

Lagesilda i Pasvikvassdraget – Langtidseffekter av en biologisk invasjon

*Per-Arne Amundsen, Karl Øystein Gjelland, Rune Knudsen,
Laina Dalsbø, Cesilie Lien og Jan Evjen*



Populærvitenskapelig rapport
2012



*Institutt for arktisk og marin biologi,
Fakultetet for biovitenskap, fiskeri og økonomi,
Universitetet i Tromsø*

Forord

Pasvikvassdraget har siden 1991 vært gjenstand for omfattende økologiske studier i regi av Ferskvannsökologisk faggruppe ved Universitetet i Tromsø. Undersøkelsene har særlig vært rettet mot å undersøke effektene av at lagesilda, en fremmed fiskeart for Nord-Norge, kom inn i vassdraget på slutten av 1980-tallet. For å få en grundig forståelse av økologien i vassdraget har studiene også omfattet andre viktige fiskearter, krepsdyrplankton og bunndyr. Samtidig har vi hatt et nært samarbeid med russiske forskere angående tungmetallforurensing fra de russiske Nikel-smelteverkene, og med finske forskere gjennom sammenlignende studier med fiskebestandene i Enaresjøen og andre innsjøer i den finske delen av vassdraget. Totalt sett har dette resultert i mye ny og interessant kunnskap om Pasvikvassdraget; kunnskap som bl.a. er dokumentert gjennom 36 internasjonale publikasjoner, 22 fagrappporter og populærvitenskapelige publikasjoner, fire doktorgrads-avhandlinger og 12 masteroppgaver (se Appendix 2 for detaljer). I perioden 2008 – 2011 har langtidsstudiene i Pasvikvassdraget vært fulgt opp gjennom et prosjekt finansiert av Norges forskningsråd (Miljø-2015 programmet; prosjektnr. 183984/S30). Denne rapporten er en populærvitenskapelig sammenfatning av kunnskapen som har fremkommet gjennom dette prosjektet, der det særlig har vært lagt vekt på de langsiktige effektene av lagesildas invasjon og viktige forvaltningsmessige implikasjoner.

Stor takk til Thomas Bøhn, Hallvard Jensen, Anna Siwertsson, Kim Præbel, Shripathi Bhat, Frode Staldvik og en rekke masterstudenter og feltassistenter, samt Odd Terje Sandlund, NINA og Paul Eric Aspholm, Svanhovd miljøenter, som alle har vært gode medhjelpere og støttespillere i arbeidet vårt. Stor takk også til våre russiske samarbeidspartnere ved INEP Kola Science Center under ledelse av Nikolay Kashulin, samt Olga Popova og Yuri Rëshetnikov fra Vitenskapsakademiet i Moskva; og våre finske samarbeidspartnere Kimmo Kahilainen, Universitetet i Helsinki, og Erno Salonen og Teuvo Niva, RKTL, Inari. En særlig takk til Gunnar Kalliainen, Edith og Svenn Randa, og Magny Bakken og Hallgeir Larsen for god hjelp og tilrettelegging i forbindelse med arbeidet vårt, og til en rekke andre fiskere og beboere i Pasvikdalen som har bidratt med uvurderlig hjelp og informasjon.

Stor takk også til våre "sponsorer" ! Norges forskningsråd har gitt avgjørende støtte til undersøkelsene våre gjennom to større forskningsprosjekt i periodene 1998 - 2002 (Biologisk mangfold) og 2008 - 2011 (Miljø-2015). Miljøvernavdelingen hos Fylkesmannen i Finnmark og Direktoratet for naturforvaltning har jevnlig gitt økonomisk støtte til arbeidet vårt helt siden undersøkelsene startet, og EU-InterReg og den norsk-russiske miljøkommisjonen har gitt viktige bidrag til miljøundersøkelsene. Pasvik Kraft AS har støttet ørretundersøkelsene og vært viktige for gjennomføringen av merkeforsøkene med ørret.

Tromsø, februar 2012.

*Per-Arne Amundsen
Prosjektleder*

Innhold

Innledning.....	7
Lagesildas inntog i Pasvikvassdraget.....	8
Lagesildas effekt på dyreplanktonsamfunnet.....	9
Lagesildas effekt som næringskonkurrent	10
Utviklinga i lagesildbestanden	12
Lagesildas rolle som bytte for fiskepisende fisk	13
Kan ørretutsettinger brukes til biologisk kontroll av lagesilda?	14
Andre miljøproblemer i vassdraget.....	17
Konklusjoner	18
Appendiks 1: Habitatvalg og næringsnett	19
Appendiks 2: Publikasjoner fra Pasvikprosjektet	20
Internasjonale publikasjoner	20
Rapporter og populærvitenskapelige artikler.....	22
Dr.gradsavhandlinger.....	24
Mastergrads- og hovedfagsoppgaver	24

Innledning

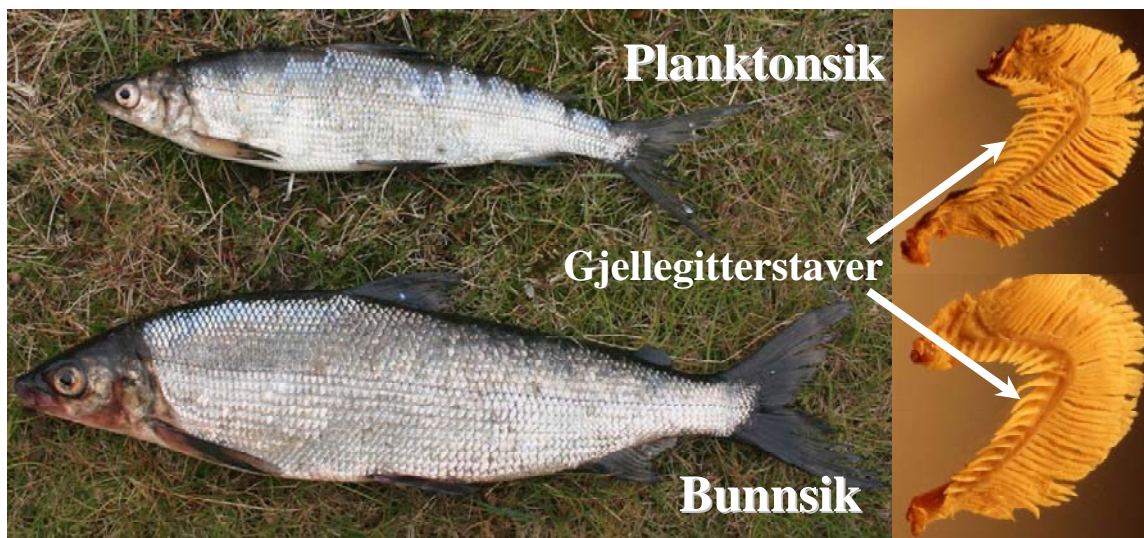
Spredning av fremmede arter er en alvorlig trussel mot naturmiljøet og det biologiske mangfoldet, og representerer et viktig problem for naturforvaltningen både i Norge og verden forøvrig. Et 20-årig langtidsstudium av invasjonen av lagesild (*Coregonus albula*) i Pasvikvassdraget i Øst-Finnmark (Fig. 1) har gitt viktig innsikt i hvordan en fremmed art kan påvirke det opprinnelige økosystemet. Det viktigste målet med prosjektet har vært å undersøke de økologiske og evolusjonære effektene av invasjonen, med særlig vekt på forvaltningsmessige konsekvenser, miljøforholdene i vassdraget og mulighetene for biologisk kontroll av lagesilda gjennom økte utsetninger av fiskespisende ørret.



Figur 1: Kart over Pasvikvassdraget.

Lagesildas inntog i Pasvikvassdraget

Lagesild er en planktonspisende fisk i laksefamilien, i samme slekt som sik (*Coregonus lavaretus*). Artens naturlige utbredelse i Fennoskandia er begrenset til vassdrag som drenerer til Østersjøen, samt til sentrale vassdrag på Østlandet. På grunn av geografiske barrierer for spredning og innvandring etter siste istid, har arten ikke noen naturlig utbredelse i Nord-Norge. Rundt 1960 ble lagesilda introdusert til Enaresjøen i Nord-Finland gjennom finsk klekkeriaktivitet, og derfra har den seinere invadert Pasvikvassdraget som er utløpselva fra denne store innsjøen. Etter at en stor lagesildbestand bygde seg opp i Enaresjøen mot slutten av 1980-tallet, ble arten for første gang observert øverst i Pasvik i 1989. Deretter spredde den seg raskt nedover Pasvikvassdraget, og allerede i 1993 ble lagesilda funnet i nederste del av vassdraget. Invasjonen har vært fulgt med årlige undersøkelser siden 1991, hovedsakelig i innsjølokalitetene Vaggetem/Ruskebukta i øvre del og Skrukkebukta i nedre del av vassdraget. De biologiske undersøkelsene har kartlagt både habitatfordeling og næringsnett for de viktigste fiskeartene i vassdragets innsjøsystem (Appendix 1). Langtidsstudiene har særlig fokusert på tre hovednivåer i næringskjeden: i) dyreplankton, ii) plankton- og bunndyrspisende fisk, og iii) fiskepisende fisk. Siden lagesilda er en spesialisert planktonbeiter, ble det antatt at de første effektene ville være på dyreplanktonsamfunnet, men at det også kunne oppstå indirekte effekter på næringskonkurrenter. Den viktigste næringskonkurrenten er planktonsik, en planktonspisende sikform som er økologisk og genetisk adskilt fra bunnsik, den andre hovedformen av sik i vassdraget (Fig. 2).



