

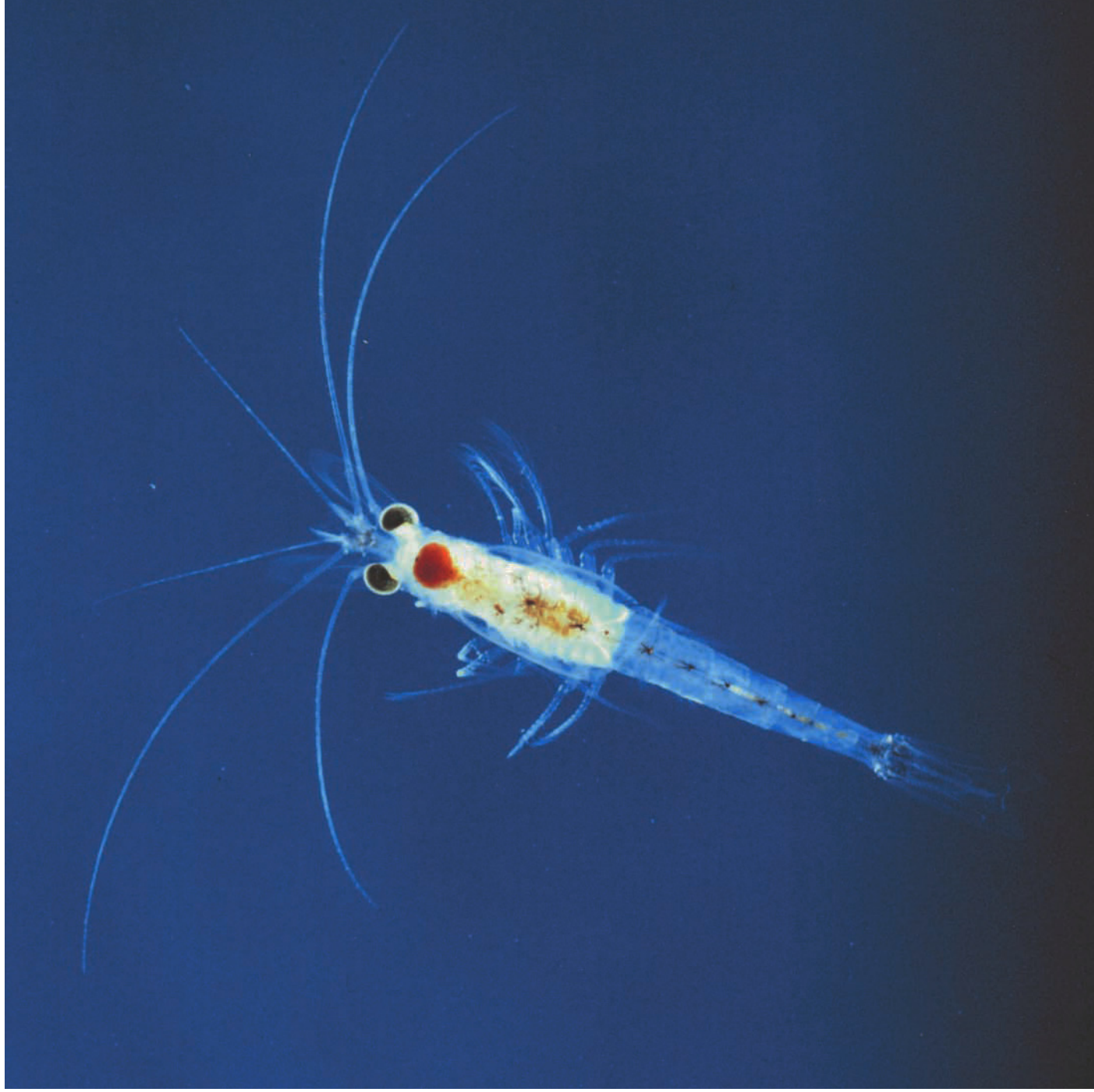
MUSEUM STAVANGER

Årbok 2012

122. ÅRGANG

REDAKTØR: HARALD HAMRE





Jæren og kystområdet i lavereliggende deler av Rogaland – en særegen biogeografisk og økologisk region for ferskvannsorganismer i Norge

JENS PETTER NILSSEN, GÖSTA KJELLBERG OG INGVAR SPIKKELAND

Denne undersøkelsen av ferskvannsfauunaen i Rogaland tar hovedsakelig for seg livet i innsjøer (betegnes som fagområdet limnologi) i det som vanligvis kalles Lav-Jæren (Raunholm et al. 2003). Denne betegnelsen refererer gjerne til områder som ligger under 100 moh., men brukes ofte også for arealer under den postglaciale marine grense, dvs. områder som tidligere har vært dekket av hav. Spesielt krepsdyr og deres viktigste predatorer som fisk og virvelløse dyr vil bli behandlet. Av krepsdyr vil særlig henblikk være på de såkalte "istidsreliktene" eller istidsimmigrantene, arter som vandret inn avhengig av prosesser under og like etter siste istid (se f.eks. Segerstråle 1957, 1962, 1982, Holmquist 1966). Jæren-området (her definert bredere: som lavereliggende deler av regionen fra Haugesund til Egersund) er et meget spesielt område for norsk fauna og deler av området (Lav-Jæren) innehar økologiske strukturer som i Norge nesten bare finnes her og på flatområdet fra Asker/Bærum langs Oslofjorden til byene i Østfold. I utlandet må en til Skåne og Stockholmsregionen for å finne tilsvarende områder, men de er til gjengjeld meget vanlige i det flate landskapet rundt Østersjøen/Baltikum fra Danmark til Finland (Nilssen under arbeid). Det er hit en må dra for å forstå økoproessene i de spesielle innsjøer som finnes på Lav-Jæren.

HAV-LAND FORHOLD UNDER SISTE DEL AV SISTE ISTID I NORDVEST-EUROPA

I de siste millioner av år opplevde nordvest-Europa en mengde istider, samt at disse istidene hadde perioder da isen vekselvis trakk seg tilbake eller hadde bre-fremstøt (Larsen & Sejrup 1990). Mot slutten av siste istid (ca. 20 000 år før nåtid) er det beregnet at hav-land forholdene kan ha sett ut som på Fig. 1A-B (etter B.J. Coles 1998). Jæren var dekket av en stor isbre – "Skagerrakbreen". Tyngden av denne trykket ned betydelige landområder, og Lav-Jæren lå under havets overflate (se Raunholm et al. 2003).

Pungreke eller mysis er vår eneste ferskvannsreke og naturlig utbredt i en del innsjøer på Østlandet. Pungreke er også funnet i Stokkalandsvatnet som eneste sted foreløpig utenfor hovedutbredelsen, men dette er en annen art enn den som finnes på Østlandet.
Foto: Arild Hagen.

The genetically related and very similar species *Mysis relicta* to *Mysis salemaai* in Stokkalandsvatnet.
Photo: Arild Hagen.

Siste istid og hav-land forhold i Sør-Norge – spesielt ”Doggerland”

Havbankene rundt norskekysten ble for lenge siden antatt å kunne ha vært tidligere land- og kystområder. Allerede G.O. Sars (1873) argumenterte i detalj for dette basert på studier og funn fra Storegga utenfor Møre og Romsdal. Både de geologiske observasjonene: runde stein, som øverst i bølgesonen, og rester av organismer som tidligere levde betydelig høyere oppe i vannmassene eller til og med i strandsonen, åpnet opp for slike konklusjoner (Sars 1873, s. 76 ff.). Selv om det var uenighet om denne dristige og tidlige hypotesen, konkluderte flere andre forskere, spesielt marinbiologer, med det samme. Dette er oppsummert av Brøgger (1900-01) i hans store opus om sen- og postglaciale nivåforandringer i Sør-Norge, spesielt rundt Oslo. Særlig viktig for innvandring av plante- og dyrelivet til Jærområdet var at mesteparten av arealet mellom de britiske øyene og Norskerenna var tørt land og dekket med en uendelig mengde av ferskvannslokalteter av alle størrelser og typer (Fig. 2).



Figur 2. Slik tenker man seg landskapsforholdene på Doggerland i samme periode som kysten av Rogaland ble isfritt (Europe's Lost World; web: <http://drowned-landscapes.tumblr.com/>).

This shows how the lost land of Doggerland may have looked like when Rogaland existed free of ice at the same time (illustration from the web).

Dette var det såkalte ”Doggerland” (se Jelgersma 1979, som viser området før begrepet Doggerland slo igjennom). Like etter at isen startet sin tilbaketrekning, strakte Doggerland seg fra den engelske østkysten til Holland, Nord-Tyskland og Danmark – et område på størrelse med dagens Storbritannia (Fig. 1B-C). Store elvesystemer drenerte ut gjennom Doggerland, og Norskerenna som transporterte enorme vannmengder (se Sejrup et al. 1998) var grensen mot øst og nord. Arkeologiske funn har vist at på Doggerland holdt mennesker til, og derfra kom sannsynligvis de tidligste innvandrere til Norskekysten. I den milde Allerødperioden, for ca. 14 000-12 000 år siden, var korteste avstand sørover fra Norges kyst til Doggerland blitt så liten som 70 km, og i normale vintre kunne mennesker følge byttedyrene sine over en islagt Norskerenne. Både på Jæren og Lista er det påvist trekullstøv i pollenprøver fra denne perioden (se også Høeg 1999).

Selv om Rogaland plantegeografisk sett tilhører Norges maritime vestland (Fægri 1940), kjennetegnes området av en rekke floristiske elementer som ellers mangler på Vestlandet (Samuelsson 1934, Faafeng & Schumacher 1973). Mye av dette kan ha spredd seg fra det isfrie Doggerland. Dette gjelder også krepsdyr, som vi senere skal se.

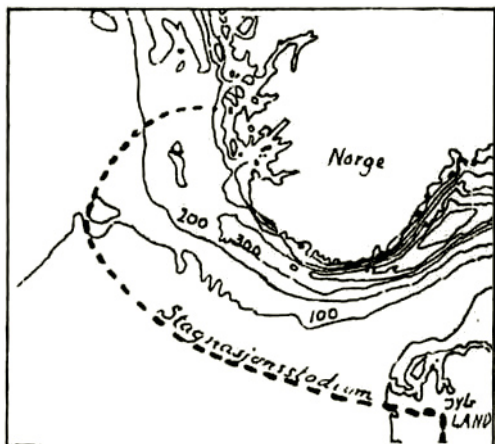


Figur 1A-D. Land-hav forhold i Nord-sjø-området fra ca. 20 000 til ca. 8 000 år før nå (etter B.J. Coles (1998); web: <http://log.doggerland.net/2010/10/121/a-hypothetical-landscape/>).

Land-ocean relationship in the North Sea region from around 20 000 to around 8 000 BP (illustrations from the web).

