

Biologisk mangfold av planteplankton - En kunnskapsstatus

NIVA LNR 3770-97 • ISBN 82-577-3342-3

Hovedkontor

Postboks 173, Kjelsås
0411 Oslo
Telefon (47) 22 18 51 00
Telefax (47) 22 18 52 00

Sørlandsavdelingen

Televeien 1
4890 Grimstad
Telefon (47) 37 29 50 55
Telefax (47) 37 04 45 13

Østlandsavdelingen

Sandvikaveien 41
2312 Ottestad
Telefon (47) 62 57 64 00
Telefax (47) 62 57 66 53

Vestlandsavdelingen

Nordnesboder 5
5008 Bergen
Telefon (47) 55 30 22 50
Telefax (47) 55 32 88 33

Akvaplan-NIVA A/S

9015 Tromsø
Telefon (47) 77 68 52 80
Telefax (47) 77 68 05 09

| | | |
|--|-------------------------------------|--------------------------|
| Tittel: Virkning av forurensning på biologisk mangfold: Vann og vassdrag i by og tettstedsnære områder. | Løpenr. (for bestilling) 3770-97 | Dato 30.desember 1997 |
| | Prosjektnr. Undernr. P-966024 | Sider Pris 73 |
| Biologisk mangfold av planteplankton - En kunnskapsstatus. | Fagområde Vassdrag | Distribusjon |
| Forfatter(e) Pål Brettum Bjørn Faafeng Tone Jøran Oredalen | Geografisk område Norge | Trykket NIVA |

| | |
|--|-------------------|
| Oppdragsgiver(e) Norges Forskningsråd, Områdestyre for miljø og utvikling, Basisbevilgningsutvalget | Oppdragsreferanse |
|--|-------------------|

| |
|---|
| <p>Sammendrag</p> <p>Rapporten gir en oversikt over vår kunnskapsstatus om artsdiversitet i planteplanktonsamfunn i ulike typer av norske innsjøer. I denne første oversikten er det lagt mest vekt på kunnskapsstatus om planteplanktonets diversitet generelt, og mindre vekt på spesielle by- og tettstedsnære lokaliteter. NIVAs database er foreløpig den eneste omfattende database med kvantitative og kvalitative data om planteplankton i norske innsjøer, som også lar seg kombinere med informasjon om morfometri, geografisk lokalisering, vannkjemi, dyreplankton o.a.</p> <p>Både diversitet og artsinventar varierer over økologiske gradienter. Særlig er to typer gradienter nærmere undersøkt; trofi- eller fosforgradienten og pH-gradienten. Generelt viser sammenstillingen av dataene en tendens til økt diversitet fra ultraoligotrofe til mesotrofe / begynnende eutrofe forhold, og en nedgang i diversiteten under hypereutrofe forhold. Ved forurensning avtar diversiteten. Bakgrunnsdata for andre miljøparametre er foreløpig sparsomme, men mye tyder på at bl.a. økte konsentrasjoner av enkelte tungmetaller og organiske miljøgifter fører til redusert artsmangfold.</p> <p>Gjennom "Case-studies" er ulike diversitets-, jevnhets- og dominansindekser testet på tidsserier av planteplanktonanalyser fra tre svært forskjellige lokaliteter. De omfatter en stor, dyp innsjø (Mjøsa), en middels stor, men dyp innsjø (Gjersjøen ved Oslo) og en liten, grunn innsjø (Helgetjønet ved Ørje). Disse lokalitetene har alle gjennomgått endringer i løpet av den perioden tidsseriene spenner over. De ulike indeksene viste varierende, tildels manglende evne til å fange opp de observerte endringene i planteplanktonet.</p> |
|---|

| | |
|---|--|
| Fire norske emneord 1. Biodiversitet 2. Planteplankton 3. Miljøgradienter 4. Innsjøer | Fire engelske emneord 1. Biodiversity 2. Phytoplankton 3. Environmental gradients 4. Lakes |
|---|--|

Tor Erik Brandrud

Tor Erik Brandrud

Prosjektleder

ISBN 82-577-3342-3

Dag Berge

Dag Berge

Forskningssjef

Norsk institutt for vannforskning (NIVA)

P-966024

**Virkninger av forurensning på biologisk mangfold:
Vann og vassdrag i by- og tettstedsnære områder**

Biologisk mangfold av planteplankton

En kunnskapsstatus

Oslo, 20. desember 1997
Prosjektleder: Tor Erik Brandrud
Forfattere: Pål Brettum
Bjørn Faafeng
Tone Jøran Oredalen

Forord

NINA og NIVA har av basisbevilgningsutvalget under Norges Forskningsråds områdestyre for Miljø og utvikling blitt bedt om å utvikle et felles instituttprogram. Instituttprogrammet har fått tittelen "Virkninger av forurensning på biologisk mangfold: Vann og vassdrag i by og tettstedsnære områder".

Hovedmålsettingen for programmet er å undersøke sammenhenger mellom forurensningspåvirkning og endringer i biodiversitet i by- og tettstedsnære vassdrag, samt utvikle og tilpasse mål for biodiversitet til operative forvaltningsverktøy.

Bevaring av biologisk mangfold er nasjonalt og internasjonalt et prioritert satsningsområde (jfr. Konvensjonen om biologisk mangfold (St. prp. 56, 1992-93) og Stortingsmeldingen om bærekraftig utvikling (St. meld. 58, 1996-97). Liv i vann og vassdrag er blant de biologiske systemene som er mest påvirket og truet av menneskelig aktivitet. Vann er et viktig element i all norsk natur. Vi har en usedvanlig rik og mangfoldig vassdragsnatur, og har i Norge derved et særlig internasjonalt ansvar for å ta vare på denne.

Den foreliggende rapporten er et ledd i en serie av rapporter som tar for seg kunnskapsstatus for de ulike organismegruppene med hensyn på forurensningseffekter på biologisk mangfold (programmets fase 1). I denne kunnskapsstatusen blir det lagt vekt på å sammenstille og samordne tilgjengelige biologiske og kjemiske data ved NINA og NIVA.

Denne rapporten gir en oversikt over kunnskapsstatus innen feltet planteplankton generelt uten å skjele spesielt til tilknytningen mot by- og tettstedsnære lokaliteter i første omgang. Alle data er hentet fra NIVAs database, som foreløpig er den eneste omfattende base med kvantitative og kvalitative data om planteplankton i norske innsjøer, som også lar seg kombinere med informasjoner om innsjømorfometri, geografisk lokalisering og vannkjemi.

Oslo 20. desember 1997

Pål Brettum

Bjørn Faafeng

Tone Jøran Oredalen

Innhold

| | |
|--|-----------|
| Sammendrag | 5 |
| 1. Innledning | 7 |
| 2. Variasjon over økologiske gradienter | 8 |
| 2.1 Eutrofiering | 10 |
| 2.1.1 Forekomst av arter langs trofigradienten | 10 |
| 2.1.2 Diversitet langs trofigradienten | 17 |
| 2.2 pH og forsuring | 23 |
| 2.3 Kalsium/ionestyrke/elektrolyttinnhold | 31 |
| 2.4 Metallforurensing | 32 |
| 2.5 Organiske miljøgifter | 34 |
| 2.6 Fysiske, kjemiske og biologiske forstyrrelser | 36 |
| 3. "Case studies" - Tidsserier fra 3 innsjøer | 38 |
| 3.1 Mjøsa | 38 |
| 3.1.1 Beskrivelse av utviklingen - dominans av grupper | 38 |
| 3.1.2 Diversitetsindekser | 41 |
| 3.1.3 Funksjonell diversitet | 43 |
| 3.2 Gjersjøen | 45 |
| 3.2.1 Beskrivelse av utviklingen - dominans av grupper | 45 |
| 3.2.2 Diversitetsindekser | 48 |
| 3.2.3 Funksjonell diversitet | 52 |
| 3.3 Helgetjernet | 56 |
| 3.3.1 Beskrivelse av utviklingen - dominans av grupper | 56 |
| 3.3.2 Diversitetsindekser | 57 |
| 3.3.3 Funksjonell diversitet | 60 |
| 4. Sesongvariasjoner over trofigradienten | 63 |
| 5. Funksjonelle grupper | 69 |
| 5.1 Autotrofe, miksotrofe og heterotrofe | 69 |
| 6. Litteratur | 71 |

Sammendrag

Artssammensetningen av planteplankton i innsjøer varierer med de fysiske, kjemiske og biologiske forhold i vannmassene. Samfunn av planteplankton i innsjøer kjennetegnes ved raske endringer av artsinventar og dominansforhold. Noen arter er "generalister" og registreres over et bredt spekter av vannkvaliteter. Disse artene har liten indikatorverdi i motsetning til "spesialistene" som har strengere krav til omgivelsene, og som kun finnes i bestemte vannkvalitetstyper. Endringer i vannkvaliteten vil gi en påfølgende endring i planteplanktonsamfunnet.

Grunnlaget for denne vurderingen av biodiversitet i norske innsjøer er i underkant av 900 registrerte planteplankton-taksa. For å beskrive diversitet, har vi benyttet ulike diversitetsindekser. Indeksene varierer fra den enkleste som angir totalt antall registrerte taksa, til indekser som viser jevnhet eller dominans i artsfordelingen. Størrelsen av et individ varierer mye fra art til art, både om en angir denne i maksimal diameter eller i biovolum. Som grunnlag for beregning av diversitet har vi derfor brukt samlet biovolum for hver art, og ikke antall individer. Datautvalget for vurdering av diversitet langs trofigradienten er i hovedsak hentet fra 39 norske innsjøer fra hele landet, med et tilnærmet likt antall innsjøer i hver av de 5 tilstandsklassene for fosforkonsentrasjon (Holtan og Rosland 1992). Hver innsjø er representert med mer enn 12 analyseserier. Materialet er hentet fra NIVAs database, som foreløpig er den eneste databasen av en viss størrelse i Norge som kombinerer data over geografisk plassering, innsjømorfometri og fysisk/kjemiske parametre med kvalitative og kvantitative planteplanktondata.

Både diversiteten og artsinventaret varierer over økologiske gradienter. Vi har spesielt studert sammensetningen av planteplanktonsamfunnet over to miljøgradienter; plantenæringsstoffer og pH. For næringsgradienten er det generelle hovedtrekket et noe høyere artsmangfold i mesotrofe og svakt eutrofe innsjøer, enn i kraftigere eutrofierte og oligotrofe innsjøer, men denne tendensen er ikke veldig markert. Endringene i artssammensetningen er derimot større. Ved kraftig eutrofiering er bortfallet av arter betydelig. Også ved kraftig forsuring avtar artsdiversiteten. Ut fra et relativt begrenset datamateriale, synes det som om diversiteten er lavere i klare, sure innsjøer enn i sure, humøse innsjøer.

Sesongvariasjonen innen en lokalitet er imidlertid ofte større enn variasjonene mellom innsjøer med sammenlignbar vannkjemi, størrelse o.l. Generelt er sesongvariasjonen størst i de eutrofe innsjøene, med periodevis dominans av én eller et lite antall arter. Artssammensetningen og diversiteten varierer mindre gjennom sesongen i oligotrofe sjøer enn i meso- og eutrofe innsjøer.

Bakgrunnsdata for å vurdere variasjoner over andre miljøparametre enn næringssalter og forsuring er i dag sparsomt. Mye tyder likevel på at ekstremt lave eller høye Ca-konsentrasjoner reduserer diversiteten i planteplanktonet. En del tungmetaller ser også ut til å redusere artsmangfoldet, men det finnes få undersøkelser som kan dokumentere dette.

Gjennom arbeidet med denne rapporten har vi ikke hatt grunnlag for å vurdere endring i diversitet som følge av hvorledes mange fysiske, kjemiske og biologiske "forstyrrelser", enkeltvis og sammen, virker inn. I følge "Intermediate Disturbance Hypothesis" (Connell, 1978), som også har støtte i flere undersøkelser av planteplankton, vil eksterne eller interne "forstyrrelser" av midlere karakter føre til maksimal artsdiversitet. Dette fordi "forstyrrelser" av midlere styrke og hyppighet vil hindre de k-selekterte artene i å dominere samfunnet, samtidig som et antall r-selekterte arter til enhver tid får mulighet til å vokse fram. Hypotesen ble opprinnelig utformet for å forklare den overveldende diversiteten i tropiske regnskoger, og er til nå ikke testet på innsjølokaliteter i Norge. For å gjøre dette vil det være nødvendig med et omfattende prøvetakingsprogram av fysiske, kjemiske og biologiske parametre.

Tidsserier over ulike diversitets-, jevnhets- og dominansindekser for planteplankton-observasjoner i tre ulike norske innsjøer er vurdert. De tre innsjøene omfatter en stor, dyp innsjø (Mjøsa), en middels stor og dyp innsjø (Gjersjøen ved Oslo), og en liten, grunn innsjø (Helgetjernet ved Ørje). Alle tre innsjøene har gjennomgått endringer i løpet av den perioden tidsserien spenner over. Både Mjøsa og Gjersjøen viser en re-etablering av arter etter reduksjonen i næringstilførsler. Gjersjøen viser en markert økning i artsdiversitet etter en reduksjon av plantenæringsstoffer i vannmassene.

Denne undersøkelsen indikerer at bruk av diversitetsindekser har størst potensiale for analyse av lengre tidsserier innen samme innsjø. Planktonsammensetningen i en innsjø kan endres raskt, og diversitetsindeksene viser stor naturlig variasjon gjennom sesongen. Lange tidsserier kan gi oss mulighet til å studere om det er systematiske variasjoner i diversitet gjennom året, ved å sammenligne diversitetsverdiene for f.eks. hver måned av produksjonssesongen over flere år. Diversitetsindekser mangler evne til å fange opp eventuelle *utskiftninger* av arter. Til tross for kort generasjonstid og stadige variasjoner i artsinventaret, vil ikke nødvendigvis artsantall eller dominansforhold endres. Innsjøer med helt forskjellig artssammensetning, med ulike kvalitative egenskaper, kan derfor ha samme diversitet beregnet ved hjelp av indekser. Tilsvarende kan innsjøer som er tilsynelatende like mht. innsjømorfometri og vannkjemi ha planteplanktonsamfunn karakterisert med helt forskjellige diversitetsindekser. Ved bruk av diversitetsindekser bør indeksene vurderes i sammenheng med hvilke arter og samfunn som er til stede, og om disse indikerer spesielle miljøforhold.

I likhet med mange andre organismegrupper, har bruk av planteplanktonanalyser som grunnlag for beregning av diversitet flere begrensninger. Organismene er små, og kan være vanskelig å identifisere. Konservering av prøvene kan endre form og størrelse på artene. Videre vil faktorer som det tekniske utstyret, tellemetodikk og ulik bruk av taksonomiske samleggrupper, hvor lang tid som benyttes pr. prøve og ikke minst kompetansen hos de personene som analyserer materialet, påvirke artsantallet og derved diversitetsmålene. Disse problemene er trolig større for planteplankton enn for mange andre plante- og dyregrupper. Beskrivelse av tilstand og dynamikk av planteplanktonsamfunn bør derfor primært ta utgangspunkt i forekomst av dominerende og karakteristiske arter/taksa. Diversitetsindekser kan sammen med f.eks. multivariate statistiske metoder gi ytterligere innsikt, spesielt ved vurdering av lengre tidsserier og data for mange innsjøer.

1. Innledning

Nedenfor er gitt en oversikt over variasjoner i biologisk mangfold innen planteplanktonsamfunn i innsjøer, og hvorledes diversiteten endrer seg med ulike ytre påvirkninger. Variasjoner i planteplanktonets mangfold på grunn av slike påvirkninger er vist gjennom eksempler ved bruk av diversitetsindekser og andre måter å fremstille endringer i planteplanktonsamfunnene på.

I forhold til mange andre organismegrupper har bruk av planteplanktonanalyser som grunnlag for beregning av diversitet en del begrensninger. Planteplankton er en sammensatt gruppe organismer som kan være svært vanskelige å identifisere til art. Ofte er det store taksonomiske vanskeligheter med stadige revisjoner innen en del algegrupper som fører til forslag om sammenslåing eller oppsplitting av arter.

Planteplankton består av mange grupper med svært forskjellig evolusjonær opprinnelse, og er på ingen måte en monofylittisk gruppe. Klaveness (1994) har sammenstilt kjent viten om dette, med referanser.

Materialet som analyseres er normalt konserverte prøver. Mange arter endrer form og størrelse etter konservering. Dette vanskeliggjør identifiseringen av mange arter og grupper av planteplankton ytterligere.

I praksis vil en ofte måtte slå sammen mange arter i samlegrupper. Bruk av samlegrupper påvirker diversitetsberegningene.

En faktor som kan innvirke sterkt på resultatene er at forskjellige personer med ulik kompetanse og kunnskap innen algegruppene foretar analysene. På den enkelte persons spesialområder innen taksonomien kan en få en meget detaljert bestemmelse ned til artsnivå, mens det innen andre grupper, der kunnskapen er mindre, vil mange arter slås sammen. Dette påvirker resultatene. Standardisering og interkalibrering av analysemetodikk og -resultater er derfor av stor betydning.

Resultatene påvirkes også av hvor stort prøvematerialet er, det vil ofte si hvor lang tid som benyttes pr. prøve. Artsantallet vil øke med prøveløvet som analyseres. Kvantitativt vil dette bety mindre, men kvalitativt kan det få stor innflytelse, og gi store utslag i en del av de indekser som benyttes.

Utstyr som benyttes vil også virke inn på hvor detaljert det er praktisk mulig å bestemme et planteplanktonmateriale. Kostbart tilleggsutstyr til mikroskopene i form av interferens og fluorescens, og eventuelt mulighet for bruk av elektronmikroskop, vil gjøre det mulig å skille ut flere arter.

Alt dette er faktorer som påvirker analyseresultatene og dermed de diversitetsmål som beregnes ved forskjellige indekser. Det kan gjøre det vanskelig å sammenligne analyseresultater fra forskjellige personer med ulikt kompetansenivå som har benyttet utstyr av svært variabel kvalitet.

Størst utbytte av resultatene får en når analysene er utført av en og samme person etter mest mulig standardiserte prosedyrer.

Planteplanktonet omfatter alle autotrofe organismer som produserer organisk materiale gjennom fotosyntesen. I tillegg har det de to siste tiårene kommet klart fram at det innen gruppene som tradisjonelt er klassifisert som planteplankton, også finnes organismer som driver fotosyntese kun i perioder (miksotrofe), eller som helt mangler evne til autotrof ernæring (heterotrofe).

De autotrofe, miksotrofe og heterotrofe organismene fyller ulike funksjoner i innsjøsystemene. Fordelingen av disse gruppene vil derfor ventelig påvirke den funksjonelle diversiteten i innsjøene i stor grad. De autotrofe formene av planteplanktonet er avhengig av lystilgangen i vannet for sin eksistens, og har derfor vanligvis høyest konsentrasjon i de øverste vannlag. Vi vet mindre om fordeling og funksjon av de heterotrofe og miksotrofe artene, men mye tyder på en mer lysuavhengig fordeling fordi de er i stand til å ta opp organisk materiale direkte. Undersøkelser i ferskvann viser at antall miksotrofe taksa er større i oligotrofe enn i eutrofe innsjøer, samt i perioder med næringsbegrensning i mesotrofe og eutrofe innsjøer (Beaver og Crisman 1989). Heterotrofe protozoer er i stor grad bakteriebeitere, men noen arter/grupper kan også beite på alger eller andre organiske partikler. Tettheten av heterotrofe flagellater er positivt korrelert til bakterietettheten både i marine og ferskvannssystemer (Laybourn-Parry 1992).

Den systematiske inndelingen av planteplanktonet er omfattende, med en hierarkisk inndeling på mange nivåer. I praktisk arbeid deler en imidlertid inn algene i noen få, mer omfattende grupper. Nedenfor er vist en tabell over antall arter og samlegrupper av arter (taksa) som er registrert i NIVAs register innen hver av disse gruppene, gjennom analysearbeid av innsjøprøver fra hele landet.

Det er i tillegg vanlig å skille ut de minste, ikke identifiserbare algene som " μ -alger" (diam. 2-4 μ), "picoplankton" (diam. < 2 μ) o.l. Selv om disse kan utgjøre et betydelig samlet biovolum i enkelte innsjøer, er de utelatt ved våre vurderinger av diversitet i denne rapporten.

| Gruppe | | Antall taksa |
|-------------------|----------------------------------|--------------|
| Cyanophyceae | Cyanobakterier, blågrønnalger | 89 |
| Chlorophyta | Grønnalger | 356 |
| Chrysophyta | Gullalger, kraveflagellater | 149 |
| Bacillariophyceae | Kiselalger, diatoméer | 125 |
| Cryptophyceae | Svelgflagellater, rekylalger | 30 |
| Dinophyceae | Fureflagellater, dinoflagellater | 66 |
| Euglenophyceae | Øyeflekkflagellater, euglenoider | 26 |
| Raphidophyceae | Chloromonader | 2 |
| Xanthophyceae | Gulgrønnalger, hetrokontae | 23 |
| Andre grupper | | 12 |
| Totalt | | 878 |

2. Variasjon over økologiske gradienter

Variasjoner i mengde og sammensetning av planteplankton avspeiler i stor grad de fysiske-kjemiske forholdene i vannmassene. I tillegg vil forekomst av store tettheter filtrerende dyreplankton kunne påvirke artssammensetningen av planteplankton direkte ved sin beiteaktivitet og indirekte via endret resirkulering og tilgjengelighet av plantenæringsstoffer. To innsjølokalteter er imidlertid aldri helt like med hensyn på fysiske, kjemiske og biologiske forhold. Dette gjør at en aldri registrerer nøyaktig den samme planteplanktonsammensetning og -utvikling gjennom vekstsesongen selv for innsjøer som tilsynelatende virker svært like. Planteplanktonsamfunnene oppviser en sesongmessig og år-til-år variasjon som ofte kan være betydelig større i én innsjø enn variasjonene mellom innsjøer. Dette gjør det vanskelig å anslå forventet biodiversitet i en lokalitet.

Årsaken er at arter av alger har forskjellig preferanse (og toleranse) for ulike miljøforhold. Over den aktuelle variasjonsbredden for ulike parametre vil hver art ha et optimalt område der den vokser godt med fra 0.5-3 celledelinger pr.døgn. I dette området vil arten, relativt sett, registreres mest hyppig i planktonet om den ikke er spesielt utsatt for sedimentasjon eller beiting fra dyreplankton. Straks forholdene blir mindre gunstige vil mengden av arten avta for nærmest å forsvinne helt når vannkvaliteten blir ugunstig (jfr. fig. 2, 3 og 4).

Noen arter har stor toleranse og registreres over et bredt spektrum av vannkvaliteter. Dette er "generalister" med liten indikatorverdi for bestemte vannkvaliteter. Andre arter finnes bare innenfor visse klart definerte vannkvalitetstyper. Disse artene er lite tolerante mot endringer i miljøet, i det minste for endringer av enkelte miljøfaktorer. Slike "spesialister" er gode indikatorer for bestemte vannkvalitetstyper. Det er blant slike arter det er fare for tilbakegang og tap av biodiversitet ved forurensning. Planteplanktonsamfunnet består av en blanding av tolerante (generalister), mindre tolerante og svært lite tolerante arter (indikatorarter).

Endringer i vannkvaliteten vil raskt føre til endringer i planteplanktonet. Dette skjer i første rekke ved at de ulike arter og artsgruppers dominans i samfunnet endres, deretter ved at de mindre tolerante artene reduseres sterkt i antall eller forsvinner, og erstattes av arter mer tilpasset de nye forholdene i omgivelsene.

Det er særlig to gradienter av vannkvaliteter som styrer artssammensetningen i planteplanktonsamfunnet; næringsgradienten (Brettum 1989) og gradienten i surhet (Brettum 1992). Mens variasjonen innenfor den nedre delen av trofiskalaen (oligotrof til mesotrof) kan regnes som relativt naturlig, betraktes variasjoner og endringer i den øvre delen av skalaen som årsaket av menneskeskapt forurensning. Surhetsgradienten har stor naturlig variasjon (variasjoner i pH, alkalinitet, humusinnhold, Ca og ionestyrke), men også en betydelig forurensningskomponent (forsuring).

2.1 Eutrofiering

2.1.1 Forekomst av arter langs trofigradienten

Artsinventaret varierer betydelig over gradienten fra næringsfattige til næringsrike innsjøer. En oligotrof og en hypereutrof (overgjødslet) innsjø har normalt ikke mange arter/taksa felles. Bare få arter har et klart optimum i den ekstremt næringsrike (hypereutrofe) delen av gradienten.

Ved å sammenstille analyseresultatene fra et stort antall prøver fra ulike innsjøer kan vi presentere hvor en rekke arter ikke registreres, hvor de har sine optimale forhold og hvor de vokser under mindre gunstige, stressende miljøbetingelser.

Variasjonene for de enkelte artene, er registrert i forhold til variasjonene i ulike parametre. Dette gir et bilde av artenes toleranseintervall for variasjoner innen disse parametre. I første rekke gjelder dette vannmassenes innhold av de viktigste næringssaltene, fosfor og nitrogen, men også f.eks. vannmassenes surhet. Artenes forekomst vil også variere over mange andre gradienter, som f.eks., lysintensitet (f.eks. sirkulasjonsdyp), lyskvalitet (f.eks. humusinnhold), beiteaktivitet og saltinnhold, som ikke er diskutert her.

Nedenfor er tatt med noen få eksempler på variasjonene for en del planteplanktonarter fra ulike grupper innenfor forskjellige parameter-intervaller. Tallverdiene i figurene viser relativ "viktighet" av artene innen de ulike parameterintervallene. Hvor viktig en art er, blir vurdert ut fra to forhold:

- Relativ forekomst (frekvens), dvs. hvor ofte arten er funnet (antall treff) i prøvene som faller innenfor et parameterintervall, i forhold til det totale antall prøver i dette intervallet.
- Volumandel av arten; dvs. den gjennomsnittlige volumandelen av arten i forhold til gjennomsnittlig totalvolum av planteplanktonet innenfor et parameterintervall.

Produktet av relativ forekomst og volumandel gir et tall som uttrykker viktigheten av en art. I det intervallet der produktet av forekomst og volumandel av arten er størst, er verdien satt til 100.

Tallverdiene i de andre intervallene står i relasjon til dette, avhengig av produktet av de to faktorene.

Hos Brettum (1989) er en rekke arter fra alle hovedgruppene av planteplankton gradert på denne måten, og tolerante (generalister) og lite tolerante arter (indikatorarter) er klassifisert med hensyn på flere miljøparametre. Figurene 2, 3 og 4 er eksempler hentet fra denne publikasjonen. Figur 2 viser variasjonene for en del gullalgearter (Chrysophyceae) langs fosforgradienten, og det fremgår av figuren at det innen denne gruppen er et flertall arter med optimum i innsjøer med lite fosfor, altså næringsfattige innsjøer. Figur 3 viser en tilsvarende fremstilling for en del arter innen gruppen blågrønnalger (Cyanophyceae) i forhold til trofinivå. Av figuren ser en at de fleste arter innen denne gruppen har sine optima i de eutrofe og tildels poly- og hypereutrofe innsjøene, selv om flere arter innen gruppen også er vanlige og tildels kan dominere i mesotrofe innsjøer.

Yngvar Olsen (1988) har vist hvorledes blågrønnalgene konkurrerer effektivt med f.eks. grønnalgene når fosforkonsentrasjonen øker, mens deres konkurransevne mot arter fra andre grupper avtar sterkt når det blir fosforbegrensning.

Figur 4 viser variasjoner og optima for en del grønnalgearter (Chlorophyceae) ut fra N:P (totalnitrogen:totalfosfor som vekt) forholdet i vannmassene, som et eksempel på at de enkelte planteplanktonartene har høyst ulike krav med hensyn til det innbyrdes forholdet mellom disse to viktigste næringsstoffene, og at dette påvirker planteplanktonsamfunnets sammensetning.

Faafeng og Hessen (1993) viste at andelen blågrønnalger (Cyanophyceae) økte i planteplanktonet når N:P forholdet ble lavere enn 100. Dominans av blågrønnalger ble observert ved et forhold mindre enn

80, selv om mengden av totalfosfor var så lav som 10 µg/l P. Ved et forhold mindre enn 60 var total dominans av blågrønnalger (mer enn 80 % av det samlede algevolum) vanlig.

Forøvrig har Faafeng og Hessen (1993) vist at det i første rekke er innholdet av fosfor som begrenser planteplanktonbiomassen i de fleste innsjøer og at en forskyvning av N:P forholdet gjennom f.eks økt nitrogentilførsel fra sur nedbør ikke påvirker en innsjøes trofigrad.

En mer detaljert sammenstilling av resultatene med hensyn på vannmassenes surhet, basert på pH-verdiene, er gitt i Brettum (1992).

Som eksempel på en art som er typisk for næringsrike, overgjødslete innsjøer, er utbredelsen av den trådformete cyanobakterien *Planktothrix agardhii* (*Oscillatoria agardhii*), vist i figur 5. Denne arten kan i enkelte innsjøer dominere fullstendig og danne "vannblomst". Kartet over utbredelsen av denne arten er samtidig et kart som i stor grad reflekterer områder i Norge med betydelig eutrofiering og fra tid til annen med algeoppblomstringer.

Etter forekomsten av de ulike planteplanktonartene (viktighetsgraden) langs en trofigradientskala, slik det er fremstilt hos Brettum (1989), kan vi dele opp planteplanktonartene i følgende grupper:

- A Svært nøysomme, lite næringskrevende; strengt oligotrofe arter.
- B Moderat nøysomme; oligo-mesotrofe arter.
- C Moderat næringskrevende; (oligo)-meso-eutrofe arter.
- D Svært næringskrevende; eutrofe-polyeutrofe-hypereutrofe arter.
- E Indifferente arter.

Generelt har analysene av prøver gjennom hele vekstsesongen fra et stort antall innsjøer vist at stor prosentvis andel av arter innen gruppen Chrysophyceae (gullalger) i en innsjø normalt er et tegn på oligotrofe til mesotrofe forhold. I eutrofe og sterkt eutrofe innsjøer er det generelt stor prosentvis andel av Bacillariophyceae (diatomeer, kiselalger) om våren og forsommeren, og stor andel Cyanophyceae (cyanobakterier, blågrønnalger) utover sommeren og høsten. I en del store innsjøer vil gruppen Bacillariophyceae (diatomeer, kiselalger) utgjøre en stor prosentvis andel av det samlede planteplankton under oligomesotrofe til mesotrofe forhold gjennom hele vekstsesongen (eksempel Mjøsa).

Dominans av en gruppe i planteplanktonet kan imidlertid ikke automatisk brukes som et kriterium på trofigrad. Da må en også se på hvilke arter som utgjør dominansen. Selv innen gruppen blågrønnalger er det arter som er mer vanlig og tidvis svært viktige i meso- og begynnende eutrofe vannmasser, som figur 2 viser eksempler på.

Figur 1 nedenfor er basert på data fra Faafeng og Hessen (1993), hvor intervallene henviser til inndelingen gitt under kapittel 2.1.2 side 15 ut fra innholdet av totalfosfor. Figuren viser at allerede i innsjøer klassifisert under klasse II og III, som omfatter meso- og begynnende eutrofe forhold, registrerer en store andeler og tildels dominans av blågrønnalger i det samlede planteplankton.

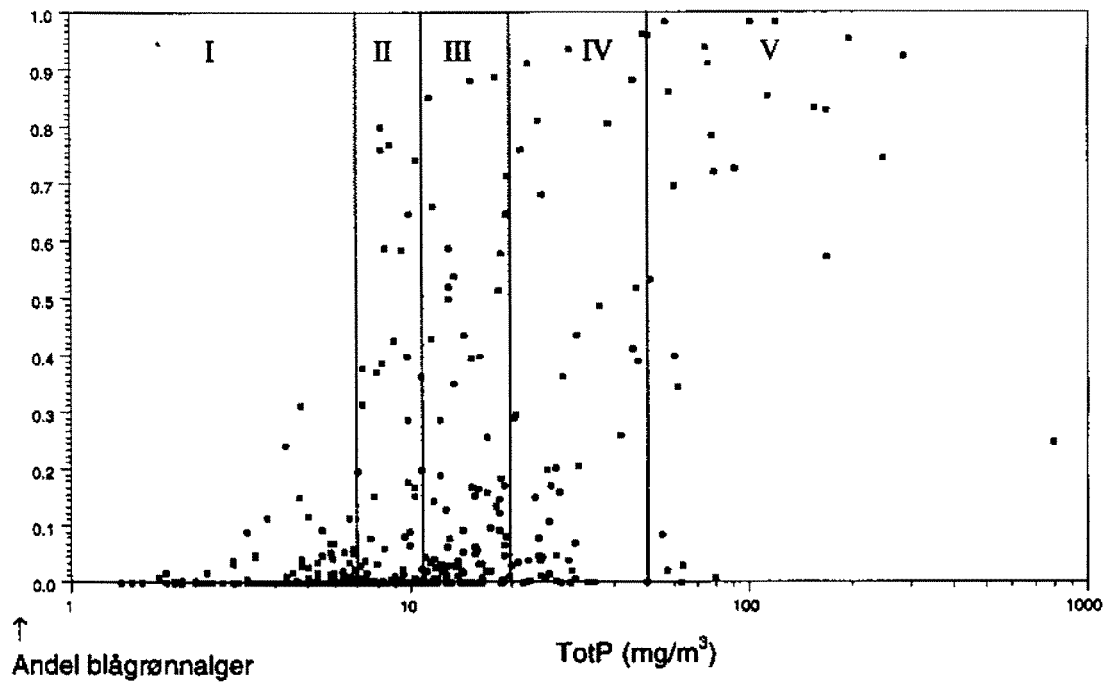


Fig. 1 Andel blågrønnalger av totalvolum planteplankton i forhold til innsjøens innhold av fosfor. Data fra juli og august. (Faafeng og Hessen 1993).

