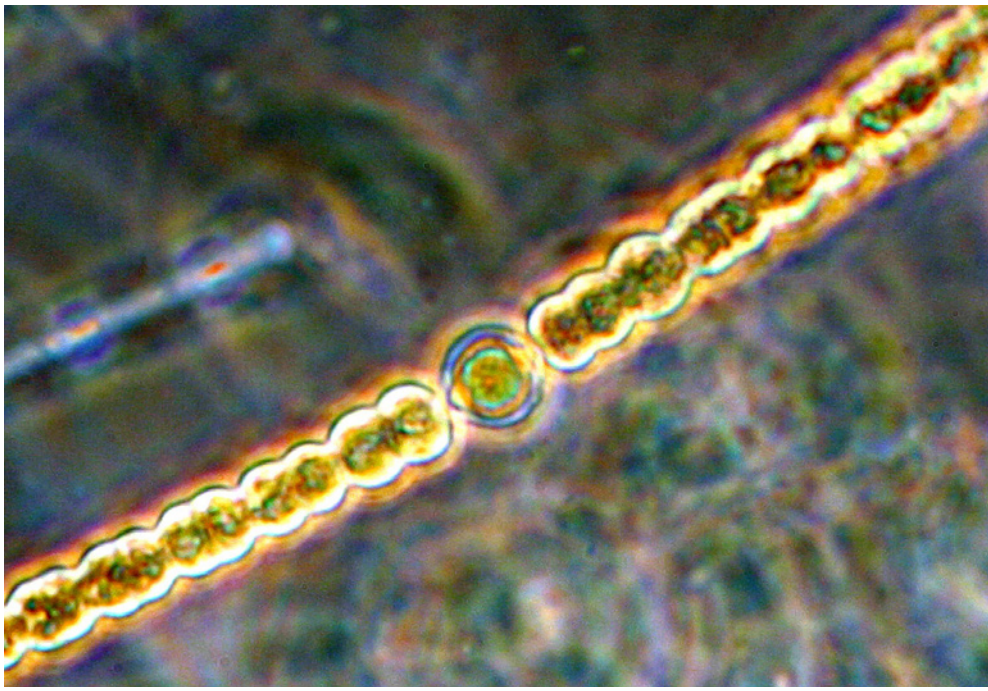
VA-Forsk rapport *Nr 2006-12*

Kvävets betydelse för cyanobakterier och andra vertikalmigrerande alger

– en studie av åtta sjöar

Heléne Annadotter



VA-Forsk

VA-Forsk

VA-Forsk är kommunernas eget FoU-program om kommunal VA-teknik. Programmet finansieras i sin helhet av kommunerna, vilket är unikt på så sätt att statliga medel tidigare alltid använts för denna typ av verksamhet. FoU-avgiften är för närvarande 1,05 kronor per kommuninnevånare och år. Avgiften är obligatorisk. Nästan alla kommuner är med i programmet, vilket innebär att budgeten årligen omfattar drygt åtta miljoner kronor.

VA-Forsk initierades gemensamt av Svenska Kommunförbundet och Svenskt Vatten. Verksamheten påbörjades år 1990. Programmet lägger tonvikten på tillämpad forskning och utveckling inom det kommunala VA-området. Projekt bedrivs inom hela det VA-tekniska fältet under huvudrubrikerna:

Dricksvatten
Ledningsnät
Avloppsvattenrening
Ekonomi och organisation
Utbildning och information

VA-Forsk styrs av en kommitté, som utses av styrelsen för Svenskt Vatten AB. För närvarande har kommittén följande sammansättning:

Anders Lago, ordförande	Södertälje
Olof Bergstedt	Göteborgs VA-verk
Roger Bergström	Svenskt Vatten AB
Daniel Hellström	Stockholm Vatten AB
Stefan Marklund	Luleå
Mikael Medelberg	Roslagsvatten AB
Anders Moritz	Linköping
Peter Stahre	VA-verket Malmö
Jan Söderström	Sv Kommunförbundet
Göran Tägtström	Borlänge
Agneta Åkerberg	Falkenberg
Steinar Nybruket, adjungerad	NORVAR, Norge
Thomas Hellström, sekreterare	Svenskt Vatten AB

Författaren är ensam ansvarig för rapportens innehåll, varför detta ej kan åberopas såsom representerande Svenskt Vattens ståndpunkt.

VA-Forsk
Svenskt Vatten AB
Box 47607
117 94 Stockholm
Tfn 08-506 002 00
Fax 08-506 002 10
svensktvatten@svensktvatten.se
www.svensktvatten.se

VA-Forsk	Bibliografiska uppgifter för nr	2006-12

Rapportens titel:	Kvävets betydelse för cyanobakterier och andra vertikalmigrerande alger – en studie av åtta sjöar
Title of the report:	The importance of nitrogen for cyanobacteria and other vertical migrating algae: A study of eight lakes
Rapportens beteckning Nr i VA-Forsk-serien:	2006-12
Författare:	Heléne Annadotter, Högskolan Kristianstad/Regito AB
VA-Forsk-projektnr:	21-133
Projektets namn:	Faktorer bakom massutveckling av blågrönalger
Projektets finansiering:	VA-Forsk och Region Skånes Miljövårdsfond
Rapportens omfattning	
Sidantal:	83
Format:	A4
Sökord:	Cyanobakterier, blågröna alger, kväve, nitrat, fosfor, kvävefixering, vertikal migration, kvävereduktion
Keywords:	Cyanobacteria, blue-green algae, nitrogen, nitrate, phosphorus, nitrogen-fixation, vertical migration, nitrogen reduction
Sammandrag:	I en studie av åtta sjöar visades att cyanobakterier och andra vertikal-migrerande alger utvecklades vid låga kvävehalter. Detta gällde inte enbart de kvävefixerande cyanobakterierna utan även de cyanobakterier som inte fixerar kväve. Frigörelse av fosfat och ammonium vid sedimentet kan ske vid brist på syre och nitrat i sedimentet. Detta gynnar cyanobakterier och andra vertikalmigrerade alger. Massutveckling av dessa alger orsakar i allmänhet en dålig vattenkvalitet.
Abstract:	In a study of eight lakes, it was demonstrated that cyanobacteria (including non-nitrogen fixing) and other vertical migrating algae did proliferate at low nitrate levels. Release of phosphate and ammonium may occurr in the sediment if the concentrations of oxygen and nitrate are low. Cyanobacteria and other vertical migrating algae thrive under such circumstances. The mass development of these algae often deteriorate the quality of the water.
Målgrupper:	VA-ingenjörer, biologer, politiker, miljövetare
Omslagsbild:	Cyanobakterien *Anabaena* med heterocyt, den cell där kvävefixeringen sker. Mikrofoto: Heléne Annadotter och Johan Forssblad
Rapporten beställs från:	Finns att hämta hem som pdf-fil från Svenskt Vattens hemsida www.svensktvatten.se
Utgivningsår:	2006
Utgivare:	Svenskt Vatten AB

© Svenskt Vatten AB

Grafisk formgivning: Victoria Björk, Svenskt Vatten

Förord

Under 1990-talet startades utbyggnaden av kvävereduktion vid avloppsreningsverk i Sverige. Redan då höjdes varningar att kvävereduktion skulle kunna resultera i ökad förekomst av cyanobakterier (blågröna alger). I mitten av 1990-talet visade en studie av Thomas Hellström att brist på kväve i sjöar kompenseras genom kvävefixering medan algernas biomassa styrs av fosforhalten. I så fall kan alltså den omfattande utbyggnaden av kvävereduktion förändra recipientsjöarna så att en ökad andel kvävefixerande cyanobakterier ökas. Detta innebär då en försämring av sjöarnas vattenkvalitet eftersom dominans av cyanobakterier i allmänhet medför en grumling av vattnet, lågt siktdjup och produktion av gifter.

Under 1990-talet arbetade jag, docent Gertrud Cronberg, Lunds Universitet och Aidate Mussagy, Eduardo Mondlane University, Mozambique, med studier om cyanobakteriers ekologi. Syftet var att finna orsaken till att cyanobakterier plötsligt kan ta över och dominera i sjöar och dammar. Detta sker oftast i slutet av sommaren men inte i alla sjöar. Efter att ha studerat ett femtiotal sjöar samt gjort flera storskaliga experiment formulerades en hypotes om cyanobakteriers dominans. Hypotesen, som har testats i denna studie, handlar om att cyanobakterier, både heterocytbärande och icke- heterocytbärande, gynnas av låga nitrathalter. Orsaken skulle vara att det sker fosfat-frisläpp från sedimentet då syre och nitrat är lågt. Cyanobakterier med vertikal rörelseförmåga får då en konkurrensfördel eftersom de kan förflytta sig från ytan till bottnen. De hämtar fosfat vid sedimentet och fotosyntetiserar i den del av vattenkolumnen där ljus trängt ner. Vid nedbrytning av organiskt material bildas ammonium vid bottnen som de migrerande cyanobakterierna kan ta upp.

Fält- och laboratoriearbetet har utförts av undertecknad samt limnolog Jenny Nilsson och naturvårdsingenjör Niclas Carlsson vid Naturvårdsingenjörerna AB i Kristianstad. Undertecknad står för rapportskrivningen. Den huvudsakliga delen av detta arbete utfördes som anställd vid Högskolan Kristianstad. Gertrud Cronberg har stöttat vid planering av studien och identifiering av växtplankton. Vi har fått värdefull hjälp av Ingvar Persson, Visseltofta, Karl-Gustav Engkvist, Bjärnum och Tekniska kontoret, Hässleholm, vilka lånade ut båtar till oss. Peter Adolfsson, Ringsjö-fiskare, hjälpte oss i Östra Ringsjön genom att köra ut oss till provtagningspunkten i sin fiskebåt. Richard Aagren, ekolog vid Finjasjön körde båt och hjälpte till vid provtagningen i Finjasjön. Detta projekt har samfinansierats av Svenskt Vatten AB (70 %) och Region Skånes miljövårdsfond (30 %). Undertecknad har svarat för rapportskrivningen.

Kristianstad mars 2006
Heléne Annadotter

Innehåll

Förord ... **3**

Sammanfattning ... **7**

Summary ... **8**

1 Introduktion ... **9**
1.1 Introduktion och historia ... 9
1.2 Massutveckling av cyanobakterier ... 9
1.3 Kvävefixering ... 10
1.4 Hypoteser om varför cyanobakterier massutvecklas ... 11

2 Syfte ... **13**

3 Material och Metoder ... **13**
3.1 Sjöstudien ... 13
3.2 Provtagning ... 16
3.3 Statistik ... 16
3.4 Flerårs-studie i Finjasjön ... 16

4 Resultat ... **17**
4.1 Växtplanktonförekomst i de åtta undersökningssjöarna ... 17
4.2 Statistisk utvärdering ... 20
4.3 Säsongsstudie av cyanobakterier och nitratkväve, respektive totalfosfor ... 26
4.4 Sulfat ... 34
4.5 Sulfathalter innan utveckling av cyanobakterier ... 38
4.6 Tillgång på ammonium och nitrat och förekomst av heterocytbärande cyanobakterier ... 39
4.7 Intern fosfor-frigörelse jämfört med olika växtplankton-grupper i Finjasjön ... 45

5 Diskussion ... **51**
5.1 Kväve vid bottnen styr planktonsammansättningen? ... 51
5.2 Kiselalger vinner över cyanobakterier vid konkurrens om fosfor ... 51
5.3 Vertikalmigrerare och cyanobakterier förekommer vid låga kvävehalter ... 51
5.4 Cyanobakterierna producerar elektrondonatorer till sulfatreducerarna ... 53
5.5 Ammoniak – istället för kvävgas – om sulfid produceras ... 54
5.6 Cyanobakterien i pelagialen ... 55
5.7 Varför kan gelé-producerande cyanobakterier utan heterocyter dominera vid de lägsta kvävehalterna? ... 55
5.8 Intern P-belastning från sediment = Cyanobakteriernas upptag av fosfor? ... 56

Referenser **58**
Bilagor A–P **68**

Sammanfattning

Frågeställningen om varför och i vilka situtationer cyanobakterier (blågröna alger) massutvecklas i sötvatten har studerats inom detta VA-Forsk projekt. 8 olika sjöar undersöktes med avseende på växtplanktonsammansättning och fysiska och kemiska faktorer. Växtplankterna (mikroalgerna) studerades utifrån deras förmåga att förflytta sig vertikalt från ljuszonen till bottnen samt ifall de kunde bilda heterocyter (kvävefixerande celler) eller ej.

Resultatet utvärderades med stegvis regression och principalkomponent-analys, PCA.

Totalkväve vid bottnen var den vattenkemiska variabel som var starkast (positivt) korrelerad till biomassan av ej-vertikalmigrerande alger. De vattenkemiska variabler som korrelerade starkast till vertikalmigrerande cyanobakterier utan heterocyter var totalfosfor vid bottnen (positiv korrelation) och nitratkväve vid ytan (negativ korrelation). Ett liknande, men svagare samband, observerades också för heterocytbärande cyanobakterier.