Den norske renne og Jærområdet

Jæren-området framstår som en atypisk del av Norge; uten fjorder, med få øyer langs kysten og med et mektig dekke av kvartærgeologiske avsetninger. Disse kan ha en tykkelse opp til 120 m (Andersen et al. 1987). De tidligste studiene presenterte en hypotese om at nåværende Rogaland hadde blitt trykt ned av en tykk isbre (senere kalt "Skagerrakbreen") og at Jæren hadde mottatt sedimenter fra en is-strøm som fulgte den såkalte Norskerenna (Helland 1885, Hansen 1913). Denne hypotesen ble det raskt stilt spørsmål ved (Bjørlykke 1908), og stort sett forkastet i tidens løp (Andersen 1964, Andersen et al. 1987). Men, som ikke sjeldent er i vitenskapen, de gamle - med sine sterke vitenskapelige intuisjoner etter år i felten, god tid til å følge en hypotese og fravær av nå-samfunnets intellektuelle og fysiske støy - fikk rett (Sejerup et al. 1997). Jærområdet, og ikke minst kysten utenfor og Nordsjøen er nå et meget intensivt forskningsfelt, framfor alt på grunn av oljeaktivitetene. De siste funnene oppsummerer at lavlandet på Jæren i perioder var overskylt av Norskerenna gjennom deler av kvartærperioden (Sejrup et al. 1998, 2000, 2003, Larsen et al. 2000). Ved å følge Norskerenna utover i Nordsjøen, observeres hvordan debris (partikler av alle størrelser) fra denne transporten har dannet store, iøynefallende bunnlandskaper over store områder (Rise et al. 2004).



Figur 3. Utsnitt av dybdekart til Nansen & Helland-Hansen (Nansen 1904).

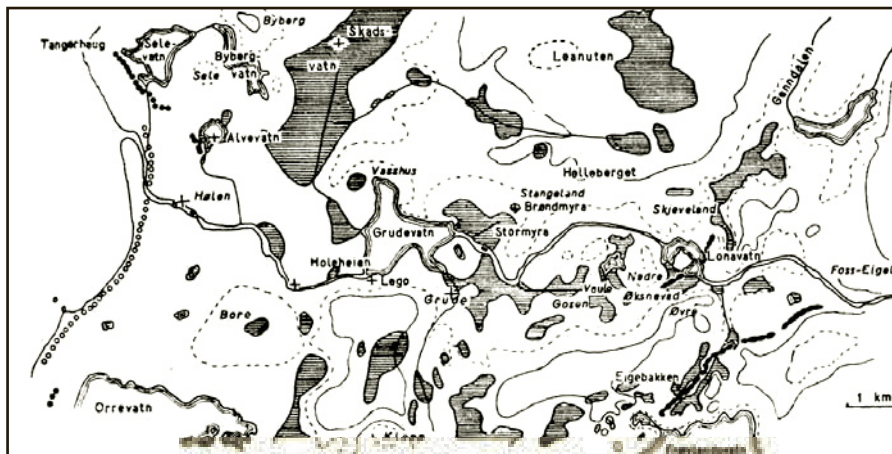
Detail of depth map of Nansen & Helland-Hansen (Nansen 1904).

Jærområdets spesielle forhold for innvandring av ferskvannsorganismer

Sannsynligvis fungerte Doggerland som et av de viktigste spredningssentre for ferskvannsorganismer til Jærområdet. Som det framgår av utsnittet av dybdekartet til Nansen & Helland-Hansen (Fig. 3), var det ikke stor avstand fra Doggerland til Jæren ved en tenkt lavere vannstand på 100-200 m i forhold til dagens vannoverflate.

Like etter at isen hadde trukket seg bort fra de ytre delene av Rogaland, lå en mengde ferskvannslokaliteter her åpne for innvandring fra vest. Organismene kunne spres med vind (mindre encellede organismer som protister og hjuldyr) eller via fugl (Mellors 1975, Proctor 1964). Ved å studere eldre kart samt myrforhold (se Fig. 4 basert på Fægri 1940), blir det tydelig hvordan dette området har vært dekket av en mengde dammer og innsjøer, som tidligere understreket (Bang-Andersen 1986). Spesielt for Lav-Jæren er den in-

tensive nedtapping og fjerning av et stort antall ferskvannslokaliteter; et minste estimat er ca. 15 km² med fjernet innsjøareal (Bang-Andersen 1986). Da er de hundre- eller tusenvis av smådammer og temporære dammer ikke regnet med. Det må ha vært et enormt rikt og ikke minst variert dyreliv i myriader av ferskvann som fantes i Jærområdet etter istida, fullt sammenlignbart med de hypotetiske landskapsforholdene på Doggerland i samme periode (Fig. 2).

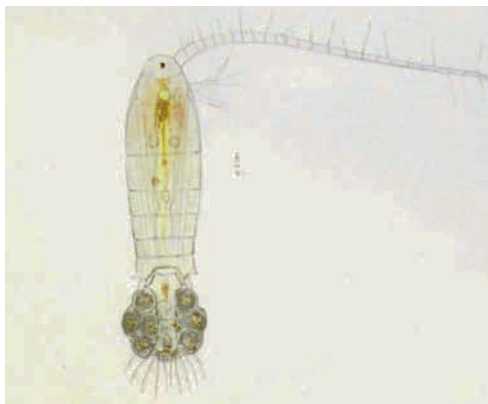


Figur 4. Kartskisse av den såkalte Figgjo-dalen, som Fægri (1940) kalte den. Denne demonstrerer tettheten av myrer (= historiske ferskvannslokaliteter), bare i dette begrensede området. Det var slik over hele Jærområdet etter siste istid, før menneskene kraftig drenerte og omformet naturen (fra Fig. 20 i Fægri 1940).

The Figgjo Valley, by Fægri (1940). It demonstrates the high density of moors, which earlier have been lakes. Later the local inhabitants transformed this nature by draining large parts of the wetlands for agriculture purposes.

HAV-LAND FORHOLD OG INNVANDRING AV FERSKVANNSORGANISMER TIL SØR-NORGE. BIOGEOGRAFI OG SAMFUNNSØKOLOGI TIL FERSKVANNSORGANISMER I JÆROMRÅDET

I en tidsperiode på mange tusen år lå Lav-Jæren, og dermed resten av Rogaland tilgjengelig for innvandring av ferskvannsorganismer via Doggerland. Som det framgår av kartene (Fig. 1A-D) kunne det dreie seg om ca. 8-12 000 år. I denne perioden var det meste av resten av landet dekket av isbreer. Unntaket er noen kystområder nær havet i vest og lengst i nord fra Troms og Finnmark og østover, hvor det var store åpne områder (se Sollid & Sørbel 1975). Herfra kunne dyrelivet vandre inn fra nordøst via Finland og Kola (Huitfeldt-Kaas 1918).