CHRYSTOPHYTA (golden algae)

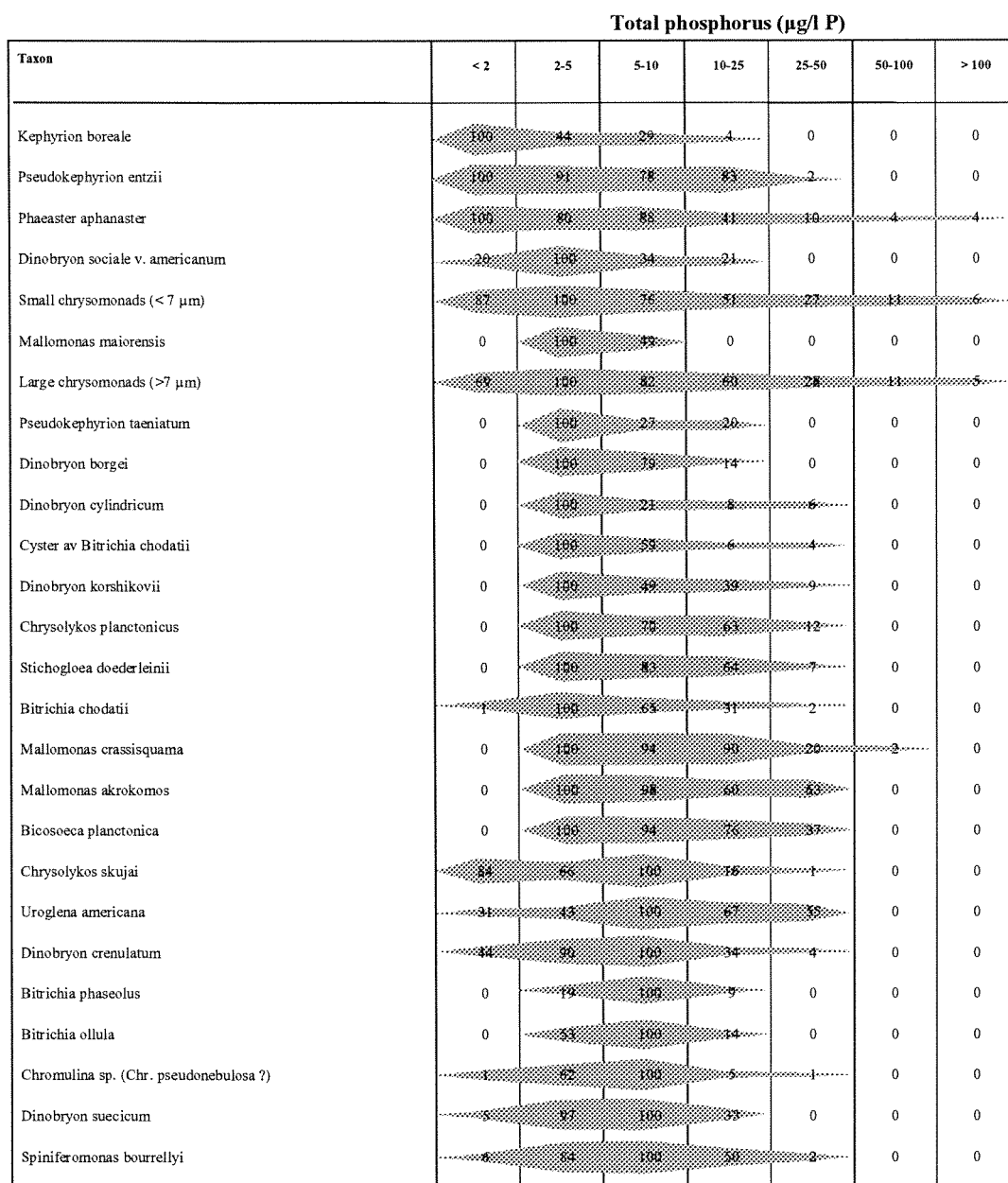


Fig. 2 Figuren viser relativ viktighet av ulike arter chrysophycéer (gullalger) sett i forhold til fosforinnholdet i innsjøene. I det intervall der arten er viktigst har den fått verdien 100. De andre verdiene er et mål på viktigheten av arten i forhold til dette innenfor de andre intervallene (se nærmere forklaring side 10).

CYANOPHYCEAE (cyanobacteria, blue-green algae) ($\text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3} = \text{mg wet weight} \cdot \text{m}^{-3}$)

Trophic level, total volume of phytoplankton

| Taxon | Ultra oligotrofic <200 | Oligotrofic 200-700 | Oligo mesotrofic 700-1200 | Mesotrofic 1200-3000 | Eutrofic 3000-5000 | Poly-eutrofic 5000-10000 | Hyper eutrofic >10000 |
|---|------------------------|---------------------|---------------------------|----------------------|--------------------|--------------------------|-----------------------|
| <i>Merismopedia tenuissima</i> | 95 | 100 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Woronichinia naegeliana</i> (<i>Gomphosperia naegeliana</i>) | 1 | 2 | 100 | 33 | 3 | 9 | 3 |
| <i>Aphanothece clathrata</i> | 0 | 3 | 2 | 100 | 10 | 1 | 0 |
| <i>Anabaena flos-aquae</i> / <i>A. lemmermannii</i> | 3 | 12 | 37 | 100 | 66 | 15 | 0 |
| <i>Chroococcus minutus</i> | 0 | 3 | 23 | 35 | 100 | 13 | 1 |
| <i>Snowella lacustris</i> | 1 | 20 | 8 | 23 | 100 | 16 | 1 |
| <i>Microcystis wesenbergii</i> | 0 | 0 | 3 | 36 | 100 | 10 | 0 |
| <i>Aphanocapsa elachista</i> | 0 | 0 | 19 | 31 | 100 | 23 | 0 |
| <i>Anabaena circinalis</i> | 0 | 5 | 1 | 34 | 100 | 100 | 0 |
| <i>Microcystis reinboldii</i> (<i>M. incerta</i>) | 0 | 0 | 0 | 28 | 100 | 33 | 0 |
| <i>Pseudanabaena limnetica</i> (<i>Oscillatoria limnetica</i>) | 0 | 0 | 1 | 9 | 100 | 37 | 0 |
| <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> | 0 | 0 | 3 | 42 | 100 | 35 | 21 |
| <i>Anabaena spiroides</i> | 0 | 0 | 2 | 25 | 64 | 100 | 3 |
| <i>Aphanizomenon gracile</i> | 0 | 0 | 1 | 11 | 60 | 100 | 0 |
| <i>Microcystis aeruginosa</i> | 0 | 0 | 4 | 20 | 54 | 100 | 5 |
| <i>Anabaena planctonica</i> | 0 | 0 | 1 | 30 | 71 | 100 | 30 |
| <i>Achroonema</i> spp. | 0 | 0 | 1 | 33 | 44 | 35 | 100 |
| <i>Planktothrix agardhii</i> (<i>Oscillatoria agardhii</i>) | 0 | 0 | 1 | 5 | 14 | 27 | 100 |

Fig. 3 Figuren viser relativ viktighet av ulike arter cyanobakterier (blågrønnalger) sett i forhold til innsjøenes trofinivå. I det trofinivå der arten er viktigst har den fått verdien 100. De andre verdiene er et mål på viktigheten av arten i forhold til dette innenfor de andre trofinivåene (se nærmere forklaring side 10).

CHLOROPHYTA (green algae)

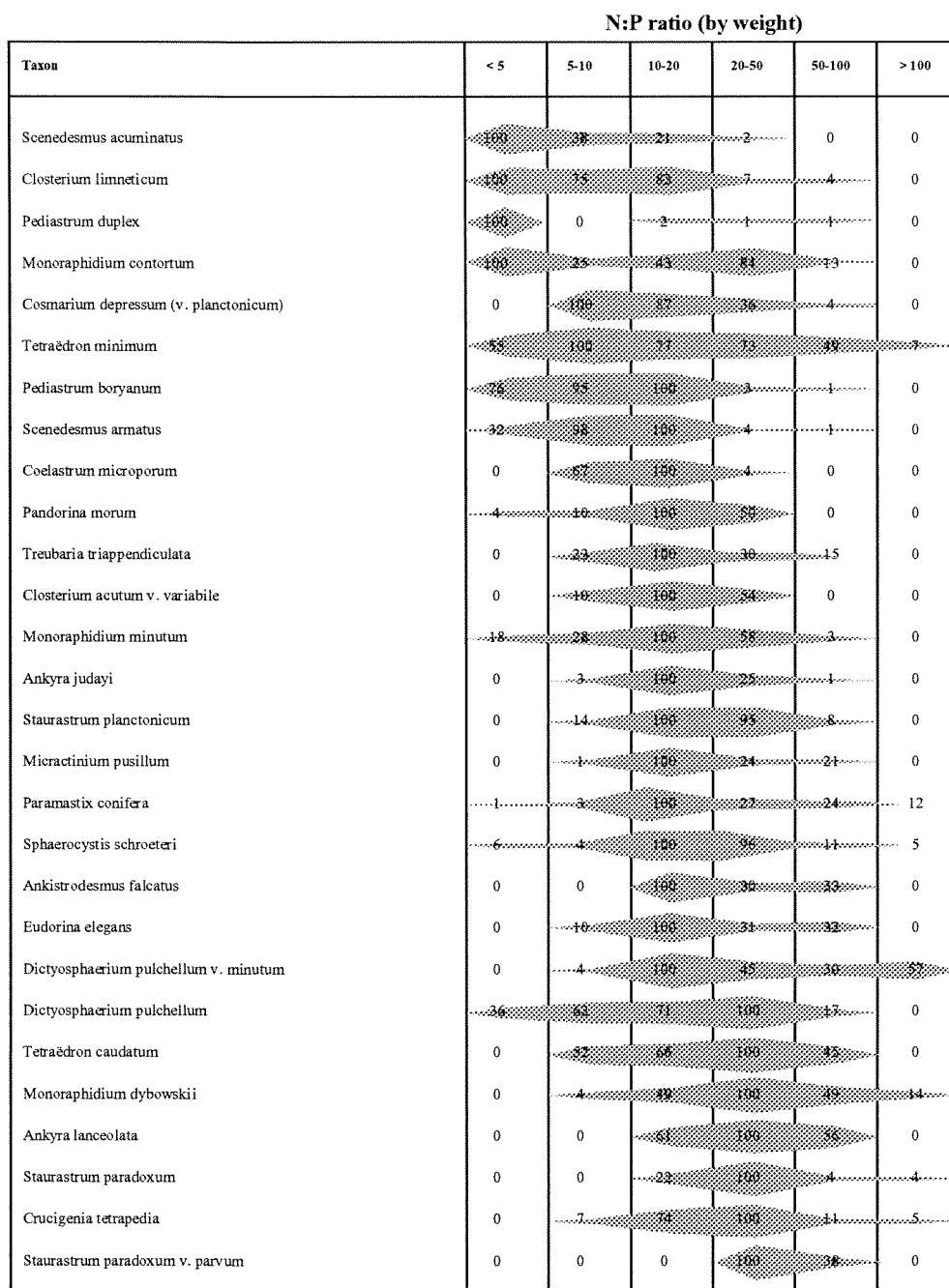


Fig. 4 Figuren viser relativ viktighet av ulike arter chlorophycéer (grønnalger) i forhold til N:P forholdet i innsjøene. Ved det N:P-intervallet der arten er viktigst er verdien satt til 100. De lavere verdiene viser relativ viktighet i forhold til maksimalverdien på 100, ved de øvrige intervallene langs N:P-gradienten (se nærmere forklaring side 10).

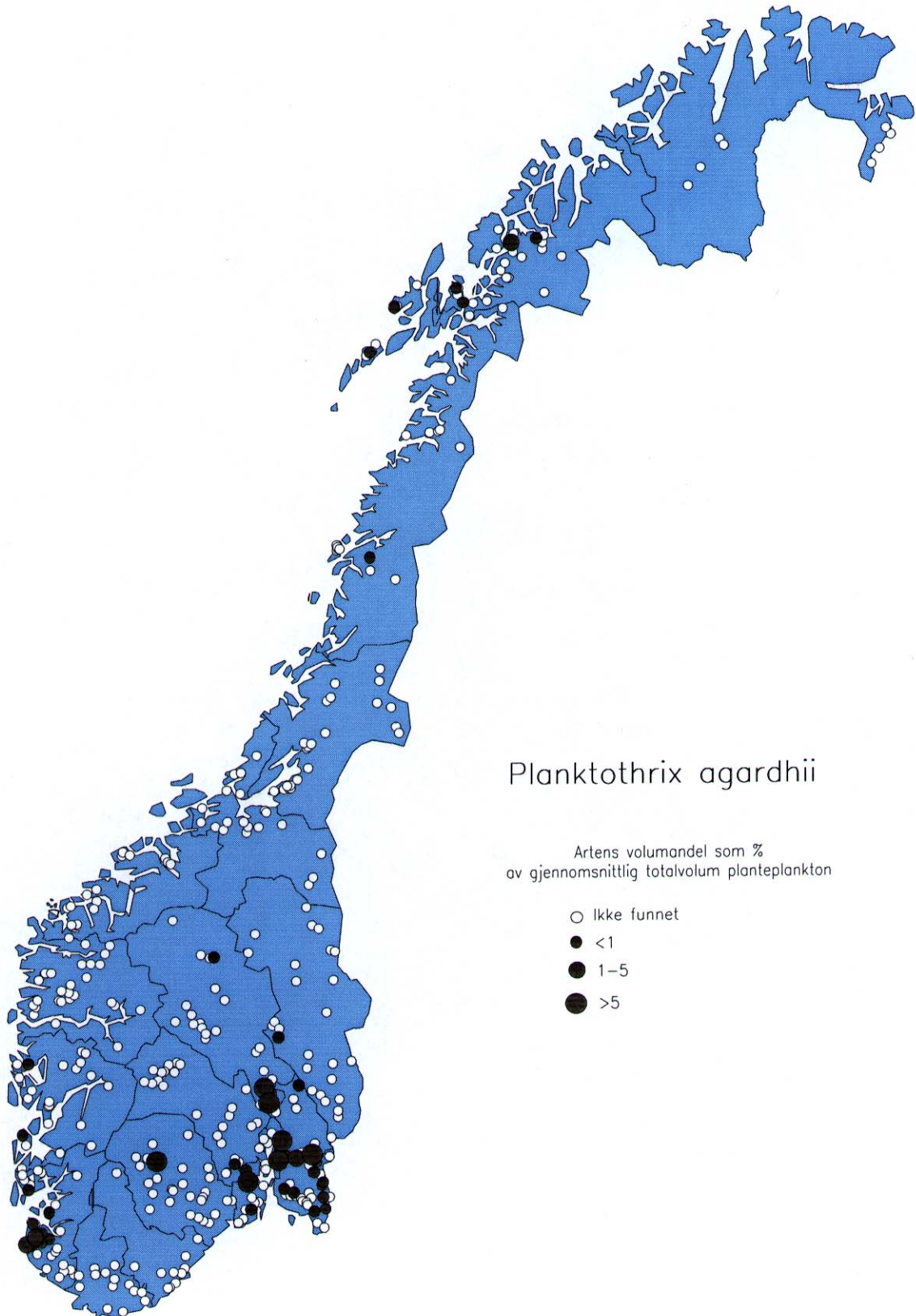


Fig.5 Geografisk fordeling og gjennomsnittlig volumandel av *Planktothrix agardhii* (*Oscillatoria agardhii*) i undersøkte innsjøer i Norge. Eksempel på en forurensningsbegunstiget cyanobakterie (blågrønnalge) som i sterkt eutrofe innsjøer kan dominere helt og danne "vannblomst".

2.1.2 Diversitet langs trofigradienten

Artsdiversitet

Av et landsdekkende materiale har vi stilt sammen resultater for planteplankton fra 39 innsjøer med mer enn 12 analyseserier pr. innsjø og fordelt med 7 og 9 innsjøer innenfor hver tilstandsklasse. Resultatene er presentert i "Landsomfattende trofiundersøkelse av norske innsjøer" (Faafeng og medarb. 1990).

SFTs "Klassifisering av miljøkvalitet" (Holtan og Rosland 1992) plasserer innsjøer i fem tilstandsklasser basert på gjennomsnittskonsentrasjoner av fosfor i vekstsesongen. De fem klassene har følgende intervaller for fosforinnholdet:

- Klasse 1 < 7 µg/l P
- Klasse 2 7-11 µg/l P
- Klasse 3 11-20 µg/l P
- Klasse 4 20-50 µg/l P
- Klasse 5 > 50 µg/l P

Dette gir en skala med økende trofigrad, fra oligotrofe innsjøer i klasse 1 (næringsfattige) til hypereutrofe (svært næringsrike) i klasse 5.

På dette materialet har vi så regnet ut verdiene for forskjellige diversitets-, artsrikdoms- og jevnhetsindekser basert på hver arts volumandel av totalvolumet i hver prøve. Variasjonene i de forskjellige indeksene er fremstilt i figur 6 og 7 nedenfor.

Indekser som er testet på materialet

Ut fra det som ble anbefalt av Reynolds og medarb. (1993) har vi testet materialet på Shannons diversitetsindeks (Shannon og Weaver 1949).

$$H' = -\sum p_i \cdot \log_2 p_i$$

Dette er en av de mest brukte diversitetsindekser (Magurran 1988).

Vi har beregnet "evenness", eller jevnheten i fordelingen av artene, som prosentandel av totalvolumet. Denne er basert på målt diversitet dividert på den største mulige diversitet som en kunne få, med det aktuelle antal arter/taksa (S), hvis de var likt fordelt.

$$E = H'_{\max} = H' / \log_2 S$$

Videre har vi begrepet Berger-Parker indeks (Berger og Parker 1970) som måler dominans.

$$d = V_{\max} / V$$

Her er V totalt volum av planteplankton i prøven og V_{\max} algevolumet av det mest dominerende takson.

I tillegg til dette er også tatt med artsrikdommen S som er antall registrerte arter eller taksa i prøven.

Hill (1973) har utviklet et indekssystem som gir mindre vekt til sjeldne arter og større vekt til vanlige og svært vanlige arter.

Hills diversitetstall er basert på to andre indekser; Simpsons index λ og Shannons indeks H' .

Simpsons index (Simpson 1949) er

$$\lambda = \sum_{i=1}^s p_i \text{ der } p_i = n_i/N$$

og n_i og N er antall individer. Vi har basert indeksen på volumandel istedet for individantall.

| | | |
|------------------------------|------------------|-----------------------------------|
| Hills "dominans" indekser er | $N0 = S$ | S er totalt antall arter /taksa |
| | $N1 = H'$ | H' er Shannons index |
| | $N2 = 1/\lambda$ | λ er Simpsons index |

Hill kaller disse indeksene for "det effektive antall arter" i prøven. Jo større antall vanlige arter, dess høyere verdi for $N1$ og $N2$. En eller noen få dominerende arter i prøven fører til at det blir et mindre antall "effektive" arter. Han foreslo at forholdet mellom $N2$ og $N1$ skulle være en "evenness" eller jevnhetsindeks. E_4 øker når en eller et par arter tar til å dominere i planteplanktonet.

$$E_4 = \frac{1/\lambda}{e^{H'}} = \frac{N2}{N1}$$

En modifisert utgave av Hills forholdstall er

$$E_4 = \frac{(1/\lambda) - 1}{e^{H'} - 1} = \frac{N2 - 1}{N1 - 1}$$

Denne verdien går mot null hvis en art blir mer dominerende i algesamfunnet (Alatalo 1981). I motsetning til andre "evenness" indekser er denne forholdsvis lite påvirket av artsrikdom og derfor brukbar selv om en ikke får registrert alle arter. Det vil si at arter som er svært sjeldne ikke får særlig innflytelse på indeksen, slik Peet (1974) har vist at den ordinære "evenness" indeksen,

$$E = H'/H_{\max} = H'/\log_2 S$$

som er omtalt tidligere, gjør.

For øvrig har alle disse numeriske indeksene fortrinn og ulemper. Dette er behandlet av Ludwig og Reynolds (1988). Gjennomgang av ulike mål for økologisk diversitet med eksempler er gitt av Magurran (1988).

Variasjonene i de ulike indeksene med testmaterialet som basis er gitt i figurene nedenfor:

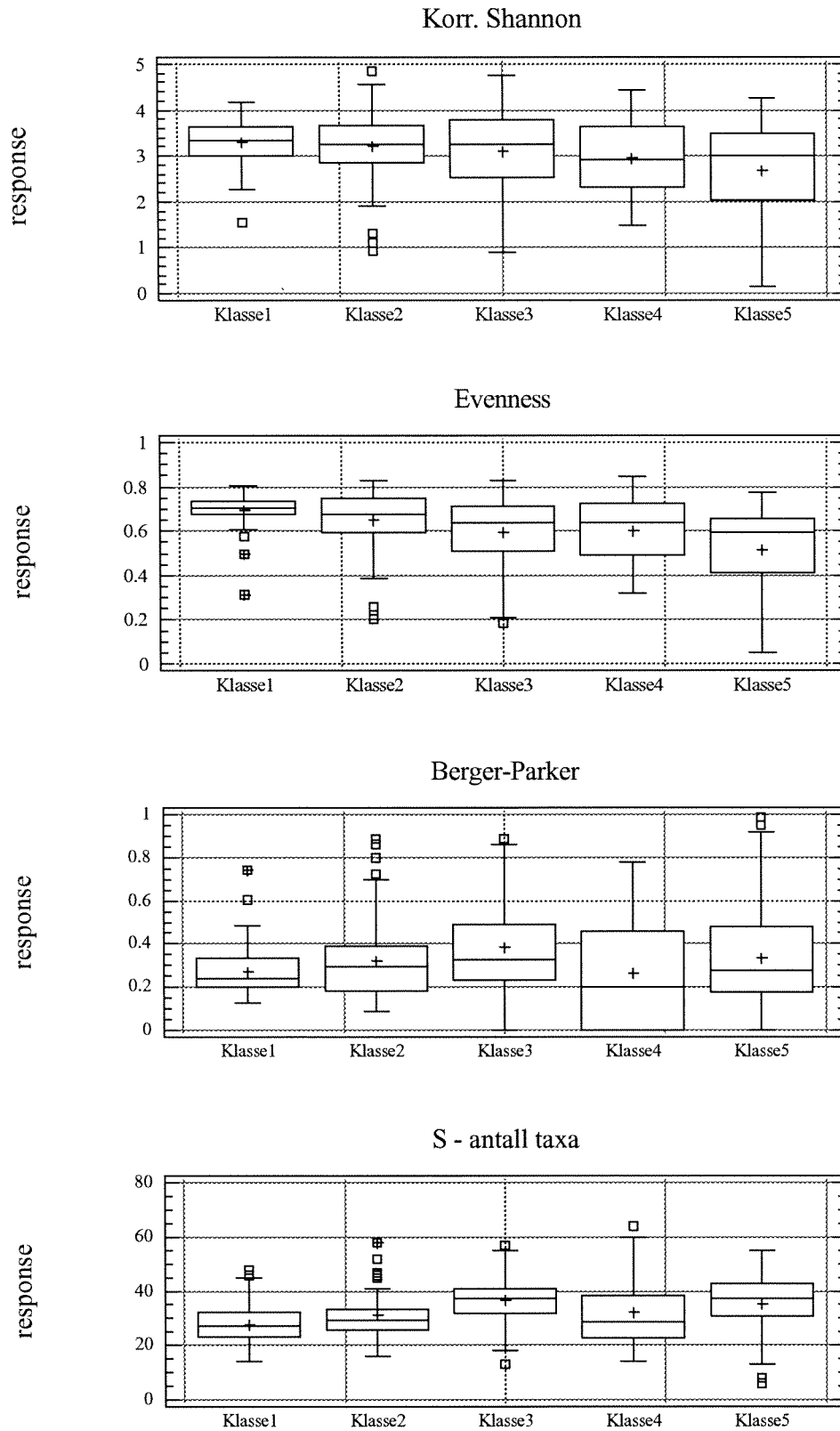


Fig. 6 Variasjoner i Shannon-Wieners diversitetsindeks, evenness (jevnhetsindeks), Berger-Parkers dominansindeks og antall taksa innenfor ulike klasser med hensyn til innhold av totalfosfor.

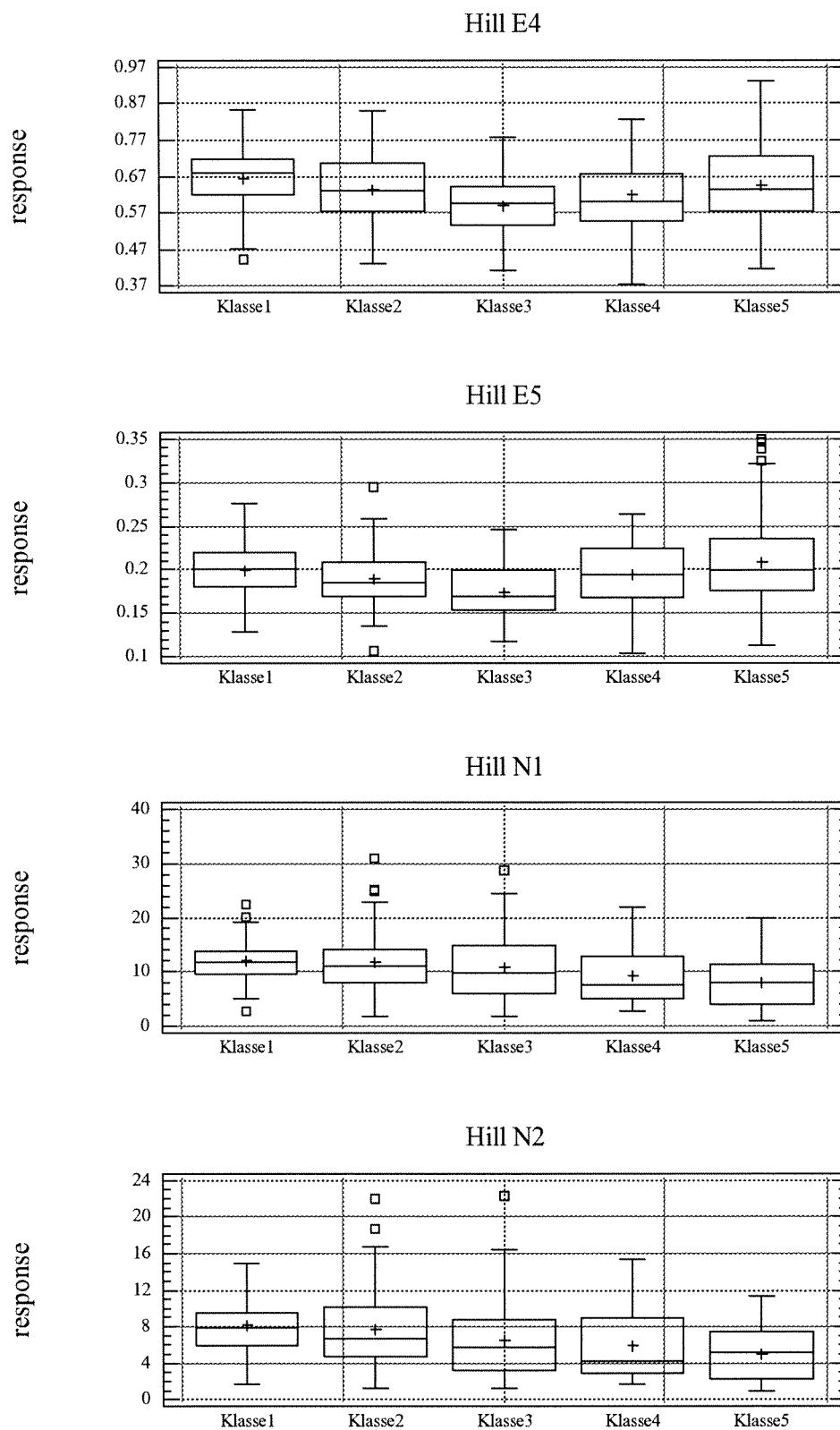


Fig. 7 Variasjoner i Hill's diversitets- og evennessindekser innenfor ulike klasser klassifisert etter innhold av totalfosfor.

Kommentarer til resultatene

Resultatene fra denne regionale sammenstillingen viser bemerkelsesverdige *svake trender* over en så kraftig forurensning/eutrofieringsgradient. Både gjennomsnittlig antall arter/taksa og diversitetsindekser viser ingen- eller kun svak (og ikke signifikant) nedgang helt ut i det ekstremt overgjødsete/hypereutrofe området (klasse 5 med totalfosfor > 50µg/l), selv om enkelte prøver kan ha meget lave verdier. Denne mangelen på en markert nedgang i det hypertrofe området skiller planteplankton fra andre hovedgruppene av ferskvannsorganismer.

Enkelte trender kan imidlertid trekkes ut fra det regionale materialet i figur 6:

- Antall arter/taksa øker noe fra klasse 1-3, dvs. at den gjennomsnittlige artsdiversiteten er noe lavere i de oligotrofe til svakt mesotrofe innsjøene enn i de meso-eutrofe til hypereutrofe innsjøene (gjennomsnittlig 25-30 mot 30-40 taksa pr. prøve).
- Variasjonen i antall arter/taksa pr. prøve øker med økende trofegrad.
- De laveste artstallene pr. prøve finner en blant de hypereutrofe innsjøene. Dette indikerer sesong-situasjoner med meget lav diversitet.
- Diversitetsindeksen (Shannon-Wiener) minker noe i det (eutrofe-)hypereutrofe området. Dette indikerer økt dominans av få arter.
- I enkelt-prøver kan diversitetsindeksen være meget lav i hypereutrofe innsjøer.

Resultatene av denne sammenstillingen indikerer at forurensning (i form av eutrofiering) fører til en svak nedgang i diversitet målt som indekser (pga. økt dominans), men at den oftest ikke fører til en nedgang i antall arter/taksa. Tvertimot, det gjennomsnittlige antallet synes å øke opp til et visst nivå med forhøyete fosfor-verdier og eutrofiering.

Imidlertid er det en samvariasjon av faktorer i dette materialet, som gjør det vanskelig å tolke det som en ren forurensningsgradient. De eutrofe-hypereutrofe innsjøene har f.eks. gjennomgående et noe høyere elektrolyttinnhold enn de oligo-mesotrofe (pga. beliggenhet under marin grense, på kalkrike bergarter, etc.).

Som nevnt ovenfor, og i de neste kapitler, er en periodevis relativt høy diversitet (25-40(-50)) arter/taksa pr. prøve) normalsituasjonen såvel i oligotrofe som hypertrofe innsjøer.

Dette innebærer at om en finner *vedvarende lav diversitet* gjennom hele sesongen (< 20 arter/taksa) i en innsjø, så indikerer dette at innsjøen sannsynligvis er påvirket av noe annet enn eutrofiering, f.eks. tungmetaller eller forsuring (jfr. respektive kapitler).

Vi finner i planteplankton-samfunnene en kontrast mellom den lite variable diversiteten fra oligotrofe til (hyper-) eutrofe innsjøer, og en markert artsutskiftning langs denne gradienten.

Den store forskjellen i planktonsamfunn innebærer at de områdene i Norge som inneholder innsjøer fra hele trofi-spekteret totalt sett har en langt høyere (regional) diversitet enn de områdene som f.eks. bare inneholder oligotrofe vannforekomster. Den første typen vil vi gjerne finne i lavlandet, nede i dalene og langs kysten, mens sistnevnte situasjon er typisk for mange skog- og fjellområder.

Disse forholdene indikerer også at det fra et biodiversitetssynspunkt kan være viktig å ta vare på en del meso-eutrofe innsjøer, selv om neppe noen av disse er naturlig eutrofe. De kan imidlertid være i en tilnærmet stabil tilstand etter langvarig kulturpåvirkning. Disse har en verdi som artsrike biotoper i et kulturlandskap.