Figur 2: Planktonsik (øverst) og bunnsik, samt deres gjellebuer med typisk utseende gjelle-gitterstaver som brukes til å skille de to sikformene. Planktonsiken har mange, lange og tettsittende gjellegitterstaver, mens bunnsikens staver er færre og kortere.

Lagesildas effekt på dyreplanktonsamfunnet

Lagesild er en fisk med kort generasjonstid, og bestanden økte svært raskt i antall etter ankomsten til Pasvikvassdraget (Fig. 3a). Allerede i 1993 var den blitt svært tallrik og dominerte samfunnet av planktonspisende fisk i øvre del av vassdraget. Dette fikk umiddelbare effekter på dyreplanktonsamfunnet, der en rask og svært omfattende nedgang i tetthet (Fig. 4a) og individstørrelse (Fig. 4b og 4c) ble observert. Diversiteten gikk også tilbake da planktonarter med store individer enten ble sterkt desimert eller forsvant. Disse effektene har nå holdt seg stabile over en periode på mer enn 10 år, med en tetthet av dyreplankton på kun 10-20% av nivået før lagesilda kom inn (Fig. 4a).

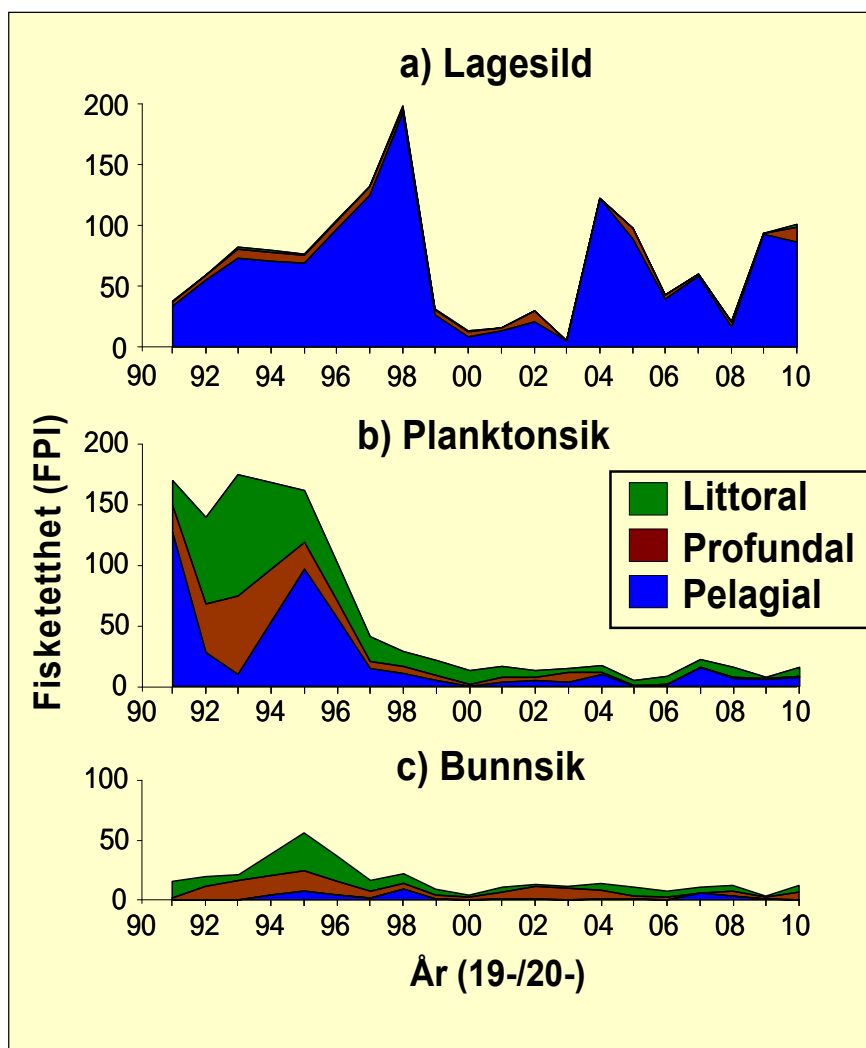


Fig. 3. Tetthetsutviklingen av a) lagesild, b) planktonsik og c) bunnsik i Pasvikvassdraget (Vaggatem) i perioden 1991-2010. Littoral = strandsona, profundal = bunnære, dype områder, pelagial = de frie vannmasser

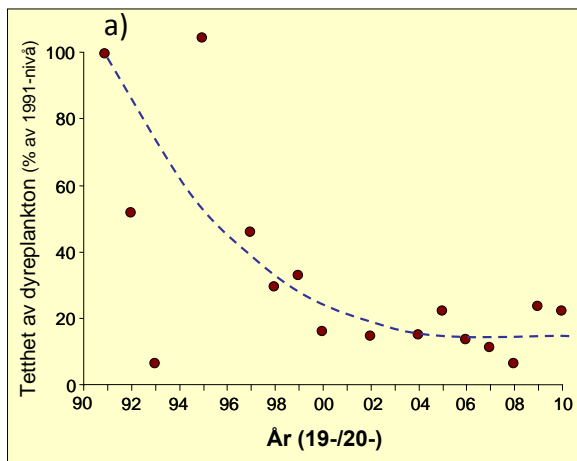
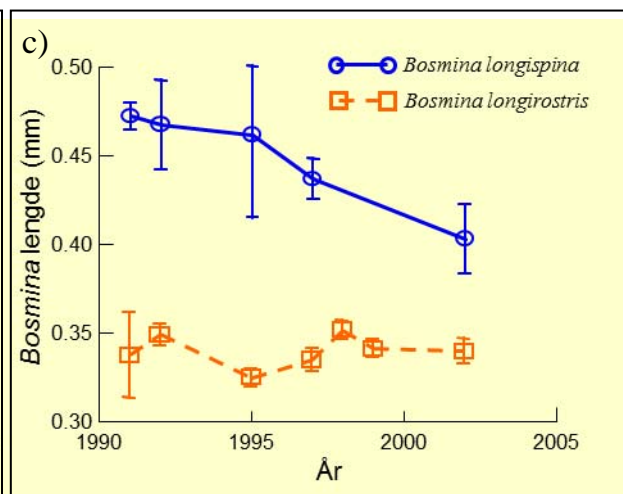
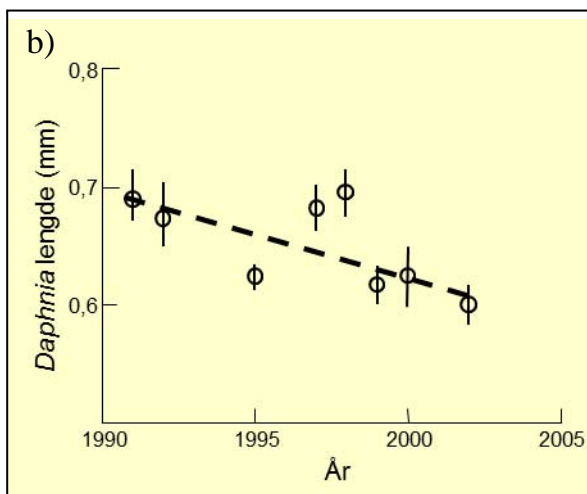


Fig. 4a (til venstre): Tetthetsutviklingen av krepsdyrplankton i Pasvikvassdraget (Vaggatem) i perioden 1991-2010. Figurene nedenfor (b og c) viser størrelsesutviklingen til de viktigste vannloppeartene *Daphnia cristata* (b), og *Bosmina longispina* og *B. longirostris* (c).



Lagesildas effekt som næringskonkurrent

Reduksjonene i dyreplanktonsamfunnet førte til en dramatisk nedgang i næringstilgangen for planktonspisende fisk i øvre del av vassdraget. I første omgang førte dette til et habitatskifte for planktonsik, som responderte på konkurransen fra lagesilda og den lave dyreplanktonressursen ved å trekke inn i strand- og bunnære områder (Fig. 3; 1991 - 1993). Etter dette gikk tettheten av planktonsik kraftig tilbake (Fig. 3b; 1995 - 2000), trolig som en effekt av økt predasjon fra gjedde og konkurranse fra bunnsik. Denne negative utviklingen kan på sikt føre til en lokal utryddelse av denne sikformen, men siden år 2000 ser det imidlertid ut til at forholdet mellom planktonsik og lagesild har stabilisert seg på et nivå der planktonsik utgjør om lag 5-15 % av de planktonspisende fiskebestandene (Fig. 3b; 2000 - 2010). Flere livshistorieparametre (f.eks. vekst, størrelse og alder ved kjønnsmodning) endret seg for planktonsik i det første tiåret etter lagesildas ankomst, men dette ser også ut til å ha stabilisert seg over det siste tiåret. Som en mer subtil indikasjon på at lagesilda påvirker de pelagiske næringsforholdene negativt, har vi funnet at år med høye lagesildtettheter medfører en dårligere kondisjonsfaktor både hos lagesild og planktonsik i det påfølgende året. En slik

respons ser vi ikke hos bunnsik, som kun viser små endringer i tetthet og livshistorieparametre knyttet til lagesildas invasjon (Fig. 3c).