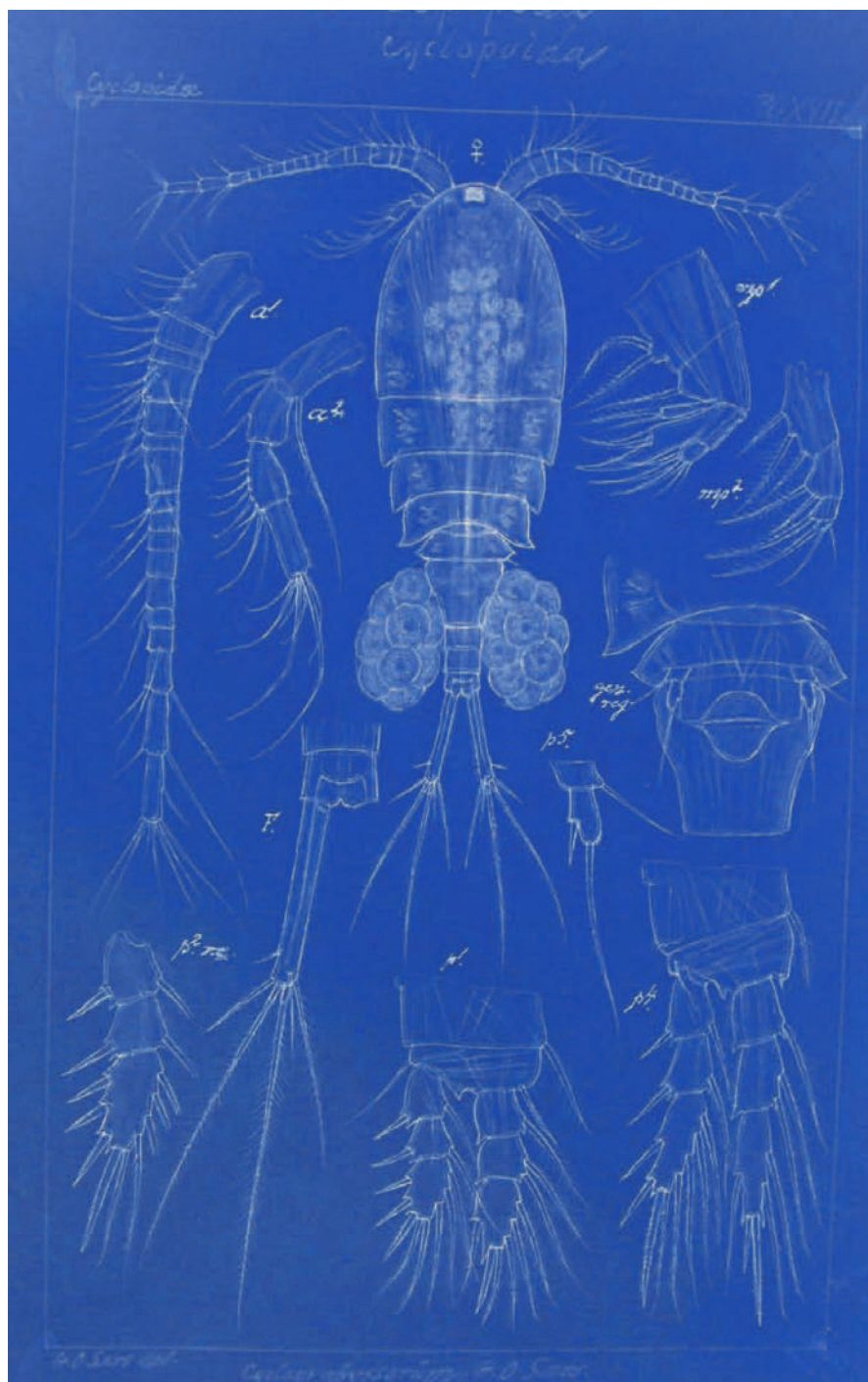


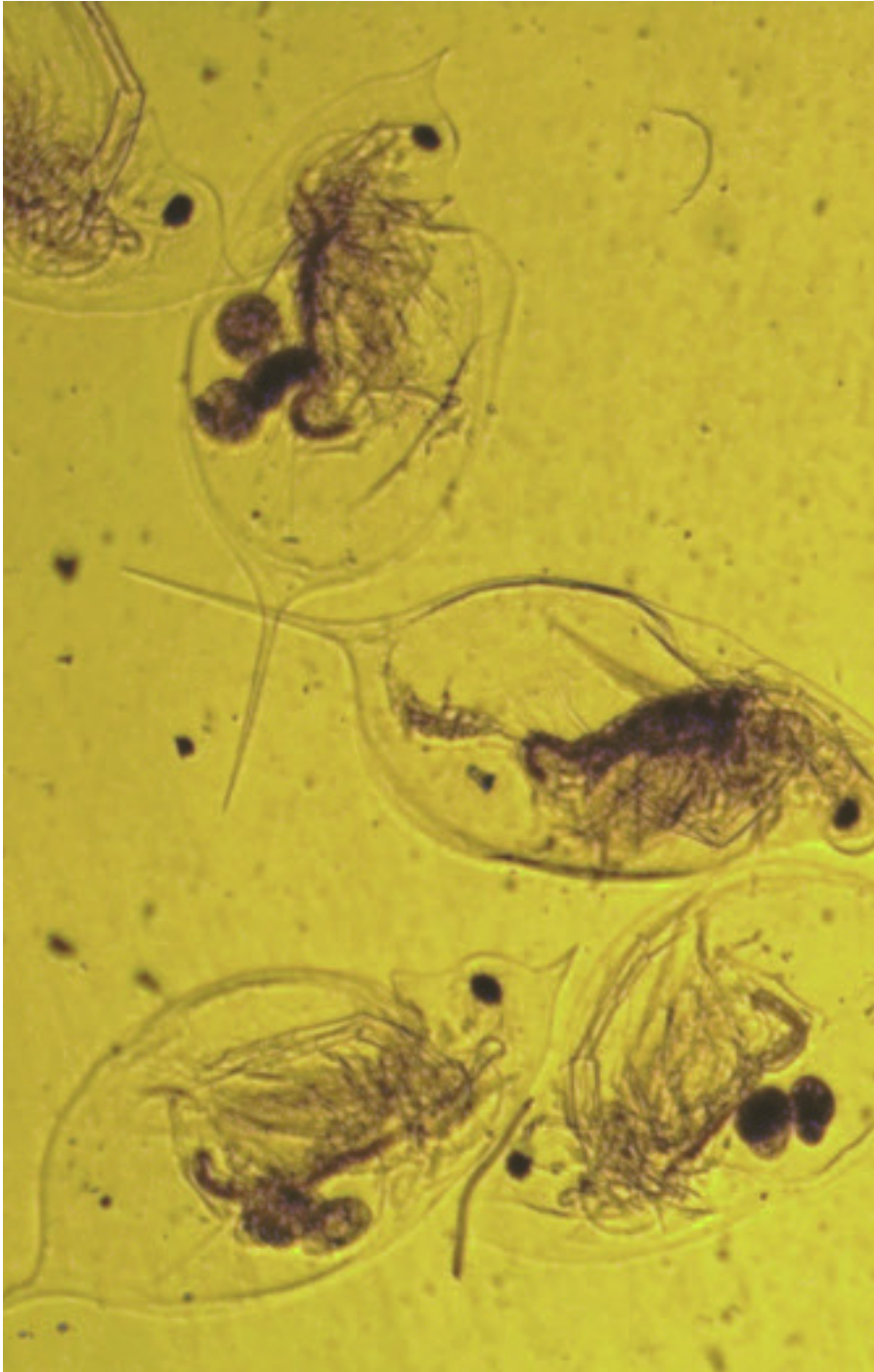
Figur 5. Hoppekrepsen *Eudiaptomus gracilis* (en vestlig og sørlig innvandrer) er en av de vanligste pelagiske artene i Europa. Tegning G.O. Sars (upublisert; den har to antenner foran).

The copepod *Eudiaptomus gracilis* (a western and southwestern immigrant) ranges among the most widespread pelagic species in Europe. Drawing by G.O. Sars (unpublished; it has two antennae in the front).

Figur 6. Hoppekrepsen *Cyclops abyssorum* (en vestlig innvandrer) finnes som dominerende art i ferskvann av alle typer fra dammer til innsjøer rundt alle hav i nordlige Palearktisk. Tegning G.O. Sars (akkurat denne tegnede figuren er tidl. upublisert, men figuren finnes trykt i Sars (1913-18)). Tegningen er gjort negativ av forfatterne.

The copepod *Cyclops abyssorum* (a western immigrant) is a dominating species in all kinds of freshwaters from ponds to large lakes around all oceans in the northern Palaearctic. Drawing by G.O. Sars (this drawing is unpublished, but the figure is printed in Sars (1913-18)). Negative picture by authors.





Figur 7. Til venstre. Vannloppen *Daphnia galeata* (fra slide i G.O. Sars samling på Naturhistorisk Museum, Univ. i Oslo) er en vestlig art som foretrekker større lokaliteter.

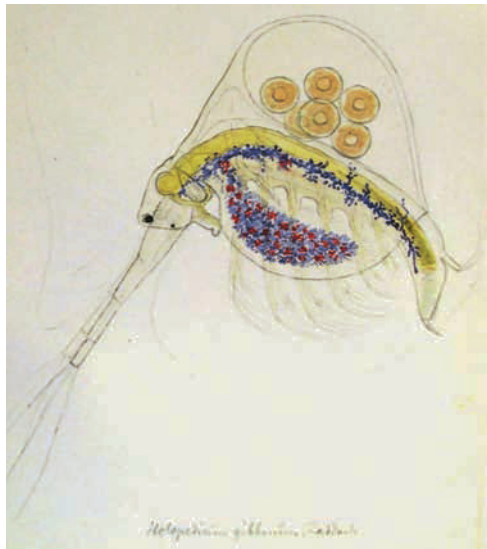
Fig. to the left. The cladoceran *Daphnia galeata* (from slide in G.O. Sars Collection in Natural History Museum, Univ. of Oslo) is a western species inhabiting larger-sized localities.

Figur 8. Over. Vannloppen *Bosmina coregoni*, formen *obtusirostris* (illustrasjon G.O. Sars 1861/1993).

Fig. above. The cladoceran *Bosmina coregoni*, morphotype *obtusirostris* (illustration by G.O. Sars 1861/1993).

Vestlige innvandrere

Med så mange tusen år tilgjengelig via en vestlig og sørvestlig innvandringsvei, er det ikke vanskelig å forstå at dyrelivet i ferskvann i Jærområdet har et sterkt innslag av typisk vestlige arter, som i tillegg framviser store populasjoner. De viktigste artene av hoppekreps (Copepoda) og vannlopper (Cladocera) i de fri vannmassene, som *Eudiaptomus gracilis* (se Bohonak et al. 2006), *Cyclops abyssorum* (Nilssen & Elgmork 1977, Nilssen 1979), *Daphnia galeata* og *Bosmina coregoni* (Fig. 5-8: *Bosmina*-formen *obtusirostris*, se Nilssen & Larsson 1980) utgjør således også de dominerende artene på de Britiske Øyene (Harding & Smith 1960, Scourfield & Harding 1966). *Cyclops abyssorum* (Fig. 6) finnes som dominerende art på fastlandet rundt alle hav i nordlige Palearktisk, mens *Daphnia galeata* er dominerende art på de Britiske Øyene, Island og langs kysten i hele Vest- og Nord-Norge. *Eudiaptomus gracilis* er videre blant de vanligste copepoder i hele Europa, og spesielt nær kystene (Illies 1978, Bohonak et al. 2006). Også vannloppen *Daphnia longispina* er vanlig, den finnes også på de Britiske Øyene (Scourfield & Harding 1966). Alle disse artene, bortsett fra *D. galeata* og *obtusirostris*-formen til *Bosmina*, finnes i titusener av dammer langs kysten, også i de såkalte svabergdammene. I dammer litt lenger inne finnes andre viktige slekter eller arter av vannorganismer som *Bosmina*-formen *obtusirostris* (samme form som nevnt over) og *Ceriodaphnia reticulata* og i innsjøer *D. galeata* (Nilssen under arbeid). Alle disse ville kunnet nå fram til Rogaland fra vest, via Doggerland. En tidlig art var også sannsynligvis *Holopedium gibberum* (Fig. 9, jfr. Huitfeldt-Kaas 1906), som har blitt mye sjeldnere med økende forurensning av innsjøene.



Figur 9. I en tidlig fase etter isens tilbaketrekning var vannloppen *Holopedium gibberum* høyst sannsynlig en dominerende art. Den forsvinner med mye partikler i vannene og økende eutrofiering. Den er en av de vanligste boreale artene i Europa. Tegning G.O. Sars (upublisert).

In an early phase after ice withdrawal, the cladoceran *Holopedium gibberum* was most probably a dominating species. It disappears with increasing particles in the water and with increasing eutrophication. It ranges among the most widespread boreal species in Europe. Drawing by G.O. Sars (unpublished).

Østlige innvandrere

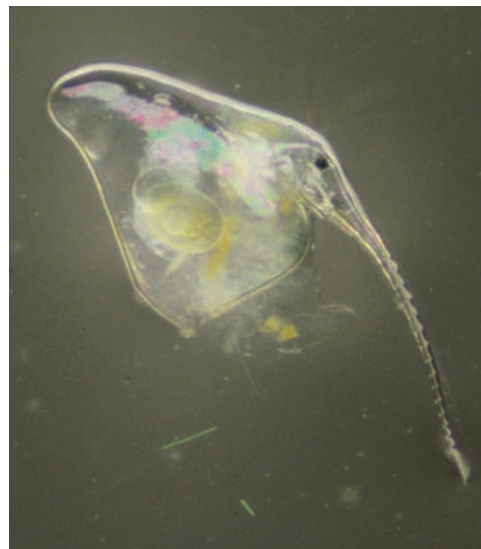
Jærområdet og Rogaland har i tillegg i mer enn 10 000 år ligget åpen for innvandring fra øst og via Norskerenna, så regionen er følgelig også karakterisert av østlige arter, både kontinentale og boreale. Flere av disse formene eller artene har sin opprinnelse i og i området rundt Østersjøen, som i seg selv har en ekstremt spennende og kompleks forhistorie (Björck 1995), med viktige dyregeografiske og evolusjonære følger (Ekman 1922, Thienemann 1950, Nauwerck 1991, Nilssen under arbeid). En sentral art fra dette området, som definitivt har kommet fra øst, er en form av *Bosmina* som kalles *coregoni* (Fig. 10), samt artene *Daphnia cristata* og *D. cucullata*. Ved siden av

familien diaptomider og slektene *Cyclops* og *Daphnia*, utgjør *Bosmina* den viktigste organismen i ferskvann, spesielt i de frie vannmassene, den såkalte pelagialen. Andre østlige innvandrere er copepodene *Cyclops scutifer* og *Mesocyclops leuckarti* og vannloppen *Daphnia lacustris*. Denne siste arten, som i sin tid ble beskrevet av G.O. Sars, har lenge vært borte fra vitenskapen, men er nå ”gjenoppdaget” som en god art (se Nilssen et al. 2007). De boreale artene, bortsett fra *M. leuckarti*, finnes vanlig på Høg-Jæren og i resten av Rogaland, spesielt i litt større og dypere lokaliteter. Det er i tillegg viktig å stadfeste at flere vanlige europeiske arter ikke har nådd fram til Jærområdet ennå, f.eks. de boreale hoppekrepsene *Thermocyclops oithonoides* (Nilssen & Wærvågen 1980), *Acanthodiaptomus denticornis*, *Heterocope appendiculata*, *Eudiaptomus graciloides* og flere vannlopper, som *Daphnia longiremis* og mange former av *Bosmina*.