Generelt og i gjennomsnitt for hver innsjø er det en nøye sammenheng mellom algeproduksjon og næringsstatus. Algemengdene begynner å bli problematisk store, bl.a. med et gjennomsnittlig siktedyp på < 2 m, ved totalfosfor omkring 15-20 µg/l P, dvs. i det eutrofe området.

Imidlertid er kraftige algeoppblomstringer som regel et uregelmessig og sesongmessig begrenset fenomen, som bl.a. kan være avhengig av spesielle klimatiske forhold eller beiting (jfr. "Case study" Helgetjernet).

De kraftigste oppblomstringene er som oftest forårsaket av blågrønnalger, og disse kan opptre under noe forskjellige næringsregimer. En problemart som *Planktothrix* (= *Oscillatoria*) *agardhii* danner oppblomstring vanligvis under eutrofe-hypertrofe forhold, mens arter som *Anabaena flos-aquae*/*Anabaena lemmermannii* kan danne vannblomst under noe mindre næringsrike, (meso-)eutrofe, forhold (jfr. fig. 3).

Beskrivelse av tilstand og dynamikk av planteplanktonsamfunn må primært ta utgangspunkt i forekomst av dominerende og karakteristiske arter/taksa. Diversitetsindekser kan sammen med f.eks. multivariate statistiske metoder gi ytterligere innsikt, spesielt ved vurdering av lengre tidsserier og data for mange innsjøer.

Hypoteser:

- Diversiteten av planteplankton er størst under mesotrofe til svakt eutrofe forhold.
- Evenness (jevnheten) avtar og dominansen av én eller få arter øker med økende trofinivå.

Kunnskapsmangler:

- Vår test av forskjellige diversitetsindekser på materialet fra de 39 innsjøene ga ikke entydige trender. Dette kan evt. indikere at innsjøene i vårt innsjømateriale ikke var så ekstremt eutrofe at denne effekten med nedgang i diversiteten kom særlig til uttrykk. Tilsvarende kan være tilfelle for de mest oligotrofe innsjøene i vårt materiale. Data om mer ekstremt oligotrofe innsjøer finnes dog i NIVAs databaser og bør testes. Det vil være aktuelt å teste hypotesene på et større (eksisterende, men foreløpig ikke systematisert) materiale. Sammenlikning med flere og mer hypereutrofe innsjøer, som vi bl.a. kan finne i Danmark, og ultraoligotrofe innsjøer vil være av interesse.

2.2 pH og forsuring

Det er vist at forsuring av innsjøer fører til reduksjon i artsrikdommen blant planteplanktonet (Brettum 1992). I denne undersøkelsen, som omfattet materiale fra 150 innsjøer, sank det gjennomsnittlige antall taksa (species richness) fra omkring 60 i gjennomsnitt i innsjøer med pH > 7 (276 analyserte prøver) til ca 30 i innsjøer med pH < 5 (46 analyserte prøver). Artsantallet innenfor gruppen Chrysophyceae (gullalger) viste en økende tendens med synkende pH, mens artsantallet innen de fleste andre grupper sank sterkt med avtakende pH. Særlig er artsrikdommen liten i klare, sure innsjøer, mens humøse innsjøer ofte har en større artsrikdom.

Som eksempel på en klar, sur innsjø og en humøs, sur innsjø har vi i figur 8 vist resultatene for to små innsjøer i Oslo Nordmark. De to innsjøene ligger svært nær hverandre rent geografisk. Analysene er fra 1985.

Den ene, Nepptjern, har klart vann, med siktedyp mellom 12-15 m. pH lå mellom 4.8 og 5.2, fargetallet mellom 1 og 3.5 mg/l Pt og totalt organisk karbon (TOC) mellom 1.25 og 2.50 mg/l C. Totalt fosfor lå mellom 1.5 og 2.5 µg/l P og totalt aluminium mellom 393 og 500 µg/l Al. Den andre innsjøen, Søndre Sandungskroktjern, er meget humøs, med siktedyp på 2-2.5m. pH lå mellom 4.8 og 5.3, fargetallet mellom 47 og 106 mg/l Pt og totalt organisk karbon (TOC) mellom 7.5 og 11.8 mg/l C. Konsentrasjonen av totalfosfor lå mellom 4 og 7 µg/l P og av aluminium mellom 260 og 416 µg/l Al.

Som en ser er vannmassene i begge innsjøene sure med pH omkring 5 og et høyt aluminiumsinnhold, fra 260 til 500 µg/l Al. Det som skiller de to innsjøene markert er det høye innholdet av humusstoffer i Søndre Sandungskroktjern, som fører til lite siktedyp. I den grad aluminium virker hemmende på algevekst (Hörnström og Ekstöm 1983) vil dette ha størst effekt på planteplanktonet i Nepptjern. Humusstoffer binder metallioner i vannet, og virker derfor dempende på den eventuelle toksiske effekten av aluminium.

Figur 8 viser at det på grunn av det noe høyere innholdet av fosfor i Søndre Sandungskroktjern var større algebiomasse der enn i Nepptjern. Artsantallet var, som det fremgår av figuren, lavere i Nepptjern enn i Søndre Sandungskroktjern, 14-18 taksa mot 21-28 pr. prøve. I Nepptjern var det gruppen Dinophyceae (dinoflagellater) som dominerte, mens Søndre Sandungskroktjern hadde en mer normal sammensetning for oligotrofe vannmasser med dominans av gruppen Chrysophyceae (gullalger).

Både Shannon-Wieners diversitetsindeks og "evenness" var betydelig høyere gjennom sesongen i Søndre Sandungskroktjern enn i Nepptjern. Berger-Parkers dominansindeks var gjennomgående høyere i Nepptjern på grunn av relativ dominans av én art innen gruppen dinoflagellater.

Eksempler på at ulike arter har ulik toleranse med hensyn til vannmassenes surhetsgrad og humusinnhold, er vist figur 9, 10 og 11. *Rhodomonas lacustris* er en art som en finner i de fleste norske innsjøer, men som har vist seg å avta sterkt i mengde når pH går ned mot 5.5, og forsvinner helt i innsjøer med pH under 5 (Brettum 1989).

I HUMEX-prosjektet, der nitrogen som ammoniumnitrat ble tilført vannmassene ved en eksperimentell behandling av en sur innsjølokalitet (Skjervatjern i Førde, pH<5) og dens nedbørfelt, endret planteplanktonsamfunnet seg fra dominans av grønnalger (Chlorophyceae) til et samfunn med kraftig økning av andelen cryptomonader (Cryptophyceae), uten at *Rhodomonas lacustris* dukket opp blant cryptomonadene (Brettum 1996).

Som figur 9 viser er denne arten ikke registrert eller har svært liten forekomst i mange av innsjøene i Telemarks sørlige områder og på heiene i Agder og Rogaland, der pH er lavere enn 5.5.

Merismopedia tenuissima (figur 10) er en oligotrof art (se figur 3) som en vanligvis finner i moderat sure innsjøer med pH mellom 5 og 6, og noe humøse, men næringsfattige innsjøer. I de sureste innsjøene registreres denne ikke, og heller ikke i mer næringsrike innsjøer. Denne arten skiller seg ut fra de fleste planktoniske cyanobakterier.

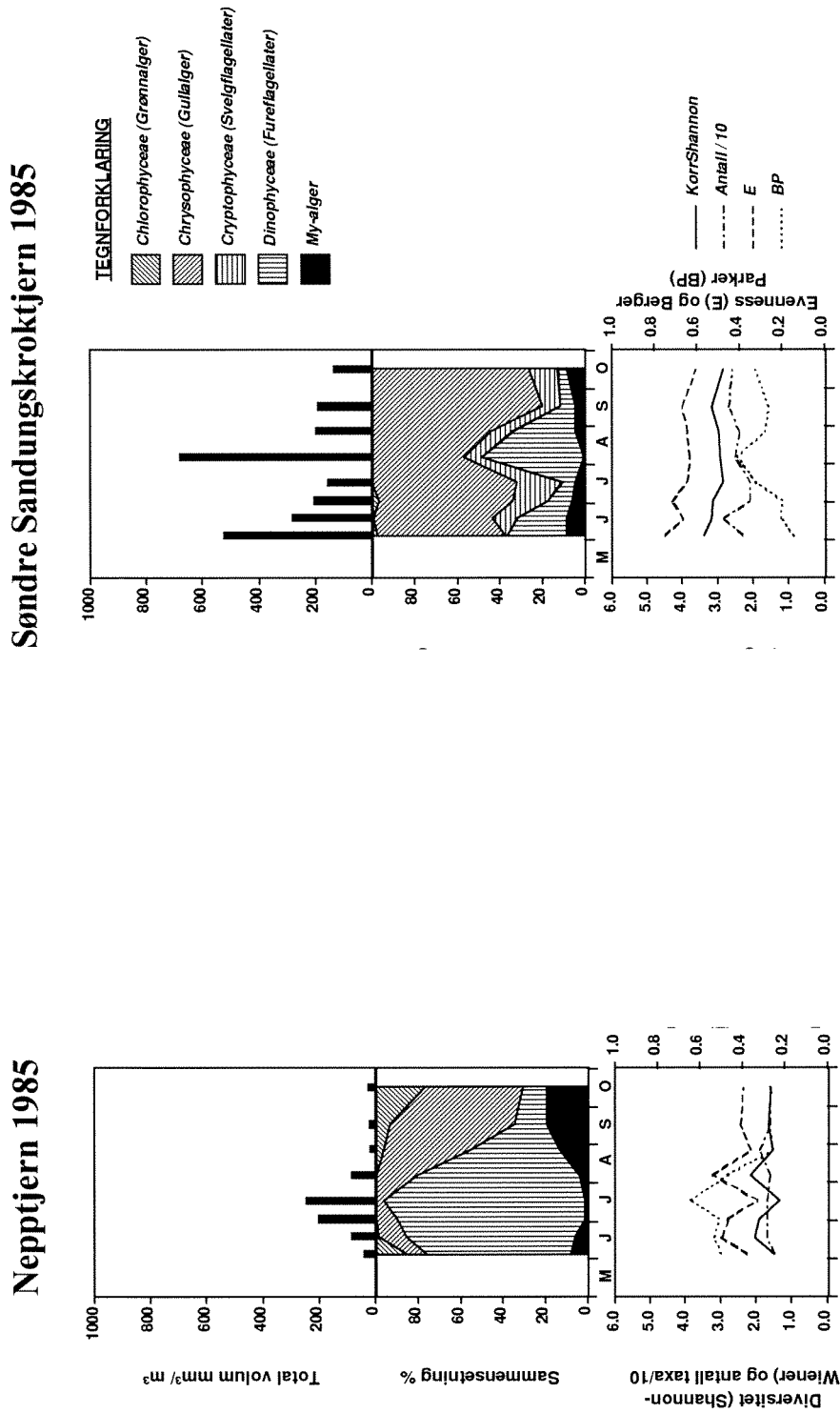


Fig. 8 Variasjoner i totalvolum planteplankton, prosentvis andel av de viktigste algegruppene og diversitetsindekser i Nepptjern og Søndre Sandungskroktjern i 1985. E =evenness (jevnhetsindeks) BP = Berger-Parker (dominansindeks).

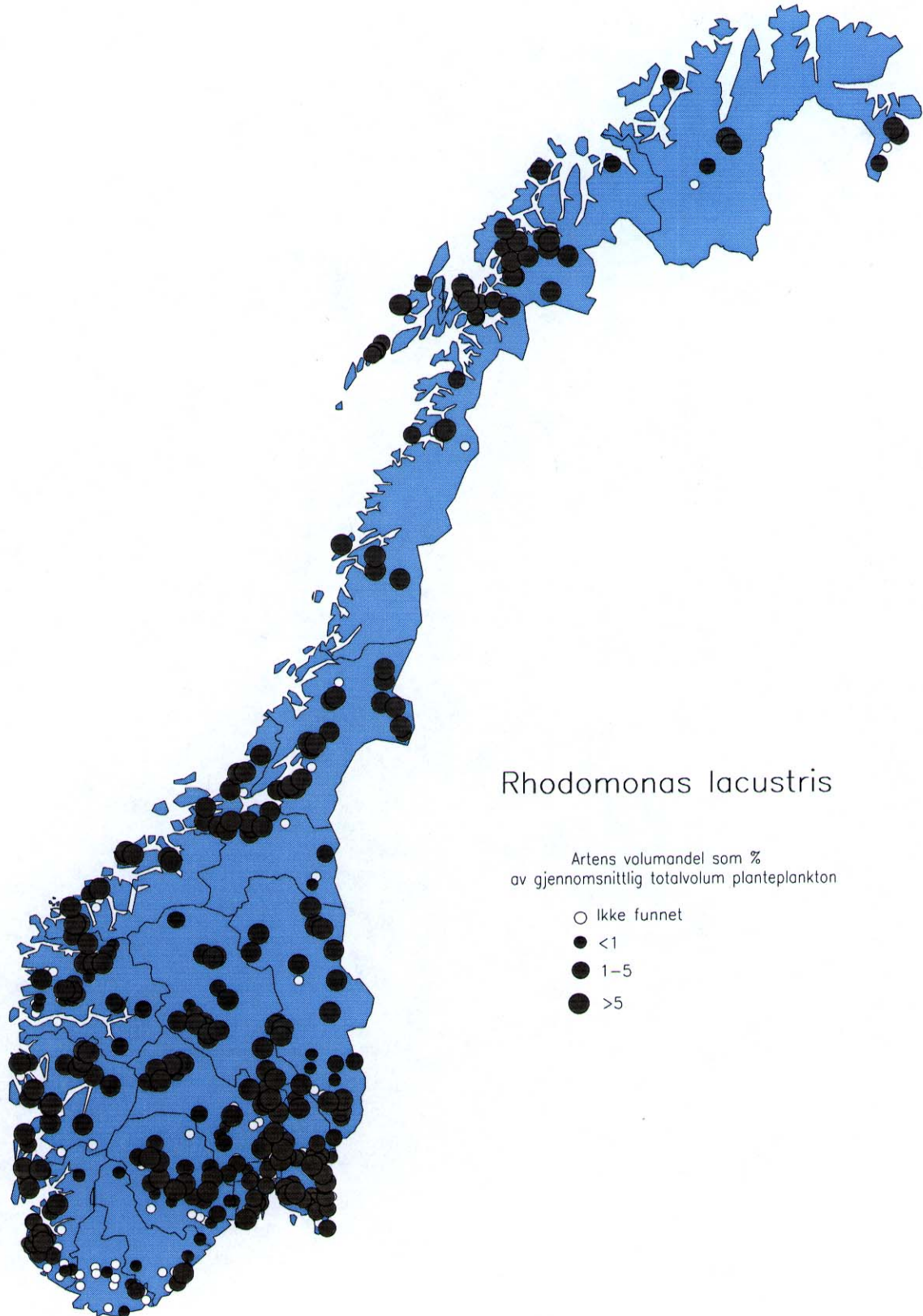


Fig.9 Geografisk fordeling og gjennomsnittlig volumandel av *Rhodomonas lacustris* i undersøkte innsjøer i Norge. Eksempel på en vanlig art med vid økologisk amplitude, men som forsvinner ved forsuring.

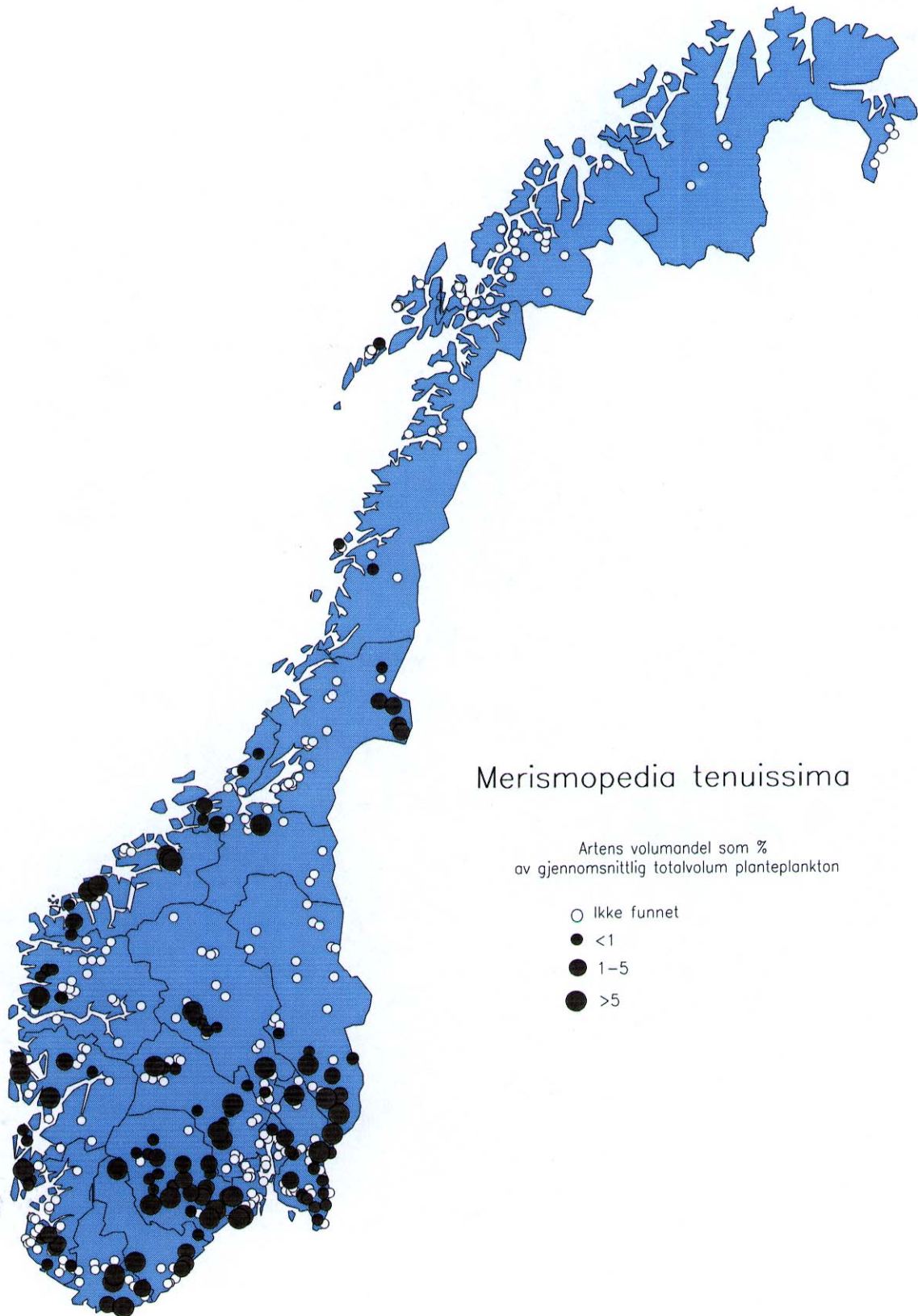


Fig.10 Geografisk fordeling og gjennomsnittlig volumandel av *Merismopedia tenuissima* i undersøkte innsjøer i Norge. Eksempel på en cyanobakteria som, i motsetning til de fleste planktoniske arter innen denne gruppen, forekommer i oligotrofe, moderat sure og noe humøse sjøer.

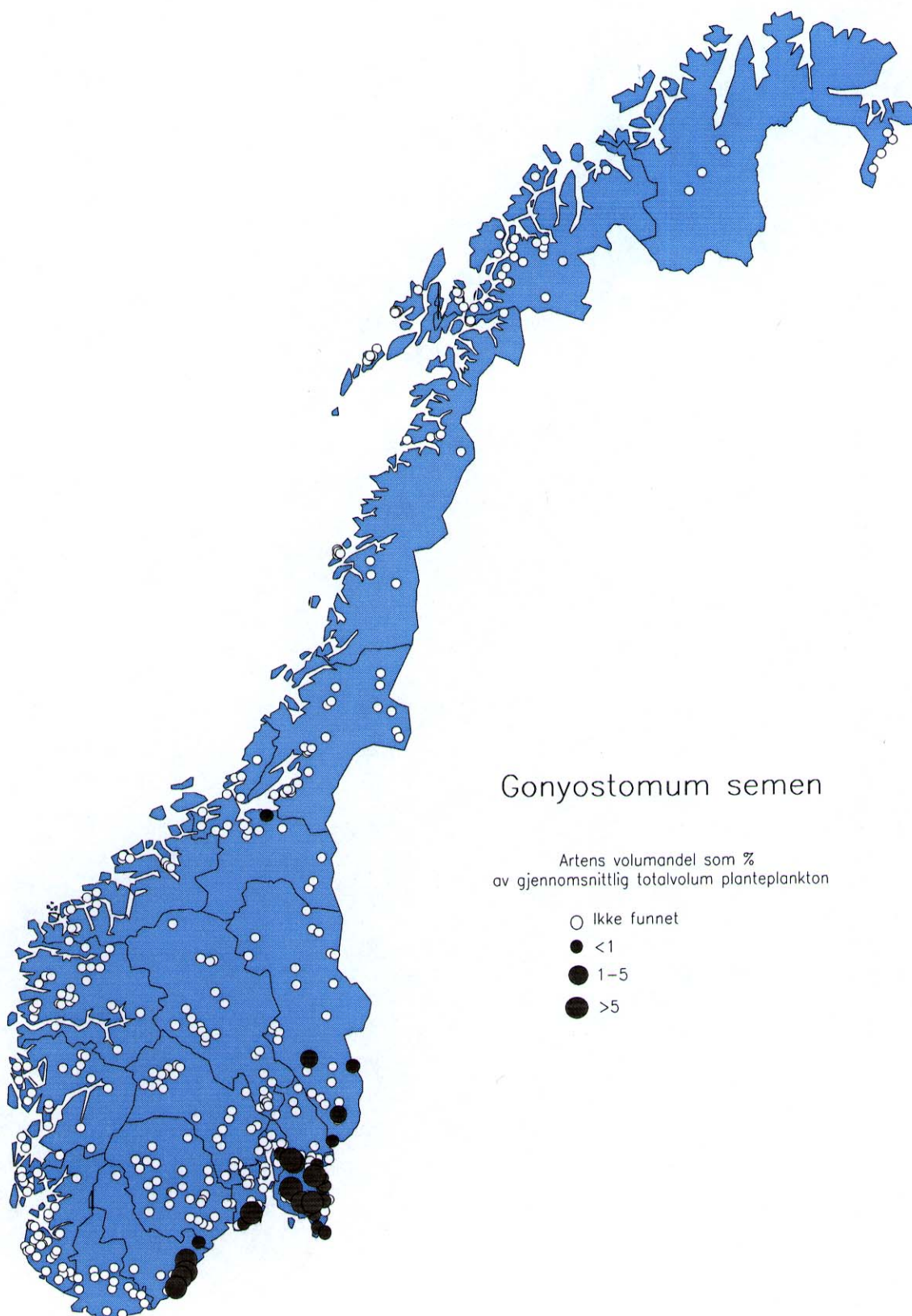


Fig. 11 Geografisk fordeling og gjennomsnittlig volumandel av *Gonyostomum semen* i undersøkte innsjøer i Norge. Eksempel på en art begrenset til sterkt humøse, middels næringsrike og svakt sure innsjøer i lavlandet i Sør-Norge.

En art som er typisk og ofte dominerer sensommer og høst i humøse, men bare svakt sure og middels næringsrike innsjøer i lavlandet i Sør Norge, er *Gonyostomum semen* (figur 11). Selv om det ikke er noen direkte sammenheng mellom artenes forekomst og lav pH, er det antydning at økende forsuring indirekte kan være en årsak til at denne arten synes å spre seg til nye lokaliteter (Cronberg og medarb. 1988).

At ulike arter innen samme algegruppe kan ha tildels svært forskjellig toleranse med hensyn til vannmassenes surhet er vist i figur 12. Figuren viser toleranseintervallene for enkelte kiselalgearter. Toleransen for forsuring varierer mye selv blant arter innen samme slekt (Brettum 1989, 1992).

Hypoteser:

- Diversiteten avtar i sure innsjøer. I de klare, sure innsjøene er artsdiversiteten markert mindre enn i de sure, humøse innsjøene. Innholdet av aluminium øker sterkt når pH synker under 5.5. Humusstoffer i vannet synes å binde aluminium og andre metallioner og dermed dempe eventuelle hemmende effekter metallioner kan ha på ulike algearters vekst.

Kunnskapsmangler:

- Variasjonen i diversitet og artsrikdom er vist for et par sure innsjøer som representerer sterke motpoler med hensyn til humusinnhold. Det er ønskelig å teste hypotesen på materiale fra et større antall innsjøer med ulike grader av humusinnhold for å se om hypotesen viser seg å ha generell gyldighet .

BACILLARIOPHYCEAE (diatoms)

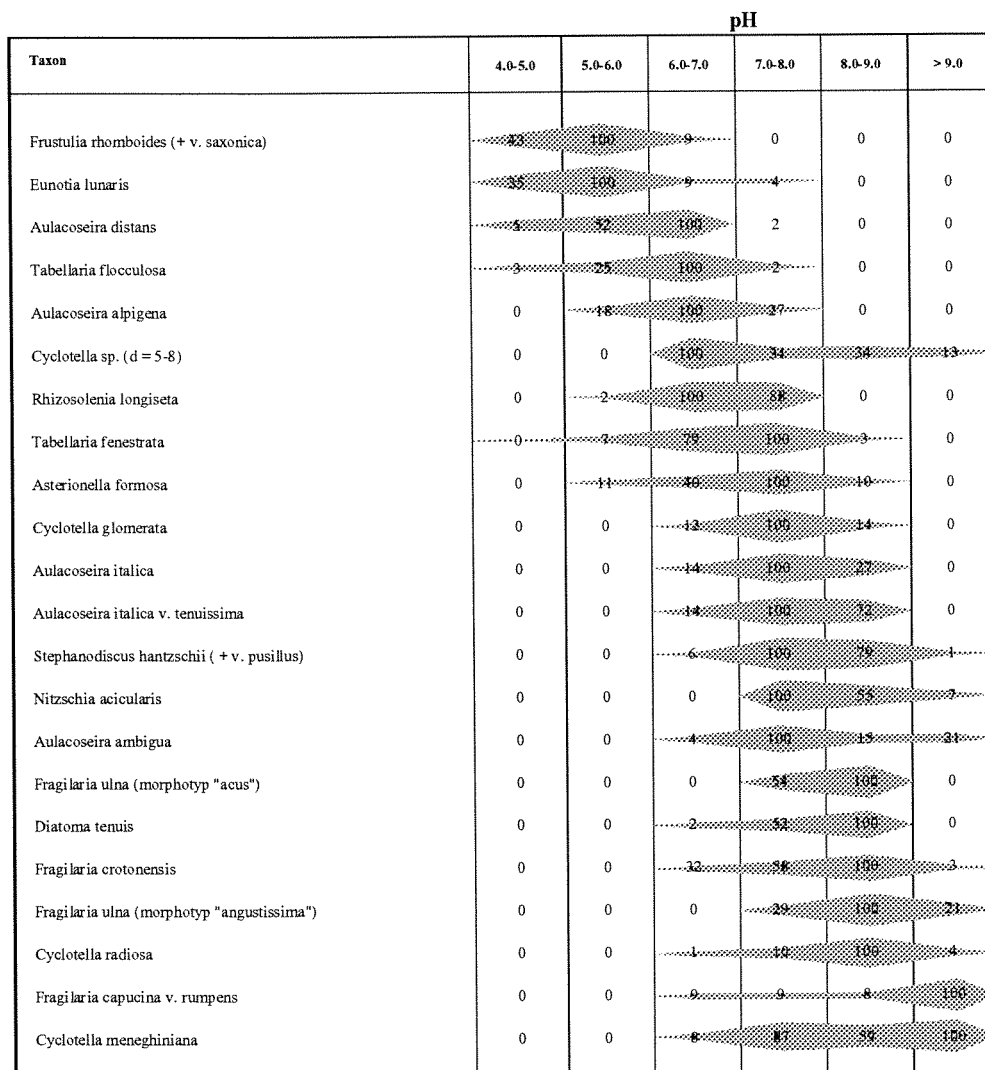


Fig.12 Figuren viser relativ viktighet av ulike arter diatoméer (kiselalger) i forhold til innsjøens pH. I det intervall der arten er viktigst har den fått verdien 100. De andre verdiene er et mål på viktigheten av arten i forhold til dette innenfor de andre pH-intervallene (se nærmere forklaring side 10).

2.3 Kalsium/ionestyrke/elektrolyttinnhold

Vi har liten erfaring med hvordan variasjoner av Ca-innholdet påvirker diversiteten av planteplankton. Faafeng og Brettum (upubl.) fant at diversiteten avtok med økende Ca-konsentrasjon i 25 innsjøer, men dette kan testes grundigere i et større materiale som allerede er samlet inn og vil bli analysert på NIVA.

Hvis vi ser bort fra forsurete innsjøer, er det en god korrelasjon mellom pH og Ca-innhold fordi det med få unntak er CaCO_3 -buffersystemet som styrer pH i naturlige innsjøsystemer. Brettum (1992) gjorde en sammenstilling av et større regionalt materiale med hensyn på variasjon i pH. Det viste seg fra dette materialet at mange arter opptrer innenfor snevre pH-intervaller, og at enkelte grupper, særlig chrysophyceer (gullalger), hadde størst diversitet i planteplanktonet ved lave og midlere pH-verdier. Andre grupper, særlig cyanobakterier (blågrønnalger) og chlorophyceer (grønnalger), oppviste størst diversitet ved høye pH-verdier (fig. 1. i Brettum 1992). Dette er arter som synes å ha et visst krav til ione-/ kalkrikdom (f.eks. $\text{Ca} > 5\text{-}10 \text{ mg/l}$). Diversiteten avtar igjen ved særlig høye Ca-nivåer.

Svært høye Ca-konsentrasjoner i vannmassene binder fosfor og fører således til lavere produksjonspotensiale. Dette kan føre til lavere diversitet blant planteplanktonet. Kransalgesjøer med kalsium $>20\text{-}30 \text{ mg/l}$ Ca og pH omkring 8 synes å ha lav planteplanktondiversitet.

Det er mye som tyder på at samvariasjoner i kalsium / ionestyrke / pH er viktig for sammensetningen av planteplanktonsamfunnet. Dette har Lindstrøm (1998) vist for fastsittende alger gjennom en kanonisk korrespondanse-analyse (CCA).

En tilsvarende analyse er foreløpig ikke gjennomført for planteplankton, men dette vil være noe av det fremtidige arbeidet med planteplankton og faktorer som påvirker diversiteten.

Hypotese:

- Ekstremt lave og ekstremt høye konsentrasjoner av Ca fører til redusert diversitet.

Kunnskapsmangler:

- Testing av hypotesen på et stort analysemateriale fra innsjøer langs hele skalaen av kalsium-innhold, fra de ekstremt lave til de typiske kalksjøene.
- Det er uklart om det er Ca-konsentrasjonen i seg selv som evt. påvirker artssammensetningen, eller om denne styres først og fremst av den totale ionestyrken. Det bør testes på et datamateriale med f.eks. kryssende gradienter av Ca-innhold og sjøsalter.

2.4 Metallforurensning

Svært få undersøkelser er gjennomført for å se hvorledes metallforurensninger påvirker planteplanktonsamfunnet. En av årsakene er at det kan være vanskelig å finne egnete lokaliteter der innsjøene oppstrøms og nedstrøms metallforurensningene har hatt omtrent den samme vannkvaliteten og dermed omtrent samme planteplanktonsamfunn før metallforurensningen satte inn. Dette er nødvendig for å si noe om hvilke arter eller algegrupper generelt som blir påvirket eller forsvinner fra samfunnet med de aktuelle konsentrasjonene av metallforurensning.

Hittervassdraget ved Røros er vel egnet for sammenlignende undersøkelser. Den øverste innsjøen, Store Hittersjøen mottar ikke metallforurensninger, mens den nedenforliggende innsjøen, Djupsjøen, er kraftig påvirket av metallholdig gruveavrenning med store konsentrasjoner av kopper og sink. Begge innsjøene har omtrent samme pH-verdier og konsentrasjoner av næringssalter, konduktivitet, turbiditet og fargetall.

Figur 13 viser tydelig at den totale algebiomassen i de to innsjøene ikke var særlig forskjellig, selv om den gjennomgående var litt mindre i Djupsjøen (den påvirkete innsjøen) enn i Store Hittersjøen. Den prosentvise andel av de viktigste planteplanktongruppene derimot var svært forskjellig. I den upåvirkete Store Hittersjøen var et langt større antall grupper representert enn i Djupsjøen, altså et mye mer diversert samfunn. Dette er godt dokumentert ved høye verdier for Shannons diversitetsindeks og "evenness", et stort antall taksa (varierende mellom 37 og 47) og en lav Berger-Parker dominansindeks.