Selv om lagesild ankom nedre del av vassdraget kort tid etter invasjonen i øvre del, har effektene av lagesilda vært svakere her. Mens lagesilda dominerte det pelagiske fiskesamfunnet i øvre del (Ruskebukta) etter bare tre år, ble lagesilda først i 2008 den dominerende arten i nedre del (Skrukkebukta); 15 år etter den første gang ble observert der. Beiteeffektene på planktonsamfunnet har vært mer moderate i nedre del, og tilbakegangen i planktonsikbestanden har vært lavere enn i øvre del. Men også i Skrukkebukta førte lagesildinvasjonen til et habitatskifte hos planktonsik. Skrukkebukta er imidlertid dypere og mer skålformet enn Ruskebukta, og planktonsik i Skrukkebukta trakk dypere ned i pelagialen istedenfor inn i strandsona. I kontrast til planktonsik i Ruskebukta som ble offer for gjeddepredasjon når den trakk inn i littoralen, fungerte de dypere områdene i Skrukkebukta som et refugium for å unngå predasjon fra rovfisk. Forskjellen mellom innsjøene i planktonsikens skifte av habitat ble også reflektert gjennom forskjeller i diett. Mens planktonsik i Ruskebukta segregerte fra lagesild i diett ved å inkludere mer insekt og bunndyr, har den i Skrukkebukta opprettholdt en planktondiett svært lik lagesildas diett.

En potensielt svært viktig konsekvens av lagesildinvasjonen er en økt hybridisering mellom planktonsik og bunnsik (Fig. 5). Denne hybridiseringen er trolig et resultat av planktonsikens habitatskifte, og kan føre til redusert genetisk diversitet og tap av morfologiske og adferdsmessige tilpassninger hos de to sikformene. De økologiske og evolusjonære konsekvensene av en slik hybridisering kan bli store, men er vanskelig å forutsi og dette bør derfor følges opp fremover. I en finsk innsjølokaltet nær Enaresjøen er det for øvrig påvist en omfattende hybridisering mellom den innførte lagesilda og stedegen sik, men en tilsvarende konsekvens har så langt ikke vært påvist i Pasvikvassdraget.

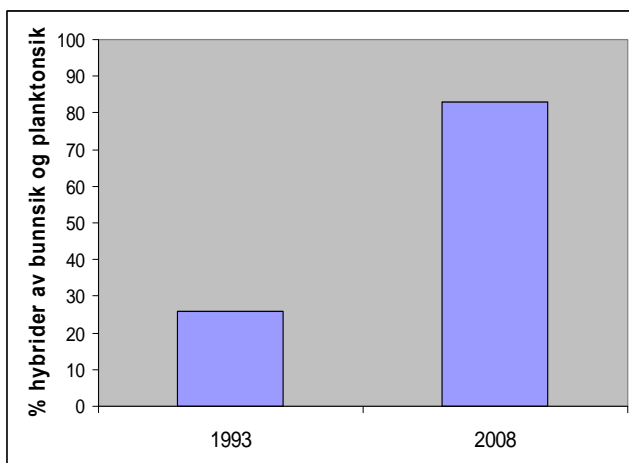


Fig. 5. Etter lagesildas invasjon har det fra 1993 til 2008 skjedd ei økt hybridisering mellom bunnsik og planktonsik i Skrukkebukta (data fra Shripathi Bhat og Kim Præbel, Universitetet i Tromsø).

Utviklinga i lagesildbestanden

Lagesilda i øvre del av Pasvikvassdraget hadde de første årene etter invasjonen en kraftig oppsving i tetthet før bestanden fikk en midlertidig kollaps i 1998-99 (Fig. 3a). Deretter har tettheten av lagesild variert mye. Som følge av den sterke reduksjonen i dyreplanktonressursene (Fig. 4) gikk lagesildas næringstilgang og vekst kraftig tilbake allerede tidlig i invasjonen. Lagesilda har gjennom hele invasjonsforløpet basert seg på en planktondiett. Unntaket fra dette kom i 2008, da dyreplanktonbestanden var på et historisk lavmål og en del lagesild svært så overraskende hadde spist yngel av nipigga stingsild (Fig. 6).

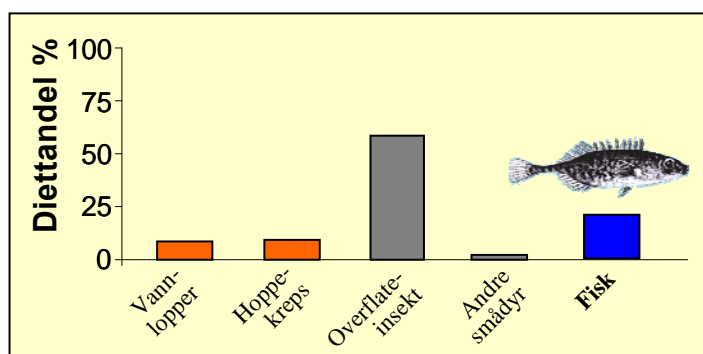


Fig. 6. Lagesildas diett i Vaggatem i 2008. Tettheten av dyreplankton var rekordlav, og lagesilda som vanligvis er en planktonspesialist, livnærte seg av utypiske næringsdyr som nipigga stingsild og luftinsekt.

Lagesild har i utgangspunktet en opportunistisk og rask livshistoriestrategi, med hurtig vekst, små og mange egg og kort generasjonstid. Sammenlignet med moderpopulasjonen i Enaresjøen har lagesilda i Pasvikvassdraget et enda kortere livsløp med lavere vekst (Fig. 7), lavere størrelse og alder ved kjønnsmodning, høyere mortalitet, og lavere forventet livslengde. Parallelt med disse forskjellene har vi også funnet genetiske forskjeller mellom de to lagesildpopulasjonene. Dette gir grunnlag for å tro at endringene i livshistorie har oppstått som en tilpasning til den nye situasjonen og representerer en pionerstrategi som trolig har vært fordelaktig og viktig for den suksessfulle koloniseringen av Pasvikvassdraget.

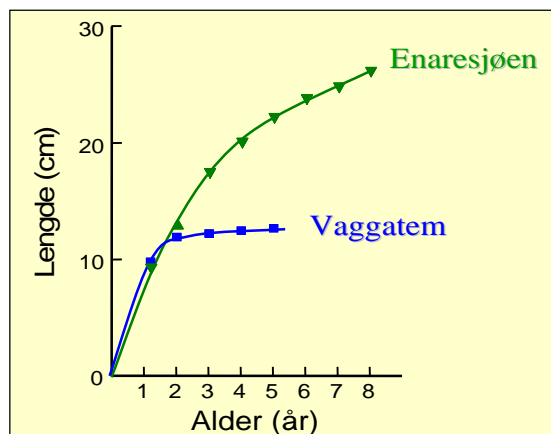


Fig. 7. Lagesilda i Pasvikvassdraget (Vaggatem) vokser saktere og har et kortere livsløp enn i moderpopulasjonen i Enaresjøen.

Lagesildas rolle som bytte for fiskespisende fisk

Undersøkelser av Pasvikørretens diett før lagesildinvasjonen viste at stor ørret hovedsakelig spiste sik. Etter etableringa i vassdraget ble lagesild raskt den dominerende arten i ørretens diett (Fig. 8). Lagesildas andel i ørretens diett var også større enn artens andel i det pelagiske fiskesamfunnet. Vekstberegninger viser at ørreten i Pasvik vokser svært godt på lagesilddiett, og utsatt ørret på vel 200 gram kan tidoble sin vekt til 2 kg i løpet av to somre. Fiskespisende ørret i Pasvik er en utpreget pelagisk jeger. Våre undersøkelser har vist at ørreten foretrekker de øvre vannlag (<6 m), trolig fordi ørretens effektivitet som jeger er sterkt lysavhengig. Både lagesild og planktonsik har døgnlige vertikalmigrasjoner i vannsøyla, der de står dypere på dagtid enn på nattetid for å redusere predasjonsfaren. Deler av lagesildbestanden oppholder seg likevel på dyp der lyset er godt nok til at ørreten effektivt kan jakte på den i motsetning til planktonsiken som oppholder seg dypere. Denne adferdsforskjellen mellom lagesild og planktonsik synes også å være knyttet til klare livshistorieforskjeller mellom artene. Lagesilda satser på en opportunistisk strategi med rask vekst, tidlig modning og høy mortalitet (høy risiko/høy fortjenestestrategi), mens planktonsiken har en mer forsiktig livshistoriestrategi med sterkere predatorunntakelse, saktere vekst og seinere kjønnsmodning. Disse egenskapene forklarer at lagesilda er mye mer utsatt for predasjon fra ørreten, og at vi finner høyere andel av lagesild i ørretens diett enn i det pelagiske fiskesamfunnet. Kombinasjonen av god predatorunntakelse hos planktonsik og lett tilgjengelig lagesild for ørreten har gjort at predasjonstapene for planktonsik i Skrukkebukta har vært vesentlig lavere enn i Ruskebukta, der det er svært begrensa dypområder å gjemme seg i for planktonsiken. Ørreten er også mer tallrik i Skrukkebukta enn i Ruskebukta, og predasjon fra ørret har dermed hatt et større potensial for å bremse bestandsveksten av lagesild i denne lokaliteten. I sum synes dette å ha medført at planktonsikbestanden i Skrukkebukta har klart å stå imot lagesildinvasjonen mye lengre enn i Ruskebukta.