Norskerenna utgjør som tidligere nevnt en særegen struktur, og har gjennom tidene transportert en enorm mengde brakkvann, men i perioder også nesten ferskt vann, avhengig av prosessene i det innenforliggende baltiske området (Wohlfarth et al. 2008). Denne enorme vanntransporten har åpenbart kunnet bringe mange nye arter til Jær-området, spesielt fisk og andre større organismer, som siden var i stand til å vandre opp de slake vassdragene på Lav-Jæren (Huitfeldt-Kaas 1918). Jæren har en rekke arter som ikke finnes på Vestlandet ellers, som f.eks. sik (*Coregonus lavaretus*) og lagesild (*Coregonus albula*). Den originale og grundige ferskvannsforskeren og Norges første internasjonale limnolog, Huitfeldt-Kaas (1918), postulerte at disse artene var kommet vannveien via Norskerenna under spesielt gunstige salinitetsforhold. Sikslekten er vanlig i det baltiske området og spiller en meget stor rolle som konsumenter på dyreplankton (Thienemann 1950, Nilsson & Pejler 1973).

Istidskrepss og andre ferskvannsdyr på Jæren

Jæren har lenge vært kjent for sin rike flora og fauna, og mange forskere har opp gjennom årene besøkt innsjøer og elver i dette området for å studere det rike plante- og dyrelivet. Allerede på 1880-tallet oppdaget den verdenskjente norske krepssdyrforskeren Georg Ossian Sars den sjeldne krepssdyrarten *Monoporeia affinis* (Fig. 11) i Orrevatnet. Omtrent samtidig fant han den samme arten i to innsjøer ved Oslo, ellers var dette en ukjent art i Norge den gangen. I 1922 oppdaget fiskeforskeren Iacob D. Sømme den samme arten i



Figur 10. *Bosmina coregoni*-form (kalles vanligvis *gibbera*) er vanlig i Orrevatn og andre Jærvann med sik og lagesild og er en østlig innvandrer fra det baltiske området. Foto: Ingvar Spikkeland.

The cladoceran *Bosmina coregoni* morphotype (usually called *gibbera*), common in lake Orrevatn and other lakes in Jæren with dominant coregonid fish communities and an eastern immigrant from the Baltic Region. Photo: Ingvar Spikkeland.

Figur 11. Den sjeldne glasiarale krepsdyrarten *Monoporeia affinis* (norsk: flatbent istidskreps).

Foto: Arild Hagen.

The rare glacial crustacean *Monoporeia affinis*.

Photo: Arild Hagen



Frøylandsvatnet (Sømme 1936), som ligger noe lenger opp i det samme vassdrag som Orrevatnet. Denne arten, som nå har fått navnet flatbent istidskreps på norsk, tilhører en gruppe krepsdyrarter som har blitt kalt for "istidsrelikter", men som vi nå gjerne kaller for istidskreps eller istidsimmigranter. Dette er arter som vandret inn avhengig av prosesser som var dominerende under og like etter siste istid. De er, med unntak av forekomstene på Jæren, bare funnet naturlig utbredt her i landet i lavereliggende strøk på Østlandet (Fig. 12A-C).

Historien om istidskreps på Jæren tok en ny vending i 1942/1943, da Ole A. Mathiesen fant en ny art i denne gruppen, denne gangen i Stokkalandsvatnet. Det var et rekelignende krepsdyr som ble bestemt til *Mysis relicta*, eller pungreke (også kalt mysis) på norsk (Fig. 13). Mathiesen gjorde også mange andre funn av istidskreps, men bare på Østlandet, og hittil er merkelig nok istidskreps ikke blitt påvist mellom Buskerud/Vestfold og Rogaland.

Etter at Mathiesen (1953) publiserte sin rapport om istidskreps, ble det gjort

svært få funn av disse artene i Norge før mot slutten av 1900-tallet (Artsdatabanken 2006). Funnene av istidskrepss på Jæren vakte imidlertid oppsikt også utenlands, og området fikk besøk av forskere ved flere anledninger. Svensken Magnus Fürst besøkte Stokkalandsvatnet i mai 1965, og fant at bestanden av *Mysis* fortsatt var intakt. Det samme fant den finske forskeren Risto Väinölä i april 1986 (Väinölä & Rockas i 1990), men etter å ha gjennomført genetiske undersøkelser av bestanden, fant en at den tilhørte en annen art av pungreke, som fikk navnet *Mysis salemaai* (Audzijonyte & Väinölä 2005). Dette er til nå den eneste kjente forekomst av denne arten i Norge. Väinölä besøkte også Orrevatnet, men fant ikke flatbent istidskrepss der. Denne innsjøen var siden Sars sin tid blitt senket 2 m, og var nå bare 4 m dyp, og mye tydet på at bestanden var utdødd. Dermed var det to kjente bestander av istidskrepss på Jæren; flatbent istidskrepss i Frøylandsvatnet og pungreke i Stokkalandsvatnet.

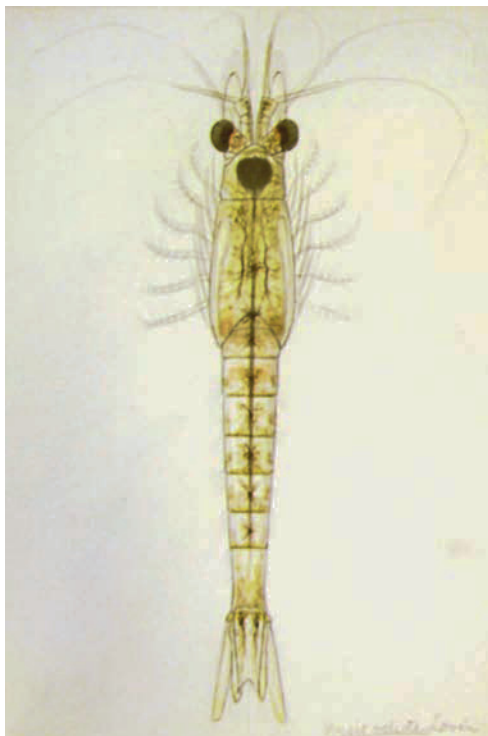
Høsten 2012 ble det avholdt et kurs om artsbestemmelse, utbredelse og forvaltning av istidskrepss på Østfoldmuseene, Avd. Haldenvassdragets Kanalmuseum på Ørje, som ligger midt i istidskrepssenes kjerneområde i Norge (Spikkeland et al. 2012a, 2012b). Kursleder var Björn Kinsten, som er blant Skandinavias fremste eksperter på disse artene. I forlengelsen av dette kurset ble det organisert en undersøkelse av de tre til nå kjente istidskrepss-lokalitetene på Jæren. I tillegg ble også Bråsteinvatnet besøkt, da det ligger oppstrøms og ganske nær Stokkalandsvatnet. Både Bråsteinsvatnet og Stokkalandsvatnet ligger over marin grense. Målet med undersøkelsene var å sjekke om bestandene i Stokkalandsvatnet, Frøylandsvatnet og Orrevatnet fortsatt var intakte, fordi stor tilførsel av næringsstoffer og medfølgende eutrofiering ville være en trussel mot disse artene. Dette var en videreføring av undersøkelser som er utført i regi av Østfoldmuseene/Haldenvassdragets Kanalmuseum de siste 15 årene for å kartlegge forekomsten av istidskrepss i Østfold. Med villig hjelp fra Rogaland fylkeskommune, Sandnes, Klepp og Time kommuner, Sandnes Jeger- og fiskeforening, Åge Moldværsmyr ved IRIS og flere privatpersoner, la alt seg til rette for undersøkelse av de aktuelle innsjøene.

Det var med stor spenning vi tok det første tråldraget i Stokkalandsvatnet – hadde pungrekebestanden overlevd næringsanrikning (eutrofiering) og økt beitetrykk på grunn av utsetting av fiskearten sørv? Da trålposen kom opp var det ikke tvil, pungreke fantes i ganske store mengder! Men ikke nok med



Figurer 12A-C. Utbredelseskarter for *Monoporeia affinis*, *Mysis* spp. og *Pallasea quadrispinosa* (etter Spikkeland et al. 2012).

Distribution of *Monoporeia affinis*, *Mysis* spp. og *Pallasea quadrispinosa* in Norway (based on Spikkeland et al. 2012).



Figur 13. *Mysis relicta* som tegnet av G.O. Sars (upubl.)

Mysis relicta as illustrated by G.O. Sars (unpubl.)

det, vi la også merke til en tangloppe (amfipode) som var mistenkelig lik firetornet istidskreps (*Pallasea quadrispinosa*, se Fig. 14), en ren ferskvannsart som aldri tidligere er funnet vest for Glomma. Dette var imidlertid så usannsynlig at man antok at det måtte være den nærstående arten marflo (*Gammarus lacustris*), som er påvist i andre innsjøer på Jæren. Ved nøye gjennomgang av materialet fra Stokkalandsvatnet fant vi tre tanglopper, og da de ble lagt under lupa var det ikke tvil: alle var firetornet istidskreps, lett gjenkjennelig på 4 pigger på bakkroppen! At vi bare fant tre individer, til tross for tre tråldrag i innsjøen, antyder at denne arten er svært fåtallig her. I tillegg er bestanden av flatbent istidskreps *Monoporeia affinis* i Orrevatnet etter alt å dømme utdødd. Årsakene til dette behandles nedenfor.

Men det var enda en sensasjon i vente i Stokkalandsvatnet. Det ble funnet ca. 40 individer av en gråsuggeart (eller asell) som var mistenkelig liten, og hadde tegninger på hodet som var forskjellig fra den eneste norske arten *Asellus aquaticus*. Dette viste seg å være den søreuropeiske arten *Proasellus coxalis* (Fig. 15), som i de nordiske land tidligere bare er funnet noen få steder i Skåne.

De spesielle biografiske og taksonomiske forholdene rundt firetornet istidskreps

Funnet av firetornet istidskreps i Stokkalandsvatnet var et nytt og sensasjonelt funn, da denne arten tidligere bare er påvist naturlig forekommende i Hedmark, Oppland (Mjøsa), Akershus og Østfold. Da det bare ble funnet 3 individer av denne arten i Stokkalandsvatnet, tyder det på en svært tynn bestand. Arten er en ren ferskvannsart, sannsynligvis oppstått i Russland/Sibir (Segerstråle 1957), og spredning av denne arten til Jæren lar seg vanskelig forklare med den rådende hypotesen om hvordan istidskrepsene har kommet til Jæren. Firetornet istidskreps ser ut til å være blant de artene av istidskreps som har den videste geografiske utbredelsen, men arten finnes ofte også øverst i vannmassene (Kinsten 2012), hvorfra den kan spres med fugl eller annet, og den er følgelig ikke uvanlig over den tidligere marine grense (Nybelin & Oldevig 1944, Lettevald 1962, Kinsten 2012). Det er derfor ikke helt ulogisk å tenke seg at den kan være spredd via Doggerland i løpet av de mange tusen årene da dette området fantes like ved Jærens bredder (se Fig. 1B-C).