I Djupsjøen, som inneholder mellom 25 og 35 µg/l Cu og 100-130 µg/l Zn, er bare fire hovedgrupper av alger representert, og antall taksa er meget lavt, varierende mellom 15 og 18. Shannons diversitetsindeks og "evenness" har betydelig lavere verdier enn for Store Hittersjøen, særlig Shannons indeks. Figuren viser også en økning i Berger-Parkers dominansindeks.

Når en går inn på de enkelte artene i de to algesamfunnene er det en tydelig effekt at gruppen Chlorophyceae (grønnalger) øker, relativt sett, kraftig i Djupsjøen sammenlignet med Store Hittersjøen, mens gruppene Bacillariophyceae (kiselalger) og Cryptophyceae (svelgflagellater) forsvinner. Økningen blant grønnalgene skyldes i første rekke en art, *Monoraphidium griffithii*, som må være meget tolerant overfor metallforurensninger. På den annen side forsvinner cryptophycé-arter som *Rhodomonas lacustris* og *Katablepharis ovalis* som var godt representert i Store Hittersjøen og er meget vanlige arter i de fleste norske innsjøer. Disse artene synes å være svært lite tolerante for økt metallforurensning. Det samme gjelder en lang rekke kiselalger, særlig blant de sentriske formene.

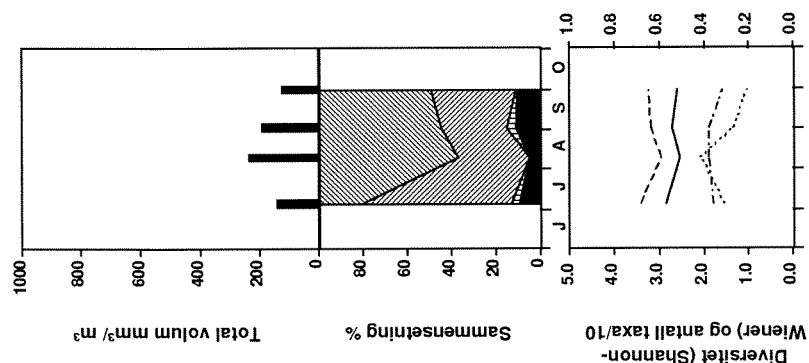
Hypotese:

- En del tungmetaller påvirker planteplanktonets sammensetning og reduserer diversiteten sterkt.

Kunnskapsmangler:

- Mangel på et mer omfattende materiale fra egnete lokaliteter gjør det vanskelig å teste hypotesens generelle gyldighet.

Djupsjøen 1995



Store Hittersjøen 1995

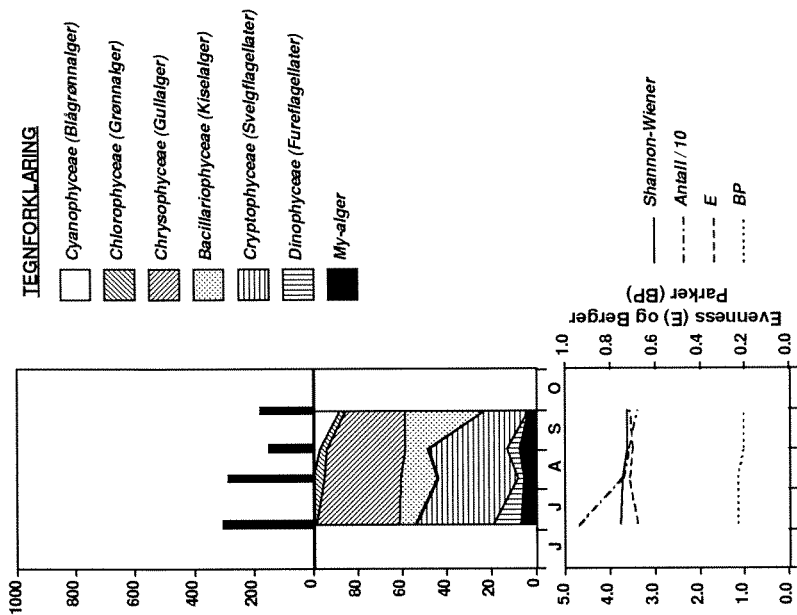


Fig. 13 Variasjoner i planteplanktonbiomasse, prosentvis andel av de viktigste algegrupper og Shannon Wieners diversitetsindeks i Djupsjøen (sterkt tungmetallpåvirket) og Store Hittersjøen (ikke tungmetallpåvirket) i 1995. E = evenness (jevnhetsindeks) BP = Berger-Parker (dominansindeks).

2.5 Organiske miljøgifter

Lite er publisert om organiske miljøgifters påvirkning på planteplanktonets sammensetning. Figuren nedenfor (figur 14) er hentet fra Källqvist og Romstad (1994), og viser hvorledes ulike arters toleranse varierer med hensyn til konsentrasjonen av organiske miljøgifter; i dette tilfelle plantevernmiddelet propiconazol. Figuren viser at av de testete artene var *Chlamydomonas sp.* minst tolerant, deretter kom *Cryptomonas pyrenoidifera*, mens *Selenastrum capricornutum*, *Cyclotella sp.*, *Microcystis aeruginosa* og *Synechococcus leopoliensis* var omtrent like tolerante i forhold til dette stoffet. Dette eksemplet viser at organiske miljøgifter kan gi en markert effekt på sammensetningen av planteplanktonsamfunnet, og føre til endring i artsdiversiteten.

Høyeste konsentrasjon av propiconazol som er registrert i bekker var 1 µg/l (0.001 mg/l) i 1992, det vil si omtrent det nivå der de minst tolerante artene faller ut i testen. Høyere konsentrasjoner er funnet i overflateavrenning og grøftevann (Eklo og medarb.1994).

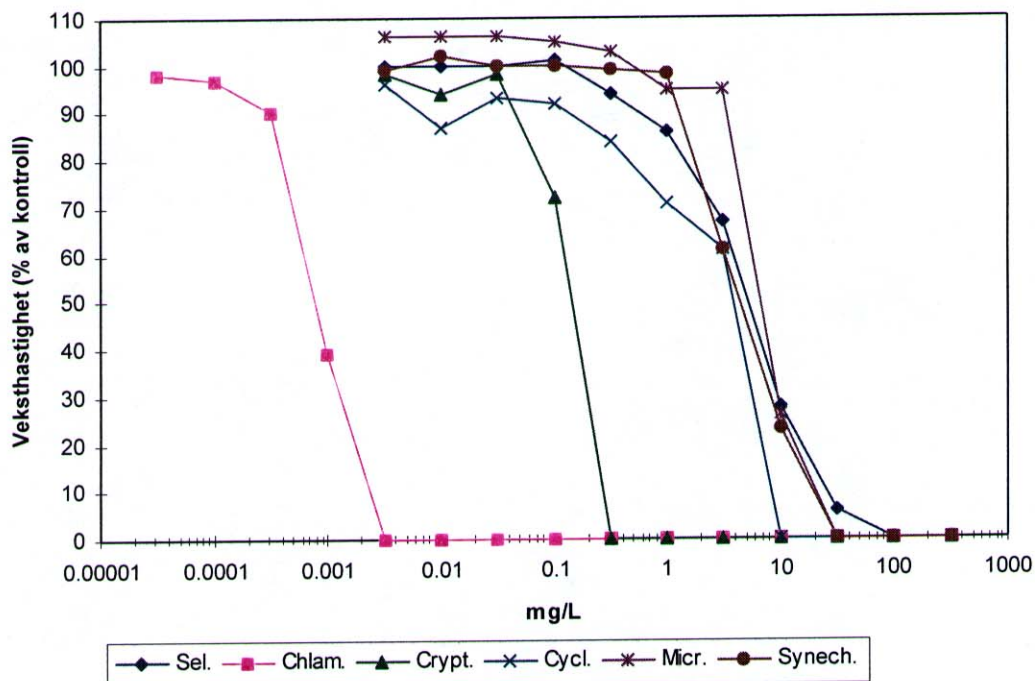


Fig. 14 Effekten av propiconazol på 6 ulike planteplanktonarter.

Det samme stoffets virkning på et naturlig planteplankton, i et felteksperiment fra den oligotrofe, kalkrike, innsjøen Omdalsvatn 50 km nord for Oslo, er vist i figur 15. Figuren er hentet fra Källqvist og medarb. (1994). Her ser en hvorledes artsdiversiteten, beregnet som Shannon-Wieners diversitetsindeks, avtar markert etterhvert som konsentrasjonen av plantevernmiddelet propiconazol øker.

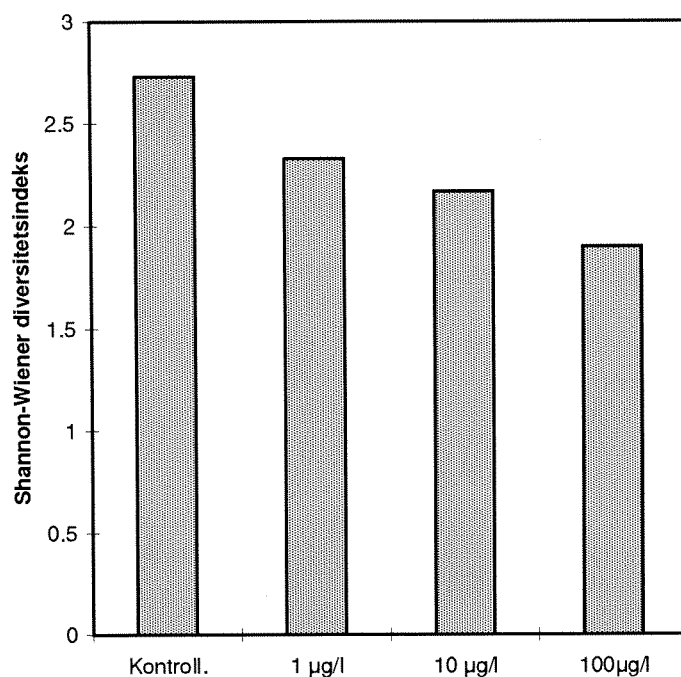


Fig. 15 Påvirkningen på et naturlig planteplanktonsamfunns artdiversitet av ulike konsentrasjoner propiconazol (Källqvist og medarb.1994).

Bortsett fra ovenfornevnte felt-eksperiment, foreligger det ikke undersøkelser av effekter av plantevernmidler på planteplankton i norske vassdrag. Ut i fra de konsentrasjoner av f.eks. propiconazol og beslektete stoffer som er målt i norske vassdrag (D. Berge pers. medd.) sammenholdt med eksperimentet nevnt ovenfor, må man imidlertid forvente negative effekter på diversiteten i belastete lokaliteter.

Hypotese:

- Ulike plantevernmidler påvirker diversiteten av planteplankton.

Kunnskapsmangel:

- Undersøkelse av belastete lokaliteter med hensyn på planteplankton sammensetning, biomasse og diversitet.

2.6 Fysiske, kjemiske og biologiske "forstyrrelser"

"Intermediate Disturbance Hypothesis" (IDH)(Connell 1978) går i korthet ut på:

- Ved fravær av "forstyrrende" påvirkninger, interne eller eksterne, i et økosystem, vil konkurransen mellom artene føre til at diversiteten blir redusert til et minimum.
- Ved svært kraftige og hyppige "forstyrrelser", interne eller eksterne, vil bare pionerartene kunne etablere seg etter hver "forstyrrende" hendelse. Dette fører også til at diversiteten blir redusert til et minimum.
- Ved "forstyrrelser" av middels hyppighet og / eller intensitet vil det være gjentatte muligheter også for populasjoner av mer langsomtvoksende pionerarter, som ellers ville bli utkonkurrert. Slike midlere "forstyrrelser", som utsetter eller hindrer likevektstilstand, kan være tilstrekkelig til å hindre de rasktvoksende opportunistene i planteplanktonsamfunnet å ta over og bli helt dominerende. Dermed gis det mulighet for sameksistens mellom flere arter i systemet. Effekten av dette skulle være at slike midlere "forstyrrelser" gir maksimal diversitet.

"Intermediate Disturbance Hypothesis" ble opprinnelig utformet for å forklare den overveldende diversitet av planter i de tropiske regnskoger, men er også forsøkt testet på ulike innsjølokaliteter (Eloranta 1993, Moustaka-Gouni 1993, Olrik og Nauwerck 1993 og Sommer og medarb.1993). Konklusjonene av disse undersøkelsene har vært noe divergerende, i første rekke fordi det har vært vanskelig å kvantifisere indre og ytre faktorer som påvirker planteplanktonsamfunnet.

I sammenheng med IDH og dens forhold til prinsippet om konkurransemessig utelukkelse av arter, er alle hendelser som hindrer dette en "forstyrrelse". Med likevekt i systemet, under forhold uten "forstyrrelser", har en i praksis satt dette til at 1, 2 eller 3 arter bidrar til mer enn 80 % av den samlede planteplanktonbiomasse, at deres eksistens eller sameksistens varer lenge nok (minst 1-2 uker) og at i denne perioden øker ikke biomassen nevneverdig (Rojo og Alvarez Cobelas 1993, Reynolds og medarb.1993).

For å teste IDH-hypotesen på planteplankton i innsjøer er det nødvendig med fullstendige analyser av artssammensetning, helst ukentlig, i en lokalitet. Videre er det nødvendig med relevante meteorologiske observasjoner som vind, nedbør, temperatur og skydekke (soltimer), og hydrologiske observasjoner som gjennomstrømningshastighet, temperaturgradienter og omrøringsdyp. Et omfattende analyseprogram av kjemiske parametre vil også være nødvendig. Også biologiske påvirkninger, som bl. annet beiting fra dyreplankton, må tas i betraktning.

Ved å se på variasjonene i planteplanktonets sammensetning fra uke til uke, og sammenholde dette med endringer av fysiske, kjemiske og biologiske faktorer, kan en si noe om hvilke faktorer som i størst grad påvirker planteplanktonsamfunnets sammensetning og diversitet.

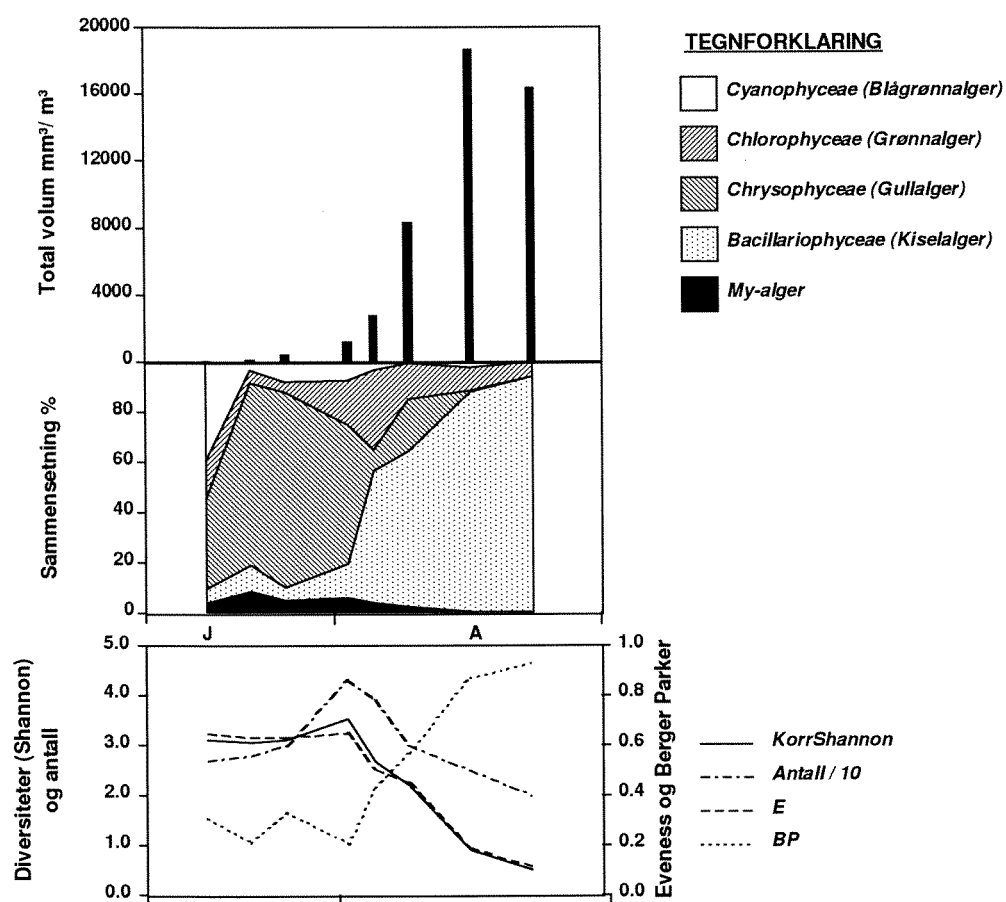


Fig. 16 Variasjon i totalvolum, prosentvis andel av de viktigste algegruppene og diversitetsindekser i kjemostatforsøk med et naturlig planteplanktonsamfunn som utgangspunkt.

Figur 16 viser et eksempel på at algesamfunn blir mer dominert av én eller et fåtall arter når det får utvikle seg under stabile forhold med hensyn til lysforhold, gjennomstrømningshastighet, temperatur, næringssalttilgang o.l. Dette er resultater fra et kjemostatforsøk (Källqvist upubl.) med utgangspunkt i et naturlig planteplanktonsamfunn. Algebiomassen øker raskt, artsantallet går ned, Shannon-Wieners diversitetsindeks avtar kraftig og Berger-Parkers dominansindeks øker tilsvarende.

Hypoteser:

- Ved fravær av "forstyrrende" påvirkninger, eksterne eller interne, på et økosystem vil likevektstilstand inntre og diversiteten avta. Det samme vil skje ved kraftige påvirkninger. "Forstyrrende" påvirkninger av midlere styrke og hyppighet vil hindre pionerartene i å dominere, samtidig som også klimaksartene får en viss mulighet til å etablere seg. Dette gir maksimal artsdiversitet. Antropogene påvirkninger kan også bidra til dette.

Kunnskapsmangler:

- Hypotesene er ikke testet på innsjølokaliteter i Norge. For å undersøke hypotesens holbarhet er det nødvendig med hyppig prøveinnsamling og analyser av kjemiske parametre, planteplanktonsamfunnet og også dyreplanktonsamfunnet, samtidig som en må ha adgang til relevante meteorologiske observasjoner for området i prøvetakingsperioden.

3. "Case studies" - Tidsserier fra 3 innsjøer

3.1 Mjøsa

3.1.1 Beskrivelse av utviklingen - dominans av grupper

Mjøsa, Norges største innsjø, gjennomgikk i 60-årene en markert eutrofiering. I begynnelsen av 70-årene var forholdene blitt så prekære at sentrale myndigheter satte igang et stortilt program for å redusere de forurensende tilførslerne til innsjøen. Den økende eutrofierende utviklingen resulterte i en kraftig økning i planteplanktonkonsentrasjon i vannmassene, og spesielt økte andelen av, særlig *Tychonema bourrellyi* (*Oscillatoria borneti v.tenuis*), noe som bl.a. satte smak og lukt på vannet.

Fra midten av 70-årene har regelmessig innsamling og analyse av kvantitative planteplanktonprøver blitt gjennomført i denne innsjøen for å holde kontroll med om innsatsen mot forurensningstilførsler hadde den ønskete virkning. Fordi det frem til 1983 bare ble regnet ut samlet algevolum for de viktigste algegruppene og totalt planteplanktonvolum, er det så langt ikke mulig å regne ut diversitetsindekser som baserer seg på analyser av det samlede artsinnhold i vannmassene. Resultatene for utviklingen i Mjøsa blir behandlet av Kjellberg og Brettum (in prep.).

Som mål på endringer i planteplanktonmengde benyttes verdiene for gjennomsnitts- og maksimalt registrerte algevolum pr. vekstsesong. Særlig har gjennomsnittsvolum pr. vekstsesong vist seg å være en god parameter, som gir et godt bilde av vannmassenes trofinivå (Brettum 1989). I figur 17 er endringene i middelverdi pr. vekstsesong for perioden 1975-96 i Mjøsa vist. Selv om det ble registrert generelt økt konsentrasjon av totalfosfor i vannmassene i begynnelsen av 70-årene, og en nedgang etter at tiltak ble satt i gang, er analyseresultatene fra år til år og innen hvert år svært variable, (Kjellberg og Brettum in prep.).

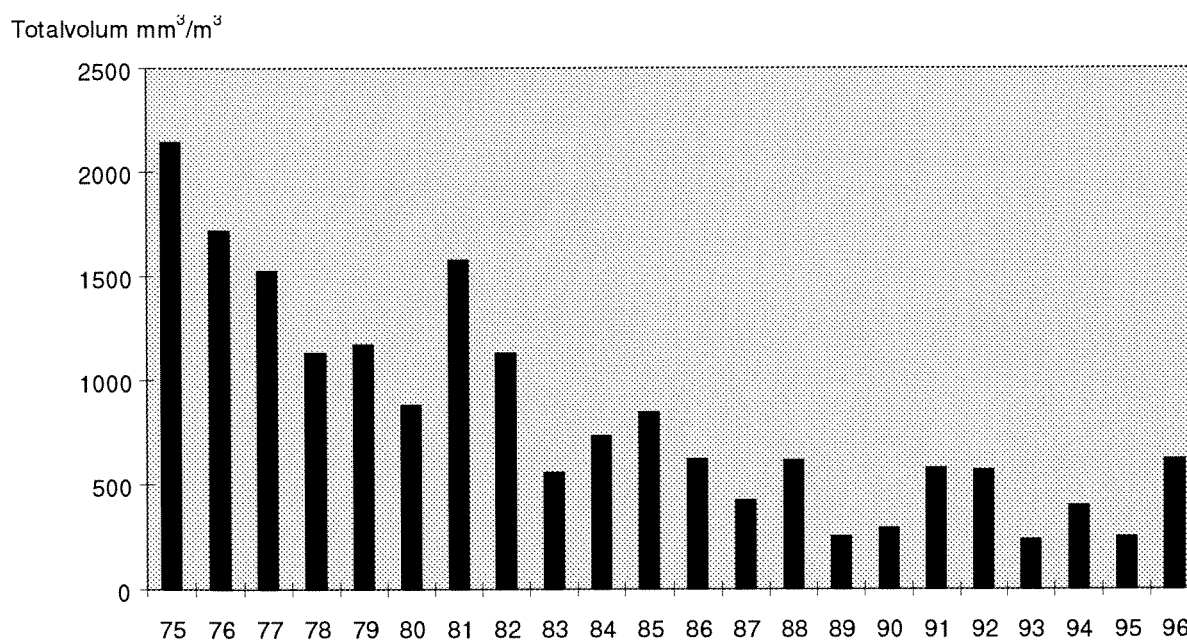


Fig.17 Variasjonene i middelverdi gjennom vekstsesongen for totalt planteplanktonvolum i Mjøsa for perioden 1975-96.

Da bare gruppesummene og volumandel for de viktigste artene ble beregnet i perioden frem til og med 1982 i Mjøsa, er det begrensede muligheter for å beregne artsdiversitetsindekser. Den eneste indeksen som kan gi et visst bilde av endringene er Hill's modifiserte jevnhetsindeks E 5 . Denne indeksen tar mest hensyn til de viktigste artene i planktonet, og hvor dominerende disse er. Jo mindre dominans blant de viktigste artene, dess større jevnhet i planteplanktonsamfunnet og dermed lavere verdi for indeksen.

% Blågrønner

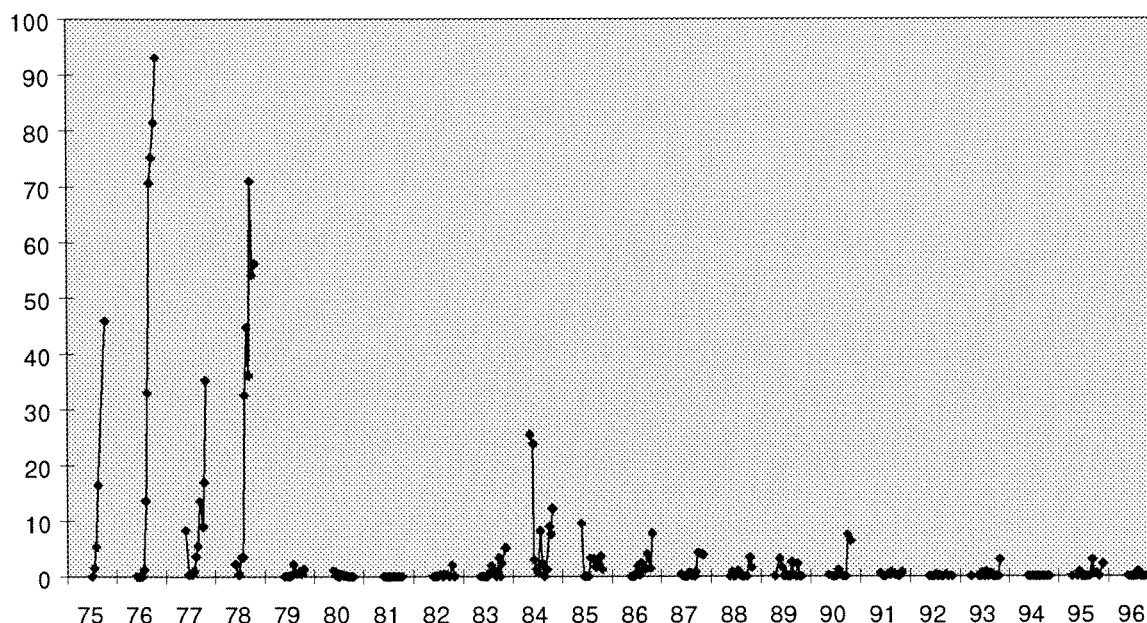


Fig. 18 Variasjonene i prosentvis andel blågrønner i Mjøsa i perioden 1975-96.

Andelen av blågrønner (figur 18) ble kraftig redusert i undersøkelsesperioden, fra periodevis dominans i 70-årene da algebiomassen var størst, til tiden etter 1978 da arter innen denne gruppen (med unntak for 1984) knapt ble registrert i prøvene. Dette viser at vannkvaliteten er kraftig bedret, og at den store andelen av blågrønner i 70-årene var et forurensningsbetinget fenomen.

Av figur 19 fremgår det at andelen av chrysophycéer (gullalger) i perioden 1975-96 har vist en økende tendens. Økning av prosentvis andel chrysophycéer som gruppe er et tegn på at vannkvaliteten bedres (Brettum 1989).

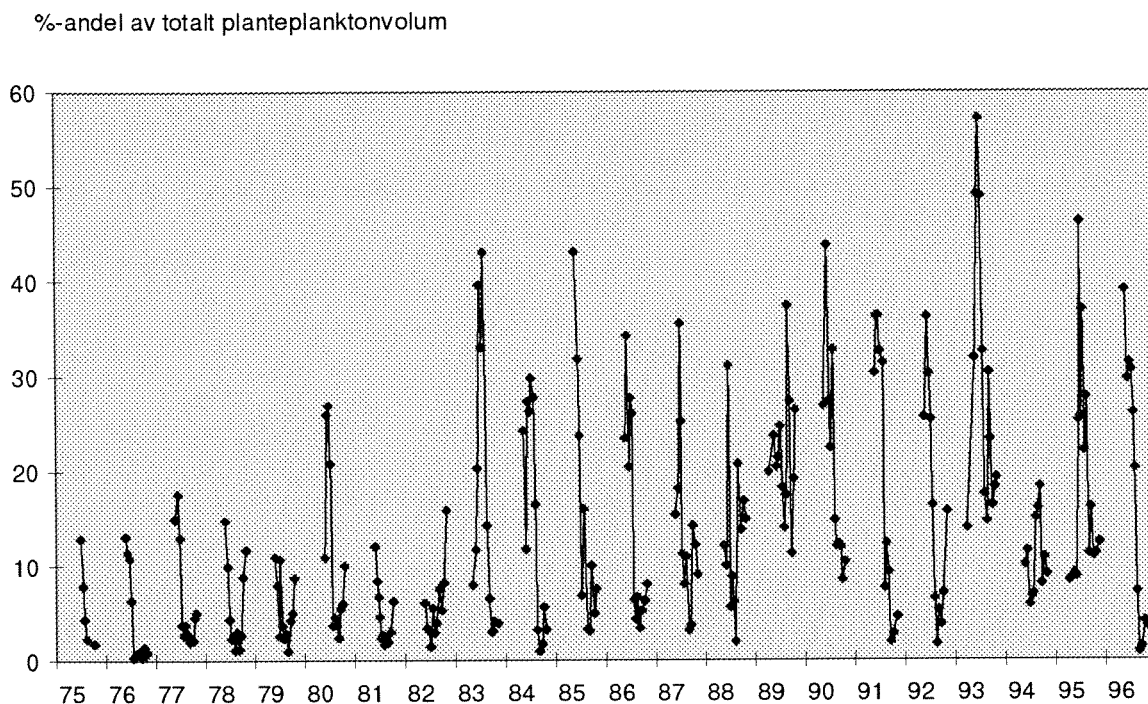


Fig. 19 Planteplankton i Mjøsa. Andelen chrysophycéer av totalt planteplanktonvolum.

Figur 20 viser at andelen av diatoméer i forhold til det samlede planteplankton i Mjøsa varierer sterkt gjennom vekstsesongen og at et plott av andelen for hvert prøvetakingstidspunkt ikke viser noen trend eller tendens gjennom hele perioden 1975-96. Diatoméene har i hele perioden vært den dominerende gruppen av planteplankton, med unntak for enkelte tidspunkter i 70-årene under den kraftigste oppblomstringen av blågrønnalger.

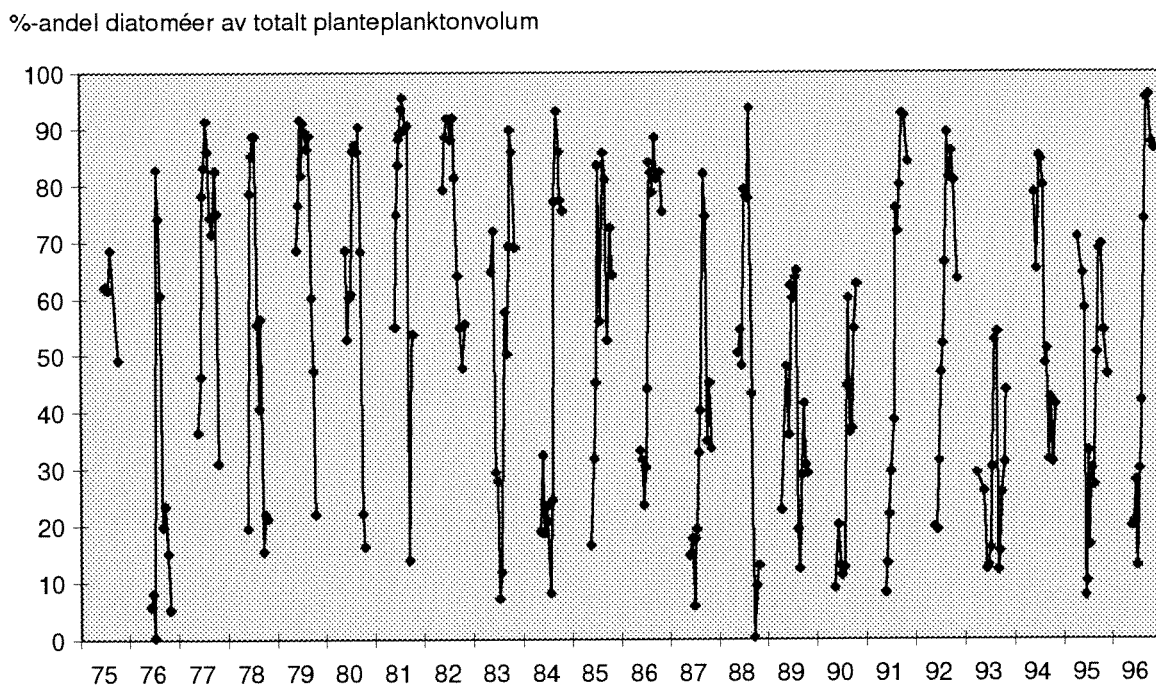


Fig. 20 Planteplankton i Mjøsa. Prosenandel diatomévolum av totalt planteplanktonvolum i perioden 1975-96.

3.1.2 Diversitetsindekser

Som nevnt tidligere ble analyseresultatene for Mjøsa fra perioden til og med 1982 bare registrert som samlet volum av hver av hovedgruppene, og bare volumet fra noen få viktige arter ble spesielt beregnet. Dette gjør det lite hensiktsmessig å beregne diversitetsindekser fra den perioden. Fra og med 1983 er full artssammensetning tatt med, og diversitetsindeksene kan beregnes. Nedenfor er flere ulike indekser for diversitet, artsrikdom og dominans beregnet ut fra analyse materialet for Mjøsa i perioden 1983-96.