Kväve vid bottnen var den viktigaste vattenkemiska variabeln som separerade vertikalmigrerarna från de som ej vertikalmigrerar. *Det fanns ett positivt samband mellan ej-vertikalmigrerare och kväve vid botten medan sambandet var det omvända för vertikalmigrerarna.* Orsaken till att vertikalmigrerande alger gynnas av låga kvävehalter kan dels förklaras med att kvävebrist kompenseras genom kvävefixering och dels med att kvävebrist vid bottnarna orsakar frigörelse av fosfor.

Låga nitrathalter i sedimentet innebär brist på elektronacceptorer vid bakteriell nedbrytning av organiskt material. Sulfat kan då användas som elektronacceptor istället vilket resulterar i bildning av svavelväte. Svavelväte orsakar i sin tur att fosfat frigöres från sedimentet. När svavelväte produceras stoppas kvävgasbildningen och nitratet omvandlas till ammonium vilket tas upp av algerna.

Resultat från en flerårs-studie i Finjasjön visade en stark korrelation mellan intern fosfor-frigörelse och biomassan vertikalmigrerande alger medan ett negativt samband fanns mellan intern fosforfrigörelse och ej vertikalmigrerande alger. Mellan algbiomassa och sjöns interna förändring i kvävemängd fanns inget signifikant samband. En ökning av kväve i sjön medförde alltså inte en ökning av algbiomassan på samma sätt som fosfor. Dessa resultat understryker slutsaterna i tidigare studier av Schindler och Hellström som visade att algbiomassan styrs av fosforhalten medan kvävebristen kompenseras genom kvävefixering.

Summary

This study has focused on why, and when, cyanobacteria (blue-green algae) mass develop in fresh water. Eight different lakes were studied regarding phytoplankton composition and physical and chemical factors. The phytoplankton were divided into several groups based on their ability to perfom vertical migrations and their potential to develop heterocytes (nitrogen-fixing cells). The results were analysed with stepwise regression and principal component analysis (PCA).

Total nitrogen, measured at the bottom was the chemical variable that strongest correlated (positively) with the biomass of non-migrating algae. The chemical variables that correlated strongest to vertical migrating cyanobacteria without heterocytes was total phosphorus at the bottom (positive correlation) and nitrate at the surface (negative correlation). A similar, but weaker, relationship was observed between heterocystous cyanobacteria, nitrate and total phosphorus. Nitrogen at the bottom was the most important chemical variable that separated the migrating algae from the non-migrating algae. A positive relationship occurred between non-migrating algae and nitrogen at the bottom whereas the relationship was inverse regarding the migrating phytoplankton. Our interpretation of the results regarding why vertical migrating phytoplankton proliferate at low nitrogen levels is partly that nitrogen deficit is compensated by cyanobacterial nitrogen fixation and partly that nitrogen deficit at the bottom permits release of phosphate from the sediment.

Low levels of nitrate in the sediment may cause deficit of electron acceptors at bacterial decomposition of organic material. Instead of nitrate, sulphate can be used as an electron acceptor which results in the formation of hydrogen sulfide. The presence of hydrogen sulfide, in turn, causes the release of phosphate from the sediment.

Results from the retrospective study in Lake Finjasjön, Sweden, showed a strong correlation between internal phosphorus release and the biomass of vertical migrating algae and total algal biomass respectively. A negative relationship was found between internal phosphorus release and non-vertical migrating algae. There existed no relationship between the biomass of any algal group and the net release of nitrogen whatsover. An increase in nitrogen in the lake did, consequently, not effect the algal biomass in the same way as phosphorus. These results confirm earlier discoveries by Schindler and Hellström which showed that the algal biomass was governed by the phosphorus concentration whereas the nitrogen deficit is compensated by nitrogen fixation.

1 Introduktion

1.1 Introduktion och historia

Cyanobakterier (blågröna alger, cyanoprokaryoter) är fotosyntetiska, mikroskopiska organismer med förmåga att bilda klorofyll *a* och det blågröna pigmenet fykocyanin. Liksom bakterierna är de prokaryota organismer, vilket innebär att de saknar en avgränsad cellkärna och deras genetiska material finns fritt i cellen. Liksom de gröna växterna använder de koldioxid som kolkälla.

Geologer och geokemister är eniga om att cyanobakterierna har en lång evolotionär historia som sträcker sig åtminstone 3 500 miljoner år tillbaka. Perioden för 2500–570 miljoner år sedan kallas ”Cyanobakteriernas epok” eftersom det är den tidsepok från vilken man funnit flest cyanobakterie-fossil (Schopf & Walter 1982).

I 2 500 miljoner år gamla sediment, rika på organiskt material, har man funnit derivat av 2-metylbacteriohopanepolyols, ett ämne som förekommer i dagens cyanobakterier (Summons *et al.* 1999).

1.2 Massutveckling av cyanobakterier

Vattenblommande cyanobakterier är unika bland växtplankton då de utgör en hälsofara, ger dålig lukt och smak och missfärgar vattnet (Carmichael 1992).

Det finns 150 beskrivna blågrönalgsläkten men bara ett fåtal av dessa brukar dominera vid vattenblomningar.

Vattenblomningar av cyanobakterier är ofta associerade med lugna förhållanden och minskad turbulens. Blomningar består ofta av en eller några få arter och karaktäriseras genom det dominerande cyanobakterie-släktet, till exempel *Microcystis*-blomning eller *Aphanizomenon*-blomning. En blomning defineras ofta i termer av cell-concentration som orsakar estetiska problem eller hälsoproblem för människor. En nedre gräns är cirka 20 000 celler ml^{-1} (Oliver & Ganf 2000).

En cyanobakterie-blomning kan uppträda plötsligt, ofta inom några timmar, och utan några speciella varnings-tecken. Deras plötsliga uppträdande beror inte på snabb cell-tillväxt utan är en orsak av en plötslig migrering från sedimenten av en existerande population av cyanobakterier (Reynolds 1971).

Planktiska cyanobakterier kan delas in i tre grupper (Anagnostides & Komarek 1985). **1)** de som varken kan fixera kväve eller reglera sin flytförmåga, **2)** de som kan reglera sin flytförmåga men ej fixera kväve och **3)** de som både kan fixera kväve och reglera sin flytförmåga.

De vanligast förekommande blombildande cyanobakterierna är arter med *aerotoper*. Det är med dessa som cyanobakterierna kan reglera sin flytförmåga. Aerotoper är små blåsor av luft inne i cellen. Aerotopbärande cyanobakterier återfinns i ett flertal släkten som varierar i form och storlek, från små trådformiga till stora klotformiga kolonier (Oliver & Ganf 2000).

Den omfattande vertikala migration som de blombildande cyanobakterierna kan utföra (Kromkamp & Walsby 1990) beror på reglering av aerotoperna (Walsby 1994) och densitetsförändringar orsakade av kolhydrat-dynamik inne i cellen (Gibson 1978a, b). Under fotosyntes i ljus-zonen motverkar de tunga kolhydraterna aerotopernas flytförmåga vilket resulterar i att cyanobakterie-kolonin sjunker. Kolonierna sjunker då från ljus-zonen till den djupa, mörka zonen. I den mörka zonen konsumeras kolhydraterna genom respiration, cellerna blir lättare och på grund av förekomsten av aerotoper kan de flyta upp till ytan igen.

En annan viktig faktor för att de skall kunna utföra långa, vertikala migrationer är storleken på kolonin (Mur *et al.* 1999). Alla arter av mass-utvecklande cyanobakterier som till exempel *Anabaena, Aphanizomenon, Microcystis, Glooetrichia, Woronichinia* och *Cylindrospermopsis*, bildar antingen tråd- eller klot-formiga kolonier. Enligt Stoke’s lag beror graden på hur snabbt cellen eller kolonin sjunker på densitets-skillnaden mellan cellen och vatten, liksom på kvadraten av koloni-storleken (d^2). Detta resulterar i att stora kolonier kan göra vertikala vandringar snabbare än små kolonier och enskilda celler kan knappast göra vertikala vandringar överhuvudtaget (Figur 1). Kolonier av cyanobakteriesläktet *Microcystis* med en diameter <20 µm migrerar knappast medan kolonier upp till 1 600 µm kan



Figur 1. Storleken på kolonin är viktig för snabb vertikal migration. Ju större kolonier, desto snabbare kan de förflytta sig i vertikalled. Mikrofoto: Heléne Annadotter & Johan Forssblad.

utföra vertikala vandringar ner till 10 m tre gånger per dag (Mur *et al.* 1999).

1.3 Kvävefixering

Kväve är av speciell betydelse för de blom-bildande, aerotop-bärande cyanobakterierna eftersom kväve är en viktig komponent vid syntesen av aerotoperna. Ett underskott på kväve kan därför inte bara påverka cellens tillväxt utan också flytförmågan (Oliver & Ganf 2000).

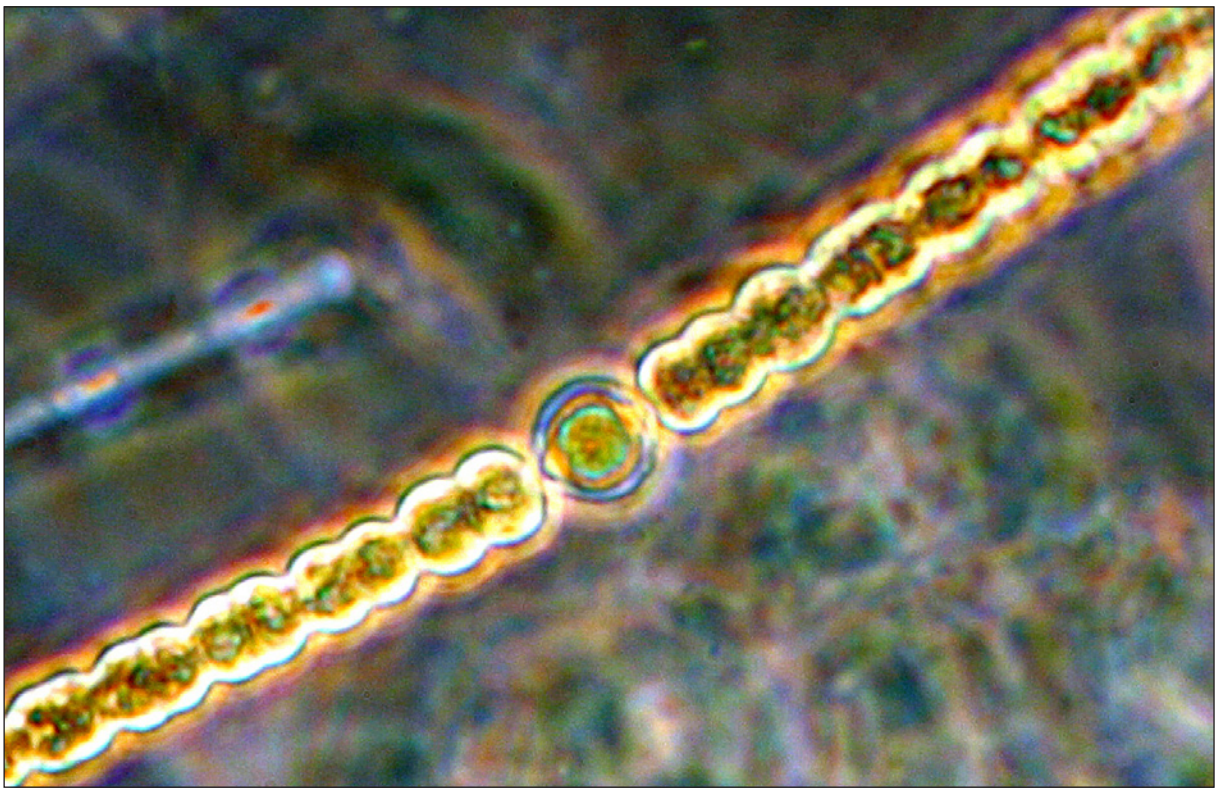
Cyanobakterier kan ta upp kväve i form av nitrat, nitrit eller ammonium. Några arter kan också utföra fixering av luftkväve (N_2). De olika kvävekällorna föredras i följande ordning; ammonium>nitrat> N_2 (Tandeau de Marsac & Houmard 1993). Då ammonium finns tillgängligt använder cyanobakterierna inte andra kvävekällor (Turpin 1991; Ochoa de Alda *et al.* 1996).

Kvävefixeringen sker inne i *heterocyten*, en speciell cell i cyanobakterie-kolonin (Wolk *et al.* 1994). Heterocyten är en tjock-väggig cell. Inne i heterocyten finns det kväve-fixerande enzym-systemet; *nitrogenas*. Nitrogenaset inaktiveras av syre och heterocyten kan ombesörja skydd mot syre genom ökad respiration och en barriär i och med heterocytens tjocka vägg (Wolk *et al.* 1994). Kvävefixering är en energikrävande process.

Under perioder då det oorganiska kvävet (ammonium, nitrat och nitrit) har tömts ut, kan de heterocytbärande, trådformiga släktena *Anabaena, Aphanizomenon* och *Gloeotrichia* dominera.

Efter att ha gått igenom den tillgängliga litteraturen om laboratorie- och fältexperiment rörande kvävefixering, drog Horne & Commins (1987) slutsatsen att den totala oorganiska kväve-halten behöver vara lägre än 50–100 µg l^{-1} för att nitrogenasaktivitet skall induceras.