Begrepet "Istidsrelikt", artsvurderinger og habitatskifte

Begrepet "istidsrelikt" er knyttet til et bestemt vitenskapshistorisk, dyregeografisk fenomen beskrevet første gang midt på 1800-tallet i Sverige/Norge. Det som den gang ble betraktet som identiske arter, spesielt av bunnlevende krepsdyr, syntes å være utbredt både i saltvann og ferskvann i store deler av Fennoskandia. Etter hvert ble organismene observert i andre deler av Nord-Europa, men så godt som alltid i områder som hadde vært isdekt gjennom de siste istidene i Pleistocen. Utbredelsen i ferskvann utgjorde imidlertid en liten del av hovedutbredelsen, som fortsatt var saltvann/brakkvann, derfor begrepet "relikt"-populasjoner. Fenomenet dreide seg imidlertid om svært få, iøynefallende arter, som derfor har fått meget stor forskningsoppmerksomhet helt fra oppdagelsen. Det har tidvis også vært uenighet om reliktbegrepet, samt hvilke arter som skulle inkluderes i "istidsreliktene". Avanserte molekylærbiologiske metoder og dyregeografiske studier som dekker store geografiske områder, har de siste tiårene ytterligere utfordret innholdet i begrepet "istidsrelikt". Flere av de gjeldende artene ble sannsynligvis spredt til og isolert i ferskvann allerede før siste istid, mens andre kom etter siste istid. Den store og dype grensesjøen i Østfold; Store Le/Foxen (119 km²), er den innsjøen i Norge som har flest påviste istidskreps (sju arter), mens det er funnet seks arter i Øymarksjøen og Rødenessjøen og fem i Aspern og Mjøsa. I de øvrige lokaliteter er det funnet fra en til fire arter, halvparten av de registrerte lokalitetene har bare en av artene. Totalt er det registrert naturlig forekommende istidsimmigranter i 42 innsjøer i Norge, nesten utelukkende utbredt i de dypeste og kalde vannlagene (hypolimnion). Noen steder, som f.eks. i Orrevatnet, kan også bestandene ha gått ut. De viktigste årsakene til dette er sannsynligvis færre og mindre tilgjengelige dybdeområder på grunn av overgjødning, og trolig også på grunn av næringsanrikning og økt fiskepredasjon (jfr. Orrevatnet). I tillegg kan bestanden av firetonnet istidskreps i Stokkalandsvatnet allerede være i faresonen på grunn av næringsanrikning.

Systematikk, autøkologi og samunnsstruktur i ferskvann i Jærområdet

De siste ti-årene, fra ca. 1990, har molekylærbiologiske metoder vært anvendt i tillegg til de vanlige morfologiske kriteriene ved systematiske studier av arter. De siste årene har imidlertid den såkalte "integreert taksonomi" (eng.:



Figur 14. Det sjeldne krepsdyret *Pallasea quadrispinosa* (norsk: firetonnet istidskreps). Tegning G.O. Sars (tidl. upublisert).

The rare glacial crustacean *Pallasea quadrispinosa*. Drawing by G.O. Sars (unpublished).



Figur 15. Gråsuggen (eller asellen) *Proasellus coxalis*. Første norske funn i Stokkalandsvatnet, Sandnes. Foto: Ingvar Spikkeland.

The macrocrustean *Proasellus coxalis*. First Norwegian record in Lake Stokkalandsvatnet, Sandnes. Photo: Ingvar Spikkeland.



Figur 16. Sørv (*Scardinius erythrophthalmus*) – en pest-art i akvatiske økosystemer der den ikke naturlig finnes i Sør-Norge. Foto: Ingvar Spikkeland.

The cyprinid *Scardinius erythrophthalmus* is a pest-species in aquatic ecosystems where it is not naturally distributed in southern Norway. Photo: Ingvar Spikkeland.

‘integrative taxonomy’) blitt anvendt i større grad. Den er spesielt tidkrevende fordi den i tillegg til de eldre ”normale” morfologiske og nyere molekylærbiologiske metoder også anvender biogeografi, spredningsøkologi og autøkologi som habitatøkologi, livshistorier og nisjeanalyser.

Navneforhold (nomenklatur) og taksonomi til utvalgte arter

Artene som finnes i Jærområdet har til dels meget vanskelig systematikk (se Bartolus 2008), spesielt gjelder dette gruppene *Daphnia*, *Bosmina* og *Cyclops*. Man trodde tidligere at den vanlige kystarten av *Cyclops* rundt de nordlige havområder var *C. strenuus* (Olofsson 1918) eller *C. scutifer* (Røn 1957), men Elgmork & Halvorsen (1971) slo fast at den tilhørte den gruppen Lindberg (1957) hadde kalt *C. strenuus medianus*, som egentlig er en *C. abyssorum*-form (Einsle 1975). En introduksjon til elementer av integrert taksonomi er forsøkt anvendt av Nilssen (1979) for denne formen av *C. abyssorum*. Formene og artene til *Daphnia* i dette området med mye fiskepredasjon og næringsanrikning (eutrofiering) er like problematisk, men de viktigste

ARTER (grupper)	Indikator - Kvantitativ tendens	Viktigste innvandringsvei (om kjent)
COPEPODA (HOPPEKREPS)		
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	—	vest
<i>Heterocope saliens</i>	o + \	øst
<i>Mixodiaptomus laciniatus</i>	o —	øst(?)
<i>Cyclops abyssorum</i>	—	vest
<i>Cyclops scutifer</i>	o/m + \	øst
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	m/e + /	øst
CLADOCERA (VANNLOPPER)		
<i>Daphnia galeata (+ hybrider)</i>	—	vest
<i>Daphnia longispina</i>	—	vest
<i>Daphnia lacustris</i>	o —	øst
<i>Daphnia cristata</i>	m/e + /	øst
<i>Daphnia cucullata</i>	e + /	øst
<i>Bosmina cor. obtusirostris</i>	—	vest
<i>Bosmina cor. coregoni</i>	m/e —	øst
<i>Bosmina longirostris</i>	e + /	øst(?)
<i>Ceriodaphnia quadrangula/pulchella</i>	—	øst
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	—	øst
<i>Holopedium gibberum</i>	—	øst
<i>Chydorus sphaericus</i>	e + /	vest/øst
<i>Bythotrephes longimanus</i>	o/m + \	øst
<i>Leptodora kindtii</i>	m/e —	øst
ROTATORIA (HJULDYR)		
<i>Kellicottia longispina</i>	o —	
<i>Keratella cochlearis/quadrata</i>	m/e + /	
<i>Keratella hiemalis</i>	—	
<i>Polyarthra</i> spp. (flere arter)	—	
<i>Synchaeta</i> spp. (flere arter)	—	
<i>Collotheca</i> spp. (flere arter)	o —	
<i>Conochilus unicornis/hippocrepis</i>	—	
<i>Brachionus angularis/calyciflorus</i>	e + /	
<i>Euclanis dilatata</i>	e + /	
<i>Pompholyx sulcata</i>	e + /	
<i>Asplanchna priodonta</i>	—	
<i>Filinia terminalis/longiseta</i>	—	
<i>Trichocerca</i> spp.	e + /	
<i>Chaoborus flavicans</i> + spp. (larver av svevemygg)	—	

Tabell I. De vanligste pelagiske artene av virvelløse dyr i Rogaland og Jærområdet (på Lav-Jæren inngår spesielle arter karakteristisk for næringsrike innsjøer). Indikator (flere arter er meget tolerante): e: eutrofi, m: mesotrofi, o: oligotrofi, -: ingen tendens / : økende tendens, \ : avtagende tendens (fra Huitfeldt-Kaas 1906, eller de siste tiårene). Innvandring er lite kjent for rotatorier som spres lett, for de andre gruppene er det antydnet, men noen uklarheter finnes fortsatt. Svart: meget vanlig art, grønn: vanlig art, blå: art forekommer i færre vann eller mer sjelden (men ofte på Lav-Jæren med store forekomster i eutrofe vann). Noen østlige arter kan også ha kommet via Doggerland.

Table I. The most common pelagic invertebrates in the county of Rogaland and Jæren Region (in Low-Jæren several species are characteristic for eutrophic lakes). Indicators (several species are ecologically very tolerant): e: eutrophy, m: mesotrophy, o: oligotrophy, -: no tendency, / : increasing tendency, \ : decreasing tendency (based on Huitfeldt-Kaas 1906, or records from the last decades). Immigration processes are not known for the easily dispersed rotifers, and for some other groups many studies are still missing. Black: very common species, green: common species, blue: species present in fewer sites or more seldom (but can occur in high densities in Low-Jæren in some eutrophic lakes). Some eastern immigrants may also have spread via Doggerland.

artene og formene er vist i Tabell 1. De europeiske artene innen den viktige pelagiske (lever i de fri vannmassene) gruppen *Daphnia* har akkurat blitt oppsummert av Petrusek et al. (2008), mye basert på nordiske former og arter. En kan heller ikke se bort fra at også hybrider finnes i Jærområdet, som f.eks. mellomformen av *D. galeata* og *D. cucullata* i Orrevatnet (se Faafeng et al. 1985). Også *Bosmina* har gjennomgått ekstreme forandringer i taksonomi og nomenklatur (navngiving), former av denne gruppen er nylig oppsummert av Faustova et al. (2011). I Jærområdet er *Bosmina coregoni* representert med både formen *obtusirostris* og *coregoni* (Tabell 1).

Økologi til utvalgte arter

I Jærområdet har det vært mer vanlig med overvåkning (såkalte monitoring) enn med detaljstudier i arters økologi (f.eks. Faafeng et al. 1985, Molværsmyr 2006, 2007). Ingen detaljerte livshistorie- og habitatøkologiske studier er gjennomført, slik det f.eks. er gjort i Osloområdet etter at den verdenskjente copepodologen (spesialist på hoppekreps) Kåre Elgmork igangsatte sine studier på 1950-tallet (Elgmork 1959, 2006, Elgmork & Langeland 1980). Men de omfattende studiene i Faafeng et al. (1985) viser sesongmessige mengdeforhold til alle viktige arter gjennom flere år. Siden dette har S.B. Wærvågen (Høgskolen i Hedmark) gjennomgått dyreplankton fra flere lokaliteter gjennom mange år (data gjengitt i ulike rapporter av Molværsmyr (2006, 2007), se også Sanni & Wærvågen (1991), Molværsmyr & Wærvågen (1997)). Det er tydelig at både fisk og virvelløse predatorer (som *Leptodora kindti*), spiller stor rolle for sesongmessige mengdeforhold for flere av artene av byttedyr (*Bosmina*, *Daphnia*), slik det er antydnet i diagrammene i Faafeng et al. (1985).

Økologiske særeheter i samfunnsstruktur i ferskvann på Jæren

Kombinasjonen av dominerende vestlige og østlige innvandrere fører til relativt spesielle forhold i de fri vannmassene i Jærvannene, som antydnet allerede i Huitfeldt-Kaas (1906), og senere demonstrert i Faafeng et al. (1985) og Molværsmyr (2006, 2007). Dette kommer av kombinasjonen av både høyt predasjonstrykk fra sikfisker (*Coregonus* spp.), virvelløse predatorer (spesielt *Leptodora kindti*) og næringsrike forhold (Nilssen

under arbeid), som er vanlig i flere lokaliteter på Jæren (Faafeng et al. 1985, Molværsmyr 2007). Studier har vist at slike kombinasjoner gir spesielle økologiske forhold for dyreplankton (Gliwicz 2003), både for sesongmessig forekomst, livshistorier og kroppsform til dyrene.