Shannon-Wieners indeks

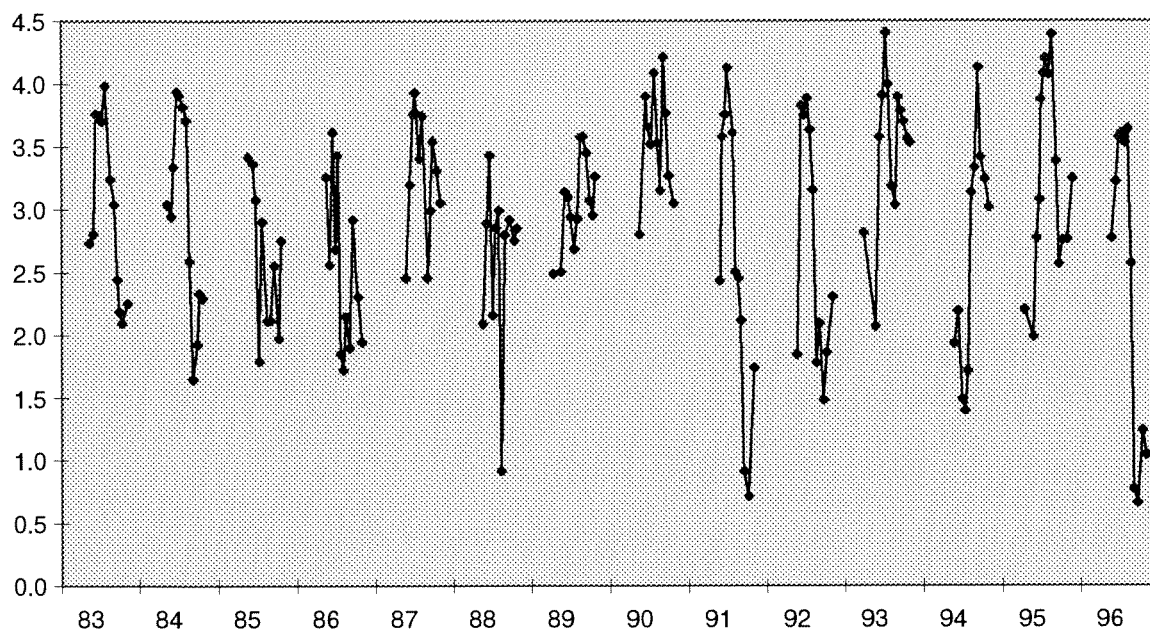


Fig.21 Planteplankton i Mjøsa. Shannon-Wieners diversitetsindeks.

Berger-Parker dominansindeks

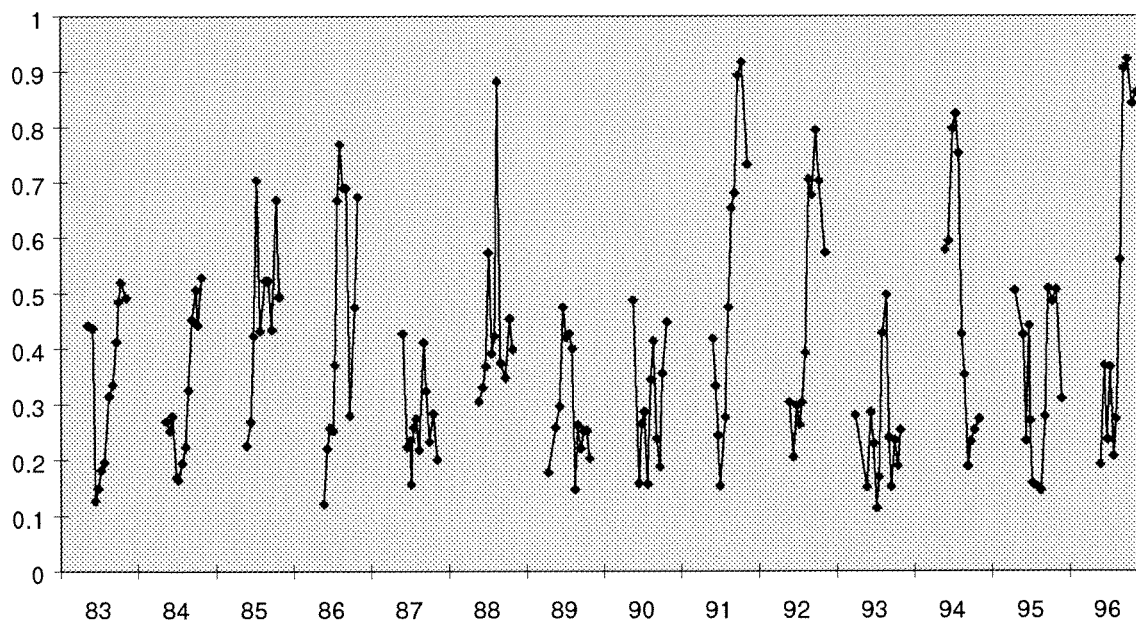


Fig. 22 Planteplankton i Mjøsa. Berger-Parker dominansindeks.

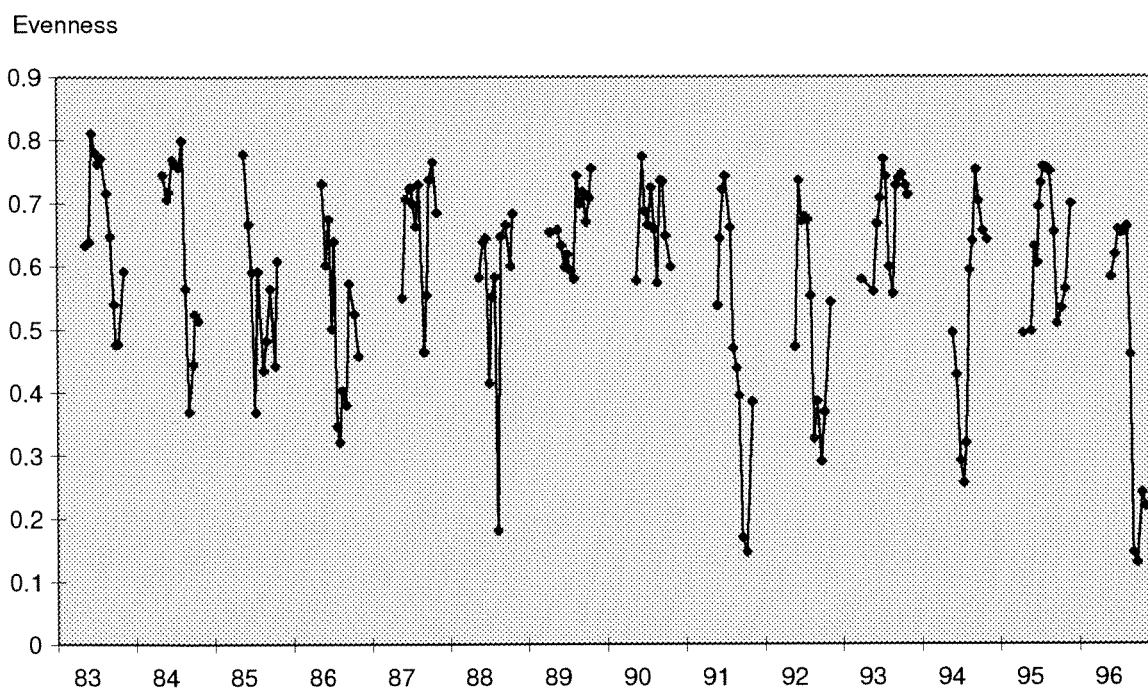


Fig. 23 Planteplankton i Mjøsa. Jevnhetsindeks, evenness (E), Pielou 1975.

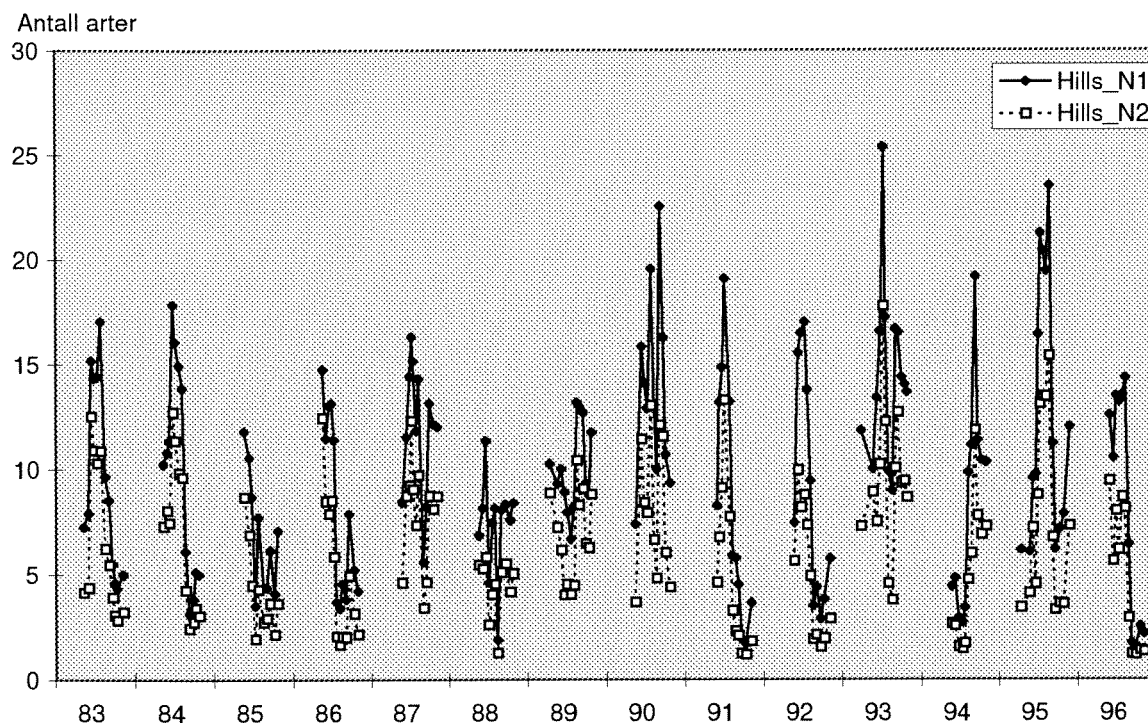


Fig. 24 Planteplankton i Mjøsa. Hills diversitetsindekser N1 og N2.

Hills modifiserte E5

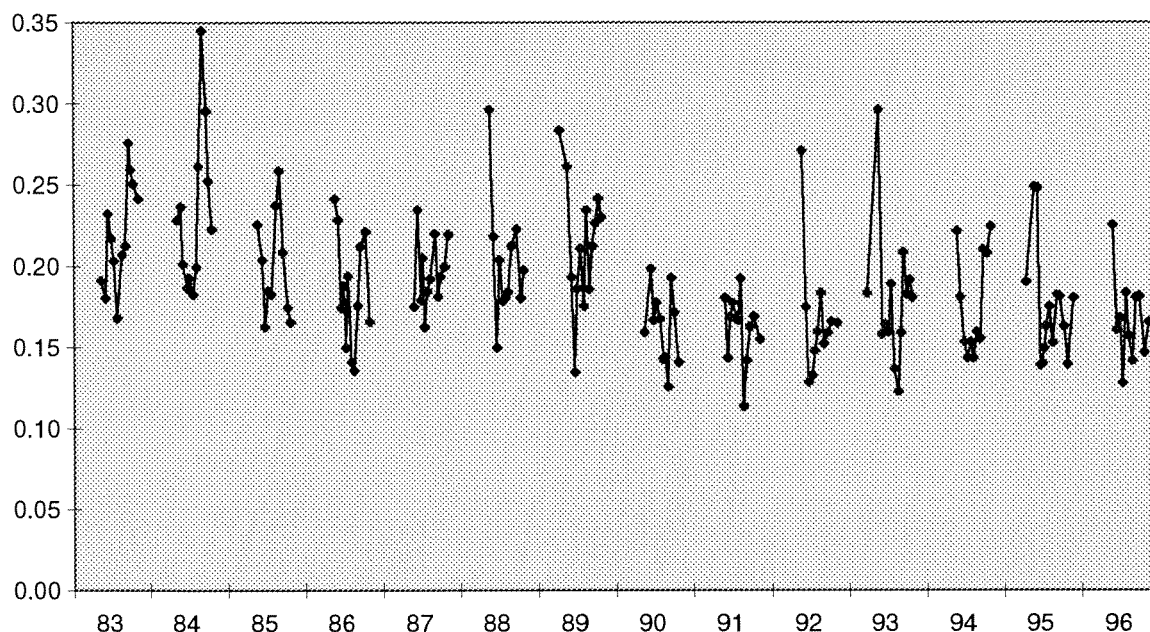


Fig. 25 Planteplankton i Mjøsa. Hills modifiserte indeks for jevnhet (E5).

For de indeksene som her er brukt er det vanskelig å se at de beskriver noen reell tendens. Dette gjelder både Shannon-Wieners diversitetsindeks, Berger-Parkers dominansindeks og Pielous jevnhetsindeks.

Hills indekser for andel av vanlige og dominerende arter, viser en tendens til en økning i vanlige arter i planteplanktonet og en svak nedgang i andel dominerende arter.

Den indeksen som viser et utslag på materialet er Hills modifiserte indeks for jevnhet (E5).

"Case study" Mjøsa viser at artsantall og diversitetsindekser varierer moderat fra år til år (Shannon-Wiener fra 2.5-3.5) i gjennomsnitt for sesongen, men viser kraftige sesongvariasjoner noen år. I 1991 varierte denne indeksen fra 0.7 til 4.1 i løpet av sesongen. Mønsteret over lengre tid er derimot stabilt og viser ingen trender. En registrering over minimum 3 år synes nødvendig for å reflektere den reelle diversiteten i innsjøen under stabil vannkvalitet.

3.1.3 Funksjonell diversitet

Nedenfor er plottet variasjonene i forekomsten av alger etter antatt spisbarhet for filtrerende dyreplanktonarter.

Vi har beregnet hvor stor andel av planteplanktonet som er lett spisbart for dyreplankton ("spisbar3 ") ut fra cellenes og evt. koloniens størrelse og form. Disse har normalt største lengde < 20 µm (se Sterner 1989). Ikke beitebare arter består av store og kolonidannende former ("spisbar 1"), mens arter som kan variere mye i størrelse, kolonidannelse og form her angis som "spisbar 2".

%-andel av totalt planteplanktonvolum

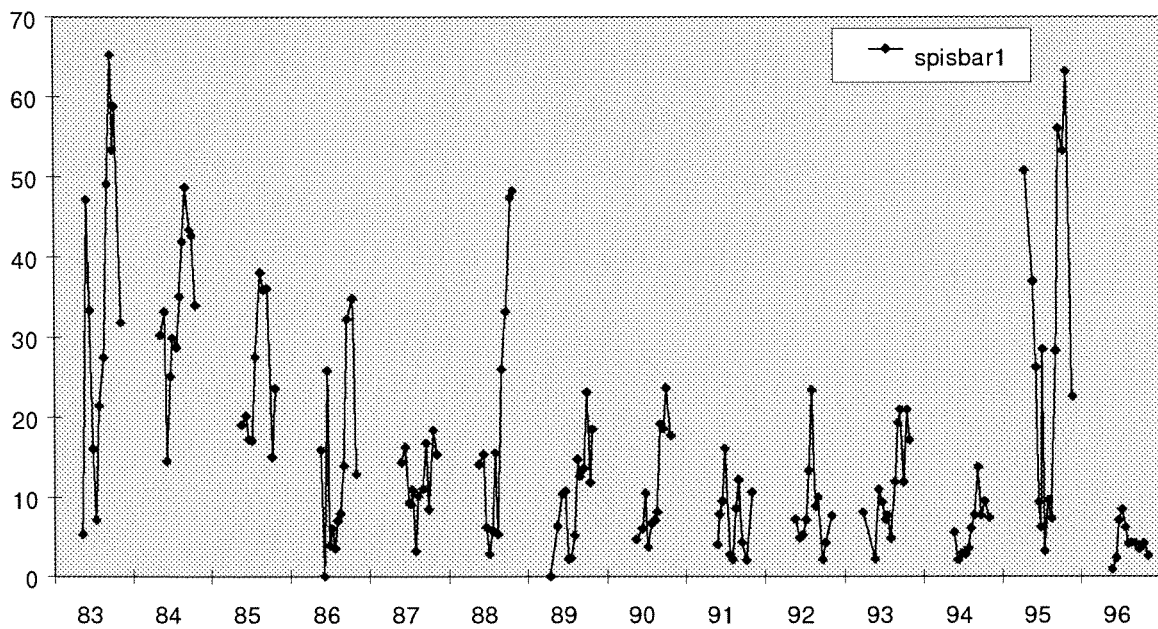


Fig. 26 Planteplankton i Mjøsa. Endring i %-andel av "lite spiselig" planteplanktonvolum.

%-andel av totalt planteplanktonvolum

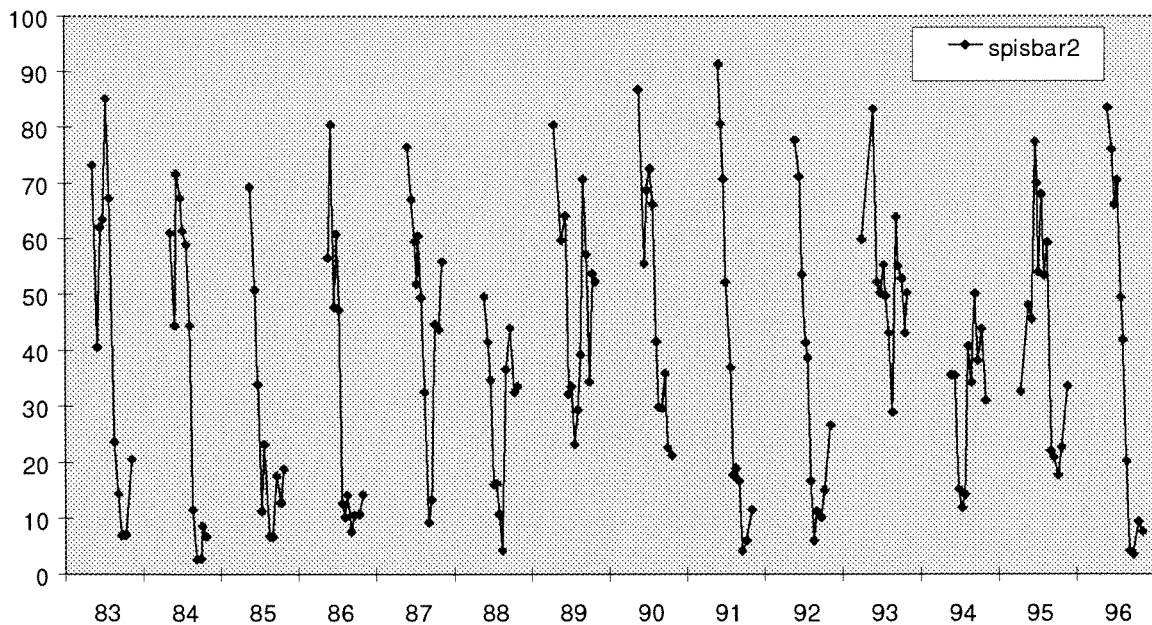


Fig. 27 Planteplankton i Mjøsa. Endring i %-andel av planteplankton i spisbarhetsklasse 2 av totalt planteplanktonvolum.

%andel av tot.volum

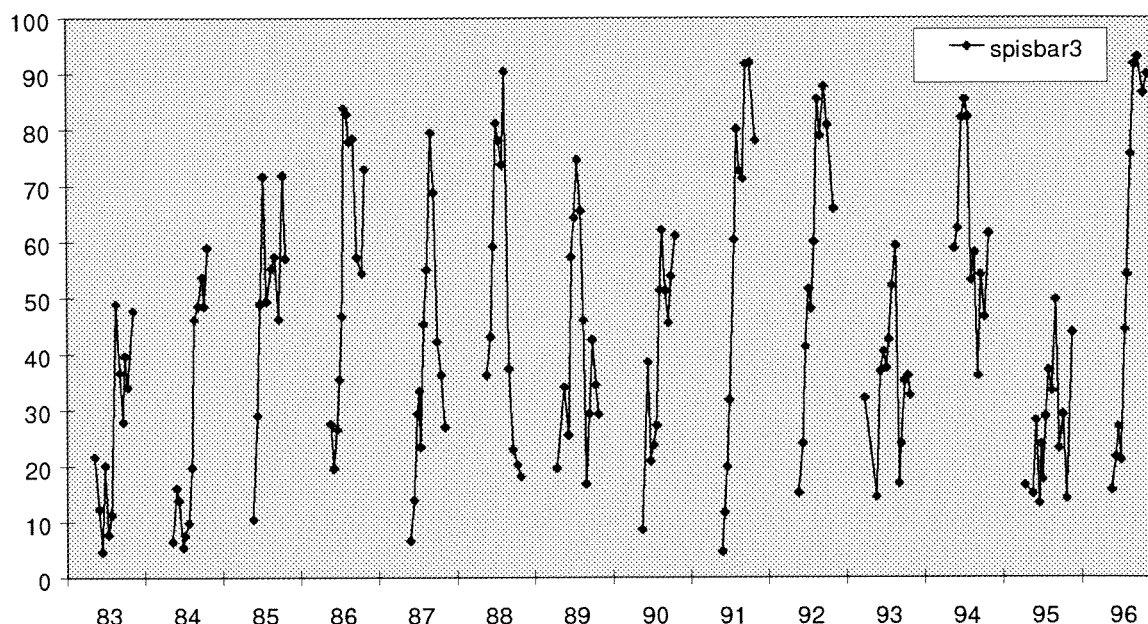


Fig. 28 Planteplankton i Mjøsa. Endring i %-andel av planteplankton i spisbarhetsklasse 3 av totalt algevolum.

Figurene viser til dels store variasjoner, men ingen tydelige trender med hensyn til andelen av planteplankton biomasse innenfor de tre spisbarhetsklasser. Det en kan se er en tendens til nedgang i andel av klasse 1 som er vanskelig tilgjengelig føde, og en tilsvarende tendens til økning i klasse 3 som er lett tilgjengelig føde.

3.2 Gjersjøen

3.2.1 Beskrivelse av utviklingen - dominans av grupper

Gjersjøen i Akershus har vært igjennom en lang fase med eutrofiering pga. store tilførsler av urensset avløpsvann, særlig fra midt i 1950-årene til tidlig i 1970-årene. Vannets innhold av total fosfor ble gradvis redusert etter at et renseanlegg for avløpsvannet ble satt i drift i 1971; fra ca 60 $\mu\text{g/l P}$ (vannkvalitetsklasse V) i 1969 til ca. 10 $\mu\text{g/l P}$ (vannkvalitetsklasse II) i 1995. NIVA har gjennomført et prøvetakingsprogram i innsjøen siden 1958 (se Faafeng og Oredalen, 1996).

Planteplanktonet viser gradvis avtak i totalvolum (figur 29) i perioden etter 1969, mens andel blågrønnalger (figur 30) avtok raskt i perioden 1981-82. Planteplanktonet var sterkt dominert av en rødbrun variant av *Planktothrix (Oscillatoria) agardhii* store deler av 1960- og 70-tallet, men denne populasjonen brøt sammen i 1981-82 og et samfunn mer dominert av diatoméer og cryptophycéer utviklet seg, forårsaket av endringer i innsjøens næringsomsetning (Faafeng og Brabrand, in prep.). En skulle derfor vente at de markerte endringene i planteplanktonsamfunnet i 1981-82 ga tilsvarende klare endringer i diversiteten. Vi vil beskrive utviklingen av planteplanktonet gjennom perioden 1969-95 ved hjelp av forskjellige diversitetsmål ut fra denne forventningen.

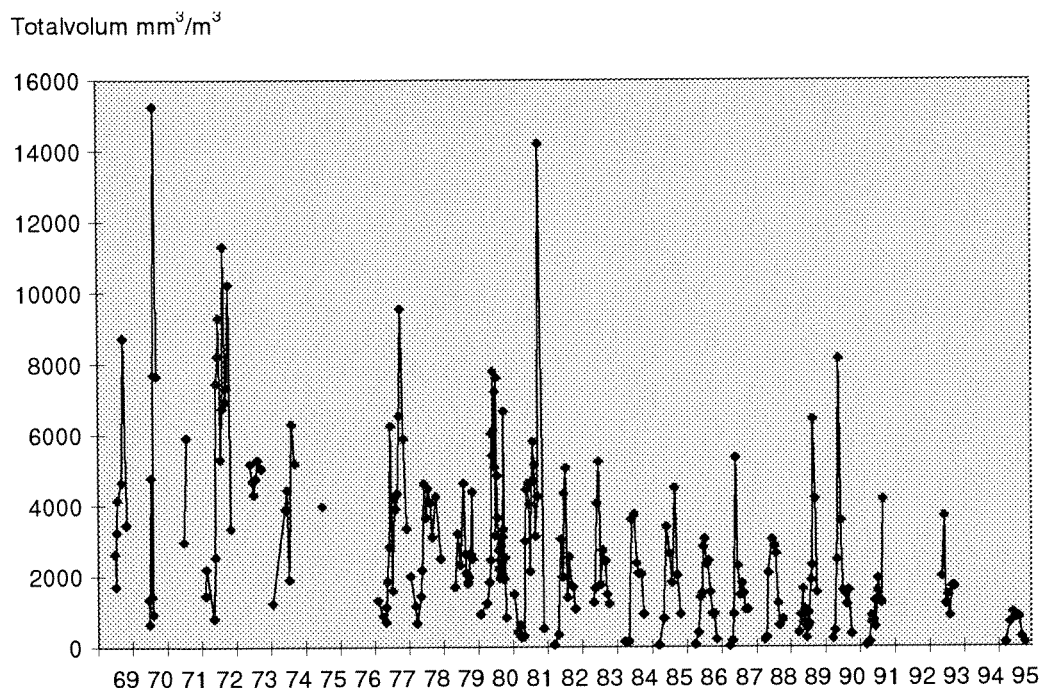


Fig. 29 Gjersjøens planteplankton. Utvikling av totalvolum 1969-95.

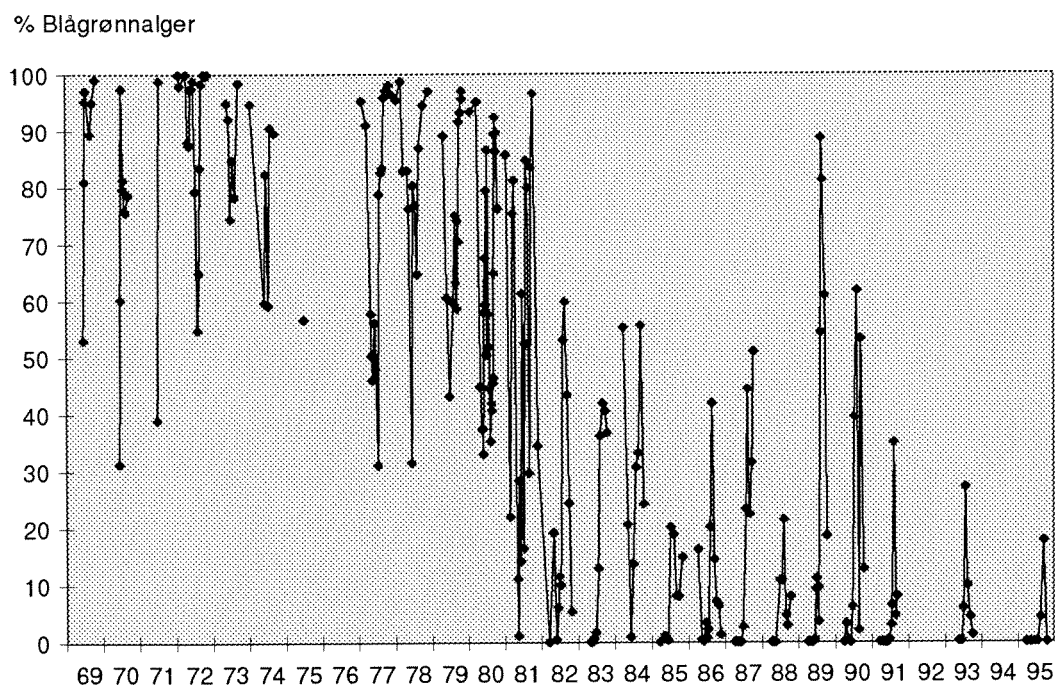


Fig. 30 Gjersjøens planteplankton. Andel blågrønnalger av totalt planteplanktonvolum.

Chrysophycéer er en gruppe planteplankton som normalt finnes med relativt liten andel av det samlede planteplanktonvolum under eutrofe forhold, men med større andel under mer oligotrofe forhold. Figur 31 viser at andelen chrysophycéer av totalt planteplanktonvolum økte kraftig etter endringene i 1981-82.

% Chrysophycéer av totalt planteplanktonvolum

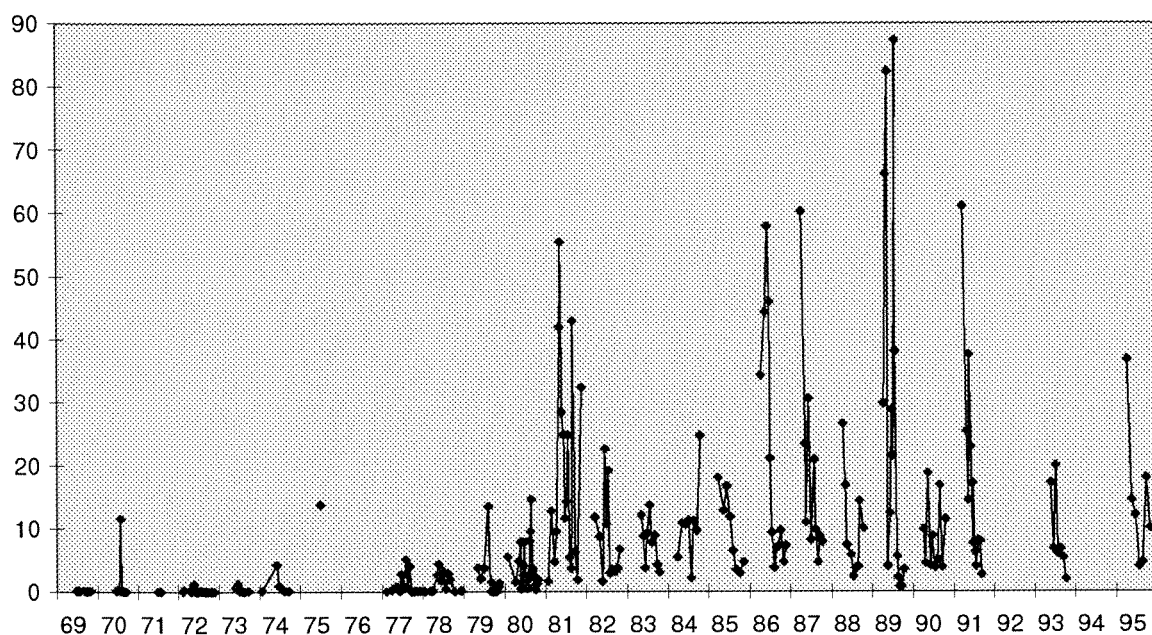


Fig. 31 Planteplankton i Gjørsjøen. Andelen chrysophycéer (gullalger) av totalt planteplanktonvolum.

Den sesongmessige utviklingen av volumet av diatoméer har vært ganske stabil gjennom perioden (figur 32), med et maksimum om våren eller tidlig på sommeren på 2000-4000 mm^3/m^3 . En markert våroppblomstring av diatoméer, spesielt på 1970-tallet, ble avløst av dominans om sommeren etter 1984.