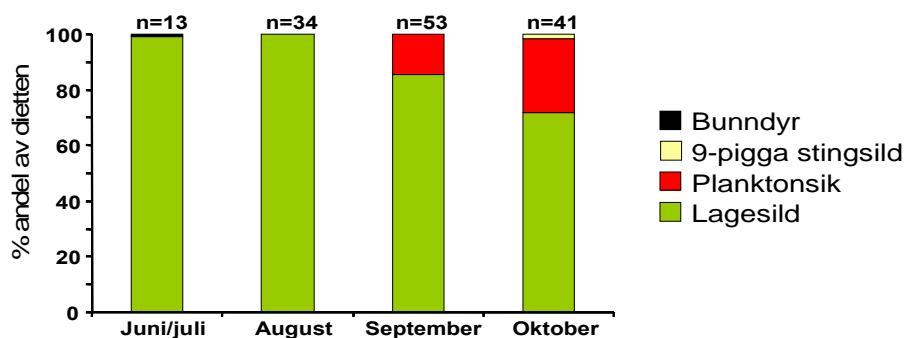


Fig. 8. Lagesild er nå det viktigste byttedyret for Pasvikørreten.

Kan ørretutsettinger brukes til biologisk kontroll av lagesilda?

En stor del av ørretstammen i Pasvik forvaltes gjennom årlige utsettinger av 5000 ørret større enn 25 cm (Fig 9). Utsettingene skjer som en kompensasjon for tapte rekrutteringsområder etter omfattende vassdragsreguleringer for kraftproduksjon. Siden stamfisk for klekkeriet hentes fra Pasvikelva og ørreten dermed er av lokal avstamming, er ørretutsettinger en aktuell kandidat for biologisk kontroll av den fremmede arten lagesild. En viktig del av prosjektet har derfor vært å kartlegge ørretens habitatbruk, næringsøkologi, adferd og overlevelse. Den utsatte ørreten sprer seg raskt over store deler av innsjøen etter utsetting og beveger seg aktiv på jakt etter pelagiske byttedisk. Beregninger av matinntak koplet opp mot tetthetsestimater av planktonspisende fisk har vist at den mengden ørret som nå utsettes i Skrukkebukta kan konsumere 10-50 % av den pelagiske fiskebestanden der. Siden ørreten i hovedsak spiser lagesild (Fig. 8), kan en derfor ved å øke mengden av utsatt ørret trolig oppnå et betydelig predasjonspress og dermed også en bestandsregulering av lagesilda.



Fig. 9. Hvert år settes det ut 5000 ørret større enn 25 cm i Passvikvassdraget. Ørreten er av stedegen stamme og oppdrettes i lokalene til Pasvik Kraft ved Skogfoss før den blir utsatt i vassdraget.

Av 5341 merka ørret utsatt i Pasvikvassdraget i 1999 var gjenfangsten 6 %, og av 1000 individmerka ørret utsatt i 2004 var gjenfangsten 14 %. I begge tilfellene ble gjenfangster rapportert over tre sommersesonger. Selv om det var stor forskjell i andel gjenfanga ørret i disse to forsøkene, viste beregninger at den gjennomsnittlige dødelighetsraten var svært lik mellom forsøkene i 1999 og 2004 (henholdsvis 0.50 og 0.48 % dag⁻¹). Dette gir en beregnet overlevelse på 25-30% for det første året etter utsetting. Dødelighetsanalyser gjennomført på grunnlag av telemetridata fra 15 ørret påsatt akustiske merker (se Fig. 10) i 2004 inkluderte dødelighet både på grunn av fangst og av naturlige årsaker (predasjon). Resultatene viser at dødelighetsraten var svært høy de første seks ukene etter utsetting (0.79 % dag⁻¹). Det er derfor rimelig å tro at ørretens dødelighet på grunn av predasjon fra annen fisk er høyst den første tiden etter utsetting mens den utsatte fisken ennå er naiv i forhold til de naturlige leveforholdene i vassdraget.

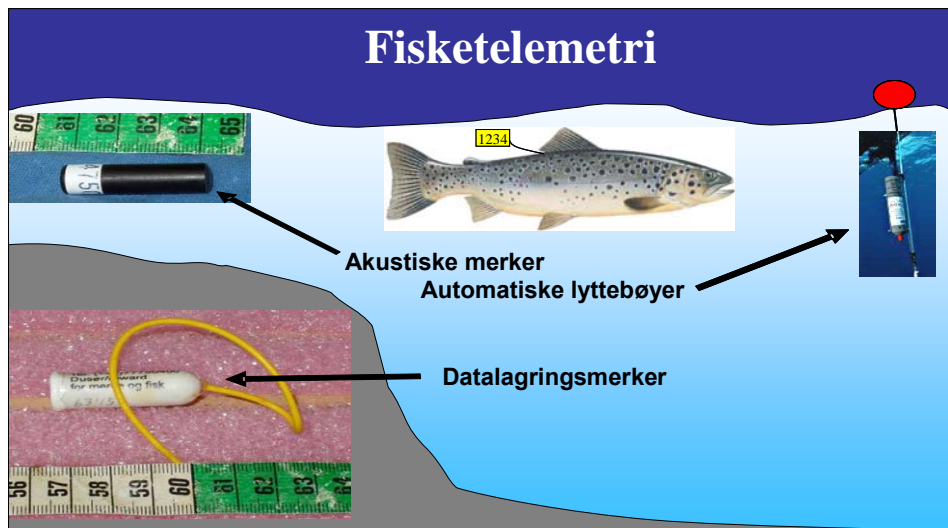


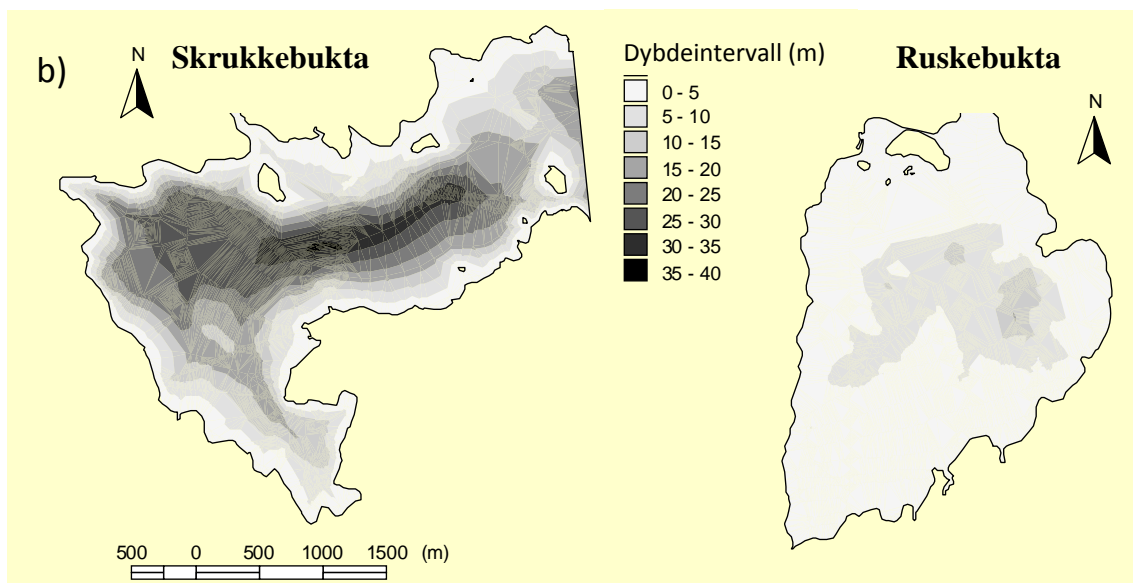
Fig. 10. Utstyr som benyttes i forbindelse med elektronisk merking og sporing av fisk (dvs. telemetri-studier).