Hittills finns det inga rapporter om att andra växtplankton än cyanobakterier kan fixera kväve. Cyanobakterier som grupp har således en konkurrensfördel under perioder då det finns låga halter av oorganiskt kväve i vattnet.



Figur 2. Koloni av Anabaena med heterocyt, cell för kvävefixering. Mikrofoto: Heléne Annadotter och Johan Forssblad.

1.4 Hypoteser om varför cyanobakterier massutvecklas

Massutveckling av cyanobakterier som *Aphanizomenon, Anabaena, Microcystis* och *Planktothrix* är allmänt ansedda som karaktäristiska för eutrofa (näringsrika) sjöar (Mason 1996). Under 1970- och 1980-talet bekämpades övergödningen av recipientsjöar genom installering av fosfor-fällning i avloppsreningsverk, framför allt i Europa och USA. Dessa åtgärder vidtogs bland annat på grund av att Schindler (1977) visade att fosforn var det viktigaste begränsande näringsämnet i sjöar. Detta visades genom att ha utfört experiment med tillsatser med kol, kväve och fosfor i en sjö som delats av på mitten.

Sedan detta visades har i princip all vattenvård av sjöar som lidit av utveckling av cyanobakterier inriktats på att begränsa tillförseln av fosfor. Men i flera väldokumenterade fall medförde inte en åtgärd med fosfor-fällning en förbättring av vattenkvaliteten (Ryding & Forsberg 1977; Osborn & Phillips 1978) eller recipienten blev till och med sämre (mer cyanobakterier) efter införande av fosfor-fällning (Annadotter *et al.* 1999).

Orsaken till den uteblivna förbättringen förklarades med intern tillförsel av fosfor från sedimenten. Den ökade förekomsten av cyanobakterier i recipienter efter installering av fosfor-fällning har i allmänhet antagits bero på ökade fosforhalter på grund av den interna belastningen av fosfor från sedimenten.

Massutveckling av toxiska och potentiellt toxiska blågrönalger har under det senaste decenniet rapporterats från näringsfattiga och måttligt näringsrika sjöar (Berman 2001; Mez *et al.* 1994; Annadotter 1993).

Orsaken till cyanobakteriernas framgång i olika slags vatten, både näringsfattiga och näringsrika, har ännu inte klarlagts, trots att forskning om detta har pågått i flera decennier. Ett antal hypoteser har formulerats:

Totalkväve/Totalfosfor, TN/TP, (kväve-fosfor-kvot) hypotesen

Denna hypotes föreslår att cyanobakterier gynnas då kvoten mellan totalkväve och totalfosfor är låg (Schindler 1977; Smith 1983). Smith (1983 1986) upptäckte att andelen cyanobakterier var låg då TN/TP var större än 29:1 men även andra växtplankton än cyanobakterier kunde dominera vid TN:TP under 29. Smith drog slutsatsen att kvävebrist inte är den enda förklaringen till cyanobakteriers konkurrensförmåga. Schindler (1975) visade genom försök i sjöar

att fosforhalten styr algbiomassan över en säsong och att kvävefixering kompenserar kvävebristen. Hellstöm (1996) bekräftade Schindlers slutsatser i en studie av 47 sjöar i Nordamerika och Europa. Han fann att ökningen av totalkväve, på grund av kvävefixering, var proportionell mot totalfosforhalten. En konsekvens av kvävefixeringen blir att förhållandet mellan kväve och fosfor (baserat på massa) vanligtvis inte underskrider en viss nivå (totalkväve/totalfosfor >10-15).

Dåligt ljus-hypotesen

Denna hypotes föreslår att cyanobakterier har lägre ljus-behov än andra växtplankton och är därför konkurrenskraftiga vid låga ljusintensiteter (Mur *et al.* 1978; Zevenboom & Mur 1980).

Flera studier visar dock att denna hypotes inte kan gälla för cyanobakterier generellt eftersom de kan dominera i klara, näringsfattiga sjöar (Brettum 1989) och deras utveckling i näringsrika sjöar föregås i allmänhet av en klarvattensfas (Blomqvist *et al.* 1994; Visser 1995).

Högt pH/låg koldioxid-hypotesen

Denna hypotes föreslår att cyanobakterier kan konkurrera ut andra växtplankton-grupper vid högt pH eller låg koldioxid-halt (King 1970). Denna hypotes baseras på det faktum att cyanobakterier ofta dominerar planktonsamhället i sjöar då pH är högt.

I flera publikationer har Shapiro (1973, 1984, 1990) diskuterat denna hypotes och funnit den vara en mer generell förklaring till cyanobakteriers dominans än övriga hypoteser. I en senare publikation (Shapiro 1997) drar han dock slutsatsen att varken låga koldioxid-halter eller högt pH är faktorer som startar massutveckling av cyanobakterier. Han förklarar det observerade sambandet med att en blomning av cyanobakterier orsakar höga pH och låga koldioxid-halter genom att de förbrukar koldioxid vid fotosyntesen. Cyanobakterier anses dock vara mer konkurrenskraftiga än flera, men inte alla, växtplankton-grupper när det gäller att kunna utnyttja låga koldioxid-halter (Talling 1976).

Flytförmåga-hypotesen

En del cyanobakterie-arter har förmåga att reglera sin flytförmåga och kan således förflytta sig vertikalt. Fördelen med dessa migrationer är att både kunna optimera sitt ljusbehov och sitt näringsupptag, vilket ofta finns vid olika djup (Reynolds *et al.* 1987).

Djurplankton-betning hypotesen

Djurplankton kan inte livnära sig effektivt på blågröna alger. Orsaken är att blågrönalger ofta förekommer i stora kolonier som djurplankton inte kan filtrera. Cyanobakteriernas toxin-produktion skulle även kunna påverka djurplankton negativt. Detta leder till att djurplankton konsumerar och eliminerar de växtplankton som inte är cyanobakterier och därmed orsakar en dominans av cyanobakterier. Denna hypotes har sammanfatts av Haney (1987).

Varmvatten-hypotesen

Denna hypotes föreslår att cyanobakterier generellt har högre temperatur optima än andra växtplankton och därför konkurrerar de ut andra grupper vid temperaturer över 20 °C (Robarts & Zohary 1987).

Spårämnes-hypotesen

Denna hypotes föreslår att kväve-fixerande cyanobakterier har högre krav beträffande spårämnen än eukaryota växtplankton (Reuter & Pettersson 1987). För att dessa cyanobakterier skall kunna massutvecklas måste halterna av biotillgängliga spårämnen, som till exempel järn, vara tillräckligt höga för att kväve-fixering skall kunna ske. Hyenstrand m.fl. (1999) utförde enclosure-experiment med plastpåsar i sjön Erken och de fann att kvävefixerande cyanobakterier ökade signifikant vid järntillsats jämfört med enclosures utan järntillsats.

Hypotesen om cyanobakteriers strategi för att lagra fosfor

Cyanobakterier som har förmåga att fixera kväve kan lagra fosfor från sedimenten. Ett internt fosfor-förråd

förser dem med tillräckligt med fosfor för hela sin pelagiska tillväxt. De behöver därför inte konkurrera med andra växtplankton om näring; varken fosfor eller kväve (Pettersson *et al.* 1993).

Oorganiskt kväve-hypotesen

Baserat på resultat från en serie av enclosure-experiment i plastpåsar i sjöarna Njupfatet och Erken, berikade med antingen ammonium eller nitrat, drog Blomqvist m.fl. (1994). slutsatsen att icke-kvävefixerande blågrönalger gynnas av ammonium, att eukaryota växtplankton gynnas av nitrat och att kvävefixerande cyanobakterier gynnas av kväve-brist.

2 Syfte

Några av de refererade hypoteserna är pusselbitar i en förklaring till varför cyanobakterier är konkurrenskraftiga. Ingen av hypoteserna har dock kunnat ge en helgjuten förklaring till vad som händer i en sjö då ett diverst växtplanktonsamhälle med grönalger, kiselalger och guldalger försvinner för att istället domineras av cyanobakterier. Blomning av cyanobakterier i tempererade områden är i allmänhet inget som förekommer under hela växtsäsongen utan en företeelse som ofta inträffar under senare delen av sommaren. Syftet med denna studie är att ringa in faktorer som är viktiga för skiftet från det diversa växtplanktonsamhället, som domineras av eukaryota mikroalger, till ett som domineras av blombildande, aerotop-bärande cyanobakterier. De vanligaste av dessa är *Microcystis, Planktothrix, Woronichinia*, *Anabaena* och *Aphanizomenon*.

I denna VA-Forsk-studie har vi velat testa en hypotes om cyanobakteriers dominans. Den bygger på resultat från en enclosure-studie med plastpåsar i Finjasjön och en deskriptiv studie av 48 sjöar i Skåne. Vid studien av de 48 sjöarna fann vi ett samband mellan dominans av cyanobakterier och låga nitrathalter. Vid enclosure-studien med plastpåsar i Finjasjön upptäckte vi att sambandet mellan nitrat, N/P och förekomsten av cyanobakterier skiljde sig starkt från de samband som brukar observeras i sjöar. Vi formulerade då två sammanlänkade hypoteser som förklarar cyanobakteriers framgång enligt följande:

Hypotes 1. Både kvävefixerande och cyanobakterier utan heterocyter kan utvecklas då nitrat-halterna i sjön är låga. Vid låga nitrat-halter och syrebrist vid sedimentytan kan det ske fosfat-frisläpp från sedimentet. Aerotop-bärande cyanobakterier har en konkurrensfördel jämfört med icke-migrerande växtplankton eftersom de kan förflytta sig vertikalt, från ytan till bottnen. Cyanobakterierna kan hämta fosfor vid sedimentet och ljus för sin fotosyntes vid ytan. Vid sedimentytan pågår sommartid nedbrytning av organiskt material där bland annat ammonium bildas. Genom sina migrationer kan cyanobakterierna inte bara få tillgång till fosfor utan även till lättillgängligt kväve vid sedimentet. Det tidigare observerade, men inte helt förklarade, sambandet mellan låga TN/TP och cyanobakterier beror på att TN/TP minskar då nitrathalterna minskar.

Hypotes 2. På grund av de mekanismer som redogjorts för i hypotes 1, finns det ett positivt samband mellan biomassan av vertikalmigrerande cyanobakterier och intern fosforfrigörelse.

En studie av åtta sjöar, med varierande karaktär, designades med syfte att testa hypotes 1. Provtagning skedde varje vecka vid yta och botten och analys av relevanta parametrar skedde. För att testa hypotes 2 gjordes en retrospektiv studie med data från Finjasjön.

3 Material och Metoder

3.1 Sjöstudien

Från början av maj och till månadsskiftet september/oktober 2002 utfördes veckovis provtagning i åtta sjöar i Skåne. Dessa var Arkelstorpsviken, sjön Bjärlången, Bodarpasjön, Finjasjön, Östra Ringsjön, Vaxsjön, Vinslövssjön och Vittsjön.

Arkelstorpsviken

Arkelstorpsviken är en del av Oppmannasjön, belägen 1 mil öster om Kristianstad. Arkelstorpsviken har ett tillrinningsområde på 36,7 km^2 varav åker och äng utgör 21 %. Sjön har en areal på 1,2 km^2. Medeldjupet är 1 m och maxdjupet är 1,7 m. Sjön har en kort omsättningstid; 0,16 år. När närbelägna Ivösjön sänktes i slutet av 1800-talet påverkades även Oppmannasjön som troligtvis sänktes med cirka 1 m. Arkelstorpsvikens botten utgörs av mycket lös lera, dy och gyttja (Fejes *et al.* 1993). Arkelstorpsvikens norra del är igenväxt med näckrosor och vass. 1987 förekom algblomning med toxiska cyanobakterier (Annadotter 1993). Kraftig blomning av cyanobakterier är fortfarande ett problem för Arkelstorpsviken under den varma säsongen.

Bjärlången

Bjärlången är belägen i samhället Bjärnum, cirka 20 km norr om Hässleholm. Sjöns areal är 0,31 km^2, medeldjup 2,5 m och maxdjupet är 4-5 m. Bjärlången ingår i Helgeåns avrinningsområde. Sjöns omsättningstid är fyra månader. Avrinningsområdet är 5,9 km^2. Omkring 75 % utgörs av skogsmark, 15 % av jordbruksmark och 10 % av tättbebyggt område. Sjön är relativt skyddad från vind på grund av ett kuperat, omgivande område. Sjön har varit en klarvattensjö och en välbesökt badsjö. Under 1980-talet började dock blomningar av cyanobakterier att uppträda under sensommaren. Svensk flodkräfta har förekommit i Bjärlången. Under 2000 försvann dock alla kräftorna. Det påträffades inga döda kräftor och orsaken till det mystiska kräftförsvinnandet är ännu okänt. Kräftornas försvinnande inträffade dock samma år som en mycket kraftig utveckling av cyanobakterier och slemalgen *Gonyostomum semen* observerades. Orsaken till försämringen av Bjärlångens vattenkvalitet är, trots flera kommunala utredningar, ej klarlagd.