Planteplanktonvolum mm^3/m^3

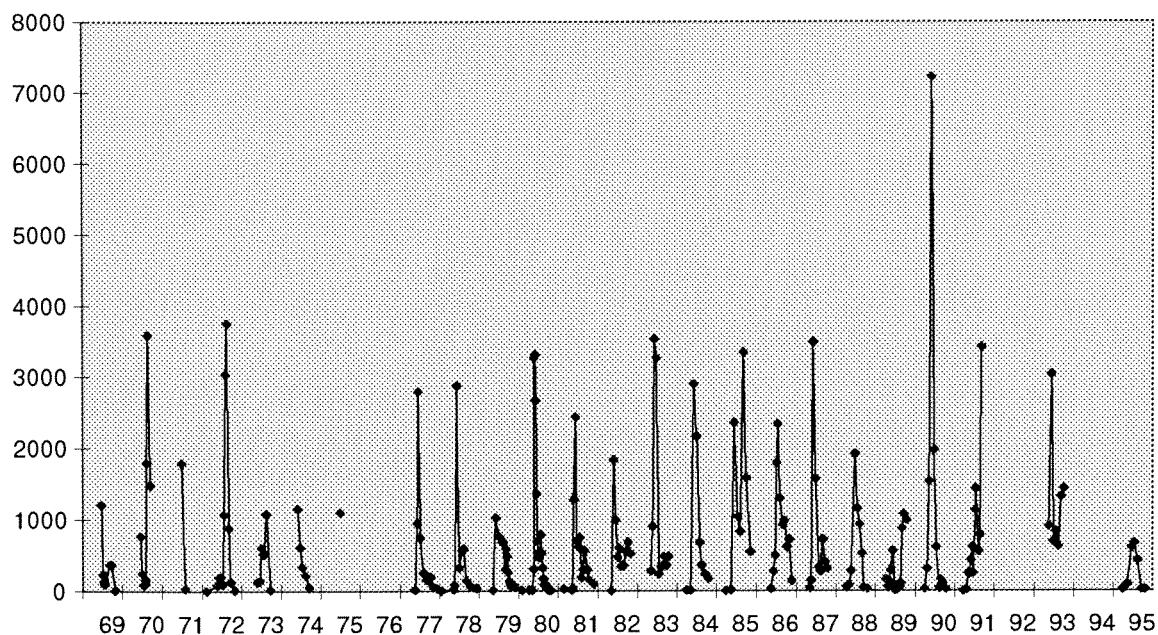


Fig. 32 Planteplankton i Gjørsjøen. Samlet volum av diatoméer (kiselalger).

Det er en generell tendens til at sentriske diatoméer forekommer hyppigere under eutrofe enn under oligotrofe forhold, men dette synes ikke å være tilfelle i Gjersjøen. I den mest eutrofe perioden var sentriske diatoméer nesten fraværende, mens sentriske og pennate vekslet om å dominere gjennom sesongen fra 1980 (Figur 33).

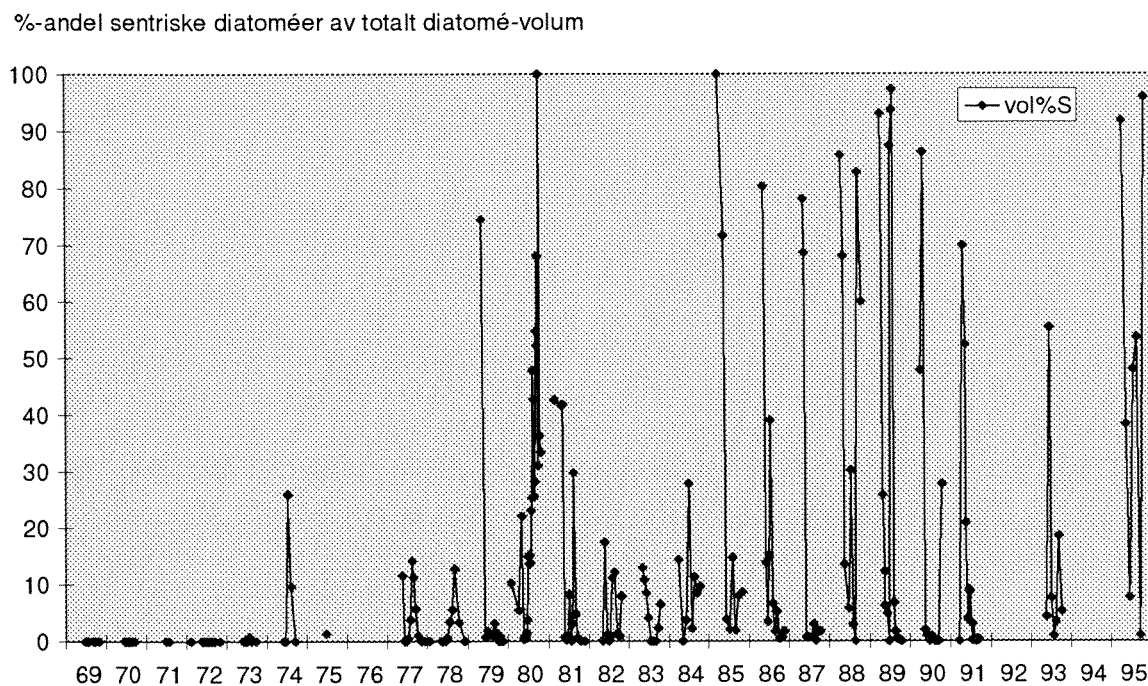


Fig. 33 Planteplankton i Gjersjøen. Andelen sentriske av totalt diatomé-volum.

3.2.2 Diversitetsindekser

I dette avsnittet presenteres flere aktuelle indekser for diversitet, både for artsrikdom (species richness) og jevnhet (evenness). Figur 34 viser beregnet Shannon-Wieners diversitetsindeks for planteplanktonet i Gjersjøen. Verdiene viser klart økende tendens etter endringene i planteplanktonet i 1981-82.

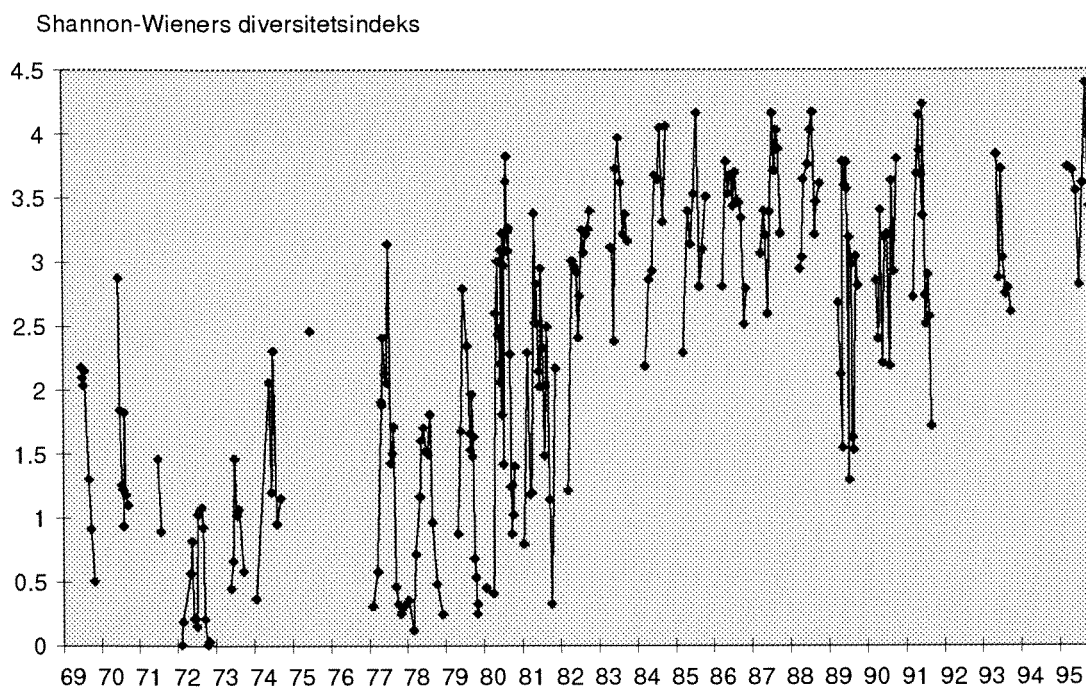


Fig. 34 Planteplankton i Gjersjøen. Shannon-Wieners diversitetsindeks

Figur 35 viser at disse endringene også i høy grad blir beskrevet av Berger-Parkers dominansindeks. En art utgjorde > 50 % av biomassen (60 til nesten 100 %) før 1982, men avtok til < 50 % (vanligvis 20 til 60 %) etter 1981.

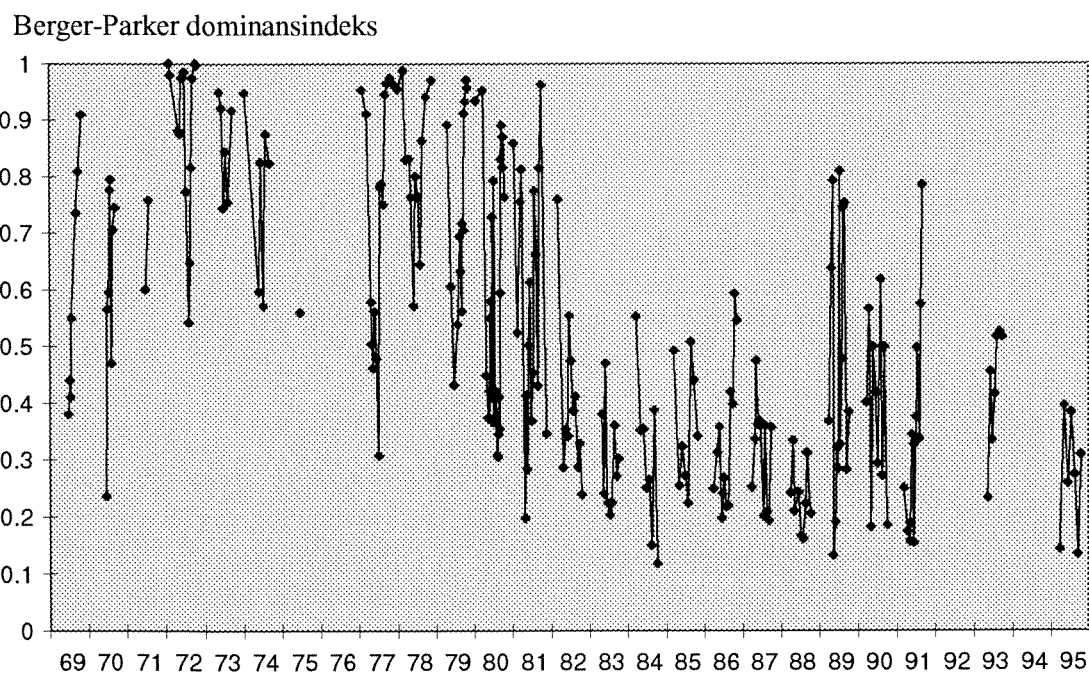


Fig. 35 Planteplankton i Gjersjøen. Berger-Parkers dominansindeks.

Tilsvarende økte antallet av henholdsvis vanlige og svært vanlige arter beregnet som Hills N1 og N2 (figur 35). Antallet vanlige arter økte fra < 5 før 1981-82 til ca 10, mens svært vanlige arter hele tiden lå noe lavere.

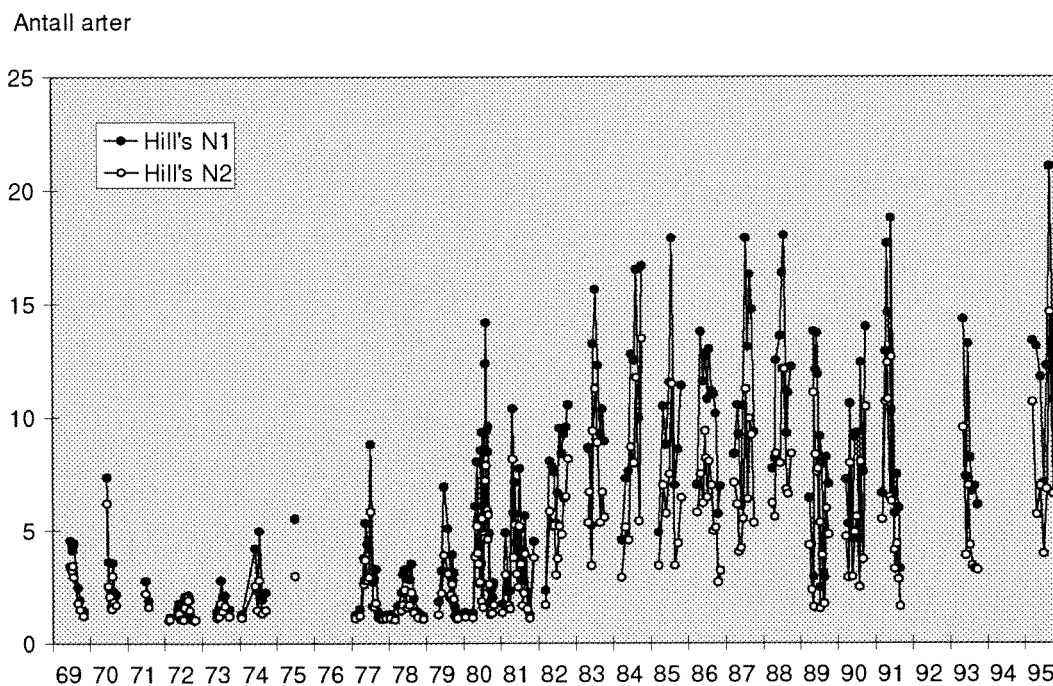


Fig. 36 Gjersjøens plantep plankton. Hills diversitetsindekser N1 og N2.

Jevnheten, beregnet som E (Pielou 1975) viste også tydelige forskjeller før og etter 1981-1988 (figur 37). Som vi imidlertid ser nedenfor kan dette skyldes endringer i antallet registrerte taxa.

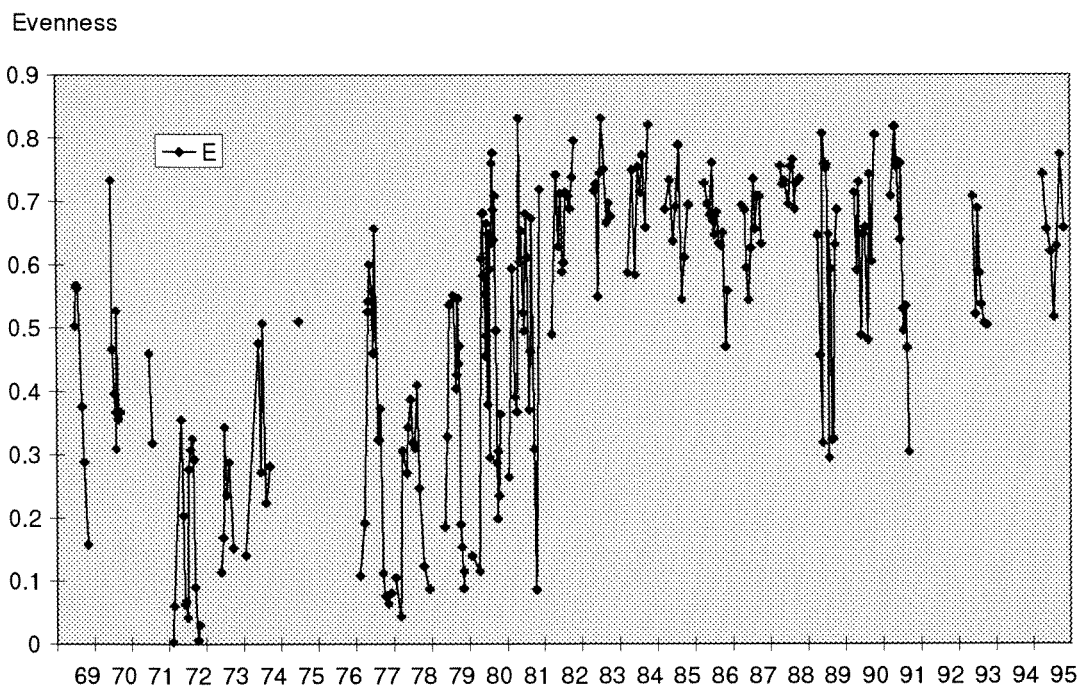


Fig. 37 Gjørsjøens plantep plankton. Jevnhetsindeks, evenness (E), Pielou 1975.

Hills modifiserte jevnhetsindeks, E5 (figur 38) synes ikke å fange opp endringene like godt som Pielous jevnhetsindeks (figur 37), eventuelt kan endringene være mindre enn E skulle tilsi. E5 er ganske uavhengig av antallet registrerte taxa, idet den bare angir et forhold mellom "vanlige" og "svært vanlige" arter. Dette i motsetning til Pielous jevnhetsindeks, som er følsom for totalt antall registrerte taxa. Det kan bety at antallet arter med liten forekomst har økt, mens altså forholdet mellom de mest vanlige artene har vært ganske stabilt. Dette indikerer at jevnheten egentlig har endret seg mindre enn artsantallet.

Hills modifiserte jevnhetsindeks, E5

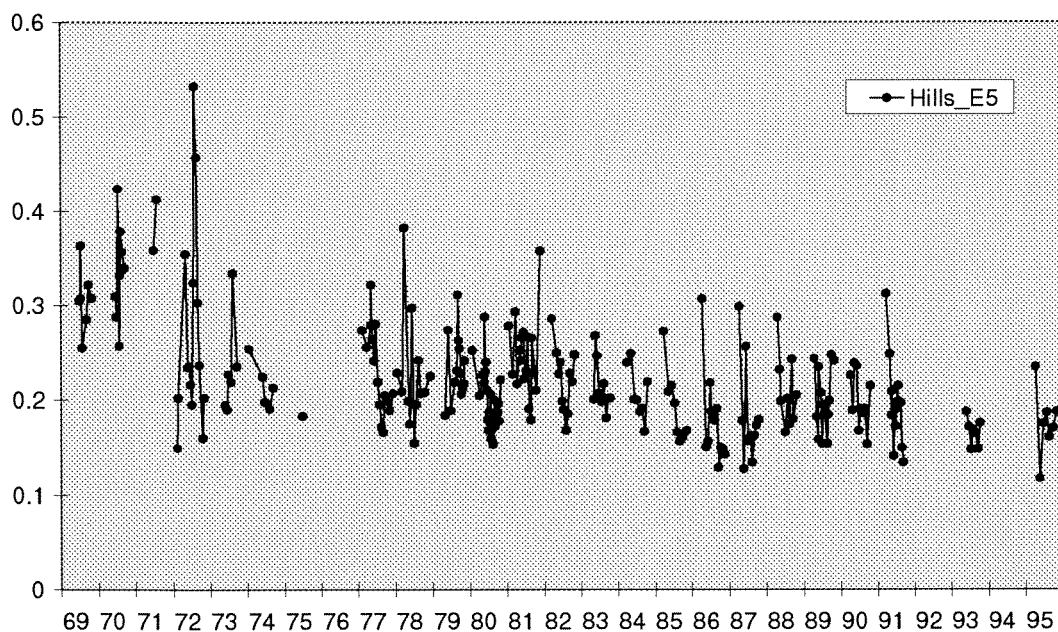


Fig. 38 Plantep plankton i Gjørsjøen. Hills modifiserte indeks for jevnhet (E5).

3.2.3 Funksjonell diversitet

I tillegg til taksonomisk diversitet kan en tenke seg forskjellige typer funksjonell diversitet. Vi vil vise eksempel på dette ved å sortere forekomsten av alger etter antatt spisbarhet for filtrerende dyreplankton. Som beskrevet under "case study" Mjøsa har vi beregnet hvor stor andel av planteplanktonet som er lett tilgjengelig som føde for dyreplankton ("spisbar3") ut fra cellenes og evt. koloniernes størrelse og form. Disse har normalt største lengde $< 20\mu\text{m}$ (Sterner 1989). Arter som er vanskelig tilgjengelig som føde består av store arter og kolonidannende former ("spisbar1"), mens arter som kan variere mye i størrelse, kolonidannelse og form her angis som "spisbar2".

Figurene 39-41 viser at denne indikatoren gir et klart bilde av endringene i Gjersjøen. Den lite spisable gruppen dominerte frem til 1981, mens forekomsten av den intermediære og lett spisable gruppen økte etter 1981-82.

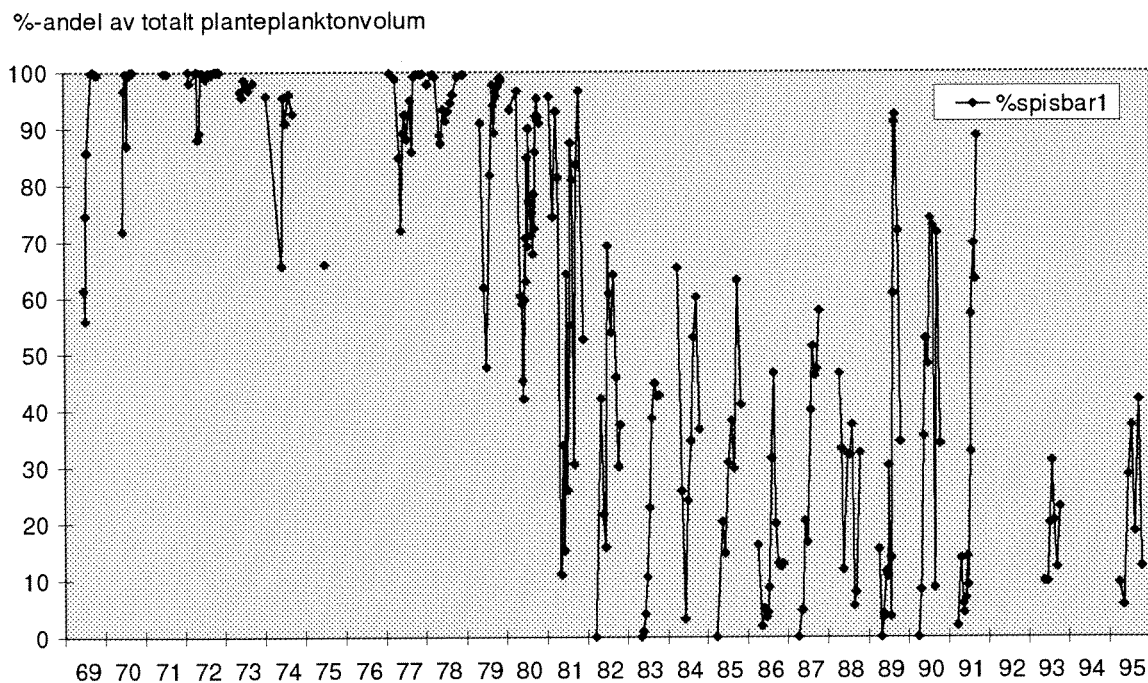


Fig. 39 Planteplankton i Gjersjøen . Andelen av spisbarhetsklasse 1 (lite spisable) av totalt algevolum.

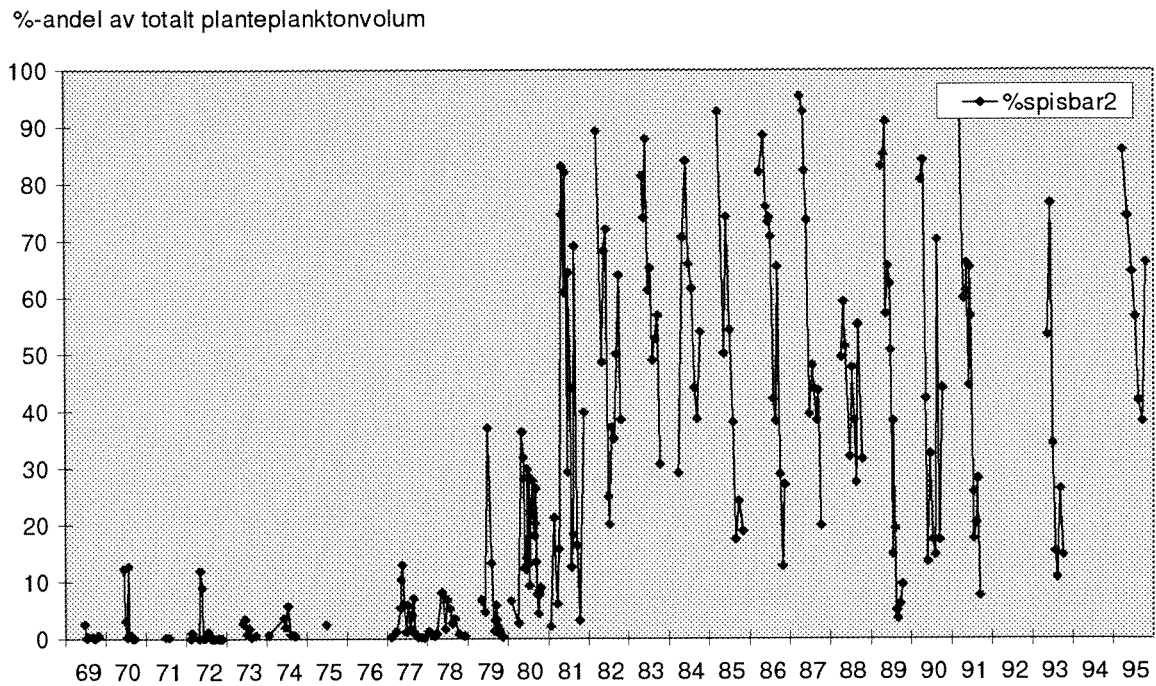


Fig. 40 Planteplankton i Gjersjøen . Andelen av spisbarhetsklasse 2 av totalt planteplanktonvolum.

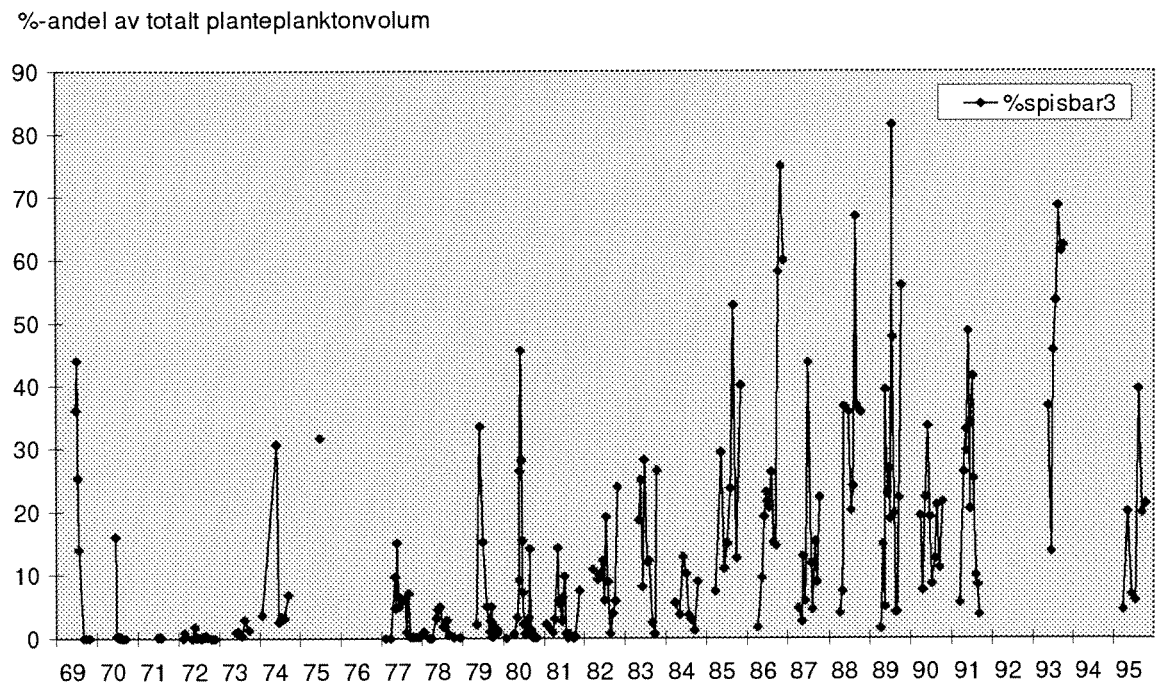


Fig.41 Planteplankton i Gjersjøen. Andelen av spisbarhetsklasse 3 av totalt planteplanktonvolum.

Variasjon over årstid

Den lange tidsserien fra Gjersjøen gir oss anledning til å studere om det er noen systematisk variasjon av diversiteten gjennom året. Som tidligere vist økte Shannons korrigerte diversitetsindeks fra et lavt nivå i perioden 1968-81 til et betydelig høyere nivå i 1982-95 fordi sterk dominans av en art i den første perioden opphørte etter 1981 (figur 42).

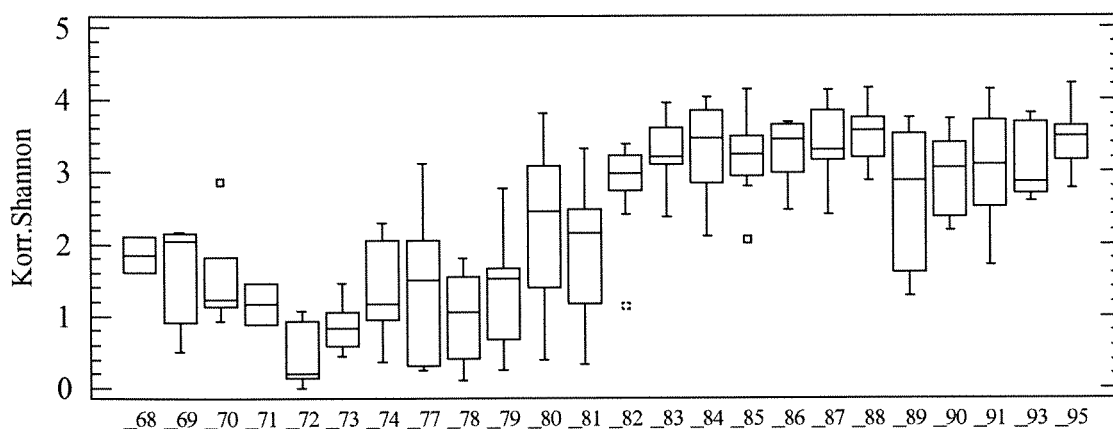


Fig. 42 Shannons diversitetsindeks for planteplankton i Gjersjøen 1968-95. Fordelingen pr. år er presentert som Box-and-Whisker plot der 50 % av observasjonene (fra nedre kvartil til øvre kvartil) er avgrenset av rektangelet og medianen er markert med en horisontal linje i rektanglet. Største og minste verdier angis ved toppen og bunnen av de vertikale linjer, mens ekstremverdier vises med en firkant.

I figur 43 og 44 har vi behandlet de to periodene 1968/81 og 1982/95 separat og presentert diversitetsverdiene som er registrert for hver måned i sommerhalvåret (mars/november) for seg. For vintermånedene finnes så lite informasjon at det er utelatt i analysen. Figuren viser for det første hvordan diversiteten er lav om våren før isen smelter på Gjersjøen i mars og april. Dette gjelder for begge periodene (figur 43 og 44). Utover sommeren reagerer diversiteten imidlertid forskjellig i de to periodene. Før 1982 var verdien høyest i mai til juli for deretter gradvis å avta utover høsten. Avtaket er forårsaket av gradvis økende dominans av *Planktothrix* (*Oscillatoria*).

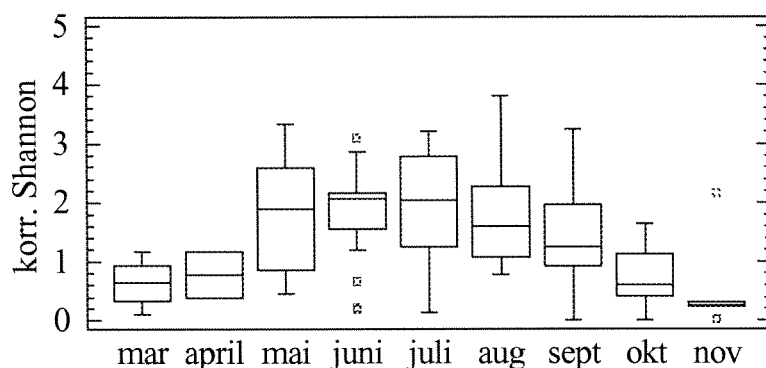


Fig. 43 Shannons diversitetsindeks for planteplankton i Gjersjøen for perioden 1968-1981, fordelt pr. måned for mars til november.

Etter 1982 har *Planktothrix* spilt en underordnet rolle i Gjersjøen. Dette førte ikke bare til økte diversitetverdier i forhold til perioden før 1982, men verdiene holdt seg også ganske konstante på et relativt høyt nivå fra mai til november i hele perioden. Mens medianverdiene i sommermånedene før 1982 lå på ca. 2 ble nivået hevet til ca. 3 etter 1981.

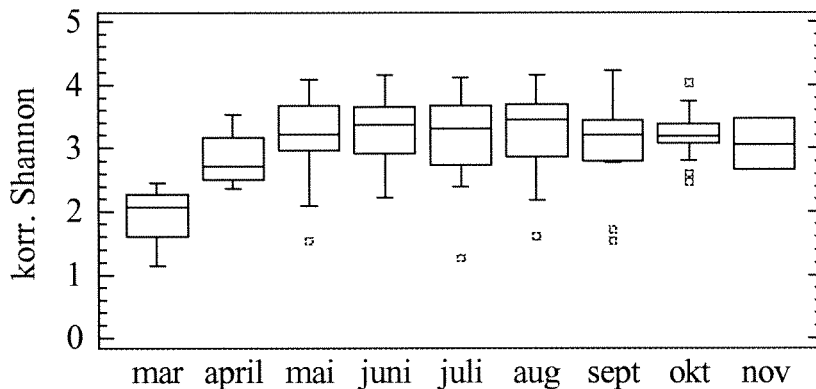


Fig. 44 Shannons diversitetsindeks for planteplankton i Gjersjøen for perioden 1982-1995, fordelt pr. måned for mars til november.