Biogeografi, bevaringsøkologi, bioinvasjoner, rød- og svarteliste

Tidligere biogeografiske studier i dette området omfatter studiene til Huitfeldt-Kaas (1906), Walseng (1993), Rognerud & Skogheim (1975) og Walseng et al. (1995), foruten istids”relikt”-studiene til Mathiesen (1953) og monitoringstudiene gjennom mange år til Molværsmyr (f.eks. 2006, 2007), og det omfattende økologiske studiet til Faafeng et al. (1985). Tidligere i denne studien har vi behandlet biogeografi i dette området og hypotetisk forhistorie til denne. Nå er det spesielt de økologiske forholdene som skal kommenteres. For generell biogeografi i Norges ferskvann, se Aagaard & Dolmen (1996).

Jæren: dyregeografi og særegenheter

I oversikten over rødlistede krepsdyr i Norge (Oug et al. i Kålås et al. 2010) framgår det at Jæren har få eller ingen arter som kommer inn under denne betegnelsen. Walseng (1993) undersøkte vannkjemi og krepsdyrfauna i 20 lokaliteter i vassdragene Fuglestadåna, Håelva, Orreelva, Figgjo, Imselva og Vormo (se også Walseng et al. 1995 for faunaen i mer spesielle økosystemer som rensedammer). Totalt ble det tatt 55 krepsdyrprøver fra perioden 30.6.-2.7. 1992. Tilsammen 48 arter krepsdyr ble registrert, hvorav 31 arter vannlopper og 17 arter hoppekreps. Studien viser at av de påviste artene er hele sju arter både innen gruppen vannlopper og hoppekreps sjeldne eller mangler helt for eksempel på Sørlandet. Artene *Alona rectangula* og tre av cyclopoideene; *Eucyclops macruroides*, *E. macrurus* og *Cryptocyclops bicolor*; var ikke regnet som vanlige hverken på Sørlandet eller Vestlandet. Imidlertid er *E. macrurus* blant de dominerende copepodene i littoralsonen i østre del av Aust-Agder (Nilssen 1980) og *Alona rectangula* blant de vanligste arter i svabergdammer (Nilssen unpubl.data 1983-2012). Walseng (1993) registrerte at faunistisk hadde Rogaland størst likhet med nabofylkene Hordaland og Vest-Agder, men Rogaland hadde som nevnt flere østlige arter som mangler både på Vestlandet forøvrig og på Sørlandet.

Faremoment: spredning av faunafremmede fiskearter

I Norge har nye uønskede fiskearter blitt spredd til store deler av Sør-Norge (Nilssen 1999, 2009, Nilssen & Wærvågen 2001a-b, Nilssen et al. 2002, Fjellheim 2010, Hesthagen & Sandlund 2012, Kleiven & Hesthagen 2012). Dette har på ingen måte fått den nødvendige oppmerksomhet, hverken av politiet (Økokrim; se Nilssen et al. 2002) eller de som har ansvar for og administrerer og styrer dette feltet i Norge (Storli 2011). Også i Rogaland er det, og vil bli, store økologiske problemer med denne faunaspredningen (jfr. Nilssen 2009). To områder er spesielt ”hete” i Rogaland: Karmøy (og Haugesundområdet) og Jæren. Innsjøene i deler av dette området (på Jæren) ligner den baltiske innsjøtypen, og er sjeldne i Norge (se ovenfor). Biomangfold av zooplankton er høyt og det er mange ulike former. Spredning av ferskvannsfisk til nye lokaliteter har akselerert i Rogaland. Artsspredningen har fått store konsekvenser for den stedege faunaen. Seks ikke-stedege fiskearter er blitt rapportert fra fylket (Mikkelsen 1999, Nordland 1999): abbor (Karmøy), gjedde (Karmøy, Krossvann i Tauvassdraget), karuss (Haugesund, Karmøy), sørv (Haugesund, ni lokaliteter i 5 forskjellige vassdrag i søndre del av Rogaland), ørekyte (Karmøy, Sauda, Åsvann/Strand) og karpe (tjenn v/Vannasen/Stavanger).

Av disse artene forårsaker sørv og gjedde de mest alvorlige påvirkningene, og de har samtidig det største spredningspotensiale. Sørv (*Scardinius erythrophthalmus*) (Fig. 16) har spredd seg til så mange vassdrag på Jæren at man i praksis ikke har annet valg enn å akseptere at en ny pest-art er introdusert i fylket. Gjeddde fikk sitt hovedutbredelsesområde på Karmøy fra 1980-tallet. I gjeddevannene på Karmøy er ørretbestandene nå utryddet eller svært tynne. På grunn av stor spredningsfare og markert effekt på stedegen fiskefauna, anbefales det av de som har undersøkt forholdene i Rogaland aktiv bekjempelse av gjedde med bl.a. rotenon (Mikkelsen 1999). De tidligere forekomstene av abbor er nå trolig utdødd. Karuss og karpe har så begrenset utbredelse i Rogaland at det sannsynligvis er liten risiko for spredning.

Sørv vil bli et svært stort problem for mange ferskvannsararter i Rogaland på grunn av sin spesielle økologi (Nilssen 2009). Arten vil ikke bare påvirke de vanlige lokale artene (allerede nå er det blitt mye mindre av de store *Bosmina*-formene, og betydelig mer av den lille arten *Bosmina longirostris* (Molværsmyr 2006, 2007)) og mange arter av hjuldyr, men overgjødslingen

og andre økologiske problemer vil trolig utvikle seg til det verre med tiden. Man er kommet fullstendig på etterskudd med kontroll av eller fjerning av slike faunafremmede fiskearter i Norge, dette gjelder alle norske fylker, forvaltnings- og politimyndigheter (Økokrim). I tillegg kan det lille som finnes av istidsimmigranter på Jæren også påvirkes negativt av de nye fiskeartene.

Andre faremomenter – fortsatt næringsanrikning (eutrofiering) av Jærvannene

Den lokale utbredelsen til istidsimmigrantene i Rogaland er klemt mellom økende fiskepredasjon og avtagende oksygenmengde i dypvannet; som følger med den økende næringstilgangen til innsjøene. Stor tilførsel av næringsstoffer og medfølgende eutrofiering er en trussel mot disse følsomme artene. Den eneste positive nyheten er at artene kan komme tilbake fra meget små restpopulasjoner når næringsanrikningen avtar (Särkkä et al. 1990). Rogaland er et intensivt jordbruksområde, og spesielt de lavereliggende delene, Lav-Jæren, har vannsystemer som er svært næringsrike (Bergheim et al. 1976, Faafeng et al. 1985, rapporter til Molværsmyr over flere år). Det er også tydelig at overgjødningen har økt de siste årene, eller i beste fall har stabilisert seg på et høyt nivå (Molværsmyr et al. 2008). Det er spesielt etter 2. verdenskrig at eutrofieringen økte sterkt (Molværsmyr et al. 2008), og det har heller ikke vært uvanlig med giftig algeblomst i flere lokaliteter (Skulberg 1979, Skulberg et al. 1984).

Bevaringsøkologi, rød- og svartelister

EUs Vanddirektiv, som Norge har ratifisert, krever at innsjøer skal tilbakeføres til den originale tilstand innen få år fra nå. For å identifisere den opprinnelige tilstanden, trengs flere paleoøkologiske studier. Slike er påbegynt (Molværsmyr et al. 2008), men kan også omfatte ytterligere faunaelementer som f.eks. vannlopper, fjærmygg og andre grupper (Cohen 2003).

De spesielle økosystemene i Rogaland generelt og Lav-Jæren spesielt, krever at samfunnet bryr seg om dette, og store monitoringsstudier er satt i gang, f.eks. Aksjon Jærvassdrag-Samarbeid om bedre vannmiljø (ISIS/SFT u.å.). Et stort overvåkningsprogram foregår, men det kan her etterlyses mer detaljerte studier basert på emner som systematikk, artsøkologi (livshistorier, habitatøkologi), og studier av totale næringsstrukturer som inkluderer hele

økosystemet fra kjemi/fysikk til fisk og fugl. Problemet med slike prosjekter er de høye utgiftene (det blir 10 ganger så dyrt som de enkle monitoringsstudiene som nå foregår, og hvem skal betale for dette?), og etter hvert mangel på fagpersoner i Norge og ellers på kloden. Svært få biologer blir utdannet innen disse feltene og et sentralt og syntetisk fag som limnologi er i realiteten nedlagt i Norge, og kanskje også i hele Norden.

Jærvannene er meget spesielle og til dels sjeldne innsjøsystemer i norsk sammenheng, og det er viktig at disse også i framtida kan framstå som særegne økosystemer og ikke bare bli degradert av økende næringsanrikning og fremmede fiskearter.

TAKKSIGELSER

Forfatterne takker H.P. Sejrup for informasjon om klima- og kvartærgeologiske forhold på Jæren og Nord-Europa, Camilla Bjerk Olsen ved Museum Stavanger for hjelp med lokal litteratur, Arild Hagen for fotos, Björn Kinsten for støtte ved feltundersøkelsene samt Østfoldmuseene og Müller-Sars Selskapet for økonomisk støtte. G.O. Sars etterlatte tegninger er lagret på Nasjonalbiblioteket, Oslo, og vi takker for praktisk hjelp med disse.