Bodarpasjön

Bodarpasjön ligger på gränsen mellan Hässleholms och Osby kommun, mellan de små samhällena Verum och Visseltofta. Sjöns areal är 0,70 km^2. Medeldjupet är 3-4 m och maxdjupet är 12 m. Sjön ingår i Helgeåns avrinningsområde. Sjön är näringsfattig med sparsamt utvecklad undervattensvegetation. Sjön var tidigare försurad med pH mellan 4 och 5. Efter kalkning på 1980-talet förbättrades buffertkapaciteten avsevärt. Sjön är en välbesökt fiskesjö. Det har ännu inte rapporterats synliga blomningar av cyanobakterier i Bodarpasjön.

Finjasjön

Finjasjön är belägen i norra delen av mellersta Skåne. Sjön har en areal på 11 km^2, ett medeldjup på 3 m och ett maxdjup på 13 m. Omsättningstiden är 3 månader.

Den är en av Skånes största sjöar. Jordbruksområden utgör cirka en tiondel av avrinningsområdet som i övrigt består av skogsmark med inslag av myr. Finjasjön ingår i Helgeåns vattensystem, vilket mynnar i Hanöbukten. Finjasjön var en klarvattensjö i början av 1900-talet men eutrofierades sedan den fick mottaga stora mängder orenat avloppsvatten från Hässleholm med omnejd. Hässleholm etablerade ett reningsverk med mekanisk rening 1949 och byggde ut med biologisk rening 1964. Kemisk fosfor-fällning installerades 1977 vilket dock resulterade i att Finjasjön, som även var Hässleholms dricksvattentäkt, blev ännu sämre ur vattenkvalitets-synpunkt. I VA-Forsk rapport 1993-03 redogjordes för studier av toxiska cyanobakterier i Finjasjön och Hässleholms vattenverk. Kraftiga blomningar av den toxiska cyanobakterien *Microcystis* pågick från försommar och långt in på hösten. Orsaken till de kraftiga blomningarna ansågs vara intern belastning av fosfor från Finjasjöns sediment. Ett muddringsprojekt startade i slutet av 1980-talet i syfte att få stopp på det interna fosforläckaget. Muddringen avbröts 1992 sedan det upptäckts att det fortfarande läckte fosfor på de muddrade ytorna. Istället genomfördes en biomanipulering genom mörtfiskreduktion mellan 1992 och 1994. Detta resulterade i att Finjasjön fick en kraftigt förbättrad vattenkvalitet och blev åter tillåten för bad och rekreation (Annadotter *et al.* 1999).

Ringsjön

Ringsjön är belägen i mellersta Skåne och är landskapets största sjö. Ringsjön ingår i Rönne ås vattensystem. Den består av tre bassänger; Sätoftasjön,

Östra och Västra Ringsjön. Tillrinngsområdet är 347 km^2 och avvattnas genom 14 olika tillflöden. Jordbruksområden utgör 38 % av tillrinningsområdet. 1883 utfördes en sjösänkning som innebar att vattenytan sänktes 1,5 m.

I denna undersökning har endast ingått Östra Ringsjön. Östra Ringsjön har en area på 20,5 km^2, ett medeldjup på 6,1 m och ett maxdjup på 16,4 m. Östra Ringsjöns omsättningstid varierar mellan 0,5 och 1,2 år (Enell & Fejes 1996). I slutet av 1940-talet började vattnet i Ringsjön bli grumligt på grund av en ökad växtplanktonbiomassa. 1968 observerades Sveriges första algförgiftning vid Östra Ringsjön. Kor dog efter att ha druckit av sjöns vatten som var kraftigt grönfärgat av toxiska cyanobakterier, *Anabaena flos-aquae* (Cronberg 1983).

Ringsjön började att bli eutrofierad under 1960- och 1970-talet. Ringsjön har fungerat som recipient för avloppsreningsverk i Hörby och Höör. Kemisk fosforfällning infördes 1975 respektive 1978 men dessa åtgärder medförde ingen kraftigt förbättrad vattenkvalitet.

I början av 1980 infördes ett närsaltsbegränsningsprogram. Detta resulterade i en minskning av mängden tillförd fosfor från 30 ton till 10 ton per år. 1989-1990 genomfördes en mörtfisk-reduktion i Sätoftasjön och 1992 genomfördes ett reduktionsfiske i Västra Ringsjön. Vintern 1988 inträffade en fiskdöd i Östra Ringsjön som resulterade i att 80 % av fisken dog (Hamrin 1999). Fiskreduktionerna 1988 och 1992 resulterade i förbättrat siktdjup och minskade närsaltshalter i vattnet (Enell *et al.* 1996). Däremot kvarstår fortfarande den massutveckling av potentiellt toxiska cyanobakterier som förekommer under sensommaren och hösten (Cronberg *et al.* 1999). Ringsjöns västra del var dricksvattentäkt fram till 1987 men fungerar i dag som reserv-vattentäkt.

Vaxsjön

Vaxsjön är belägen norr om Höör inom Rönne ås avrinningsområde. Sjön har en areal på 0,17 km^2, ett medeldjup på 1,9 m och maxdjup 4,5 m. Runt Vaxsjön finns äldre jordbruksmark och ängsmark men största delen av omgivningarna består av skogsmark med barr- och lövträd. Främst tillförs sjön vatten via grundvatteninflöde men en mindre del kommer från två små bäckar. Vaxsjön är en badsjö och en viktig sjö för rekreation eftersom den ligger nära konferensanläggningen Frostavallen och Skånes djurpark. Under 1990-talet började kraftiga algblomningar uppträda i Vaxsjön. Det finns dock inga förklaringar vad dessa blomningar beror på. Inventering av punktkällor för näringsutsläpp har utförts men några sådana har inte hittats.

Vinslövssjön

Vinslövssjön är belägen i anslutning till samhället Vinslöv, mellan Hässleholm och Kristianstad. Sjön är anlagd och ingår i Vinneåns avrinningsområde. Sjön har en areal på 0,033 km^2, medeldjup 0,9 m och maxdjup 1,10 m. Vinslövssjön är mycket näringsrik med höga kvävehalter. Sjön vattenförsöjs av Vinneå, som rinner genom jordbruksmark. Detta resulterar i kraftigt förhöjda halter av kväve (3,5 mg l^{-1}) och fosfor (0,1 mg l^{-1}). Sjön ligger på kalkbergrund vilket resulterar i höga alkalinitetsvärden. Trots de höga näringshalterna är vattenkvaliteten visuellt sett god och siktdjupet överstiger ofta det maximala vattendjupet på 1,10 m. Sjön besöks flitigt av sportfiskare.

Vittsjön

Vittsjön är belägen i samhället Vittsjö, 25 km norr om Hässleholm. Sjön ingår i Helgeåns avrinningsområde. Sjön har en areal på 2,05 km^2, maxdjup är 8 m och medeldjup 2,5 m. Sjön vattenförsörjs av uppströms liggande sjöar i det så kallade Vittsjösystemet. De flesta av dessa är brunvattensjöar som rinner genom utdikade mossmarker. I mitten av 1980-talet började sjöarna i Vittsjösystemet att kalkas genom uppströms kalkdosering. Sjön har under 1900-talet fått mottaga bättre eller sämre renat avloppsvatten. 1955 infördes rening av avloppsvatten med slamavskiljning, 1961 förbättrades anläggningen med biologisk rening och 1972 installerades kemisk fällning med aluminiumsulfat. Sedan 1999 finns inget konventionellt avloppsreningsverk i Vittsjö. I stället används en biologisk reningsanläggning där avloppsvattnet renas genom ett rensgaller, sedimentation i dammar, infiltration och genom översilning. Inga kemikalier tillsätts vid reningsprocessen. Vittsjön är recipient för det avloppsvatten som behandlas i den nya anläggningen.

3.2 Provtagning

Provtagning skedde med båt från en central provtagningspunkt som låg över en sedimentbotten på sjöarnas medeldjup. Siktdjup mättes med Secchiskiva från båtens skuggsida.

Temperatur och syrgashalt mättes på varje meter från yta till botten med en temperatur- och syremätare, Hanna HI9145. pH mättes direkt efter provtagning på vatten från yta och botten med en pH-mätare, Hanna HI991300.

Ett blandprov från 0–2 m togs med ett två meter långt plexiglasrör som blandades i en hink. Vattnet filtrerades direkt efter provtagningen med en handpump och hälldes på provtagningsflaskor (PET-flaskor) för analys av ammonium, nitrat, fosfat och sulfat. Ofiltrerat provvatten för analys av totaljärn, totalfosfor och totalkväve hälldes på samma slags provtagningsflaskor.

Vattenprov togs 50 cm ovanför bottnen med Limnoshämtare och separerades i filtrerat och ofiltrerat vatten på samma sätt som ytprovet. Vattenproven förvarades i kylväskor med kylklampar under transport till laboratoriet där vattnet frystes ned innan det kördes till ett ackrediterat laboratorium, Analycen i Vä, för kemisk analys.

I samband med att ytvattnet samlades in konserverades cirka 100 ml av vattnet med 1 ml sur Lugols lösning, (jodjodkaliumlösning med isättikatillsats). Kvantitativ analys av växtplankton gjordes med omvänt mikroskop enligt Cronberg, (1982). Växtplankton räknades i sedimentationskammare (2, 5 eller 10 ml) vid 100x, 200x eller 400x förstoring. Sedimenteringstiden varierade mellan 4 och 12 timmar beroende på vald kammare.

Direkt efter provtagning filtrerades vatten från blandprovet, 0–2 m, för klorofyll *a*. Klorofyll *a* koncentrationen bestämdes enligt en metod i Svensk Standard, Vattenundersökningar – Bestämning av klorofyll a i vatten, Extraktion med metanol – Spektrofotometrisk metod, SS 02 81 70, utgåva 1, 1983-05-20.

3.3 Statistik

Data från provtagningarna i de åtta underssökningssjöarna analyserades med Pearson's produkt-moment korrelation, stegvis regressionsanalys och principalkomponent analys, PCA. Vid stegvis regression undersöks vilka oberoende variabler som signifikant påverkar värdet på den beroende variabeln. Vid stegvis regression kan man antingen utgå ifrån samtliga oberoende variabler där de ej-signifikanta kastas ut under analysens gång. Ett annat sätt är att stega in de oberoende-variablerna efterhand för att endast behålla de som signifikant påverkar den beroende variabeln (Löfgren & Näverskog 1999).

PCA, som är en slags faktor-analys, reducerar ett stort antal korrelerade variabler till några få "supervariabler" kallade komponenter eller faktorer (Dillon & Goldstein 1984). En komponent är en linjär kombination av relaterade variabler som kan ersätta de ursprungliga variablerna. De olika komponenternas inbördes strukturer är den viktigaste informationen av en PCA. Genom en principalkomponent analys kan alltså de olika variablernas betydelse rankas och vi kan få en bild av hur de olika variablerna är relaterade till varandra.

PCA baserades på ln-transformerade data med undantag av pH eftersom det redan är transformerat. Komponenter med egenvärden större än 1 användes. R-värdet, för selektion av de viktigaste variablerna inom varje komponent, hämtades från en tabell över kritiska värden för r (Heath 1995). Analyserna utfördes med Statview 5.01 och Microsoft ®Excel X for Mac® (2001).

3.4 Flerårs-studie i Finjasjön

För att testa hypotes 2 gjordes en studie i Finjasjön där den interna fosforfrigörelsen beräknades under den vegetativa säsongen 1992, delar av 1994, 1995 och 1996. Under denna period skedde veckovis provtagningar av närsalter i inflöden och utflöde samt i sjön. Växtplanktonprovtagning gjordes på ytvatten från sjön. 1993 och mars–juni 1994 utfördes ett omfattande reduktionsfiske då cirka 300 ton fisk togs bort. En så omfattande trålning torde ha påverkat förhållandena vid sedimentet att vi valde att inte använda data från denna period.

De data som användes i beräkningarna baseras på provtagning som gjordes varje vecka i Finjasjöns fem tillflöden, i utflödet och i sjöns djuphålor. Transport av fosfor, in resp. ut från sjön, beräknades i fyra-veckors

perioder. Transporten beräknades genom att koncentrationen av det aktuella ämnet multiplicerades med det uppmätta flödet. Flödet mättes med ottflygel.

Förändring i fosfor, från en månad till en annan, beräknades enligt :

$\Delta C/\Delta t\ V - (Q_{IN}*C_{IN}-Q_{UT}*C_{UT})$ (Ekvation 1)

där **ΔC** står för fyraveckors medelvärde för en viss period subtraherat med medelvärde för perioden tidigare. Använd enhet: $mg*m^{-3}$. **V**=Finjasjöns volym ($30*10^6 m^3$). **IN** = den sammanlagda massan av den totala transporten av fosfor in till sjön under fyraveckors-perioden och **UT**= uttransporten av näringsämnet via avflödet under en fyraveckors-period. Ett positivt värde på beräkningar enligt ekvation 1 innebar att intern fosforfrigörelse förekom under den perioden. Värden på intern fosforfrigörelse plottades mot den genomsnittliga biomassan av cyanobakterier, total algbiomassa, vertikalmigrerande alger och ej vertikalmigrerande alger.