Siden det i utsettingsforsøkene med merka ørret i 1999 og 2004 ikke kunne kontrolleres for om ørret og ørretens byttfisk svømte ut av undersøkelseslokalitetene (for eksempel inn på russisk territorium), ble det i 2009 gjennomført et nytt utsettingsforsøk i Ruskebukta i øvre del av vassdraget. Ruskebukta har den tetteste lagesildbestanden i Pasvik og kan også relativt enkelt stenges av fra resten av vassdraget med en 250 m lang not (Fig. 11a). Denne lokaliteten ble derfor ansett som velegnet for et biokontrolleksperiment der målet var å kvantifisere effekten av ørretpredasjon på lagesildbestanden. Etter avstenging av Ruskebukta ble det satt ut 1500 individmerka ørret >25 cm, og 17 av disse ble påsatt akustiske merker for å kunne spore fiskens bevegelser (se Fig. 10). Utsettingen ble også fulgt opp med en stor innsamling av gjedde for å vurdere omfanget av gjeddepredasjon på den utsatte ørreten. Undersøkelsene viste at gjeddepredasjonen på ørret var svært høy i Ruskebukta. De akustiske merkede ørretene hadde også en svært høy dødelighet ($61.5 \% \text{ dag}^{-1}$), og resultatene indikerte at all utsatt ørret var spist innen to uker. Det ble heller ikke gjort fangster av merka ørret etter dette. Biokontrollforsøket var derfor mislykket i den forstand at vi ikke lyktes med å redusere lagesildbestanden i Ruskebukta gjennom ørretutsettingene. Eksperimentet ga likevel mye ny og relevant lærdom. Ruskebukta er en relativt grunn innsjø (Fig. 11b, gjennomsnittsdyp ca 4 m), og selv om den har en tett bestand av pelagisk lagesild er det store grunnområder som egner seg godt som leveområde for gjedde. Gjeddene spiste i liten grad lagesild, men var svært effektiv til å beite på utsatt ørret. Både vill og utsatt ørret kan normalt svømme inn i Ruskebukta, men gjeddene har trolig redusert forekomsten av ørret her til et minimumsnivå, noe som har resultert i svært liten predasjon på lagesild i denne innsjølokaliteten. Den raske

bestandsveksten av lagesild i Ruskebukta kan derfor i alle fall delvis tilskrives et lavt predasjonstrykk sammenlignet med Skrukkebukta i nedre del. Resultatene våre viser videre at en minstestørrelse på 25 cm for utsetting av ørret har liten direkte betydning for gjeddas predasjon på utsatt ørret, men at denne minstestørrelsen likevel er svært viktig fordi ørreten da umiddelbart kan starte med å beite på fisk ute i pelagialsona. Dette fører igjen til lite habitatoverlapp med gjedde, gitt at dype, pelagiske områder er tilgjengelige. I dypere og mer skålformede innsjøer som Skrukkebukta kan en derfor forvente god overlevelse av ørret. Det er likevel viktig å sørge for at utsettinger skjer på områder langt fra gode gjeddehabitater også i disse innsjøene, for å unngå at naiv og stresset nyutsatt ørret svømmer rett inn i et gjeddegap. Disse resultatene er svært viktige i forvaltningsøyemed når eventuelle nye regimer for utsetting av ørret skal vurderes.



Fig. 11. a) Ruskebukta og Tjærebukta ligger i den sørlige delen av Vaggatemmagasinet. Ruskebukta som har den tetteste lagesildbestanden i Pasvik, kunne avstenges fra det øvrige vassdraget med ei 250 m lang not. Denne innsjøen ble derfor valg til gjennomføringen av biokontroll-eksperimentet med utsetting av ørret. b) Skrukkebukta i Nedre Pasvik er dypere og mer skålformet enn Ruskebukta. I motsetning til i Ruskebukta er overlevelsen av utsatt ørret god i Skrukkebukta.



Andre miljøproblemer i vassdraget

I samband med langtidsstudiene av effektene av lagesildinvasjonen har det også vært naturlig å kartlegge andre stressfaktorer for fiskebestandene i vassdraget. Med den nære beliggenheten til de tungt forurensende Nikelsmelteverkene har det særlig vært viktig å undersøke tungmetallnivåene i fisk og i fiskens miljø. I den russiske innsjøen Kuetsjärvi som ligger nær smelteverkene i Nickel (Fig. 1), viser mange metaller sterkt forhøyede verdier i både vann, sedimenter og fisk. Med økende avstand fra smelteverkene avtar tungmetallnivåene raskt (Fig. 12), og i fisk fanget i de øvrige delene av vassdraget er nivåene moderate og innenfor grenseverdiene som er satt for menneskelig konsumpsjon. De omfattende vassdragsreguleringene har også negativ innvirkning på vassdragets økosystem og har trolig bidratt til lagesildas suksessfulle invasjon av vassdraget gjennom etableringen av store innsjømagasin og en reduksjon av gyte- og oppvekstområder for ørret. De konsesjonspålagte ørretutsettingene virker etter sin hensikt, men omfanget av utsettingene bør evalueres med tanke på å kunne få til en mulig kontroll av lagesilda. Eventuelle langsiktige genetiske konsekvenser for ørretpopulasjonen av oppdrett og utsetting bør også undersøkes nærmere.

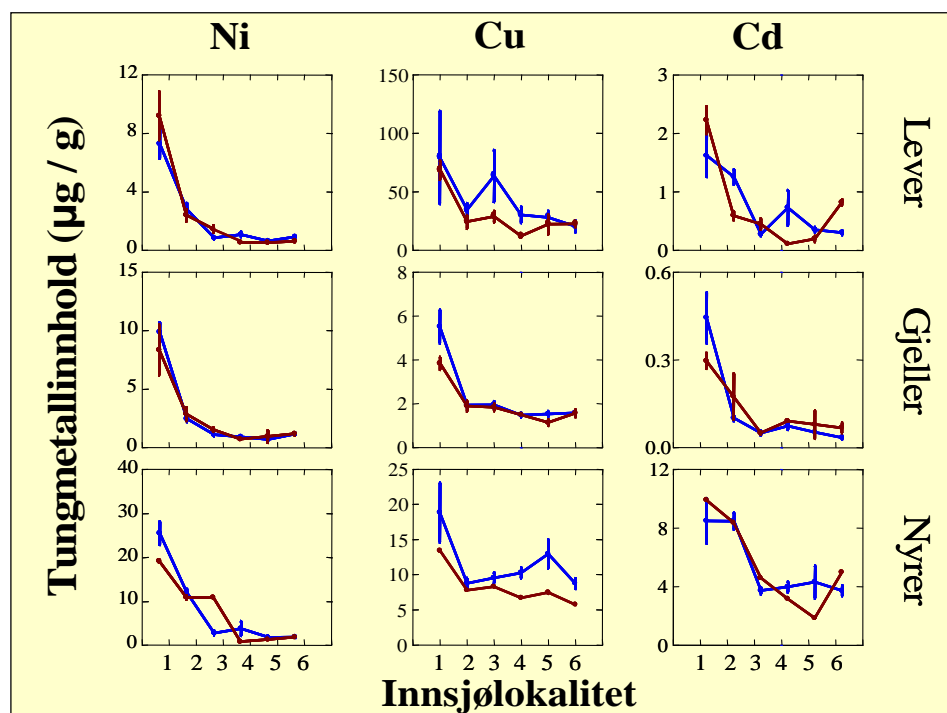
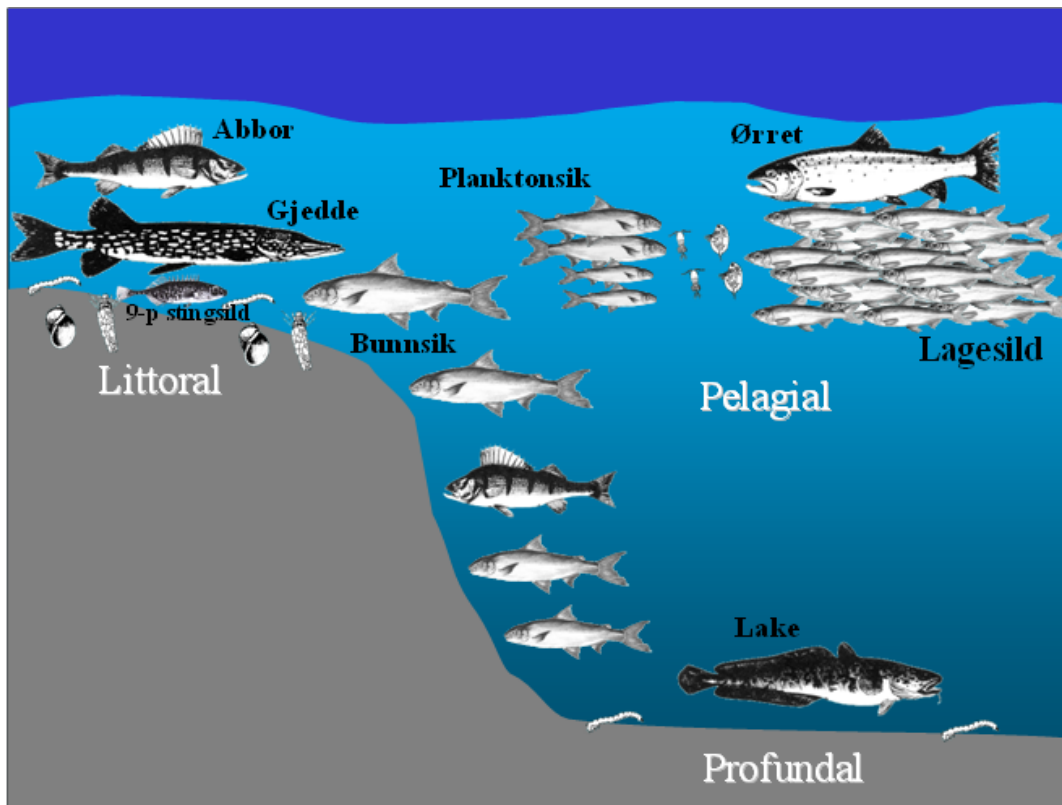