Litteratur

- Andersen, B. G., 1964: Har Jæren vært dekket av en Skagerrakkbre? Er Skagerrakkmorenen marin leire? Norges Geologiske Undersøkelse 228: 5-11.
- Andersen, B. G., Wangen, O. P. & Østmo, S. R. 1987: Quaternary geology of Jæren and adjacent areas, southwestern Norway. Norges Geologiske Undersøkelse Bulletin 411: 1-55.
- Artsdatabanken 2006. Pungreke *Mysis* spp. <http://www2.artsdatabanken.no/faktaark/Faktaark30.pdf>. Lastet opp 18.1.2013.
- Audzijonyte, A. & Väinölä, R. 2005. Diversity and distributions of circumpolar fresh- and brackish-water *Mysis* (Crustacea: Mysida): descriptions of *M. relicta* Love'n 1862, *M. salemaai* n. sp., *M. segerstralei* n. sp. and *M. diluviana* n. sp., based on molecular and morphological characters. Hydrobiologia 544: 89-141.
- Bang-Andersen, S. 1986. De mange sjøers land – et bidrag til Jærens landskaps-historie. Stavanger Museum. Årbok 1985: 55-67.
- Bartolus, A. 2008. Error cascades in the biological sciences: the unwanted consequences of using bad taxonomy in ecology. *Ambio* 37: 114-118.
- Bergheim, A., Sivertsen, A. & Snekvik, E. 1976. Jærenundersøkelsene – feltrapport om resipinent-undersøkelsene juni/juli og august 1976. Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk. Fiskeforskningen Ås. Rapport 1161/76. 14 s. + 36 tabeller.
- Björck, S., 1995, A review of the history of the Baltic Sea 13,0 to 8,0 ka BP: *Quaternary International* 27: 19-40.
- Bjørlykke, K. O. 1908: Jæderens Geologi. Norges Geologiske Undersøkelse 48: 1-160.
- Bohonak, A.J., Holland, M.D., Santer, B., Zeller, M., Kearns, C.M. & Hairston, N.G. jr. 2006. The population genetic consequences of diapause in *Eudiaptomus* copepods. *Arch. Hydrobiol.* 167: 183-202.
- Brøgger, C.W. 1900-01. Om de sen-glaciale og post-glaciale nivåforandringer i Kristianiafeltet. Molluskfaunaen. Norges Geologiske Undersøkelse 31: 1-731 + 19 plan-sjer.
- Cohen, A.S. 2003. *Paleolimnology: The History and Evolution of Lake Systems*. Oxford University Press, New York, 500 pp.
- Coles, B.J. 1998. Doggerland: a speculative survey. *Proceedings of the Prehistoric Society* 64: 45-81.
- Einsle, U. 1975. Revision de Gattung *Cyclops* s.str. speziell der abyssorum-Gruppe. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* 32: 57-219.
- Ekman, S. 1922. Djurvärldens utbredningshistoria på skandinaviska halvön. *Bonniers*. 614 s.
- Elgmork, K. 1959. The seasonal occurrence of *Cyclops strenuus strenuus*. *Folia Limnol. Scand.* 11: 1-196.
- Elgmork, K. 2006. A monograph of life history strategies of the freshwater, planktonic copepod *Cyclops scutifer* G.O. SARS 1863. *Arch. Hydrobiol./Suppl.* 151: 301-351.
- Elgmork K. & Halvorsen, G. 1971. Reidentification of a freshwater, planktonic cyclopoid (Copepoda, Crustacea) from Greenland, Iceland, and the Faroe Islands. *Norw. J. Zool.* 19: 267-274.
- Elgmork, K. & A. Langeland. 1980. *Cyclops scutifer* – one and two-year life cycles with diapause in the meromictic lake Blankvatn. *Arch. Hydrobiol.* 88: 178-201.
- Fjellheim, A. 2010. Fauna i endring – spredning av dyr med eksempler fra ferskvann i Vest-Norge. Stavanger Museum, Zoologiske meddelelser 29: 113-127.
- Faafeng, B. & Schumacher, T. 1973. Makrofyttvegetasjonen i Rottvatnet, Sola. *Blyttia* 31: 199-210.
- Faafeng, B., Brabrand, Å., Brettum, P., Gulbrandsen, T., Løvik, J.E., Rørslett, B., Saltveit, S. & Tjomsland, T. 1985. Overvåkning av Orrevassdraget. Hovedrapport 1979-83 (Overvåkningsrapport nr. 191A/85). 128 s. ISBN 82-577-0948-4.
- Faustová, M., Sacherová, V., Svensson, J.-E. & Taylor, D.J. 2011: Radiation of European *Eubosmina* (Cladocera) from *Bosmina* (*E.*) *longispina* - concordance of multipopulation molecular data with paleolimnology. *Limnol. Oceanogr.* 56: 440-450.
- Fægri, K. 1940. Quartärgeologiske undersøkelser im westlichen Norwegen. II. Zur spätquartären Geschichte Jærens. *Bergens Museums Årbok* 1939-40. *Naturvidenskabelig Rekke* nr. 7: 1-201 + 6 Tafeln.
- Gliwicz Z. M. 2003. Between hazards of starvation and risk of predation – the ecology of offshore animals. *Excellence in ecology*. Book 12. Ed. O. Kinne – International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe. 379 pp.
- Hansen, A. M. 1913. Fra istiderne: Sørlandet. *Skrifter, Videnskapelig selskap i Kristiania, Matematisk-Naturvidenskapelig*, Kl. 1, Nr.2: 1-155.
- Harding, J. P. & Smith, W. A.. 1960. A key to the British freshwater Cyclopoid and Calanoid Copepods. *Fresh. Biol. Ass. Sci. Publ.* 18: 1-54.

- Helland, A. 1885: Om Jæderens løse Afleininger. I Guldberg, G. A., Johan-Olsen, O. og Fridtz, R. (red.). Den Naturhistorisk Forening i Kristiania, Meddelelser, 27-42. Alb. Cammermeyer, Kristiania.
- Hesthagen, T. & Sandlund, O.T. 2012. Gjedde, sørv og suter: status, vektorer og tiltak mot uønsket spredning. NINA Rapport 669. 45 s.
- Holmquist, C. 1966. Die sogennanten marin-glazialen Relikte nach neueren Gesichtspunkten. Arch.Hydrobiol. 62: 285-326.
- Huitfeldt-Kaas, H. 1906. Planktonundersøgelser i Norske Vande. Centraltrykkeriet, Kristiania. 199 s. +3 plansjer and 9 tabeller (norsk med tysk resumé).
- Huitfeldt-Kaas, H. 1918. Ferskvandsfiskenes utbredelse og indvandring i Norge med et tillegg om krebsen. Centraltrykkeriet, Kristiania. 107s. + 34 kart.
- Høeg, H.I. 1999. Pollenanalytiske undersøkelser i Rogaland og Ersdal i Vest-Agder. Arkeologisk Museum, Stavanger 1999: 145-225.
- Illies, J. (Ed). 1978. *Limnofauna Europaea* (ed. 2). Gustav Fischer-Verlag. 532 pp.
- ISIS/SFT s.a. Overvåkning av vannkvalitet i Jærvassdragene. 2s.
- Jelgersma, S. 1979. Sea-level changes in the North Sea basin. In: Oele, E., Schüttenhelm, R.T.E. and Wiggers, A.J. (eds), The Quaternary History of the North Sea, pp. 233-248, Acta Universitas Uppsala, 2, Uppsala. 249.
- Kjellberg, G., Hessen, D. & Nilssen, J.P. 1991. Life history, growth and production of *Mysis relicta* in the large, fjord-type Lake Mjøsa, Norway. Freshwat.Biol. 26: 165-173.
- Kleiven, E. & Hesthagen, T. 2012. Fremmede fiskearter i ferskvann i Aust-Agder – Historikk, status og konsekvenser. NINA Rapport 665. NIVA Rapport 12/001. 115 s.
- Kålås, J.A., Viken, Å., Henriksen, S. & Skjelseth, S. (red.). 2010. Norsk rødliste for arter 2010. Artsdatabanken, Norge. 480 s.
- Larsen, E. & Sejrup, H. P. 1990. Weichselian land-sea interaction: western Norway - Norwegian Sea. Quaternary Science Reviews 9: 85-97.
- Lettevall, U. 1962. *Mysis relicta*, *Pontoporeia affinis*, *Pallasea quadrispinosa* och *Mesidothea entomon* funna i sjöar i mellersta Kalmar län. Fauna och Flora 1962: 66-76.
- Lindberg, K. 1957. Le groupe *Cyclops rubens* (syn. *C. strenuus*). Revision du genre *Cyclops* s. str. (O. F. Muller, 1776). Gleerup, Lund.
- Mathiesen, O. A. 1953. Some investigations of the relict crustaceans in Norway with special reference to *Pontoporeia affinis* Lindstrøm and *Pallasea quadrispinosa* G. O. Sars. Nytt Mag. Zool. 1: 49-86.
- Mellors, W.K. 1975. Selective predation of ephippial *Daphnia* and the resistance of ephippial eggs to digestion. Ecology 56: 974-980.
- Mikkelsen, K.O. 1999. Kartlegging av introduserte ferskvannsfisk i Ryfylke og Nord-Rogaland 1999. Rådgivende Biolog Rapport 2/1999. 22 s.
- Molværsmyr, Å. 2006. Overvåkning av Jærvassdrag 2005 – Datarapport. Rapport IRIS 2006/35. 34 s.
- Molværsmyr, Å. 2007. Overvåkning av Jærvassdrag 2006 – Datarapport. Rapport IRIS 2007/35. ISBN 978-82-490-0516-1.
- Molværsmyr, Å. & Wærvågen, S.B. 1997. Long-term effects of planktivorous fish removal in the small, eutrophic, Lake Mosvatn, Norway. Verh. Internat.Verein. Limnol. 26: 548-549.
- Molværsmyr, Å., Bunting, L., Burgess, A. & Bennion, H. 2008. The eutrophication of Lake Frøylandsvatn, South-Western Norway, as indicated by the sediment records. Verh.Internat.Verein. Limnol. 30: 560-4.
- Nansen, F., 1904: The bathymetrical features of the north-polar seas. Scient. Res. Norwegian North Polar Expedition 1893-1896. 4, 13: 1-232.
- Nauwerck, A. 1991. The history of the genus *Eubosmina* in Lake Mondsee (Upper Austria). Hydrobiologia 225: 87-103.
- Nilssen, J.P. 1979. Problems of subspecies recognition in freshwater cyclopoid copepods. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 17: 285-295.
- Nilssen, J.P. 1980. Acidification of a small watershed in southern Norway and some characteristics of acidic aquatic environments. Int. Revue ges. Hydrobiol. 65: 177-207.
- Nilssen, J.P. 1999. Biologisk mangfold og økologisk "utarming" – problemene rundt spredning av faunafremmede fiskearter i Norge. AbelSenteret-Gjerstad. Notat, 6s.
- Nilssen, J.P. 2009. Vedvarende menneskeindusert spredning av bredspektret ferskvannsfisk til og internt i Norge: et holarktisk, økologisk perspektiv (Continuous human dispersal of broad-niched freshwater fish to and inside Norway: an Holarctic, ecological perspective). Müller-Sars Selskapet. Rapport nr. 10 – 2009. 78 s. ISBN-13: 978-82-8030-003-4.