Kunnskapsmangler:

- Data om årstidsvariasjon i diversitet er ikke studert fra andre innsjøer, men foreliggende data vil gjøre dette mulig. Ved å få bedre kunnskap om systematiske variasjoner i diversiteten over årstid kan en også få mer detaljert informasjon om mulige variasjoner som skyldes endringer i miljøet.

3.3 Helgetjernet

3.3.1 Beskrivelse av utviklingen - dominans av grupper

Helgetjernet er et lite, grunt tjern i Marker kommune i Østfold. Innsjøen ble belastet med urensset avløp fra omgivende bebyggelse og hadde store oppblomstringer av blågrønnalger gjennom en årrekke. Innsjøen ble brukt i et eksperiment for å se om fjerning av fisken kunne ha noen effekt på algemengden og vannkvaliteten forøvrig (Faafeng og Brabrand, 1990). Innsjøen ble behandlet med fiskegiften rotenon to ganger og begge de påfølgende år (1985 og 1987) var algemengden vesentlig redusert (figur 45), pga. beiting fra store konsentrasjoner av store *Daphnia*. Denne responsen har forskjellig årsak ("top-down") fra den vi finner i Gjersjøen ("bottom-up").

Data om planteplankton fra Helgetjernet blir brukt her for å se hvilke effekter endringene i beitetrykket hadde på forskjellige diversitetsindekser for planteplanktonet. Vi begrenser diskusjonen om Helgetjernet til perioden juli og august fordi det var i den delen av sommeren at effektene av manipuleringen var mest tydelig. Dette er spesielt tydelig i figur 45 som beskriver total planteplanktonvolum. Volumet ble sterkt redusert i 1985 og 1987 pga. beitekontroll.

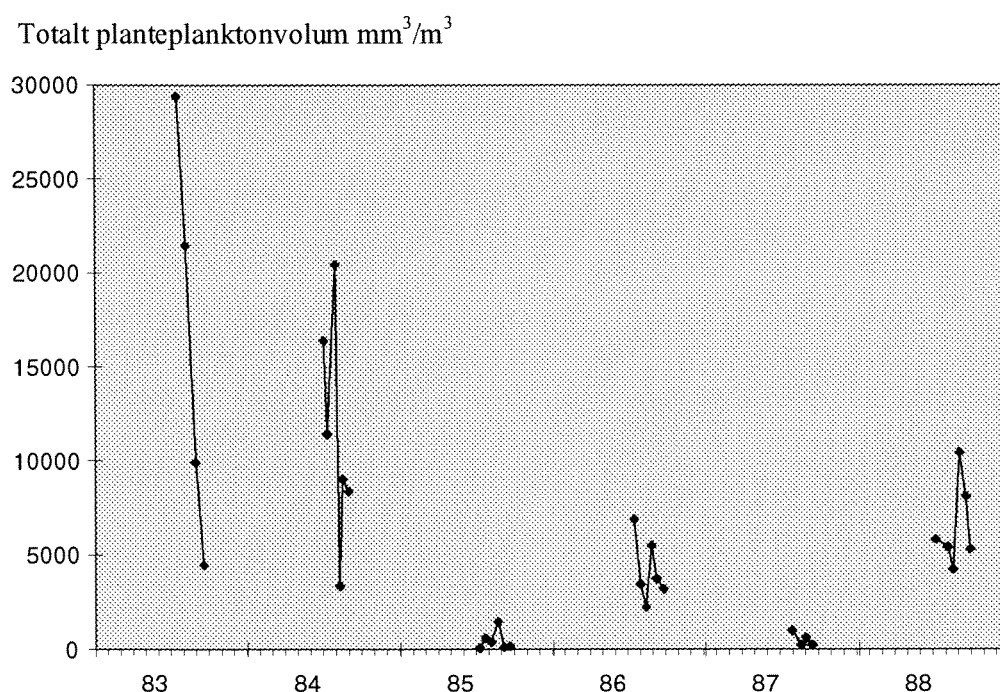


Fig. 45 Planteplanktonets totalvolum i Helgetjernet i juli og august i 1983-88. Høyt beitetrykk fra *Daphnia* i 1985 og 1987.

Andelen blågrønnalger var svært høy i årene forut for manipuleringen og også etter at fisk (mort) påny hadde invadert innsjøen i 1988 (figur 46). I de to årene med høyt beitetrykk var denne algegruppen sterkt redusert.

%-andel blågrønnalger av totalt planteplanktonvolum

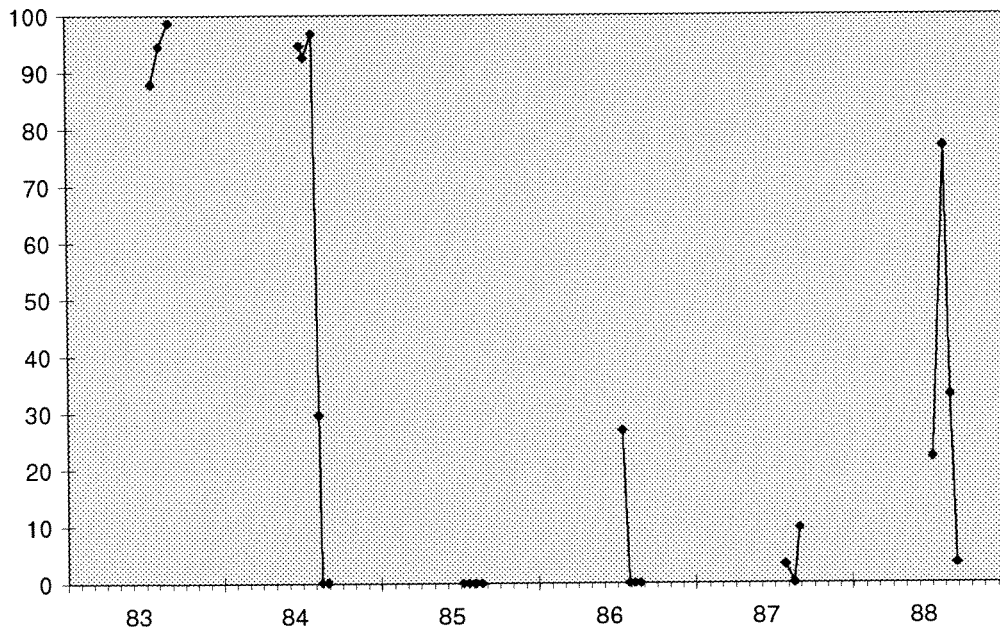


Fig. 46 Andel blågrønnalger av totalt volum planteplankton i Helgetjernet i perioden i juli og august i 1983-88. Høyt beitetrykk fra *Daphnia* i 1985 og 1987.

3.3.2 Diversitetsindekser

Hverken Shannon-Wieners diversitetsindeks eller Berger-Parkers dominansindeks (figur 47 og 48) tyder på endringer i diversiteten i 1985 og 87 til tross for dramatiske reduksjoner i biomassen. Shannon-Wieners diversitetsindeks økte i perioden 1983-86, for så å stabilisere seg. Tilsvarende avtok Berger-Parkers dominansindeks i den samme perioden.

Shannon-Wieners diversitetsindeks

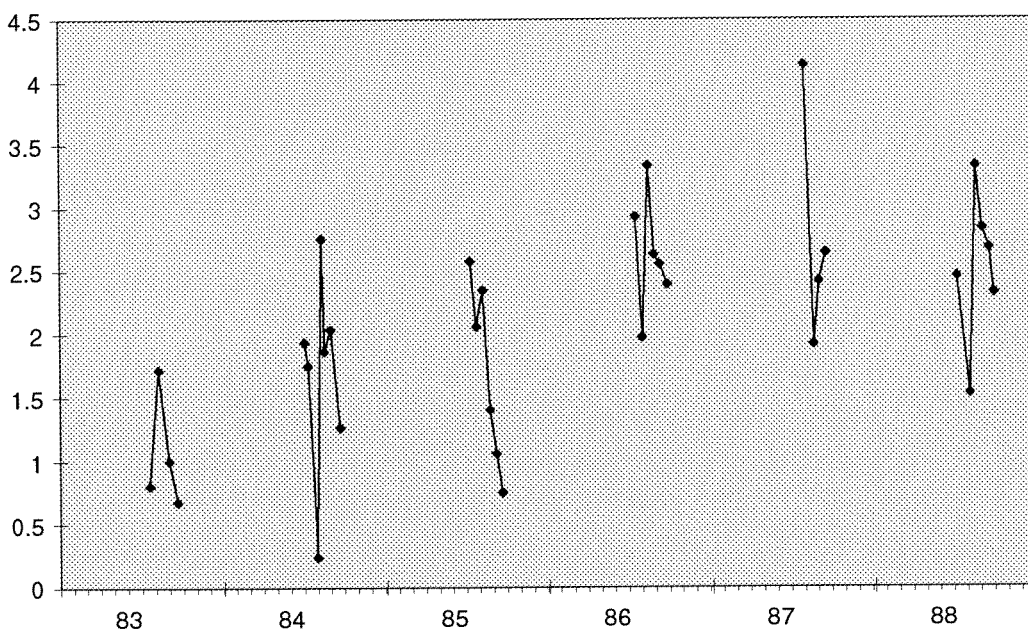


Fig. 47 Shannon-Wieners diversitetsindeks.

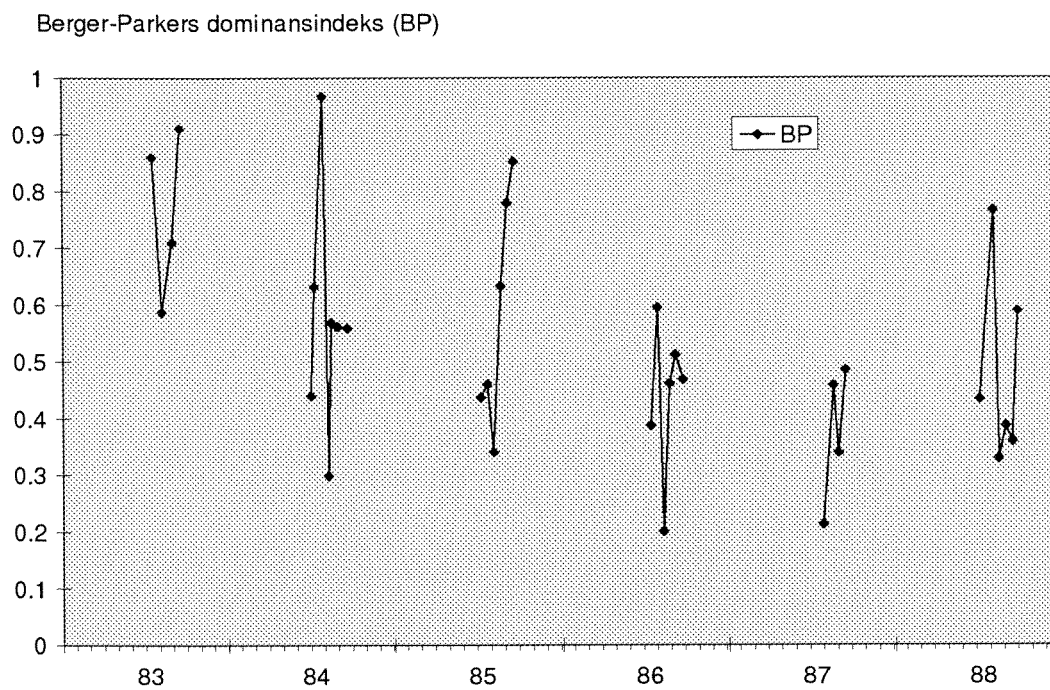


Fig. 48 Planteplankton i Helgetjernet i juli og august 1983-88. Berger-Parkers dominansindeks. Høyt beitetrykk fra *Daphnia* i 1985 og 1987.

Heller ikke Hills indekser; N1, N2 og E5 eller Pielous E ble systematisk endret pga.manipuleringene, som vist i figurene 45-47 nedenfor.

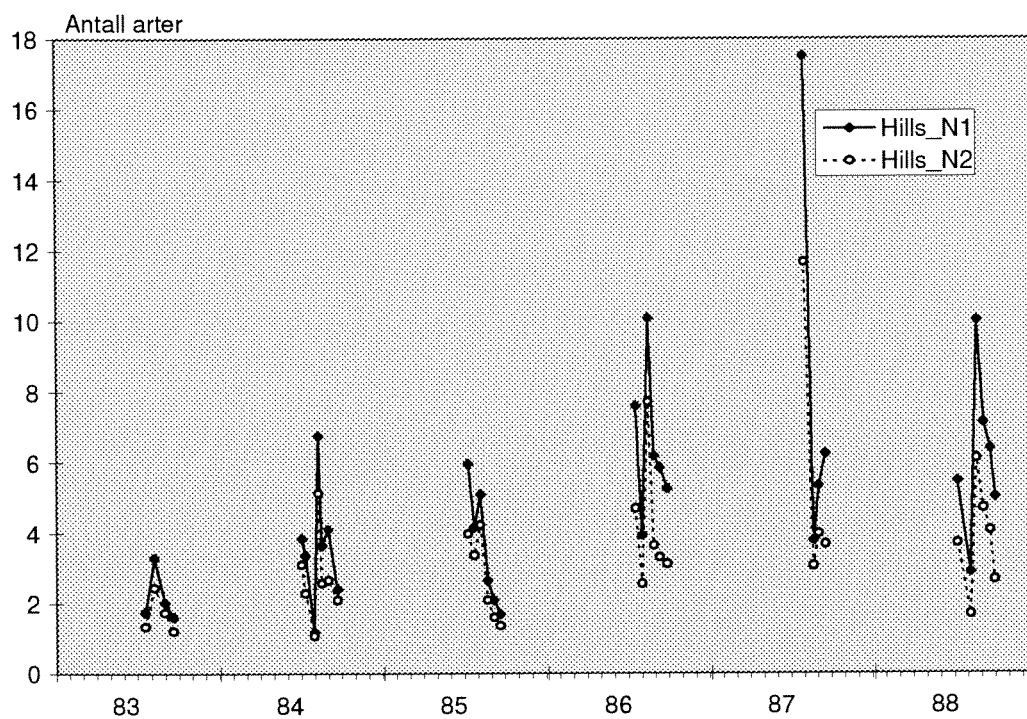


Fig. 49 Planteplankton i Helgetjernet i juli og august 1983-88. Hills diversitetsindekser N1 og N2. Høyt beitetrykk fra *Daphnia* i 1985 og 1987.

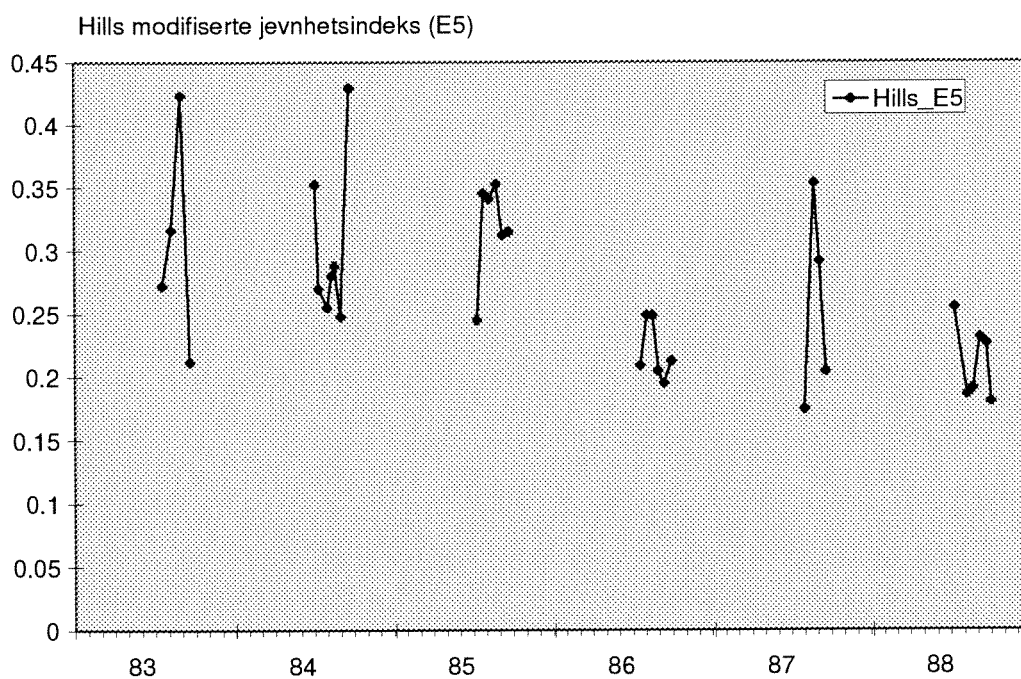


Fig. 50 Planteplankton i Helgetjernet i juli og august 1983-88. Hills jevnhetsindeks E5. Høyt beitetrykk fra *Daphnia* i 1985 og 1987.

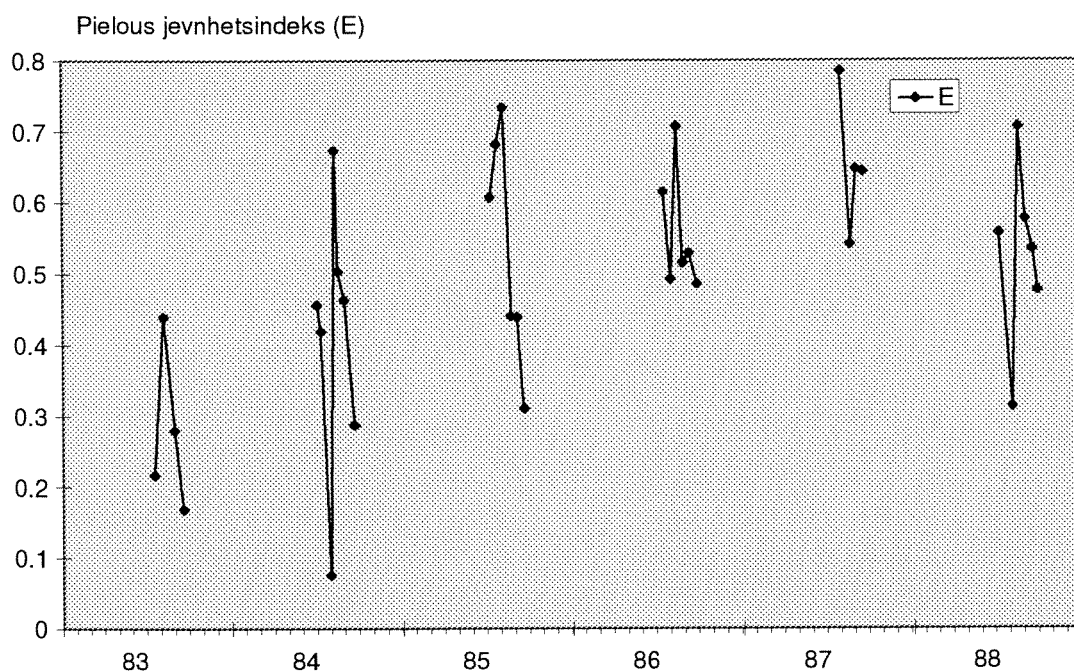


Fig. 51 Planteplankton i Helgetjernet i juli og august 1983-88. Pielous jevnhetsindeks E. Høyt beitetrykk fra *Daphnia* i 1985 og 1987.

3.3.3 Funksjonell diversitet

Andelen lite spisbare arter ble tydelig redusert i de to årene med høyt beitepress (figur 52), mens både middels spiselige (figur 53) og lett spiselige (figur 54) økte.

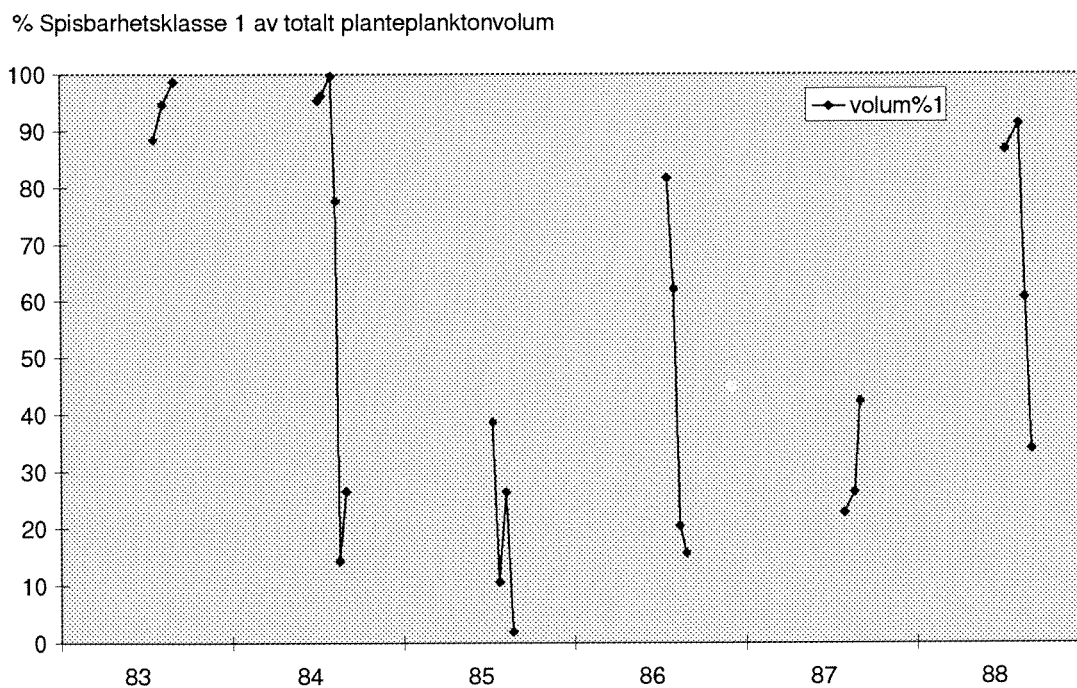


Fig. 52 Planteplankton i Helgetjernet i juli og august 1983-88. Prosentandel spisbarhetsklasse 1 av totalt planteplanktonvolum.

% Spisbarhetsklasse 2 av totalt planteplanktonvolum

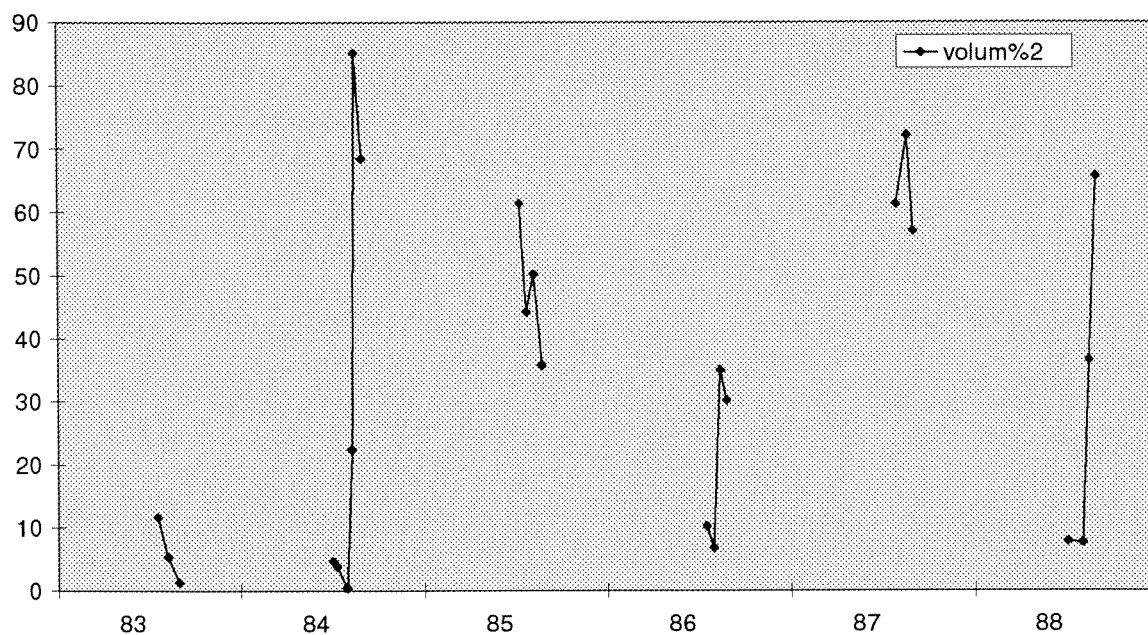


Fig. 53 Planteplankton i Helgetjern i juli og august 1983-88. Prosentandel spisbarhetsklasse 2 av totalt planteplanktonvolum.

% Spisbarhetsklasse 3 av totalt planteplanktonvolum

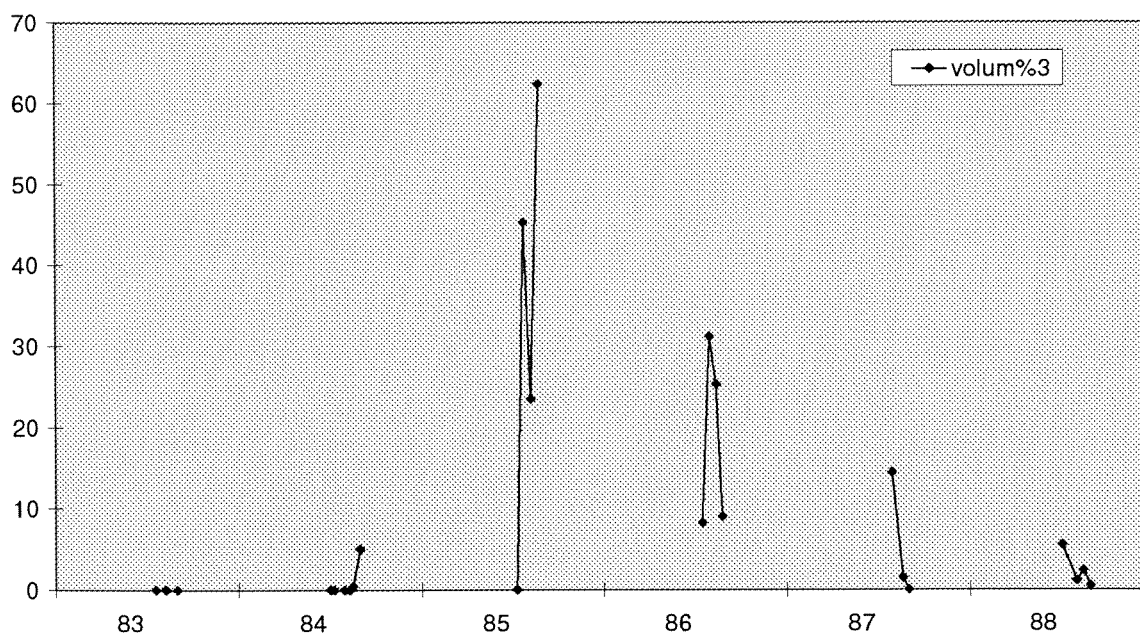


Fig. 54 Planteplankton i Helgetjern i juli og august 1983-88. Prosentandel spisbarhetsklasse 3 av totalt planteplanktonvolum.

Andelen chrysophycéer økte sterkt i 1985, men vesentlig mindre i 1987 (figur 55).

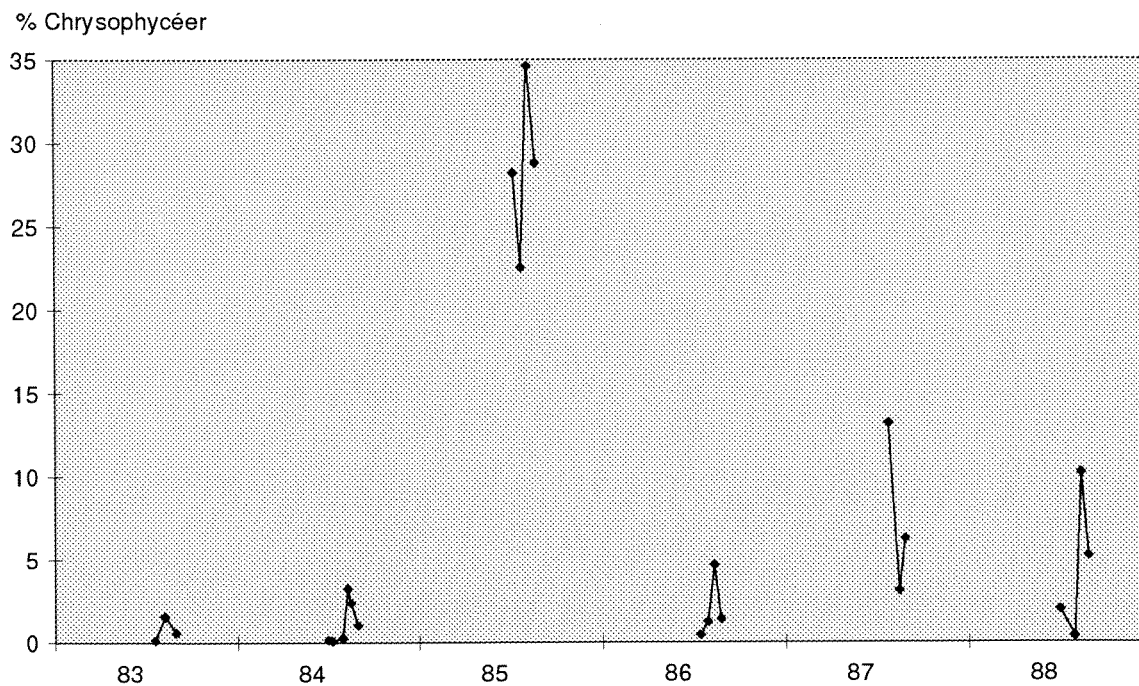


Fig. 55 Planteplankton i Helgetjern i juli og august 1983-88. Prosentandel chrysophycéer (gullalger) av totalt planteplanktonvolum.

Figur 56 viser at andelen sentriske diatoméer var lavere i 1985 og tildels 1987 enn i resten av perioden.

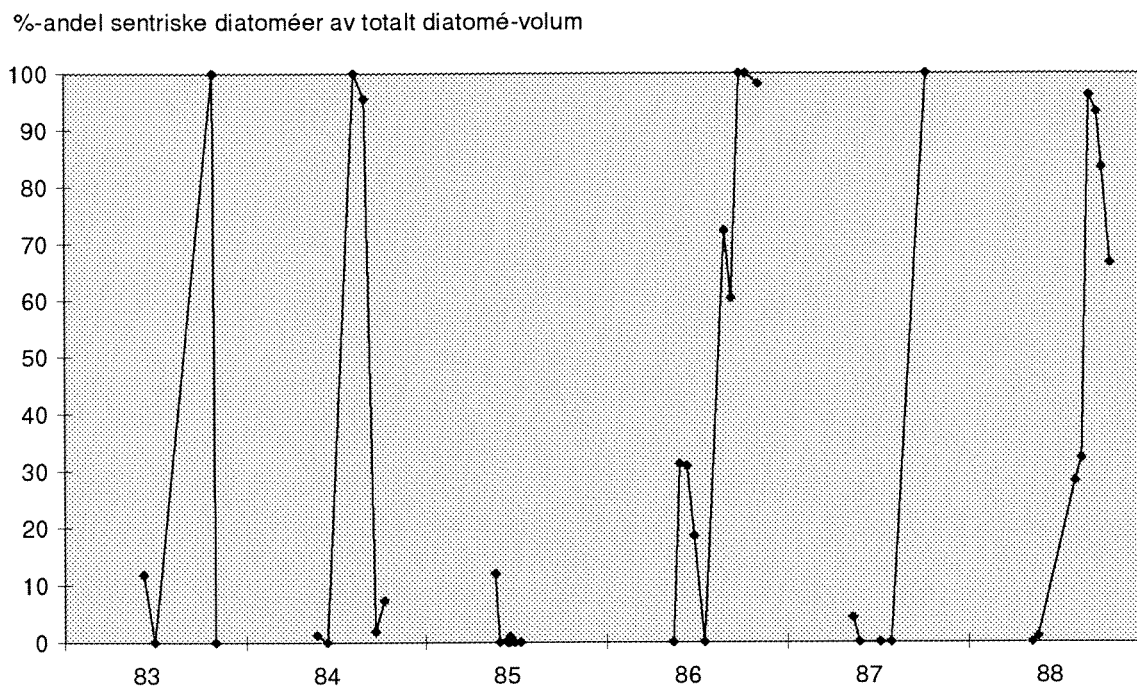


Fig. 56 Planteplankton i Helgetjern i perioden 1983-88. Prosentandel sentriske- av totalt diatomé-volum.