Fig. 12. Tungmetallinnhold (nikkel, kobber og kadmium) i bunnsik (blå) og planktonisk (rød) i seks ulike innsjøer lokalisert med økende avstand fra Nikelsmeteverkene. Innsjøene er (avstand fra Nickel i parentes): 1 - Kuetsjarvi (5 km), 2 - Skrukkebukta (16 km), 3 - Vaggatem (40 km), 4 - Rajakoski (65 km), 5 - Enaresjøen (100 km), og 6 - Stuorajavri, Kautokeino (290 km).

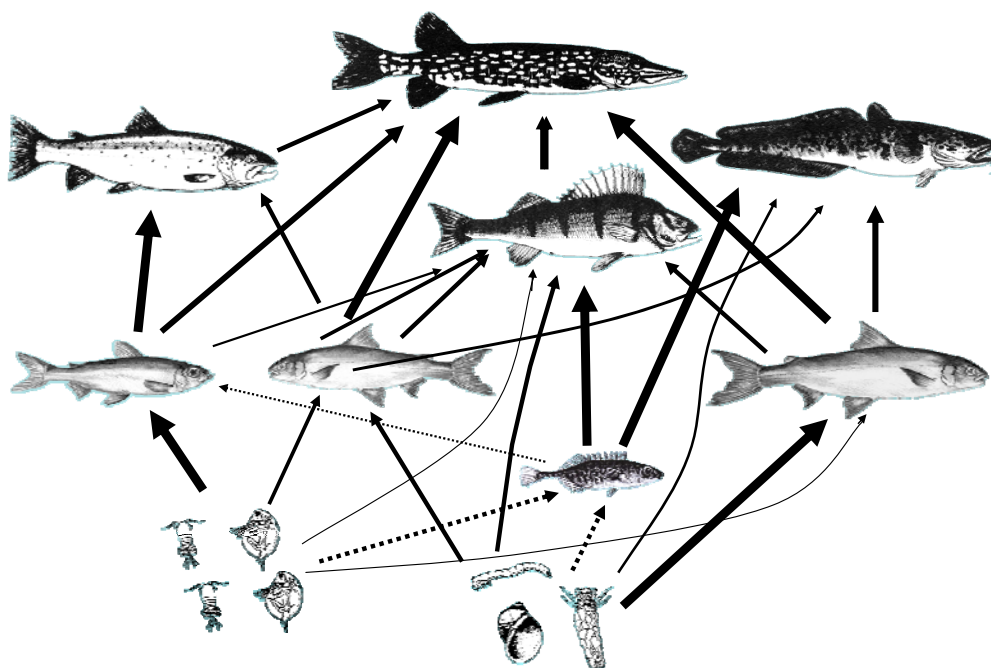
Konklusjoner

Innføring av fremmede arter er svært uønsket fra et naturvernsynspunkt da det kan medføre uheldige og utilsiktede effekter. Lagesildas invasjon i Pasvik er et godt eksempel på dette. I løpet av en 20-årsperiode har invasjonen resultert i omfattende økologiske endringer i vassdraget, og studiene våre indikerer også at det nå pågår omfattende genetiske endringer i sikbestandene. Selv om lagesilda i Pasvik representerer den nordligste forekomsten av arten i hele verden, så er den åpenbart i stand til å leve og formere seg her og er kommet for å bli i vassdraget. Det er neppe noen tiltak som vil kunne få lagesilda til å forsvinne fra vassdraget, men rettede ørretutsettinger vil trolig kunne bidra til å begrense lagesildpopulasjonen og dermed stabilisere den økologiske situasjonen i mange innsjøer i vassdraget. Med hensyn til den nordlige geografiske beliggenheten er Pasvik et unikt vassdrag med sin rike biodiversitet. Men de omfattende vannkraftutbyggingene har utvilsomt bidratt til å gjøre vassdraget mer innsjøpreget, til fordel for arter som lagesild og på bekostning av arter som ørret og harr. Forventede klimaendringer vil trolig gi økte vanntemperaturer, og kan gjøre vassdraget levelig og invaderbart for flere nye arter. Dessuten er området under sterkt forurensingspress fra både gruve- og smelteverksvirksomhet. Potensielle innvandring av nye arter, miljøforurensing samt klimaendringer er alle viktige faktorer som setter økosystemet i Pasvikvassdraget under press, og de kan også tenkes å ha synergieffekter som vil kunne gi stor forvaltningsmessige utfordringer. Endringene vi har dokumentert kan i så måte være de første tegn på at enda mer omfattende forandringer på sikt vil kunne opptre i vassdragets økosystem. En enhetlig og god naturforvaltning for vassdraget har også spesielle utfordringer ved at området forvaltes av tre nasjoner med ulik forvaltningspolitikk. Disse utfordringene gjør det særlig viktig å ha et klart fokus på overvåkning, forskning og forvaltning av Pasvikvassdraget i åra framover.

Appendiks 1: Habitatvalg og næringsnett for viktige fiskearter i Pasvikvassdraget.



Appendiksfigur 1a: Typiske levesteder for de viktigste fiskeartene i innsjøene i Pasvikvassdraget.



Appendiksfigur 1b: Næringsnett for de viktigste fiskeartene i innsjøene i Pasvikvassdraget.

Appendiks 2: Publikasjoner fra Pasvikprosjektet

Internasjonale publikasjoner

- Akimova, N.V., Popova, O.A., Reshetnikov, Y.S., Kashulin, N.A., Lukin, A.A. & Amundsen, P.-A. 2000. Morphological state of reproductive system of fishes in the Kola Peninsula water bodies. *Journal of Ichthyology* 40, 206-209.
- Amundsen, P.-A., Staldvik, F.J., Lukin, A.A., Kashulin, N.A., Popova, O.A. & Reshetnikov, Y.S. 1997. Heavy metal contamination in freshwater fish from the border region between Norway and Russia. [Science of the Total Environment 201: 211-224.](#)
- Amundsen, P.-A., Staldvik, F.J., Reshetnikov, Y.S., Kashulin, N., Lukin, A., Bøhn, T., Sandlund, O.T. & Popova, O.A. 1999. Invasion of vendace (*Coregonus albula*) in a subarctic watercourse. [Biological Conservation 88: 405-413.](#)
- Amundsen, P.-A., Bøhn, T., Popova, O.A., Staldvik, F.J., Reshetnikov, Y.S., Lukin, A.A. & Kashulin, N.A. 2003. Ontogenetic niche shifts and resource partitioning in a subarctic piscivorous fish guild. [Hydrobiologia 497: 109-119.](#)
- Amundsen, P.-A., Bøhn, T. & Våga, G.H. 2004. Gill raker morphology and feeding ecology of two sympatric whitefish (*Coregonus lavaretus*) morphs. [Annales Zoologici Fennici 41: 291-300.](#)
- Amundsen, P.-A., Siwertsson, A., Primicerio, R. & Bøhn, T. 2009. Long-term responses of zooplankton to invasion by a planktivorous fish in a subarctic watercourse. [Freshwater Biology 54: 24-34.](#)
- Amundsen, P.-A., Kashulin, N.A., Terentjev, P., Gjelland, K.Ø., Koroleva, I.M., Dauvalter, V.A., Sandimirov, S., Kashulin, A. & Knudsen, R. 2011. Heavy metal contents in whitefish (*Coregonus lavaretus*) along a pollution gradient in a subarctic watercourse. *Environmental Monitoring and Assessment* 182, 301-316.
- Amundsen, P.-A., Salonen, E., Niva, T., Gjelland, K.Ø., Præbel, K., Sandlund, O.T., Knudsen, R. & Bøhn, T. 2012. Invader population speeds up life history during colonization. [Biological Invasions, in press.](#) DOI: 10.1007/s10530-012-0175-3 (Online first)
- Bøhn, T. & Amundsen, P.-A. 1998. Effects of invading vendace (*Coregonus albula*) on species composition and body size in two zooplankton communities of the Pasvik River System, Northern Norway. [Journal of Plankton Research 20: 243-256.](#)
- Bøhn, T. & Amundsen, P.-A. 2001. The competitive edge of an invading specialist. [Ecology 82: 2150-2163.](#)
- Bøhn, T. & Amundsen, P.-A. 2004. Ecological interactions and evolution: forgotten parts of biodiversity? [BioScience 54: 804-805.](#)
- Bøhn, T. & Amundsen, P.-A. 2004. Competition-mediated life history changes in a dimorph whitefish (*Coregonus lavaretus*) population. [Annales Zoologici Fennici 41: 125-136.](#)
- Bøhn, T., Amundsen, P.-A., Popova, O. A., Reshetnikov, Y. S. & Staldvik, F. J. 2002. Predator avoidance by coregonids: Can habitat choice be explained by size-related prey vulnerability? *Advances in Limnology* 57:183-197: 2002.
- Bøhn, T., Sandlund, O.T., Amundsen, P.-A. & Primicerio, R. 2004. Rapidly changing life history during invasion. [Oikos 106: 138-150.](#)
- Bøhn, T., Amundsen, P.-A. & Sparrow, A. 2008. Competitive exclusion after invasion? [Biological Invasions 10: 359-368.](#)
- Dauvalter, V.A., Kashulin, N.A., Sandimirov, S.S., Terentjev, P., Denisov, D., & Amundsen, P.-A. 2011. Chemical composition of lake sediments along a pollution gradient in a