I den graf (Figur 50) där intern fosforfrigörelse plottades mot biomassa vertikalmigrerande alger erhölls sambandet;

$\Delta P/\Delta t$ = 0,0002 * biomassa vertikalmigrerare + 0,0006 (Ekvation 2)

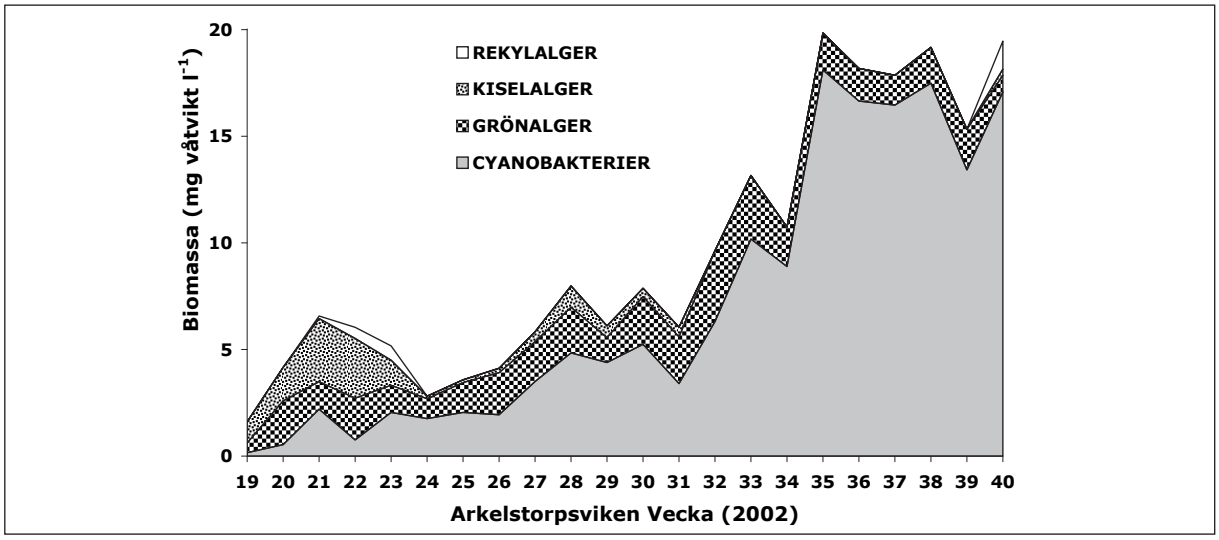
Denna ekvation användes för att beräkna intern fosforfrigörelse orsakad av vertikalmigrerande alger för de åtta undersökningssjöarna i studien. Den genomsnittliga biomassan vertikalmigrerande alger, under de veckor då dessa förekom, omvandlades till biomassa per kvadratmeter för de olika sjöarna. Dessa biomassa-värden sattes in i ekvationen och intern fosforfrigörelse (g P $m^{-2}*dag^{-1}$) erhölls. Baserat på detta värde beräknades sedan sammanlagd intern fosforfrigörelse under den period som vertikalmigrerare förekom. Den genomsnittliga fosformängden i hela sjön under mätsäsongen beräknades och jämfördes med den fosformängd som medierades via vertikalmigrerare.

4 Resultat

4.1 Växtplanktonförekomst i de åtta undersökningssjöarna

Arkelstorpsviken

Under studiens gång skedde en succesiv ökning av mängden cyanobakterier (Figur 3). I början av säsongen dominerades cyanobakterierna av *Microcystis aeruginosa* och *Microcystis wesenbergii*. Från och med vecka 21 skedde en succesiv ökning av den potentiellt kvävefixerande *Anabaena* som dominerade cyanobakterierna fr.o.m. vecka 31. Grönalger av släktet *Scenedesmus* förekom i varierande mängd (0,46–3,32 mg l^{-1}) vid varje provtagningstillfälle. Rekylalger av släktet *Cryptomonas* förekom i början och i mitten av säsongen. Kiselalger av släktena *Cyclotella* och *Synedra* förekom i små mängder i början och i slutet av studien.



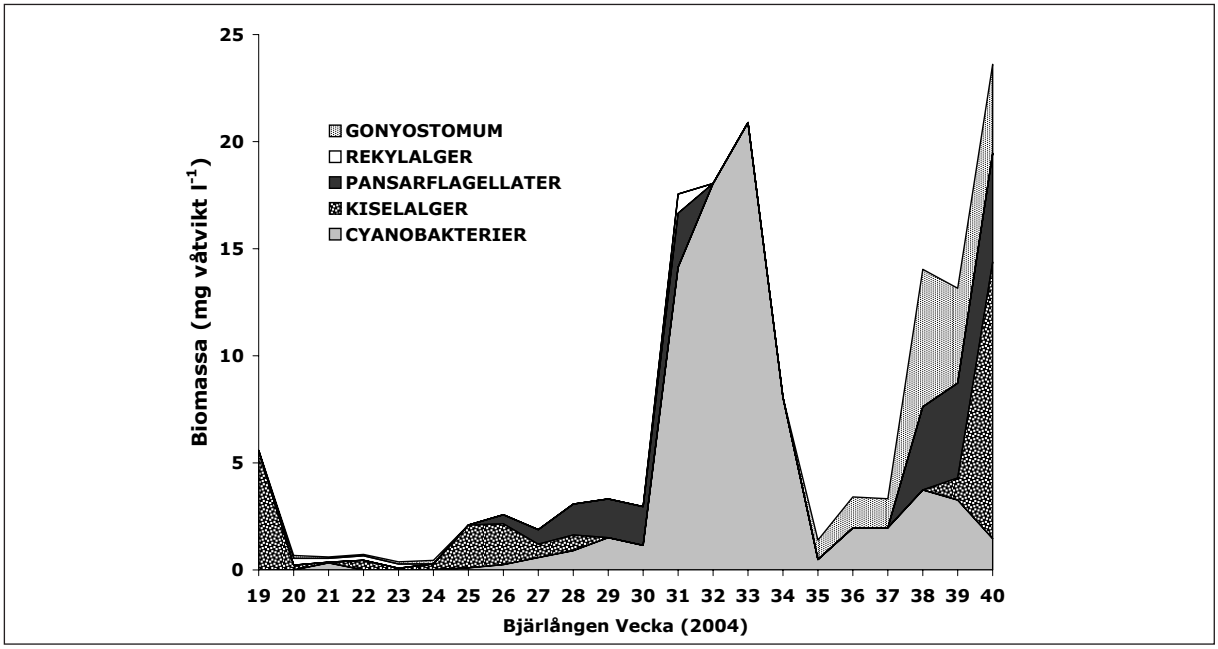
Figur 3. Utvecklingen av växtplankton i Arkelstorpsviken under säsongsstudien 2002.

Bjärlången

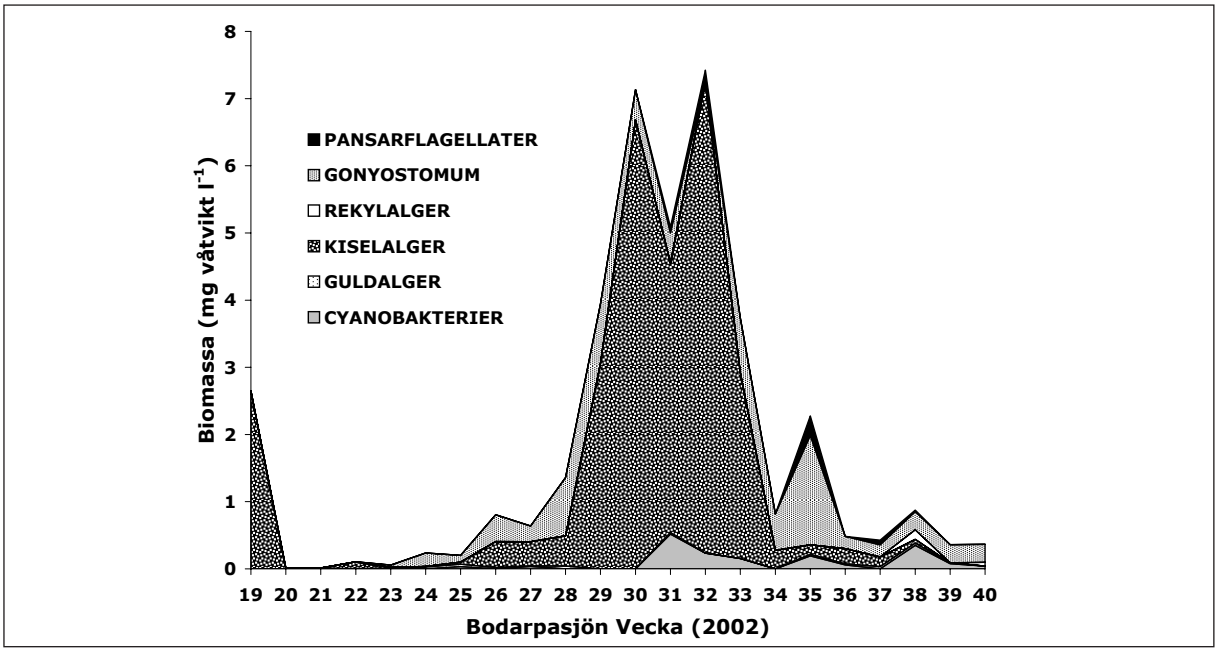
I början av undersökningen dominerades växtplanktonsamhället i Bjärlången av kiselalgerna *Asterionella formosa, Aulacoseira* sp., centriska kiselalger, *Rhizosolenia* sp. och *Tabellaria fenestrata* (Figur 4). Från och med vecka 26 minskade kiselalgerna och i stället utvecklades pansarflagellaten *Ceratium hirundinella* och den potentiellt kvävefixerande cyanobakterien *Aphanizomenon*. Biomassa-maximum av *Aphanizomenon* förekom vecka 33 och därefter minskade dess biomassa snabbt. Från vecka 35 förekom även den potentiellt kvävefixerande *Anabaena* spp. samt *Gonyostomum semen*.

Bodarpasjön

Cyanobakterier förekom inte i Bodarpasjön förrän vecka 31 och framåt och då med jämförelsevis låga biomassor, dominerade av släktet *Microcystis* (Figur 5). I början av säsongen dominerade kiselalgerna *Asterionella formosa, Aulacoseira* sp., centriska kiselalger, *Rhizosolenia* sp. och *Tabellaria fenestrata*. Från



Figur 4. Utvecklingen av växtplankton i sjön Bjärlången under säsongsstudien 2002.

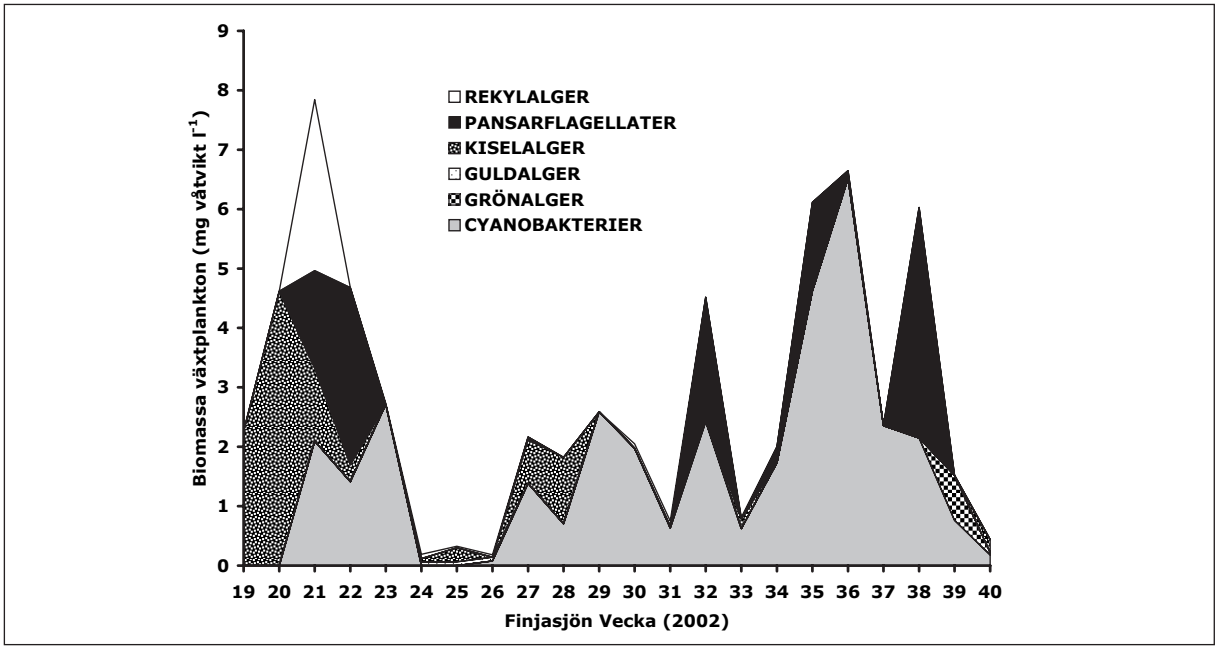


Figur 5. Utvecklingen av växtplankton i Bodarpasjön under säsongsstudien 2002.