4. Sesongvariasjoner over trofigradienten

I oligotrofe innsjøer er de relative variasjonene i totalvolum, prosentvis sammensetning av algegruppene og de viktigste artene beskjedne gjennom vekstsesongen. I eutrofe sjøer viser algesamfunnene større variasjoner, med store volumsvingninger og raske suksesjoner.

Faafeng og Fjeld (1996) viste, figur 57, at variansen av klorofyllverdier målt gjennom en vekstsesong økte eksponensielt med gjennomsnittskonsentrasjonen ($r^2 = 0.91$).

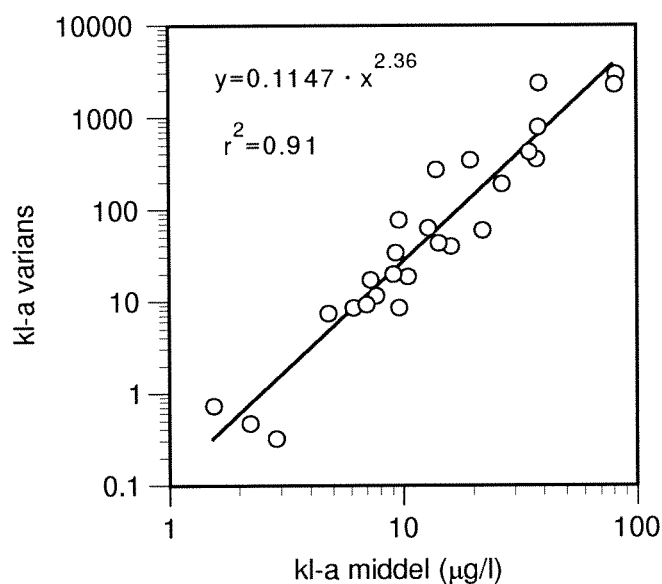


Fig. 57 Variansen av klorofyllverdier målt gjennom en vekstsesong.

Planteplanktonsamfunnet i eutrofe innsjøer kan ha svært forskjellig suksesjon gjennom vekstsesongen, selv om det totale planteplanktonvolum er av samme størrelsesorden. Dette skyldes at artssammensetningen i stor grad påvirkes av andre faktorer enn P-konsentrasjonen, som f.eks. humusinnhold, turbiditet, kalsiuminnhold, metallkonsentrasjon, temperatur, lysforhold og vindpåvirkning.

Inndeling av innsjøene i klasser etter økende grad av eutrofiering er som oftest basert på gjennomsnittsvolum og maksimum registrert totalvolum planteplankton gjennom vekstsesongen (Brettum 1989), eller på innholdet av totalfosfor eller klorofyll-a i vannmassene.

Nedenfor har vi presentert resultater fra henholdsvis to oligotrofe, to mesotrofe og to sterkt eutrofe innsjøer for å vise hvorledes disse varierer gjennom en vekstsesong (upubliserte data fra NIVAs eutrofieringsundersøkelser, og Erikstad og medarb. 1995).

Oligotrofi

De to oligotrofe innsjøene Mjermen og Nøklevatn i Akershus har, som figur 58 viser, store overenstemmelser både med hensyn til algemengde og sammensetning av de viktigste gruppene. De kan være representative for slike sjøer i Sør-Norge. Mjermen er relativt humøs, mens Nøklevatn har klarere vannmasser. Går en inn på artssammensetningen vil en se at samfunnene også er ganske like hva angår de viktigste artene. Chrysophyceae (gullalger) er viktigste gruppe, mens innholdet av kiselalger (Bacillariophyceae) varierer noe. De andre gruppenes prosentvise andel av det samlede planteplankton viser derimot god overenstemmelse mellom disse to innsjøene.

Shannon-Wieners diversitetsindeks og "evenness" varierer relativt lite gjennom vekstsesongen i begge innsjøene. En nedgang i verdiene kan spores i Nøklevatn når andelen av Bacillariophyceae (diatoméer, kiselalger) økte i juni-juli. Artsantallet (antall taksa) lå i begge innsjøene omkring 50 det meste av sesongen, men artsantallet i Nøklevatn økte betydelig i august, til over 60.

Nedgangen i diversitet i juni-juli i Nøklevatn gjenspeiles også i en kraftig økning i Berger-Parkers dominansindeks. Økt dominans ble i Mjermen registrert i juli-august, men gjennomgående lå verdiene for Berger-Parkers indeks for dominans lavt.

Blant de oligotrofe og ultraoligotrofe innsjøene er det vanligvis mindre forskjeller i algemengde og artssammensetning, enn blant innsjøer innenfor de andre trofinivåene.

Mesotrofi

De mesotrofe innsjøene Lundebyvatn og Lyseren i Akershus har, som figur 59 viser, mye større variasjoner både med hensyn til totalt planteplanktonvolum og prosentvis andel for de fleste hovedgrupper av alger. Her representerer Lundebyvatn en sterkt humøs innsjø, mens Lyseren har klarere vannmasser. Disse innsjøene representerer forskjellige innsjøtyper innenfor samme trofinivå. Gruppen Chrysophyceae (gullalger) er den viktigste også blant disse innsjøene, men i mindre grad enn i de mer næringsfattige innsjøene. I det humøse Lundebyvatnet ble arter innen gruppen Cyanophyceae (cyanobakterier, blågrønnalger) ikke registrert, mens denne gruppen var vanlig representert i Lyseren. De middels næringsrike, humøse innsjøene i lavlandsområdene på Østlandet har ofte en større andel av gruppen Raphidophyceae, med arten *Gonyostomum semen*, i vannmassene. Denne arten er mest dominerende om sommeren og tidlig på høsten.

Indeksene viser høye verdier for Shannon-Wieners diversitetsindeks og "evenness" i begge innsjøene, med nedgang i diversiteten ved chrysophycémaksimum i juli-august i Lyseren, men en økning i indeksen på denne tiden i Lundebyvatn. Figuren viser at Berger-Parkers dominansindeks varierer en del gjennom sesongen med laveste verdier når diversiteten er størst, som forventet.

Artsantallet (antall taksa) var høyt i Lundebyvatn med omkring 60 på det meste, men med store variasjoner fra prøve til prøve. I Lyseren var antallet jevnere gjennom sesongen og lå mellom 40 og 50.

Artssammensetningen i de middels næringsrike, mesotrofe innsjøene er ofte svært forskjellig, med tildels vidt forskjellige arter som de viktigste. Innsjøene kan inneholde elementer både av oligotrofe og eutrofe arter.

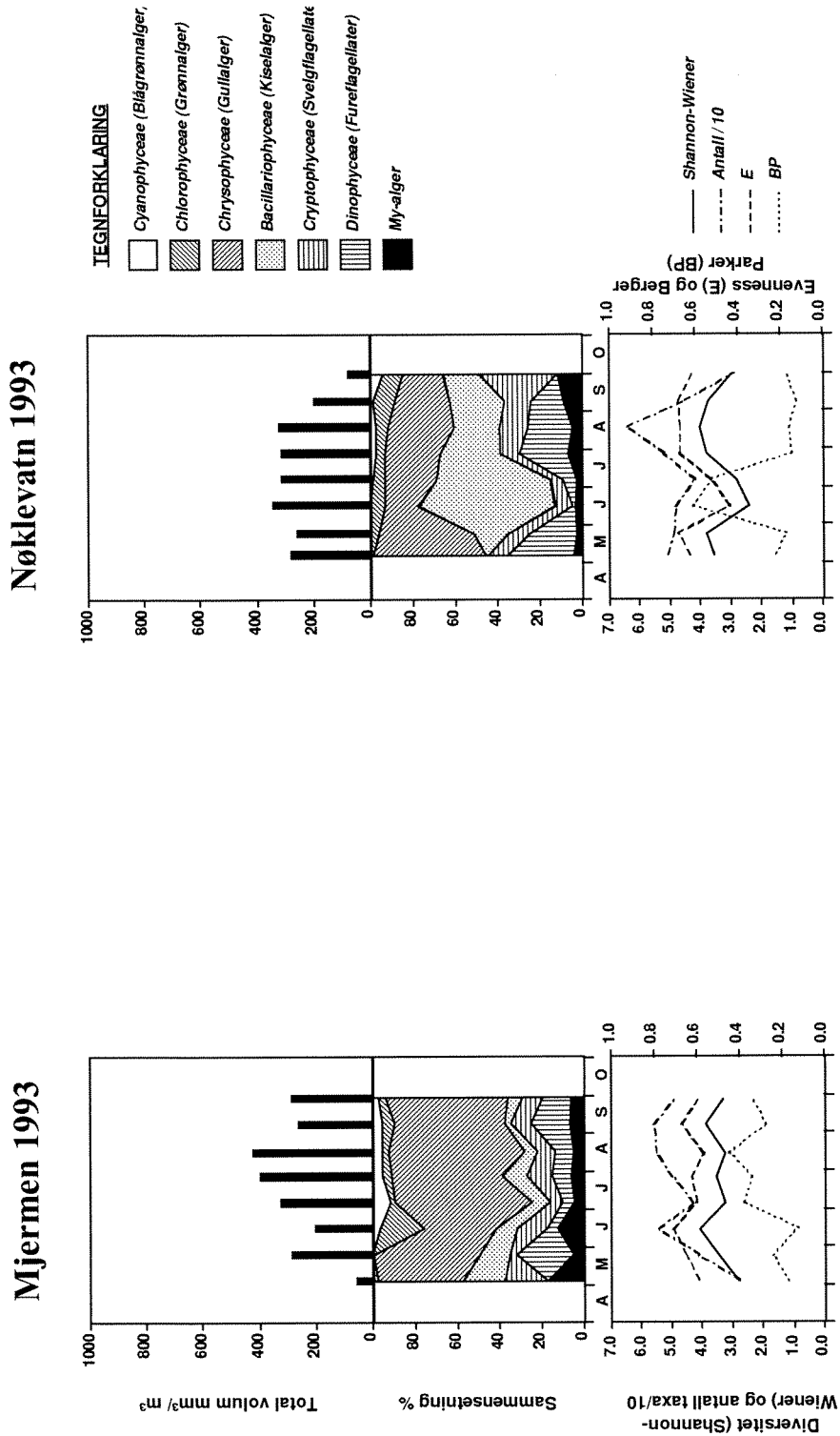


Fig. 58 Variasjoner i totalt planteplanktonvolum, prosentvis andel av de viktigste algegrupper og Shannon-Wieners diversitetsindeks i de oligotrofe innsjøene Mjermen og Nøklevatn 1993. E = evenness (jevnhetsindeks) BP = Berger-Parker (dominansindeks).

Eutrofi

De eutrofe innsjøene Aurtjern i Akershus og Revovatn i Vestfold viser i enda sterkere grad forskjeller i prosentvis sammensetning av de viktigste algegrupper (figur 60), enn de to mesotrofe innsjøene. Et viktig element i algesammensetningen i eutrofe innsjøer er et stort og oftest dominerende innslag av gruppen Cyanophyceae (cyanobakterier, blågrønnalger) gjennom det meste av vekstsesongen, særlig sommer og tidlig høst. I mange av disse innsjøene kan én eller et par arter innen gruppen dominere med mer enn 90 % av det samlede planteplanktonvolumet i perioder. I slike perioder vil artsdiversiteten være svært liten, mens den til andre tider kan være ganske høy. Aurtjern (figur 60) er et godt eksempel på en slik innsjø.

Indeksene viser at variasjonene i Shannon-Wieners diversitetsindeks og "evenness" følger hverandre tett gjennom sesongen. I Aurtjern er Shannon-Wiener indeks bare 0.5 på det laveste, mens den er oppe i mellom 3.5 og 4 om våren og høsten. Berger-Parkers dominansindeks viser en kraftig økning når diversiteten er som lavest, slik en forventer. Variasjoner i artsantallet viser også en markert nedgang når diversiteten er som lavest.

Revovatn har også Cyanophyceae som en svært viktig gruppe gjennom hele vekstsesongen, men ikke i samme grad som i Aurtjern. Her er gruppen Chlorophyceae (grønnalger) den dominerende gruppen. Shannon-Wieners diversitetsindeks og "evenness" varierer relativt lite. Også Berger-Parkers dominansindeks varierer mindre og gjenspeiler det omvendte variasjonsforløpet av diversitetsindeksen. Artsantallet, eller antall taksa, er her gjennomgående større enn i Aurtjern, i første rekke på grunn av et stort antall arter av grønnalger.

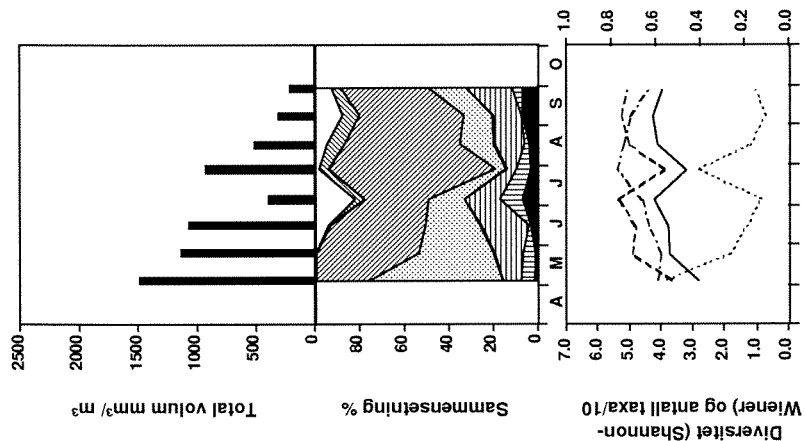
Hypoteser:

- Artssammensetning og diversitet varierer relativt lite i oligotrofe innsjøer, men mer i meso- og eutrofe innsjøer.
- Sesongvariasjonen er også større i eutrofe innsjøer, med periodisk lav diversitet og lavere artsantall.

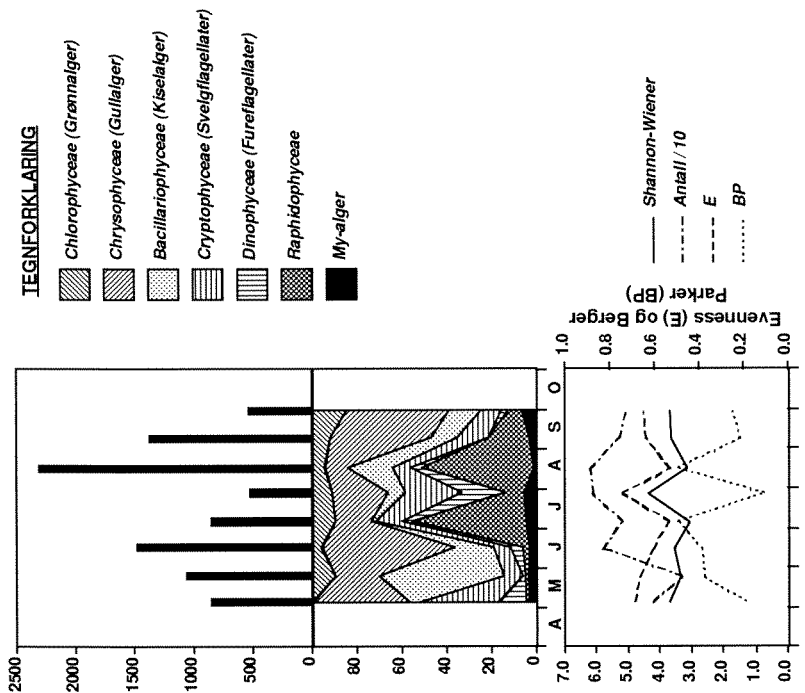
Kunnskapsmangler:

- Selv om en del er gjort på området (Brettum 1989; Lyche 1990, 1995), er det behov for en mer systematisk sammenstilling av data for å få oversikt over variasjonene i sammensetning og diversitet for sjøer innen samme trofinivå, sammenstilt med ulike miljøfaktorer. Dette vil gi innsikt i hvilke andre faktorer som er avgjørende for om to innsjøer innen samme trofinivå varierer med hensyn til artssammensetning og diversitet.

Lyseren 1993



Lundebyvatn 1993



TEGNFORKLARING

- Chlorophyceae (Grønnalger)
- Chrysophyceae (Gullalger)
- Bacillariophyceae (Kiselalger)
- Cryptophyceae (Sveiflagellater)
- Dinophyceae (Fureflagellater)
- Raphidophyceae
- My-alger

Fig. 59 Variasjoner i totalt planteplanktonvolum, prosentvis andel av de viktigste algegrupper og Shannon-Wieners diversitetsindeks i de mesotrofe innsjøene Lundebyvatn og Lyseren 1993. E = evenness (jevnhetsindeks) BP = Berger-Parker (dominansindeks).

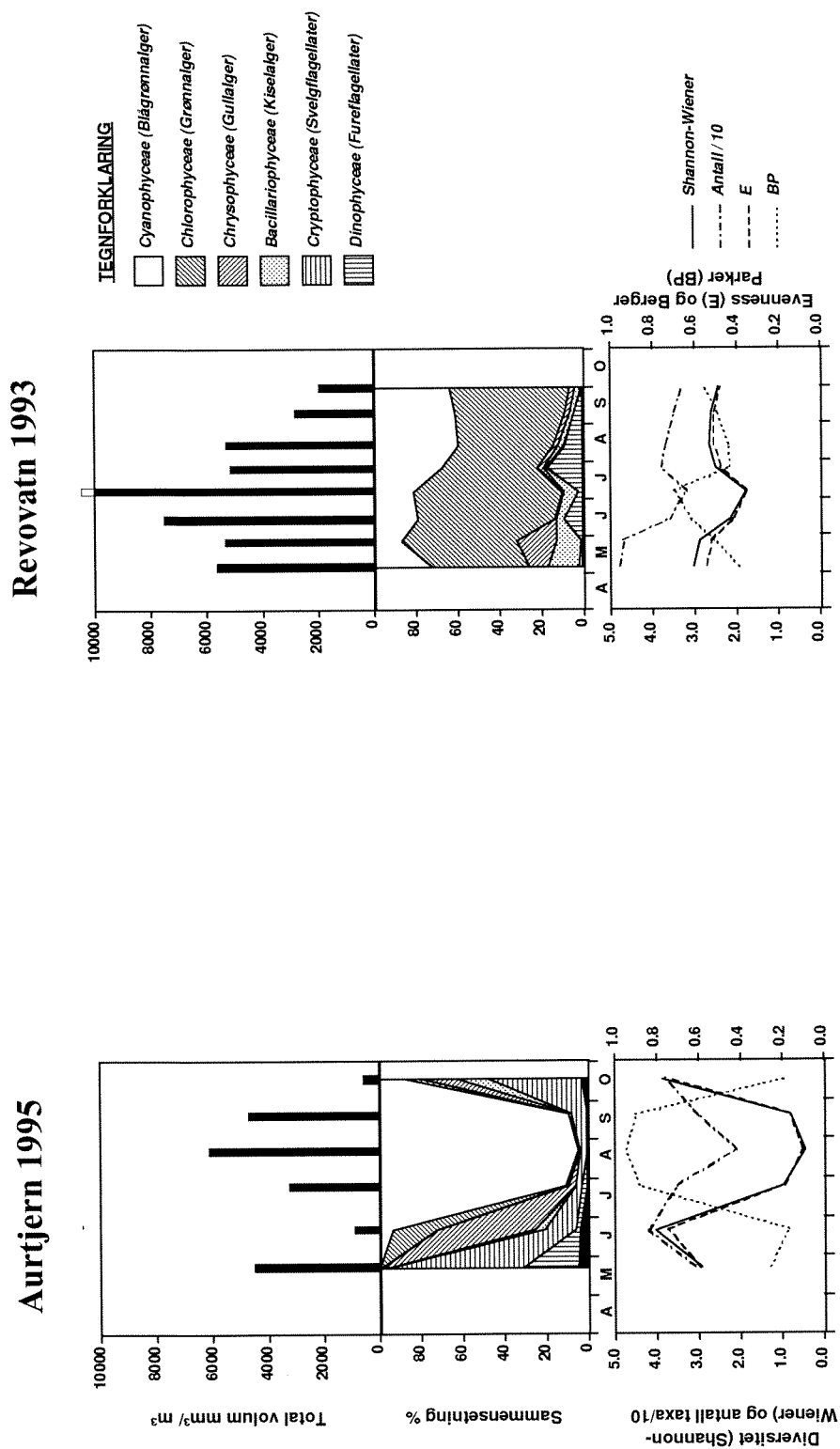


Fig. 60 Variasjoner i totalt planteplanktonvolum, prosentvis andel av de viktigste algegrupper og Shannon-Wieners diversitetsindeks i de sterkt eutrofe innsjøene Aurtjern og Revovatn 1995 og 1993. E = evenness (jevnhetsindeks) BP = Berger-Parker (dominansindeks).

5. Funksjonelle grupper

5.1 Autotrofe, miksotrofe og heterotrofe

Planteplanktonet omfatter alle autotrofe organismer som produserer organisk materiale gjennom fotosyntesen. I de to siste tiårene har det imidlertid kommet klart fram at det innen gruppene som tradisjonelt er klassifisert som planteplankton, også finnes organismer som driver fotosyntese kun i perioder, eller som helt mangler evne til autotrof ernæring (protozooplankton). Disse deles generelt inn i to hovedgrupper:

- **Miksotrofe arter:** Cellen har kloroplaster, men kan også ta inn og nyttiggjøre seg løst og/eller partikulært organisk materiale.
- **Heterotrofe arter:** Cellene mangler kloroplaster og derved evnen til fotosyntese. Organismene er avhengig av organisk materiale i form av bakterier og alger, samt løste stoffer og/eller partikler som føde.

De heterotrofe og miksotrofe gruppene omfatter organismer med ulike krav til kvalitet på det organiske materialet, og med ulike mekanismer for inntak.

Autotrofe, miksotrofe og heterotrofe organismer vil fylle ulike funksjoner i innsjøsystemene. De autotrofe vil være avgrenset til de periodene av året, og de områdene av innsjøen, med tilstrekkelig lysenergi for fotosyntese. Gjennom fotosyntesen representerer de en viktig del av produksjonsgrunnlaget i innsjøer, og er basis for den klassiske næringskjeden fra planteplankton via dyreplankton til fisk. Miksotrofe organismer kan i perioder med dårlig lystilgang erstatte produksjonstapet med økt inntak av partikulært organisk materiale, f.eks. bakterier, små alger, detritus. Fleksibelt fødeinntak burde gi mulighet for høy overlevelse i ulike innsjøsystemer, og i miljøer med relativt store variasjoner gjennom året og/eller næringsstress. Undersøkelser i ferskvann viser at antall miksotrofe arter er større i oligotrofe enn i eutrofe innsjøer, samt i perioder med næringsbegrensning i mesotrofe og eutrofe innsjøer (Beaver og Crisman 1989). Heterotrofe protozoer er i stor grad bakteriebeitere, men noen arter/grupper kan også beite på alger eller andre organiske partikler. Tettheten av heterotrofe flagellater er positivt korrelert til bakterietettheten både i marine og ferskvannssystemer (Laybourn-Parry 1992 -s 162 med referanser i denne).

Felles for miksotrofe og heterotrofe "alger" er at de kan bidra til økt resirkulering av næring til den planktoniske næringskjeden, via den "mikrobielle løkke" (Azam og medarb. 1983). Bakterier som ellers ville sedimentere ut og bli utilgjengelige, blir beitet av mikso- og heterotrofe flagellater, som igjen blir spist av større protozoer og zooplankton. I andre situasjoner kan den mikrobielle løkke virke som en "felle" for næringsstoffene, når de heterotrofe bakteriebeiterne ikke blir beitet av organismer høyere opp i næringsnett.

Hypoteser:

- Vi vil forvente at både artsantall og andelen heterotroft plankton (i hovedsak nanoplankton) av den totale planteplanktonbiomassen er gjennomgående størst i epilimnion i perioder med høy vanntemperatur og høye bakteriekonsentrasjoner. Normalt vil dette være ved overgangen sommer /tidlig høst. Dette er også registrert i mesotrofe og eutrofe tempererte innsjøer tidligere (Laybourn-Parry 1992)
- Det som finnes av undersøkelser viser at den "mikrobielle løkke" med protozoobeiting og regenerering av næring har størst betydning i oligotrofe systemer (Laybourn-Parry 1992). Vi vil forvente en økende relativ andel heterotrof biomasse fra eutrofe til oligotrofe innsjøer, og en høy andel i partikkelrike, dystrofe sjøer.

Kunnskapsmangler:

- Kunnskapsmanglene er store. Betydningen av protozooplanktonet i næringsnett er lite undersøkt i ferskvannssystemer, de fleste arbeider på dette området stammer fra marint miljø (Laybourn-Parry 1992). Det finnes i svært liten grad oversikt over utbredelse og fordeling av heterotroft nannoplankton (2-20 μm) i ulike innsjøtyper. Dynamikken i autotroft og heterotroft plankton vil variere med både fysiske forhold, næringstilgang og endret sammensetning/mengde av større predatorer. I hvilken grad dette påvirker mengdeforholdet mellom ulike funksjonelle grupper, kan vi ikke se er undersøkt.

Vi ønsker å systematisere eksisterende planteplanktonmateriale for å teste de oppsatte hypotesene. Dette vil omfatte en inndeling av grupper og arter etter funksjon (autotrofi/heterotrofi), så langt dette er mulig ut fra eksisterende litteratur.

6. Litteratur

- Alatalo, R.V. 1981. Problems in the measurement of evenness in ecology. - *Oikos* 37: 199-204.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer-Reil, R.A. og Thingstad, F. 1983. The ecological role of water column microbes in the sea. - *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 257-63.
- Beaver, J.R. og Crisman, T.L. 1989. The role of ciliated protozoans in pelagic freshwater ecosystems. - *Microbiol. Ecol.*, 17: 111-36.
- Berger, W.H. og Parker, F.L. 1970. Diversity of planctonic Foraminifera in deep sea sediments. - *Science*, 168: 1345-47.
- Brettum, P. 1989. Alger som indikator på vannkvalitet i norske innsjøer. Planteplankton. - NIVA-rapport nr. 2344. Statens forurensningstilsyn (SFT). 111 s.
- Brettum, P. 1992. Tålegrenser for overflatevann. Planteplankton. - Fagrapport nr.28. NIVA-rapport nr.2800. Naturens tålegrenser. Miljøverndepartementet. 29 s.
- Brettum, P. 1996. Changes in the volume and composition of phytoplankton after experimental acidification of a humic lake. - *Environ. Int.* Vol.22 no.5: 619-628.
- Connell, J.A. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Cronberg, G., Lindmark, G. og Björk, S. 1988. Mass development of the flagellate *Gonostomum semen* (Raphidophyta) in Swedish forest lakes - an effect of acidification? *Hydrobiologia* 161: 217-236.
- Eklo, O.M., Aspmo, R. og Lode, O. 1994. Runoff and leaching experiments of dichlorprop, MCPA, propiconazole, dimethoate and chlorsulfuron in outdoor lysimeters and field catchment areas. - *Norwegian Journal of Agricultural Sciences. Supplement No.13*: 53-78.
- Eloranta, P. 1993. Diversity and succession of the phytoplankton in a small lake over a two-year period. - *Hydrobiologia*, 249: 25-32.
- Erikstad, L., Brettum, P., Halvorsen, G., Sloreid, S.-E. og Walseng, B. 1995. Gardermoen - limnologiske undersøkelser 1994-95. NINA oppdragsmelding 396: 1-46.
- Faafeng, B.A. og Brabrand, Å. 1990. Biomanipulation of a small, urban lake - removal of fish exclude bluegreen blooms. - *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 597-602.
- Faafeng, B.A. og Brabrand, Å. (in prep.). Collapse of a perennial bloom of *Leptothrix* (formely *Oscillatoria*) after introduction of the predatory fish pike perch (*Stizostedion lucioperca*).
- Faafeng, B.A., Brettum, P. og Hessen, D.O. 1990. Landsomfattende undersøkelse av trofittilstanden i 365 innsjøer i Norge. Statlig Program for Forurensningsovervåking, SFT, rapport nr. 389/90. - NIVA-rapport 2355. 57 s.

- Faafeng, B.A. og Hessen, D.O. 1993. Nitrogen and phosphorus concentrations and N:P ratios in Norwegian Lakes: Perspectives on nutrient limitation. - Verh. Internat. Verein. Limnol. 25: 465-469.
- Faafeng, B.A., Brettum, P. og Oug, E. 1997. Multivariate analysis of phytoplankton diversity along environmental gradients. - Verh. Internat. Verein. Limnol. 26 (abstract).
- Faafeng, B.A. og Oredalen, T.J. 1996. Gjersjøens utvikling 1972-95 og resultater fra sesongen 1995. - NIVA-rapport nr. 3571-96. 65 s.
- Faafeng, B.A. og Fjeld, E. 1996. Landsomfattende trofiundersøkelse av norske innsjøer. Statistisk analyse av usikkerhet i sesongmiddelverdier. NIVA-rapport nr. 3427-96. 21 s.
- Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. - Ecology, 54: 427-31.
- Holtan, H. og Rosland, D. 1992. Klassifisering av miljøkvalitet i ferskvann. SFT-veiledning (Statens forurensningstilsyn) nr. 92:06. Kortversjon. 30 s.
- Hörnström, E. og Ekström, C. 1983. pH-, nærings- og aluminiumeffekter på plankton i västkustsjöar. - Statens Naturvårdsverk-rapport, ssv pm 1704. 124 s.
- Källqvist, T., Abdel-Hamid, M.I. og Berge, D. 1994. Effects of agricultural pesticides on freshwater plankton communities in enclosures. - Norw. J. Agricult. Sci., Suppl. No.13: 133-152.
- Källqvist, T. og Romstad, R. 1994. Effects of agricultural pesticides on planktonic algae and cyanobacteria - examples of interspecies sensitivity variations. - Norw. J. Agricult. Sci., Suppl. No.13: 117-131.
- Kjellberg, G. og Brettum, P. (in prep.). Planteplanktonet i Mjøsa.
- Klaveness, D. 1994. Algenes opprinnelse og tidlige utvikling. - Blyttia 52: 167-179.
- Laybourn-Parry, J. 1992. Protozoan plankton ecology. - Chapman and Hall, London, U.K.
- Lindström, E.-A. 1998. Fastsittende alger i rennende vann - en kunnskapsstatus. - Virkninger av forurensning på biologisk mangfold: Vann og vassdrag i by- og tettstednære områder. - NIVA-rapport in press.
- Ludwig, J.A. og Reynolds, J.F. 1988. Statistical Ecology: a primer on methods and computing. - John Wiley og Sons, New York.
- Lyche, A. 1990. Cluster analysis of plankton community structure in 21 lakes along a gradient of trophy. - Verh. Internat. Verein. Limnol., 24 :586-591.
- Lyche, A. 1995. Impact of pelagic food web structure on carbon and phosphorus turnover in lakes with special emphasis on the role of large grazers. - Dr. philos thesis, Division of Limnology, Department of Biology, University of Oslo.
- Magurran, A.E. 1988. Ecological Diversity and Its Measurement. 1. Ecological communities. Diversity. Mathematical models. - Croom Helm, Sydney, Australia. 175 p.

- Moustaka-Gouni, M. 1993. Phytoplankton succession and diversity in a warm monomictic, relatively shallow lake: Lake Volvi, Macedonia, Greece. - *Hydrobiologia*, 249: 33-42.
- Olrik, K. og Nauwerck, A. 1993. Stress and disturbance in the phytoplankton community of a shallow, hypertrophic lake. - *Hydrobiologia*, 249: 15-24.
- Olsen, Y. 1988. Phosphate kinetics and competitive ability of planktonic blooming cyanobacteria under variable phosphate supply. Dr.philos.avhandling. SINTEF, Trondheim.
- Peet, R.K. 1974. The measurement of species diversity. - *Ann. Rev. Ecol. System.*,5: 285-307.
- Pielou,E.C. 1975. Ecological diversity. John Wiley and Sons, New York. 165 p.
- Reynolds, C.S., Padisak, J. og Sommer, U. 1993. Intermediate disturbance in the ecology of phytoplankton and the maintenance of species diversity: a synthesis. - *Hydrobiologia*, 249: 183-188.
- Rojo, C. og Alvarez Cobelas, M. 1993. Hypertrophic phytoplankton and the Intermediate Disturbance Hypothesis. - *Hydrobiologia*, 249: 43-47.
- Shannon, C.E. og Weaver,W. 1963. The mathematical theory of communication. - University of Illinois Press, Urbana. 117 p.
- Simpson, E.H. 1949. Measurement of diversity. - *Nature*. 163: 688.
- Sommer, U., Padisak, J., Reynolds, C.S. og Juhasz-Nagy, P. 1993. Hutchinson's heritage: the diversity-disturbance relationship in phytoplankton. - *Hydrobiologia*, 249: 1-7.
- Sterner, R.W., 1989. The role of grazers in phytoplankton succession. I: (red. Sommer, U.) *Plankton Ecology. Succession in plankton communities*. Springer Verlag, Berlin. 369s.