- subarctic watercourse. [Journal of Environmental Science and Health, Part A., 46: 1020-1033.](#)
- Gjelland, K.Ø., Bøhn, T., Knudsen, F.R. & Amundsen, P.-A. 2004. Influence of light on the swimming speed of coregonids in subarctic lakes. [Annales Zoologici Fennici 41: 137-146.](#)
- Gjelland, K.Ø., Bøhn, T. & Amundsen, P.-A. 2007. Is coexistence mediated by microhabitat segregation? – an in-depth exploration of a fish invasion. [Journal of Fish Biology 71 \(Supplement D\): 196-209.](#)
- Gjelland, K.Ø., Bøhn, T., Horne, J.K., Jensvoll, I., Knudsen F.R. & Amundsen. P.-A. 2009. Planktivore vertical migration and shoaling under a subarctic light regime. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 66: 525-539.
- Jensen, H., Bøhn, T., Amundsen, P.-A. & Aspholm, P.E. 2004. Feeding ecology of piscivorous brown trout (*Salmo trutta* L.) in a subarctic watercourse. [Annales Zoologici Fennici 41: 137-146.](#)
- Jensen, H., Amundsen, P.-A., Elliott, J.M., Bøhn, T., & Aspholm, P.E. 2006. Prey consumption rates and growth of piscivorous brown trout in a subarctic watercourse. *Journal of Fish Biology* 68: 838-848.
- Jensen, H., Kahilainen, K.K., Amundsen, P.-A., Gjelland, K.Ø., Tuomaala, A., Malinen, T., & Bøhn, T. 2008. Predation by brown trout (*Salmo trutta*) along a diversifying prey community gradient. [Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 66: 525-539.](#)
- Kahilainen, K., Siwertsson, A., Gjelland, K.Ø., Knudsen, R., Bøhn, T., & Amundsen, P.-A. 2011. The role of gill raker number variability in adaptive radiation of coregonid fish. [Evolutionary Ecology 25: 573-588.](#)
- Kashulin, N.A., Reshetnikov, Y.S. & Amundsen, P.-A. 1997. Response of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) to heavy metal pollution in lakes at the Norwegian-Russian border. p. 210-212 in: *The AMAP International Symposium on Environmental Pollution in the Arctic, Tromsø, June 1-5, 1997* (Reiersen, L.-O., Stone, D., Liljelund, L.-E., Facius, F. Wilson, S., eds.).
- Kashulin, N.N., Lukin, A.A. & Amundsen, P.-A. 1999. Fish of subarctic freshwater systems as bioindicators of industrial pollution. Kola Science Centre, Russian Academy of Sciences. Monograph. 170 pp (In Russian with an English summary).
- Kashulin, N.A., Terentyev, P.M., Amundsen, P.-A., Dauvalter, V.A., Sandimirov, S.S. & Kashulin, A.N. 2011. Specific features of accumulation of Cu, Ni, Zn, Cd, and Hg in two whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) morphs inhabiting the Inari–Pasvik lacustrine–riverine system. *Inland Water Biology* 4, 383-392.
- Knudsen, F.R. & Gjelland, K.Ø. 2004. Hydroacoustic observations indicating swimbladder volume compensation during the diel vertical migration in coregonids (*Coregonus lavaretus* and *Coregonus albula*). [Fisheries Research 66: 337-341.](#)
- Liso, S., Gjelland, K.Ø., Reshetnikov, Y. & Amundsen, P.-A. 2011. A planktivorous specialist turns rapacious – piscivory in invading vendace (*Coregonus albula*). [Journal of Fish Biology 78: 332-337.](#)
- Mousavi, S.K., Primicerio, R. & Amundsen, P.-A. 2003. Diversity and structure of Chironomidae (Diptera) communities along a gradient of heavy metal contamination in a subarctic watercourse. [Science of the Total Environment 307: 93-110.](#)
- Reshetnikov, Y.S., Popova, O.A., Kashulin, N.A., Lukin, A.A., Amundsen, P.-A. & Staldvik, F.J. 1997. Estimation of the state of whitefish populations (*Coregonus lavaretus* L.) in the conditions of anthropogenic influence. *Russian Journal of Aquatic Ecology* 7: 75-82.

- Reshetnikov, Y.S., Popova, O.A., Kashulin, N.A., Lukin, A.A., Amundsen, P.-A. & Staldvik, F.J. 1999. Assessment of the well-being of a fish community using the results of a morphopathologic analysis. *Uspekhi Sovrem. Biol.* 119 (2): 165-177 (In Russian).
- Reshetnikov, Yu.S., Popova, O.A., Kashulin, N.A., Lukin, A.A. & Amundsen, P.-A. 2002. Development of an index to assess the effect of heavy metal pollution on fish populations. *Advances in Limnology* 57: 221-231.
- Salonen, E., Amundsen, P.-A. & Bøhn, T. 2007. Invasion, boom and bust by vendace (*Coregonus albula*) in the subarctic Lake Inari, Finland and the Pasvik watercourse, Norway. *Advances in Limnology* 60: 331-342.
- Siwertsson, A., Knudsen, R., Kahilainen, K.K., Præbel, K., Primicerio, R. & Amundsen, P.-A. 2010. Sympatric diversification influenced by ecological opportunity and historical contingency in a young species lineage of whitefish. [Evolutionary Ecology Research 12: 929-947.](#)
- Siwertsson, A., Knudsen, R. & Amundsen, P.-A. 2012. Temporal stability in gill raker numbers of European whitefish populations. *Advances in Limnology* 63: 229-240.
- Østbye, K., Amundsen, P.-A., Bernatchez, L., Klemetsen, A., Knudsen, R., Kristoffersen, R., Næsje, T. & Hindar, K. 2006. Parallel evolution of eco-morphological traits in European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.) during postglacial times. [Molecular Ecology 15, 3083-4001.](#)

Rapporter og populærvitenskapelige artikler

- Amundsen, P.-A. & Staldvik, F. 1993. Lagesilda i Pasvikvassdraget - undersøkelser i 1991 og 1992. Rapport. Norges Fiskerihøgskole, Universitetet i Tromsø. 13 s.
- Amundsen, P.-A. & Staldvik, F. 1993. Lagesilda i Pasvikvassdraget - en trussel mot det etablerte næringsfisket? s. 41-48 i: *Innlandsfiske: næringsfiske og utfisking* (Klemetsen, A., Svenning, M. & Skurdal, J., red.). DN-notat 1993-2.
- Amundsen, P.-A. Staldvik, F., Lukin, A., Kashulin, N., Reshetnikov, Y.S. & Popova, O. 1993. Ecology and heavy metal contaminations in the fish communities of the Pasvik River System. Report. Norwegian College of Fishery Science, University of Tromsø. 29 pp.
- Amundsen, P.-A. & Bøhn, T. 2002. Fiskesamfunnet i Pasvikvassdraget og effektene av lagesildas invasjon. Rapport fra norsk-finsk-russisk seminar om Pasvikdalen, Svanhovd Miljøseier, 27-29/5 2002. 7s.
- Amundsen, P.-A. & Bøhn, T. 2003. Fisk i Pasvikvassdraget og effektene av lagesildas invasjon. Populærvitenskapelig rapport, Norges fiskerihøgskole, Universitetet i Tromsø. 30 s.
- Amundsen, P.-A., Kashulin, N.A., Gjelland, K.Ø., Sandimirov, S.S., Jensen, H., Shirokov, V. A., Kudrevtcheva, L.P., Bøhn, T. & Aspholm, P.E. 2004. Brown trout in the Pasvik watercourse: population status and potentials and limitations for recruitment, production and management. Report, Norwegian College of Fishery Science, University of Tromsø & Institute of North Industrial Ecology Problems, Kola Science Centre. 41 pp.
- Amundsen, P.-A., Kashulin, N.A., Gjelland, K.Ø., Sandimirov, S.S., Jensen, H., Shirokov, V.A., Kudrevtcheva, L.P., Bøhn, T. & Aspholm, P.E. 2005. Ørreten i Pasvikvassdraget: Populasjonsstatus samt muligheter for rekruttering, produksjon og forvaltning. Rapport, Norges fiskerihøgskole, Universitetet i Tromsø. 39 s.
- Amundsen, P.-A., Kashulin, N.A., Koroleva, I.M., Gjelland, K.Ø., Lien, C., Terentjev, P.M., Dalsbø, L., Sandimirov, S.S., Kudryavtcheva, L.P. & Knudsen, R. 2006. Environmental monitoring of fish in the Inari-Paz watercourse. Report, Norwegian College of Fishery