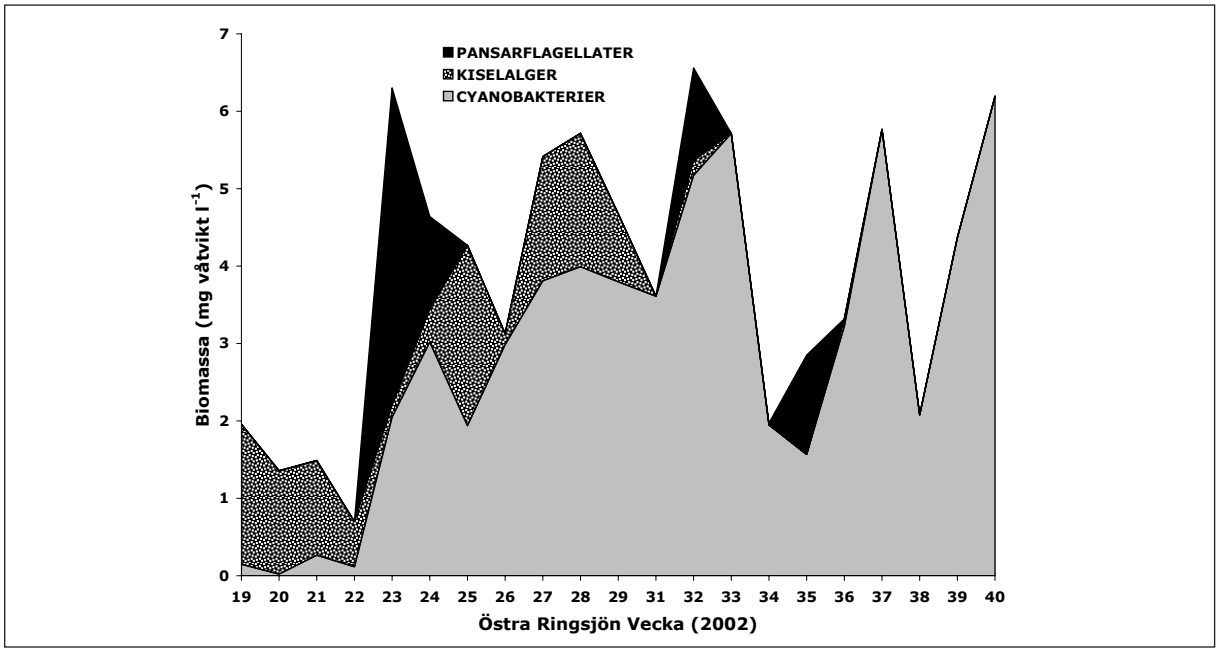
och med vecka 24 började även *Gonyostomum semen* att uppträda. Mellan vecka 29 och vecka 32 förekom höga biomassor av kiselalgen *Rhizosolenia* sp. Vecka 35 noterades en låg förekomst av pansarflagellaten *Ceratium hirundinella*.

Finjasjön

Kiselalger (*Asterionella formosa, Aulacoseira* sp. och centriska kiselalger) förekom i Finjasjön vecka 19–28 för att sedan lämna plats till främst cyanobakterier och pansarflagellaten *Ceratium hirundinella* (Figur 6). Cyanobakterier av släktet *Microcystis* förekom under så gott som hela säsongen medan den potentiellt kvävefixerande cyanobakterien *Anabaena crassa* uppträdde från vecka 26. Periodsvis förekom även de icke-heterocytbärande cyanobakterierna *Radiocystis* och *Woronichinia*. Vecka 24–26 förekom en så kallad klarvattenfas med låga biomassor med dominans av kiselalger och guldalger.



Figur 6. Utvecklingen av växtplankton i Finjasjön under säsongsstudien 2002.



Figur 7. Utvecklingen av växtplankton i Ringsjön under säsongsstudien 2002.

Östra Ringsjön

Kiselalger (*Asterionella formosa, Aulacoseira* sp., centriska kiselalger och *Fragilaria crotonensis*) totaldominerade i Ringsjön under maj månad (vecka 19–22) (Figur 7, ovan). Därefter förekom även cyanobakterier och pansarflagellaten *Ceratium hirundinella*.

Cyanobakteriernas biomassa ökade från vecka 22 och från och med vecka 31 förekom så gott som endast cyanobakterier och *Ceratium hirundinella*. Bland cyanobakterierna förekom flera olika arter av släktena *Anabaena, Aphanizomenon* och *Microcystis*.

Vaxsjön

Cyanobakterier och *Gonyostomum semen* förekom med högst biomassor i Vaxsjön under säsongsstudien (Figur 8). Ett biomassa-maximum med höga biomassor observerades vecka 35. I början av säsongen förekom ett diverst växtplanktonsamhälle med kiselalger (*Aulacoseira* spp.) guldalger (*Dinobryon sociale*, *Synura* sp.) monader, cyanobakterier och *Gonyostomum semen*. Bland cyanobakterierna förekom främst *Aphanizomenon* sp., *Anabaena* sp., *Planktothrix agardhii* och *Woronichinia naegeliana*.

Vinslövssjön

Växtplanktonsamhället i Vinslövssjön var påtagligt annorlunda än de andra underssökningssjöarna (Figur 9). Vid fem tillfällen förekom höga biomassor av grönalger, främst *Pandorina morum* och *Chlamydomonas* sp. Vid några tillfällen utvecklades guldalger av släktena *Dinobryon* och *Synura*. Vecka 31 dominerades växtplankton i Vinslövssjön av centriska kiselalger och rekylalger av släktet *Cryptomonas*. I slutet av säsongsstudien förekom mycket låga halter (0,03–0,1 mg l^{-1}) av cyanobakterien *Anabaena* sp.

Vittsjön

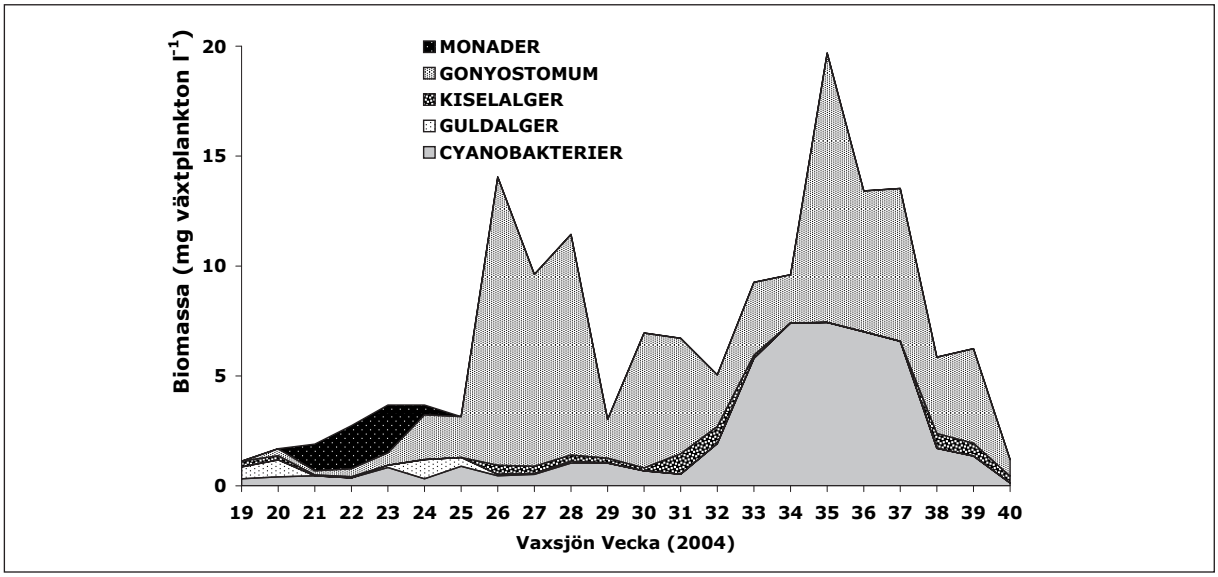
Under första halvan av säsongsstudien dominerade kiselalger (*Asterionella formosa*, *Aulacoseira* sp., centriska kiselalger och *Rhizosolenia* sp.) och *Gonyostomum semen* (Figur 10). Cyanobakterier, pansarflagellaten *Ceratium hirundinella* och *Gonyostomum semen* totaldominerade under andra delen av säsongen. Bland cyanobakterierna förekom *Microcystis* spp., *Aphanizomenon* sp., *Anabaena* sp. och *Planktothrix agardhii*. Ett biomassa-maximum med cyanobakterier och *Ceratium hirundinella* förekom vecka 36.

4.2 Statistisk utvärdering

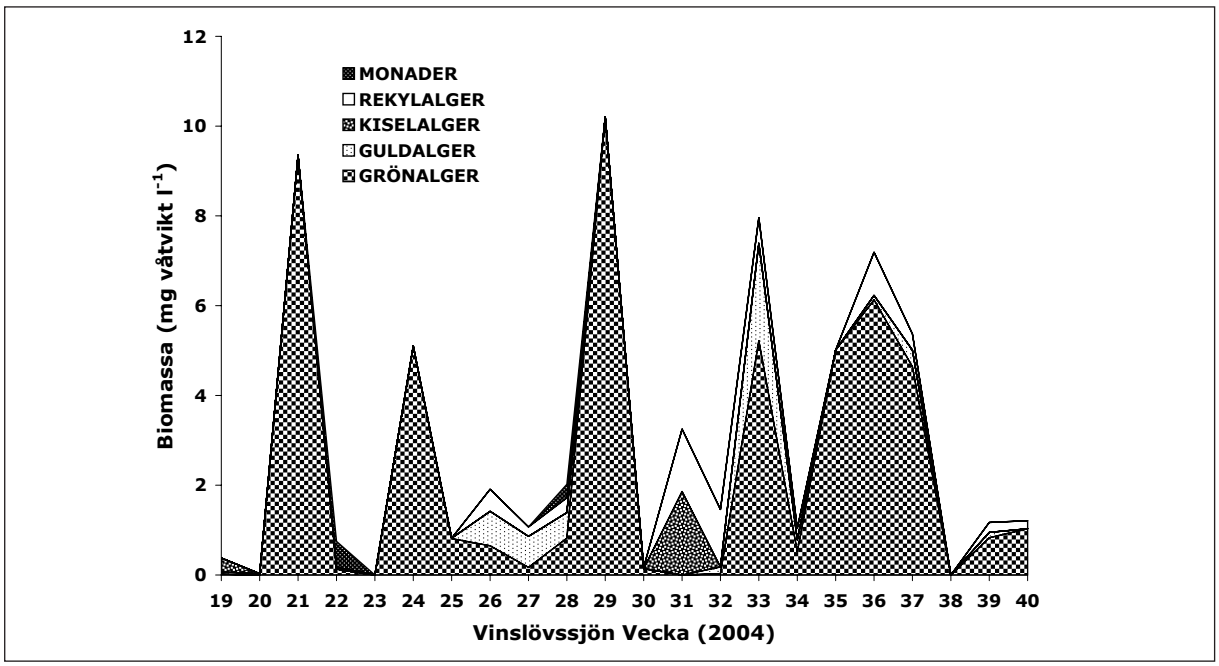
Stegvis regressionsanalys

Biomassan av samtliga cyanobakterier (CYANO) som beroende variabel

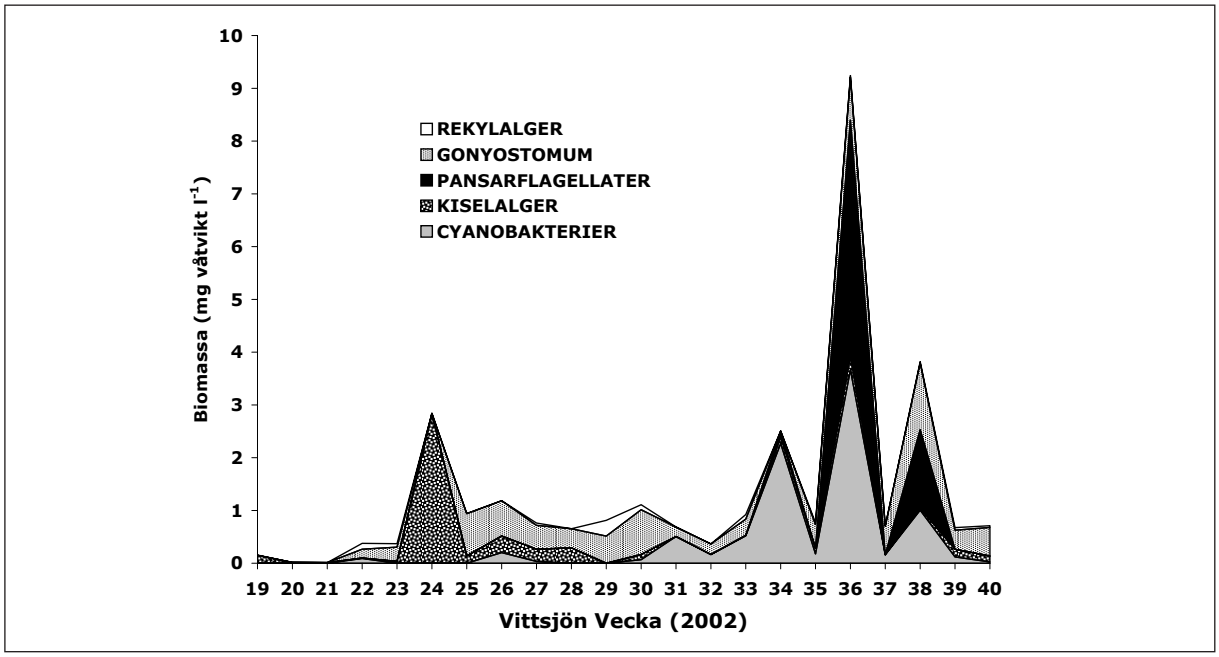
Stegvis regression mellan cyanobakterie-biomassa som beroende variabel och 22 kemiska, fysiska och



Figur 8. Utvecklingen av växtplankton i Vaxsjön under säsongsstudien 2002.



