfold, redusert fiskeproduksjon, og generelt nedsett naturkvalitet. Sjølv om fiskeproduksjonen stort sett har gått ned i reguleringsmagasina, har manøvreringa av magasina vore gjennomført på ein slik måte at det trass alt har vore grunnlag for både næringsfiske, husbehovsfiske og sportsfiske i mange magasin. Dette skuldast ikkje minst at mange krepsdyrartar som overvintrar som egg blir langt mindre råka av ei vintersenkning av magasina, fordi eggja toler tørrlegging og frysing. Endringa av energilova i 1991 og endra marknadstilgang for elektrisk kraft har i stor grad gjort det mogeleg å tappa magasina oftare og på tidspunkt gjennom året som er annleis enn før lovenendringa. Medan den «klassiske manøvreringa» tidlegare var karakterisert av nedtapping gjennom vinteren fram til snøsmeltinga, er nedtappinga no langt meir «tilfeldig», og kan i prinsippet inntreffa når som helst, kun styrt av fyllingsrestriksjon, der dette er definert i konvensjonsvilkåra. Dette medfører at mange magasin kan få langt lågare vasstandar om sommaren enn dei hadde hausten føreåt, med ekstra store miljøkonsekvensar. Det nye manøvreringsregimet vil mellom anna føra til at overvintrande egg av krepsdyr ofte ikkje klekker neste sommar. Konsekvensen vert sterkt avmagra fisk, og auka dødelegheit som fylgle av svelting (Borgstrøm m.fl. 1992). Med andre ord vert det eit tap både for alle som nyttar magasina til fritidsfiske og næringsfiske. Det kan dessutan gå ut over mange fuglearter som

lever av dei same næringsdyra som aure og andre fiskeartar gjer, slik som til dømes dykkender. Dagens utnytting av reguleringsmagasina, med langt større variasjonar i sommarvasstand har difor påført naturmangfaldet ein ekstra høg kostnad.

Referansar og vidare lesing

- Aass P. 1963. Limingenregulerings virkninger på fisket. *Rapport fiskeforskningen*. Direktoratet for vilt- og ferskvannsfisk, Ås.
- Aass P. 1986. Utvidet senking i regulerte innsjøer – effekt på fisket. *Fauna* 39: 85–91.
- Aass P. 1969. Crustacea, especially *Lepidurus arcticus* Pallas, as brown trout food in Norwegian mountain reservoirs. *Institute of Freshwater Research Drottningholm Report* 49: 183–201.
- Aass P. 1991. Økologiske forandringer og fiskeriproblemer i regulerte fjellvann. *Fauna* 44: 164–172.
- Borgstrøm R. 1970. Skjoldkreps, *Lepidurus arcticus* i Stolsvannsmagasinet i Hallingdal. *Fauna* 23: 12–20.
- Borgstrøm R. 1973. The effect of increased water level fluctuation upon the brown trout population of Mårvann, a Norwegian reservoir. *Norwegian Journal of Zoology* 21: 101–112.
- Borgstrøm R. 1997. Skjoldkreps – et arktisk dyr i norske innsjøer. *Fagnytt naturforvalting* 4: 1–4.
- Borgstrøm R, Brabrand Å og Solheim JT. 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.
- Borgstrøm R og Larsson P. 1973. The first three instars of *Lepidurus arcticus* (Pallas) (Crustacea: Notostraca). *Norwegian Journal of Zoology* 22: 45–52.
- Brabrand Å. 2010. Virkning av reguleringshøyde og ulik manøvrering på næringsdyr i reguleringsmagasiner. Laboratorium for ferskvannsøkologi og innlandsfiske (LFI) *Naturhistorisk museum Rapport* nr. 281.
- Dahl K. 1926. Undersøkelser ved Tunhøvd-fjorden angaaende fiskens næringsforhold før og etter reguleringen. *Meddelelser Norges Vassdrags- og Elektrisitetsvesen Foss* 1: 1–8.
- Dahl K. 1932. Influence of water storage on food conditions of trout in lake Paalsbu-fjord. *Det Norske Videnskaps-Akademis i Oslo. Mat. – Naturv. Klasse*. 1931. No 4, 1–53.
- Dahl K. 1933. *Vassdragsreguleringers virknings på fisket i innsjøer*. J. W. Cappelens forlag, Oslo.
- Finstad AG, Helland IP, Ugedal O, Hesthagen T og Hessen DO. 2014. Unimodal response of fish yield to dissolved organic carbon. *Ecology Letters* 17: 36–43. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12201>.
- Grimås U. 1961. The bottom fauna of natural and impounded lakes in northern Sweden (Ankarvatnet and Blåsjön). *Report Institute of Freshwater Research Drottningholm* 42: 183–237.
- Grimås U. 1962. The effect of increased water level fluctuations upon the bottom fauna in Lake Blåsjön, northern Sweden. *Report Institute of Freshwater Research Drottningholm* 44: 14–41.
- Hirsch PE, Eloranta AP, Amundsen PA, Brabrand Å, Charmasson J, Helland IP, Power M, Sanchez-Hernandez J, Sandlund OT, Sauterleute JF, Skoglund S, Ugedal O og Yang H. 2017. Effects of water level regulation in alpine hydropower reservoirs: an ecosystem perspective with a special emphasis on fish. *Hydrobiologia* 794: 287–301. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3105-7>.
- Huitfeldt-Kaas H. 1935. *Der Einfluss der Gewässerregelungen auf den Fischbestand in Binnenseen*. Nationaltrykkeriet, Oslo.
- James GD og Graynoth E. 2002. Influence of fluctuating lake levels and water clarity on trout populations in littoral zones of New Zealand alpine lakes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 36: 39–52. DOI: <https://doi.org/10.1080/00288330.2002.9517069>.
- Karlsson J, Byström P, Ask J, Ask P, Persson L og Jansson M. 2009. Light limitation of

- nutrient-poor lake ecosystems. *Nature* 460: 506–509. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature08179>.
- Lindström T. 1973. Life in a lake reservoir: fewer options, decreased production. *Ambio* 2: 145–153.
- McMeans BC, McCann KS., Tunney TD, Fish AT, Muir AM, Lester N, Shuter B og Rooney N. 2016. The adaptive capacity of lake food webs: from individuals to ecosystems. *Ecological Monographs* 86: 4–19. DOI: <https://doi.org/10.1890/15-0288.1>.
- Vadeboncoeur Y, Peterson G, Vander Zanden MJ og Kalff J. 2008. Benthic algal production across lake size gradients: interactions among morphometry, nutrients, and light. *Ecology* 89: 2541–2552. DOI: <https://doi.org/10.1890/07-1058.1>.