- Nilssen, J.P. & Elgmork, K. 1977. *Cyclops abyssorum* – life cycle dynamics and habitat selection. Mem. Ist. ital. Idrobiol. 34: 197-238.
- Nilssen, J.P. & Larsson, P. 1980. The systematical position of the most common fennoscandian *Bosmina* (Eubosmina). Z.zool.Syst.Evolut.-forschung. 18: 62-68.
- Nilssen, J.P. & Wærvågen, S.B. 2000. Superficial ecosystem similarities vs autecological stripping: the «twin species» *Mesocyclops leuckarti* (Claus) and *Thermocyclops oithonoides* (Sars) – seasonal habitat utilisation and life history traits. Journal of Limnology 59: 79-102.
- Nilssen, J.P. & Wærvågen, S.B. 2001a. Den nylige spredning av gjedde og karpefisk i Sør-Norge relatert til tap av biologisk mangfold, Norges ansvar for bevaring av sårbare biotoper og lokalbefolkningens historiske bruk av ferskvannene. Fag-utredning AbelSenteret 2001/3: 1-41.
- Nilssen, J.P. & Wærvågen, S.B. 2001b. "Fremmed" fisk truer vassdrag på Sørlandet. Alt om Fiske 4-2001: 40-42.
- Nilssen, J.P. & Wærvågen, S.B. 2002. Naturødeleggelse gjennom fiskespredning. Miljøkrim 5: 4-6.
- Nilssen, J.P., Solberg, Ø. & Wærvågen, S.B. 2002. Spredning av gjedde og karpefisk i Sør-Norge. En ukjent miljøkatastrofe? Skogeieren 2002-7/8: 28-29.
- Nilssen, J.P., Hobæk, A., Petrusek, A. & Skage, M. 2007. Restoring *Daphnia lacustris* G.O. Sars, 1862 (Crustacea, Anomopoda): a cryptic species in the *Daphnia longispina* group. Hydrobiologia 594: 5-17.
- Nilsson, N.-A. & Pejler, B. 1973. On the relation between fish fauna and zooplankton composition in North Swedish lakes. Rep.Inst.Freshwat.Res.Drottningholm 53: 51-77.
- Nordland, J. 1999. Kartlegging av fremmede fiskearter. Rogaland fylke, søndre del. Rapport 24513-1, RC Consultants. 29 s.
- Nybelin, O. & Oldevig, H. 1944. Om *Pallasea quadrispinosa* G.O. Sars ovan marina gränsen i östra Jamtland. Göteborgs Kgl. Vet. Vitterh.-samh. Handl., Sjöätta Följden, Ser. B, 3(4): 27 s.
- Olofsson, O. 1918. Studien über die Süßwasserfauna Spitzbergens. Zoologiska Bidrag från Uppsala 6: 183-646.
- Petrusek, A., Hobæk, A., Nilssen, J.P., Skage, M., Černý, M., Brede, N. & Schwenk, K. 2008. A taxonomic reappraisal of the European *Daphnia longispina* complex (Crustacea, Cladocera, Anomopoda). Zool. Scr. 37: 507-519.
- Proctor, V.W. 1964. Viability of crustacean eggs recovered from ducks. Ecology 45: 656-658.
- Raunholm, S., Sejrup, H. P. & Larsen, E. 2003. Lateglacial landform associations at Jæren (SW Norway) and their glaci-dynamic implications. Boreas 32: 462-475.
- Rise, L., Olesen, O., Rokoengen, K., Ottesen, D. & Riis, F., 2004: Mid-Pleistocene ice drainage pattern in the Norwegian Channel imaged by 3D seismics. Quaternary Science Reviews 23: 2323-2335.
- Rognerud, S. & Skogheim, O.K. 1975. En limnologisk befarung av innsjøer på Jæren i 1974. Rapport til MD, juni 1975. Oslo 4 juni 1975 (ikke sett, sitert etter Walseng 1993).
- Røen, U. I. 1957. Contributions to the biology of some Danish free living freshwater copepods. Biologiske Skrifter fra det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab 9(2): 1-101.
- Samuelsson, G. 1934: Die Verbreitung der höheren Wasserpflanzen in Nord-europa. Acta Phytogeogr. Suecica 6: 1-211.
- Sanni, S. & Wærvågen S.B., 1990. Oligotrophication as a result of planktivorous fish removal with rotenone in the small, eutrophic, Lake Mosvatn, Norway. Hydrobiologia 200/201: 263-274.
- Sars, G. O. 1861/1993. On the freshwater Crustaceans occurring in the vicinity of Christiania. Handwritten dissertation. I: Christiansen, M. E., Eie, J. A., Halvorsen, G., Hobæk, A. & Larsson, P. Engelsk oversettelse (av Anders Brettingen) publisert av Universitetet i Bergen. 1975. +113 trykte fargeark.
- Sars, G.O. 1873. Bidrag til kundskapen om dyrelivet på våre havbanker. Videnskabselskabet Kristiania, Forhandlingar 1872: 73-119.
- Sars, G.O. 1913-18. An account of the Crustacea of Norway VI Copepoda, Cyclopoida, Bergen 325 s.
- Scourfield D. J. & Harding J. P. 1966. A Key to the British Species of Freshwater Cladocera (3rd Ed.). Fresh. Biol. Ass. Sci.Publ. 5: 1-52.
- Segerstråle S.G. 1957. On the immigration of the glacial relicts of northern Europe, with remarks on their prehistory. Societas Scientiarum Fennica, Commentationes Biologicae 16: 1-117.
- Segerstråle, S.G. 1962. The immigration and prehistory of the glacial relicts of Eurasia and North America; a survey and discussion of modern views. Int.Rev.ges.Hydrobiol. 47: 1-25.

- Segerstråle, S.G. 1982. The immigration of glacial relicts into Northern Europe in the light of recent geological research. *Fennia* 160: 303-312.
- Sejrup, H.P., Aarseth, I., Elverhøi, A., Hafliðason, H., King, E., Landvik, J. & Lindberg, E. 1997. Skagerrakbreen - De gamle hadde rett. *Geonytt* 1: 80-81.
- Sejrup, H. P., Landvik, J. Y., Larsen, E., Janocko, J., Eiriksson, J. & King, E. 1998. The Jæren area, a border zone of the Norwegian Channel ice stream. *Quaternary Science Reviews* 17: 801-812.
- Sejrup, H. P., Larsen, E., Landvik, J., King, E. L., Hafliðason, H. & Nesje, A. 2000. Quaternary glaciations in southern Fennoscandia: evidence from southwestern Norway and the northern North Sea region. *Quaternary Science Reviews* 19: 667-685.
- Sejrup, H. P., Larsen, E., Hafliðason, E., Berstad, I., Hjelstuen, B., Jónsdóttir, H. E., King, E. L., Landvik, J., Longva, O., Nygård, A., Ottesen, D., Raunholm, S., Riise, L. & Stalsberg, K. 2003. Configuration, history and impact of the Norwegian Channel Ice Stream. *Boreas* 32: 18-36.
- Skulberg, O. M. 1979. Giftvirkninger av blågrønninger – første tilfelle av *Microcystis*-forgiftning registrert i Norge. Temarapport 4: 1-42. Norsk institutt for vannforskning, Oslo. (English summary).
- Skulberg, O. M., Codd, G. A. & Carmichael, W. W. 1984. Toxic blue-green algal blooms in Europe: a growing problem. *Ambio* 13: 244-247.
- Sollid, J. L. & Sørbel, L. 1975. Younger Dryas ice-marginal deposits in Trøndelag, Central Norway. *Norsk Geografisk Tidsskrift* 29: 1-9.
- Spikkeland, I., Kjellberg, G. & Nilssen, J.P. 2012a. Istidsinnvandrere – en facinerende dyregruppe i Østfolds store og dype innsjøer. Østfoldmuseenes skriftserie 6. 18 s.
- Spikkeland, I., Kinsten, B. & Kjellberg, G. 2012b. Istidskreps på Jæren. Undersøkelse av innsjøene Bråsteinvatnet, Stokkalandsvatnet, Frøylandsvatnet og Orrevatnet september 2012. Østfoldmuseene, avd. Haldenvassdragets Kanalmuseum, Ørje. Rapport 2/2012. 12 s.
- Spikkeland, I., Kasbo, R., Kinsten, B., Kjellberg, G., Nilssen, J.P., Opsahl, R., Vaaler, J.P. & Väinölä, R. 2013. Glacial immigrants in aquatic ecosystems in Norway – novel observations and biogeographical status. *Fauna norvegica* 33: sendt til vurdering.
- Storli, L.T. 2011. Troféfiskere sprer karpefisk og gjedde: Sørlandsvassdragene ødelegges. *Jakt & Fiske* 4-2011: 70-75.
- Sømme, S. 1936. Contribution to the Biology of Norwegian Fish Food Animals. Some small Collections of Amphipoda and Mysis relicta from Norwegian Lakes. *Avh. Norske Vidensk. Akad. I Mat.-naturvid. Klasse* 1936 (9): 1-11.
- Särkkä, J., Meriläinen, J. & Hynynen, 1990: The distribution of relict crustaceans in Finland: new observations and some problems and ideas concerning relicts. *Ann. Zool. Fenn.* 27: 221-225.
- Thienemann, A. 1950. Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. *Die Binnengewässer* 18: 1-809.
- Väinölä, R. & Rochas, H. 1990. New distributional records on „glacial relict” crustaceans. *Ann. Zool. Fennici* 27: 215-220.
- Walseng, B. 1993. Verneplan I og II, Rogaland. *Krepsdyrundersøkelser. NINA Oppdragsmelding* 222: 1-33.
- Walseng, B., Hagman, E., Halvorsen, G. & Storeid, S.-E. 1995. Krepsdyr- og bunn-dyrfaunaen i en rensepark på Jæren med syv fangdammer. Et pilotprosjekt. *NINA Oppdragsmelding* 336: 1-19.
- Wohlfarth, B., Björck, S., Funder, S., Houmark-Nielsen, M., Ingólfsson, O., Lunkka, J.-P., Mangerud, J. Saarnisto, M. & Vorren, T. 2008. Quaternary of Norden. *Episodes* 31: 73-81.
- Aagaard, K. & Dolmen, D. (red.). 1996. *Limnofauna Norvegica. Katalog over norsk ferskvannsf fauna. Tapir, Trondheim.* 310 s.

SUMMARY:

JÆREN AND COASTAL AREAS WITH LOW RELIEF IN THE COUNTY OF ROGALAND – A CHARACTERISTIC BIOGEOGRAPHIC AND ECOLOGIC REGION FOR FRESHWATER ORGANISMS IN NORWAY

The Jæren area forms an anomalous part of Norway with no fjords, few islands along the coast, and with a relatively extensive cover of Quaternary sediments (thickness up to 120 m). It was already before 1900 suggested that Jæren had been inundated by an ice stream following the Norwegian Channel. The Norwegian Channel is the result of processes related to repeated ice stream activity through the last 1.1 million years. In such periods the Skagerrak Trough (700 m deep) has acted as a confluence area for glacial ice from southeastern Norway, southern Sweden and parts of the Baltic. Doggerland is a name given by archaeologists and geologists to a former landmass in the southern North Sea that connected the island of Great Britain to mainland Europe during and after the last Ice Age, existing from around 20-15 000 until about 8500 or 8200 BP and then gradually being flooded by rising sea levels. Doggerland was a vast area of dry land that stretched from Britain's east coast across to the present coast of the Netherlands and the western coasts of Germany and Denmark which largely facilitated early immigration, especially of western and south-western immigrants of aquatic animals to Rogaland and Jæren. Later, the eastern immigrants to Rogaland and Jæren may have followed the mighty Norwegian Channel with its nearly fresh water quality at specific periods. The recent records of glacial immigrants in the Jæren region concluded that the three lakes where glacial immigrants have been recorded previously, most populations were still intact, such as *Mysis salemaai* in Lake Stokkalandsvatnet, and *Monoporeia affinis* in Lake Frøylandsvatnet, whereas *Monoporeia affinis* was not detected in

Lake Orrevatnet, in spite of intensive search with all field methods. No such animals were recorded from Lake Bråsteinvatnet, due upstream from Lake Stokkalandsvatnet, and above the previous postglacial marine limit. However, the collection (of only 3 individuals) of a slightly morphological different population of *Pallasea quadripinosa* from Lake Stokkalandsvatnet was highly interesting. The record was surprising because the common interpretation on its mode of dispersal, is that it was spread to Jæren with the Norwegian Current system following the brackish water currents from the Baltic region during the end of the last glacial periods. But since *Pallasea quadripinosa*, in contrast to the other two species (*Monoporeia affinis* and *Mysis relicta*), is a true freshwater species and not recorded from brackish waters, the former explanation is challenged. When in addition Lake Stokkalandsvatnet is situated above the former postglacial marine limit, its occurrence may be even more difficult to explain, since spreading by man is excluded. However, the glacial and quaternary geology of the Jæren region and the adjacent large water masses of the former and now subdued Doggerland is at present known in much greater details compared with earlier periods. The dispersal of *Pallasea quadripinosa* to the Jæren region may have been through this early land bridge Doggerland. Concerning the rare glacial immigrants in Norway, the aim now must be to ensure good ecological conditions in the distributional sites, such that the local populations can survive and thrive, and eventually regain or repopulate former sites where they have been very few in numbers; which especially concerns these very vulnerable, interesting and geographically isolated populations in the Jæren region.