Figur 9. Utvecklingen av växtplankton i Vinslövssjön under säsongsstudien 2002.



Figur 10. Utvecklingen av växtplankton i Vittsjön under säsongsstudien 2002.

biologiska variabler, resulterade i selektion av åtta variabler som var starkast korrelerad med cyanobakteriebiomassan (Bilaga A). Den starkaste linjära korrelationen fanns mellan cyanobakterie-biomassan och total växtplankton-biomassa (r=0,844; p<0,001), klorofyll *a* (r=0,555; p<0,001), siktdjup (r=0,462, p<0,001) och pH vid ytan (r=0,360, p<0,001). Dessa korrelationer är ganska givna och kan betraktas som effekter av en hög cyanobakterie-biomassa och inte orsak till den. En hög biomassa av fotosyntetiserande växtplankton ökar pH genom att koldioxid konsumeras. pH ökar när tillgången på vätekarbonat och karbonat är uttömd. En annan effekt av en stor mängd cyanobakterier är ett dåligt siktdjup. De flesta massutvecklande cyanobakterier har luftblåsor, aerotoper. Aerotoperna gör det möjligt för cyanobakterierna att flyta upp till ytan och därmed orsaka ett dåligt siktdjup. Cyanobakterier innehåller klorofyll *a* och därför finns det en naturlig, positiv korrelation mellan cyanobakterier och klorofyll *a*.

En hyfsad, negativ korrelation observerades till nitrat-kväve, yta och botten, (r=0,294, p<0,001 respektive 0,291; p<0,001).

Heterocytbärande cyanobakterier (HC) som beroende variabel

Stegvis regression mellan biomassan av heterocytbärande cyanobakterier (beroende variabel) och 22 kemiska, fysiska och biologiska variabler, resulterade i att tio variabler selekterades ut (Bilaga B). Den starkaste linjära korrelationen var till totala växtplankton-biomassan (r=0,803; p<0,001) och klorofyll *a* (r=0,506; p<0,001). Svaga korrelationer förekom mellan heterocytbärande cyanobakterier och pH vid ytan (r=0,178; p<0,05), ammonium-kväve vid bottnen (r=0,178; p=0,06) och sulfat vid bottnen (r=-0,140; p=0,065).

Cyanobakterier utan heterocyter (CUH) som beroende variabel

Stegvis regression mellan biomassan av cyanobakterier utan heterocyter som beroende variabel och 22 kemiska, fysiska och biologiska variabler resulterade i selektion av sju variabler (Bilaga.3). En god, linjär korrelation fanns mellan biomassan av cyanobakterier utan heterocyter och totalfosfor vid bottnen (r=0,558; p<0,001) och en hyfsad, negativ korrelation mellan CUH och nitrat-kväve vid ytan (r=-0,290; p<0,001). Korrelationer, som kan betraktas som effekter av en hög biomassa av CUH, fanns till pH vid bottnen (r=0,564; p<0,001), total växtplankton-biomassa (r=0,410; p<0,001) och klorofyll *a* (r=0,312, p<0,001).

Aerotop-bärande cyanobakterier (AC) som beroende variabel

Stegvis regression med aerotop-bärande cyanobakterier och 22 kemiska, fysiska och biologiska variabler resulterade i att tio variabler valdes ut (Tabell 4). Starka korrelationer, sannolikt som en effekt av, än en orsak till en hög biomassa av aerotop-bärande cyanobakterier, var total växtplankton-biomassa (r=0,844; p<0,001), klorofyll *a* (r=0,554; p<0,001), siktdjup (r=-0,457; p<0,001), och pH vid ytan (r=0,355; p<0,001). Hyfsade, negativa korrelationer fanns till nitrat-kväve vid ytan (r=-0,294; p<0,001) och nitrat-kväve vid botten (r=-0,291; p<0,001).

Aerotopbärande cyanobakterier utan heterocyter (ACUH)

Stegvis regression mellan ej-kvävefixerande aerotopbärande cyanobakterier utan heterocyter och 22 kemiska, fysiska och biologiska variabler resulterade i att sju variabler selekterades ut (Bilaga E). Den högsta korrelationen förekom mellan aerotopbärande cyanobakterier utan heterocyter och total-fosfor vid bottnen (r=0,563, p<0,001). En hyfsad, negativ korrelation fanns mellan ACUH och nitrat-kväve vid ytan (r=0,287, p<0,001). Korrelationer, som kan vara en effekt av en hög biomassa med ACUH, var till pH vid bottnen (r=0,552; p<0,001), total växtplankton-biomassa (r=0,386; p<0,01) och klorofyll *a* (r=0,295; p<0,001).

Vertikal-migrerande växtplankton (VMP) som beroende variabel

Stegvis regression mellan vertikal-migrerande växtplankton (VMP) och 22 kemiska, fysiska och biologiska variabler resulterade i att åtta variabler valdes ut (Bilaga F). De starkaste var korrelationen med total växtplankton biomassa (r=0.928; p<0,001), klorofyll *a* (r=0,766, p<0,001) och siktdjup (r=0,408; p<0,001). Den starkaste kemiska variabeln var totalkväve vid bottnen (r=-0,180; p<0,05).

Ej-vertikalmigrerande växtplankton (EVMP) som beroende variabel

Stegvis regression mellan ej-vertikalmigrerande växtplankton som beroende variablel och 22 kemiska, fysiska och biologiska variabler resulterade i ett urval av sju variabler (Bilaga G). Den starkaste linjära korrelationen fanns mellan totalkväve vid botten och biomassan av EVMP (r=0,419; p<0,001). Svaga, positiva korrelationer förekom mellan ej vertikalmigrerande växtplankton och pH vid bottnen (r=0,267; p<0,001) respektive syre vid botten (r=0,206; p<0,01).

Vertikalmigrerande växtplankton utan heterocyter (VMPUH) som beroende variabel

Stegvis regression mellan vertikalmigrerande växtplankton utan heterocyter som beroende variabel och 22 oberoende variabler resulterade i selektion av tolv variabler (Bilaga.8). De starkaste linjära korrelationerna, till klorofyll *a* (r=0,712; p<0,001) och total växtplankton-biomassa (r=0,611; p<0,001), tolkas som en effekt av en hög mängd VMPUH. De starkaste korrelationerna till kemiska variabler var till nitrat-kväve vid botten (r=-0,329; p<0,001), totalfosfor vid botten (r=0,319; p<0,001) och totalkväve vid botten (r=-0,246; p<0,01).

Kontrollerande variabler

Höga korrelationer observerades mellan nitrat-kväve (yta) och nitrat-kväve vid botten (r=0,997, p<0,0001). Starka korrelationer förekom även mellan nitrat-kväve (yta) och totalkväve (yta), (r=0,910, p<0,0001) respektive totalkväve vid botten, (r=0,910, p<0,001). Starka korrelationer fanns mellan nitratkväve (botten) och totalkväve (yta); r= 0,908; p<0,001. Mellan totalfosfor och fosfat-fosfor rådde också starka samband. Korrelationen mellan fosfatfosfor (yta) och totalfosfor (yta) hade en korrelations-koefficient på 0,818 (p<0,001) och mellan fosfatfosfor (yta) och totalfosfor (yta) var korrelationen 0,693 (p<0,001). Samband med ungefär samma styrka fanns mellan fosfatfosfor(botten) och totalfosfor (yta); r=0,799; p<0,001 och fosfatfosfor (botten) och totalfosfor (botten); r= 0,697; p<0,001.

Hyfsade korrelationer förekom mellan totalkväve vid botten och sulfat vid ytan (r=0,675, p<0,0001) respektive sulfat vid botten (r=0,696, p<0,0001).

Eftersom sambandet mellan totalkväve och nitratkväve var mycket starkt blev korrelationen mellan nitratkväve och sulfat också höga. Korrelationen mellan nitratkväve (yta) och sulfat (yta) var 0,693 (p<0,0019 och mellan nitratkväve (yta) och sulfat (botten) 0,650 (p<0,001). Korrelationer med ungefär samma styrka rådde mellan nitratkväve (botten) och sulfat (yta) (r=0,626; p<0,001) respektive sulfat (botten); 0,643 (p<0,001). Mellan totaljärn (yta) och totaljärn (botten) fanns en god korrelation (0,626; p<0,001). En hyfsad, negativ korrelation förekom mellan totaljärn (yta) och sulfat (yta); r=-0,507; p<0,001 och sulfat (botten); r= -0,542; p<0,001.

En stark korrelation förekom mellan pH(yta) och totalfosfor (yta); r= 0,818; p<0,001.

Sambanden mellan pH och sulfat var också tämligen goda; korrelationen mellan pH (yta) och sulfat (yta) var 0,619 (p<0,001). Mellan pH (botten) och sulfat (yta) var korrelationen 0,655 (p<0,001) och mellan pH (botten) och sulfat (botten) var korrelationen 0,678 (p<0,001).

Principal komponent analys (PCA)

PCA med cyanobakterier (CYANO) och 22 kemiska, fysiska och biologiska variabler

Principal komponent analys (PCA) beräknades från en 175 x 23 matris (provtagningstillfällen x variabler). Bilaga I summerar den resulterande variansen, förklarad av komponenterna. Sex komponenter hade egenvärden >1,0 och förklarade 82 % av variansen. De två starkaste komponenterna svarade för ungefär hälften av den totala variansen (55 %). Komponent 1 stod för 30 % av variationen i cyanobakterie-biomassan. De viktigaste variablerna i denna komponent inkluderade totaljärn (yta och botten), sulfat (yta och botten), syre (botten) och pH (yta + botten). Komponent 2 (som förklarade 25 % av variansen) innehöll cyanobakterie-biomassa, total växtplanktonbiomassa, klorofyll *a*, totalfosfor (yta och bottom), nitratkväve (yta och botten), temperatur (yta och botten) och siktdjup. 8,6 % av variansen förklarades av komponent 3 som inkluderade totaljärn (yta och botten) och fosfatfosfor (yta och botten). Nitratkväve (yta) hade högst kommunalitet (0,942) vilket innebär att denna variabel har störst påverkan på övriga variabler.

PCA med heterocytbärande cyanobakterier (HC) och 22 kemiska, fysiska och biologiska variabler

Principal komponent analys (PCA) beräknades från en 175 x 23 matris (provtagningstillfällen x variabler). Bilaga J summerar den resulterande variansen, förklarad av principal komponenter. Sex komponenter hade egenvärden >1,0 och förklarade 81 % av variansen. De två starkaste komponenterna svarade för ungefär hälften av den totala variansen (54 %). Komponent 1 stod för 29 % av variansen. Denna komponent inkluderade totalfosfor (yta), totaljärn (yta och botten), sulfat (yta och botten) och pH (yta + botten). Komponent 2 (som förklarade 24 % av variansen) innehöll biomassa av heterocytbärande cyanobakterier, totalfosfor (botten), nitratkväve (yta och botten), total växtplankton-biomassa, klorofyll a och siktdjup. Det rådde negativa förhållanden mellan heterocytbärande cyanobakterier och nitrat-kväve samt mellan heterocytbärande cyanobakterier och siktdjup.

Totalkväve (botten) hade högst kommunalitet (0,933).

PCA med cyanobakterier utan heterocyter (CUH) och 22 kemiska, fysiska och biologiska variabler

Principal komponent analys (PCA) beräknades från en 175 x 23 matris (provtagningstillfällen x variabler).

Bilaga K summerar den resulterande variansen, förklarad av principal komponenter. Sex komponenter hade egenvärden >1,0 och förklarade 81 % av variansen. De två starkaste komponenterna svarade för ungefär hälften av den totala variansen (55 %). Komponent 1 stod för 31 % av variansen. Denna komponent inkluderade totaljärn (yta och botten), sulfat (yta och botten), syre (botten) och pH (yta + botten). Komponent 2 (som förklarade 24 % av variansen) innehöll biomassa av cyanobakterier utan heterocyter, totalfosfor (yta och botten), nitratkväve (yta och botten), total växtplankton-biomassa, klorofyll *a*, pH (yta och botten) och siktdjup. Det rådde negativa förhållanden mellan cyanobakterier utan heterocyter och nitrat-kväve samt mellan cyanobakterier utan heterocyter och siktdjup.

Totalkväve (botten) hade högst kommunalitet (0,930).