- Science, University of Tromsø & Institute of North Industrial Ecology Problems, Kola Science Centre. 88 pp.
- Amundsen, P.-A., Kashulin, N.A., Gjelland, K.Ø., Koroleva, I.M., Lien, C., Terentjev, P.M., Dalsbø, L., Sandimirov, S.S. & Knudsen, R. 2006. Environmental Monitoring of Fish Communities in the Paz Watercourse. p. 213-217 in: Modern Ecological Problems of the North. Proceedings of the International conference to the Centenary of the O.I. Semenov-tyan-Shanskiy birthday, 10-12 October 2006, Apatity, Russia (eds.: Evdokimova, G.A. & Vandysh, O.I). Kola Science Centre RAS, Apatity.
- Amundsen, P.-A., Gjelland, K.Ø., Siwertsson, A., Lien, C., Dalsbø, L. & Jensen, H. 2008. Invasjon av lagesild i Pasvikvassdraget. *Ottar* 273(5), s. 30-37.
- Bøhn, T., Amundsen, P.-A. & Staldvik, F. 1996. Invasjon av lagesild i Pasvikvassdraget - status og konsekvenser pr. 1995. Rapport, Universitetet i Tromsø, 42 s.
- Bøhn, T. & Amundsen, P.-A. 1998. Invasjon av lagesild i Pasvikvassdraget - oppfølgende studier 1997. Rapport, Norges Fiskerihøgskole, Universitetet i Tromsø. 29 s.
- Bøhn, T., Jensen, H., Amundsen, P.-A. & Aspholm, P. 2001. Pasvikvassdraget i endring – utfordrende forvaltning i møtet mellom innvandret lagesild og utsatt sik. Rapport, Norges fiskerihøgskole, Univ. i Tromsø, 35 s.
- Fiksdal, B. 2010. Pasvikelva - 140 km med stor ørret. *Alt om Fiske* nr. 4 (2010), s. 19-23.
- Jensen, H., Amundsen, P.-A., Aspholm, P.E. & Bøhn, T. 2000. Storørreten i Pasvik - utsettinger viktige for bestanden. Rapport, Norges fiskerihøgskole, Univ. i Tromsø & Svanhovd miljøsent. 16 s.
- Kashulin, N.A., Amundsen, P.-A., Bøhn, T., Dalsbø, L., Koroleva, I.M., Kudrevtcheva, L.P., Sandimirov, S.S. & Terentev, P.M. 2003. Environmental monitoring in the Pasvik watercourse 2002. Rapport, INEP, Kola Science Centre, Apatity, & Norwegian College of Fishery Science, University of Tromsø. 25 pp.
- Kashulin, N.A., Amundsen, P.-A., Koroleva, I.M., Terentjev, P.M., Gjelland, K.Ø., Sandimirov, S.S. Kudryavtcheva, L.P., Örn, M., Morozov, D.N., Lien, C., Dalsbø, L., & Knudsen, R. 2006. State of fish populations in small forrest lakes in the Norwegian, Finnish and Russian area. Report, Institute of North Industrial Ecology Problems, Kola Science Centre, Norwegian College of Fishery Science, University of Tromsø, Lapland Regional Environmental Centre & Institute of Biology, Karelian Research Centre. 47 pp.
- Klemetsen, A. & Amundsen, P.-A. 2000. Fiskesamfunn i nord-norske innsjøer. s. 89-101 i: *Fisk i Ferskvann. Et samspill mellom bestander, miljø og forvaltning* (Borgstrøm, R. & Hansen, L.P., red.). Landbruksforlaget, Oslo.
- Kristoffersen, R., Amundsen, P.-A. & Knudsen, R. 2008. Ferskvann og ferskvannsfisk i Nord-Norge. *Ottar* 273(5), s. 6-13.
- Kristoffersen, R., Knudsen, R. & Amundsen, P.-A. 2008. Fiskeparasitter. *Ottar* 273(5), s. 61-68.
- Reshetnikov, Y.S., Popova, O.A. & Amundsen, P.-A. 2006. Influence of introduced species on ecosystems (by the example of vendace in the Paz watercourse). p. 210-212 in: Modern Ecological Problems of the North. Proceedings of the International conference to the Centenary of the O.I. Semenov-tyan-Shanskiy birthday, 10-12 October 2006, Apatity, Russia (eds.: Evdokimova, G.A. & Vandysh, O.I). Kola Science Centre RAS, Apatity.
- Rikardsen, A., Davidsen, J.G. Halttunen, E., Jensen, J., & Gjelland, K.Ø. 2008. Datateknologi avslører fiskens hemmeligheter! *Ottar* 273(5), s. 45-51.

Dr.gradsavhandlinger

- Bøhn, T. 2002. Following a fish invasion: ecological interactions transforming a native ecosystem. Dr. Scient.-avhandling, Universitetet i Tromsø.
- Mousavi, S.K. 2002. Community structure of Chironomidae (Diptera) in subarctic lakes. Dr. Scient.-avhandling, Universitetet i Tromsø.
- Gjelland, K.Ø. 2008. Ecological interactions, light responses and vertical habitat use in a subarctic pelagic freshwater community. PhD-avhandling, Universitetet i Tromsø.
- Jensen, H. 2009. Ecological factors affecting piscivory of brown trout (*Salmo trutta* L.) in northern lakes. PhD-avhandling, Universitetet i Tromsø.

Mastergrads- og hovedfagsoppgaver

- Bøhn, T. 1996. Næringsinteraksjoner mellom planktonsik (*Coregonus lavaretus*) og nyinnvandret lagesild (*Coregonus albula*) i Pasvikvassdraget. Cand. Scient. i ferskvannøkologi, Universitetet i Tromsø. 60 s.
- Vågå, G.H. 2002. Gjelle morfologi og næringsøkologi til sik (*Coregonus lavaretus*) i Pasvikvassdraget. Cand. Scient. i ferskvannøkologi, Universitetet i Tromsø. 66 s.
- Jensen, H. 2002. Diett og kvantitativt næringsinntak i en fiskespisende bestand av ørret (*Salmo trutta* L.) i Pasvikvassdraget. Cand. Scient. i ferskvannøkologi, Universitetet i Tromsø. 55 s.
- Gjelland, K.Ø. 2003. Cand. Scient., Light-related distribution and activity of pelagic coregonids in a subarctic watercourse. Cand. Scient. i ferskvannøkologi, Universitetet i Tromsø. 68 s.
- Jensvoll, I. 2004. Effekter av økt predasjon i to zooplanktonsamfunn med ulike invasjonshistorier. Cand. Scient. i ferskvannøkologi, Universitetet i Tromsø. 48 s.
- Siwertson, A. 2004. Long term responses of zooplankton to a planktivorous fish. Cand. Scient. i ferskvannøkologi, Universitetet i Tromsø. 41 s.
- Lien, C. 2005. Næringsøkologi hos abbor (*Perca fluviatilis* L.) i Pasvikvassdraget. Mastergradsoppgave i ferskvannøkologi, Universitetet i Tromsø. 48 s.
- Holand, D. 2007. Populasjonsstruktur, kjønnsmodning og vekst hos abbor (*Perca fluviatilis* L.) i Vaggatem, Pasvikvassdraget. Mastergradsoppgave i ferskvannøkologi, Universitetet i Tromsø. 40 s.
- Johannessen, K.S. 2007. Vertikalt habitatbruk, næringsvalg og vekst hos en innsjølevende bestand av ørret (*Salmo trutta* L.) i Pasvikvassdraget. Mastergradsoppgave i ferskvannøkologi, Universitetet i Tromsø.
- Solberg, K.G. 2007. Habitatsegregering og vertikalmigrasjon i pelagialsonen hos sik og lagesild i Skrukkebukta, Pasvikvassdraget. Mastergradsoppgave i ferskvannøkologi, Universitetet i Tromsø. 42 s.
- Liso, S. 2010. Vertical distribution and diet of pelagic coregonids in a subarctic watercourse after a biological invasion. Diploma thesis Johan Wolfgang Goethe-Universität, Frankfurt, Tyskland. 63 s.
- Skog, M. 2011. Næringsøkologi til fiskespisende ørret og gjedde i Pasvikvassdraget (Vaggatem). Mastergradsoppgave i ferskvannøkologi, Universitetet i Tromsø. 42 s.