PCA med aerotopbärande cyanobakterier (AC) och 22 kemiska, fysiska och biologiska variabler

Principal komponent analys (PCA) beräknades från en 175 x 23 matris (provtagningstillfällen x variabler). Bilaga L summerar den resulterande variansen, förklarad av principal komponenter. Sex komponenter hade egenvärden >1,0 och förklarade 81 % av variansen. De två starkaste komponenterna svarade för ungefär hälften av den totala variansen (55 %). Komponent 1 stod för 30 % av variansen. Denna komponent inkluderade totalfosfor (yta), totaljärn (yta och botten), sulfat (yta och botten) och pH (yta + botten). Komponent 2 (som förklarade 25 % av variansen) innehöll biomassa av aerotopbärande cyanobakterier, totalfosfor (yta och botten), nitratkväve (yta och botten), total växtplankton-biomassa, klorofyll *a* och siktdjup. Det rådde negativa förhållanden mellan aerotopbärande cyanobakterier och nitrat-kväve samt mellan aerotopbärande cyanobakterier och siktdjup.

Nitratkväve (yta) hade högst kommunalitet (0,933).

PCA med aerotopbärande cyanobakterier utan heterocyter (ACUH) och 22 kemiska, fysiska och biologiska variabler

Principal komponent analys (PCA) beräknades från en 175 x 23 matris (provtagningstillfällen x variabler). Bilaga M summerar den resulterande variansen, förklarad av principal komponenter. Sex komponenter hade egenvärden >1,0 och förklarade 81 % av variansen. De två starkaste komponenterna svarade för ungefär hälften av den totala variansen (55 %). Komponent 1 stod för 31 % av variansen. Denna komponent inkluderade totaljärn (yta och botten), sulfat (yta och botten), syre (botten) och pH (yta + botten). Komponent 2 (som förklarade 24 % av variansen) innehöll biomassa av ACUH, totalfosfor (yta och botten), nitratkväve (yta och botten), total växtplankton-biomassa, klorofyll *a* och siktdjup. Det rådde negativa förhållanden mellan ACUH och nitrat-kväve samt mellan ACUH och siktdjup.

Totalkväve (botten) hade högst kommunalitet (0,930).

PCA med vertikalmigrerande växtplankton (VMP) och 22 kemiska, fysiska och biologiska variabler

Principal komponent analys (PCA) beräknades från en 175 x 23 matris (provtagningstillfällen x variabler). Bilaga N summerar den resulterande variansen, förklarad av principal-komponenter. Sex komponenter hade egenvärden >1,0 och förklarade 82 % av variansen. De två starkaste komponenterna svarade för ungefär hälften av den totala variansen (55 %). Komponent 1 stod för 30 % av variansen. Denna komponent inkluderade totaljärn (yta och botten), sulfat (yta och botten), syre (botten) och pH (yta + botten). Komponent 2 (som förklarade 25 % av variansen) innehöll totalfosfor (yta och botten), nitratkväve (yta och botten), total växtplankton-biomassa, klorofyll *a*, och siktdjup.

Nitratkväve (yta) och totalkväve (botten) hade högst kommunaliteter (0,930) vilket innebär att dessa variabler har störst påverkan på övriga variabler.

PCA med ej-vertikalmigrerande växtplankton (EVMP) och 22 kemiska, fysiska och biologiska variabler

Principal komponent analys (PCA) beräknades från en 175 x 23 matris (provtagningstillfällen x variabler). Bilaga O summerar den resulterande variansen, förklarad av principal komponenter. Sex komponenter hade egenvärden >1,0 och förklarade 80,5 % av variansen. De två starkaste komponenterna svarade för ungefär hälften av den totala variansen (53 %). Komponent 1 stod för 30 % av variansen. Denna komponent inkluderade totaljärn (yta och botten), sulfat (yta och botten), syre (botten) och pH (yta + botten).

Komponent 2 (som förklarade 23 % av variansen) innehöll total växtplankton-biomassa, klorofyll *a*, totalfosfor (yta och bottom), nitratkväve (yta och botten), pH (yta), temperatur (yta och botten) och siktdjup. Biomassan av ej-vertikalmigrerande växtplankton inkluderades i komponent tre tillsammans med totalfosfor (botten) och fosfat-fosfor. Det rådde ett omvänt förhållande mellan biomassan av EVMP och fosfor. I komponent sex inkluderades biomassan av EVMP igen. Där visade det sig att det fanns ett positivt förhållande mellan denna växtplanktongrupp och totalkväve samt nitrat-kväve.

Nitratkväve (botten) hade högst kommunalitet (0,929) vilket innebär att denna variabel har störst påverkan på övriga variabler.

PCA med vertikalmigrerande växtplankton utan heterocyter (VMPUH) och 22 kemiska, fysiska och biologiska variabler

Principal komponent analys (PCA) beräknades från en 175 x 23 matris (provtagningstillfällen x variabler). Bilaga P summerar den resulterande variansen, förklarad av principal komponenter. Sex komponenter hade egenvärden >1,0 och förklarade 81 % av variansen. De två starkaste komponenterna svarade för ungefär hälften av den totala variansen (55 %). Komponent 1 stod för 30 % av variansen. Denna komponent inkluderade totaljärn (yta och botten), sulfat (yta och botten), syre (botten) och pH (yta + botten). Komponent 2 (som förklarade 25 % av variansen) innehöll biomassa av VMPUH, totalfosfor (yta och bottom), nitratkväve (yta och botten), total växtplankton-biomassa, klorofyll *a*, pH (yta och botten) och siktdjup. Det rådde negativa förhållanden mellan VMPUH och nitrat-kväve samt mellan VMPUH och siktdjup.

Totalkväve (botten) hade högst kommunalitet (0,926) vilket innebär att denna variabel har störst påverkan på övriga variabler.

Sammanfattning av multivariat analys

Multivariat analys (stegvis regression och PCA) av cyanobakterier och aerotopbärande cyanobakterier gav liknande resultat. De viktigaste variablerna, total växtplanktonbiomassa, klorofyll *a* och siktdjup, kan betraktas som en konsekvens av en förekomst av cyanobakterier snarare än variabler som orsakar dess förekomst. Kemiska variabler, som utföll som viktiga, var nitrat (yta och botten) till vilka det rådde ett negativt förhållande. Vid analys med PCA utpekades även totalfosfor som en variabel som var positivt relaterad till cyanobakterie-biomassa. PCA utpekade dock nitrat-kväve (yta) som den variabel som hade högst kommunalitet, dvs. som hade störst inflytande på övriga variabler i ett dataset där cyanobakterier ingick med 22 kemiska, fysiska och biologiska variabler.

Multivariat analys av aerotop-bärande cyanobakterier visade nästintill samma resultat som analys av totala antalet cyanobakterier. Likheten i resultat beror på att aerotop-bärande cyanobakterier dominerar den totala cyanobakterie-biomassan i stor utsträckning.

Vid separation av cyanobakterier med och utan heterocyter framträdde två olika mönster. Stegvis regression och PCA pekade ut total växtplanktonbiomassa och klorofyll *a* som de variabler som var starkast relaterade till biomassan av cyanobakterier med heterocyter. PCA inkluderade även siktdjup och nitrat-kväve (yta) som båda var negativt relaterad till biomassan av heterocytbärande cyanobakterier samt även totalfosfor (botten) som var positivt relaterad till biomassan av denna grupp.

Till skillnad från heterocytbärande cyanobakterier selekterades, både vid PCA och stegvis regression, totalfosfor (botten) ut som den kemiska variabel som var starkast, (positivt) relaterad till cyanobakterier utan heterocyter.

Båda analysmetoderna pekade även ut en negativ relation mellan nitratkväve och ej-heterocytbärande cyanobakterier.

Multivariat analys av aerotopbärande cyanobakterier utan heterocyter hade nästintill identiskt resultat som totala antalet cyanobakterier utan heterocyter.

Stegvis regression av ej-vertikalmigrerande växtplankton (EVMP) selekterade ut totalkväve vid botten som den faktor som starkast var korrelerad med förekomst av denna växtplanktongrupp ($r=0,419$; $p<0,001$). En svagare korrelation fanns till syre vid botten ($r=0,206$; $p<0,01$). PCA indikerade ett negativt förhållande mellan ej-vertikalmigrerande växtplankton och totalfosfor (botten), fosfat-fosfor (botten) respektive fosfat-fosfor (ytan). Ett positivt förhållande rådde till totalkväve (yta och botten) och nitratkväve (yta och botten). Denna grupp, som består av växtplankton som ej utför vertikala migrationer, hade således förhållanden till kväve och fosfor som

var direkt omvända jämfört med de grupper som utför vertikala migrationer.

PCA inkluderande vertikalmigrerande växtplankton pekade på ett positivt förhållande till totalfosfor (botten) och ett något svagare till totalfosfor (yta) samt ett negativt förhållande till nitrat-kväve (yta och botten). De starkaste linjära korrelationerna selekterade vid stegvis regression, var total växtplanktonbiomassa (r=0,928; p<0,001) och klorofyll *a* (r=0,766; p<0,001). Genom att plocka bort gruppen heterocytbärande cyanobakterier från vertikalmigrerarna och bilda gruppen vertikalmigrerare utan heterocyter, fick vi fram en grupp vars relation till nitrat-kväve vid botten var betydligt starkare korrelerad (r=-0,329; p<0,001) jämfört med om de heterocytbärande cyanobakterierna var med. Både PCA och stegvis regression visar samma resultat i detta avseende. Även totalfosfor vid botten var starkare, positivt korrelerad till vertikalmigrerare utan heterocyter jämfört med totala gruppen vertikalmigrerare.

4.3 Säsongsstudie av cyanobakterier och nitratkväve, respektive totalfosfor

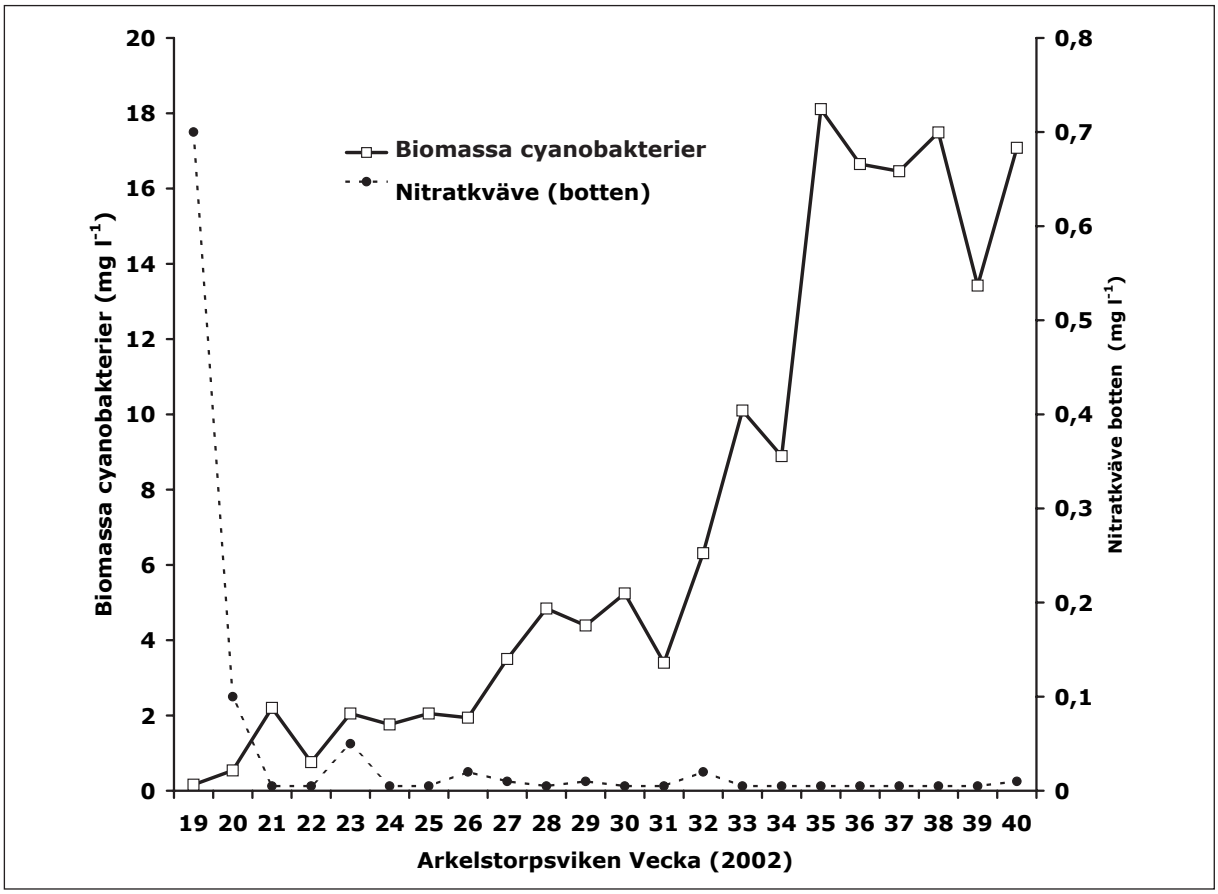
Arkelstorpsviken

Cyanobakterier och nitratkväve

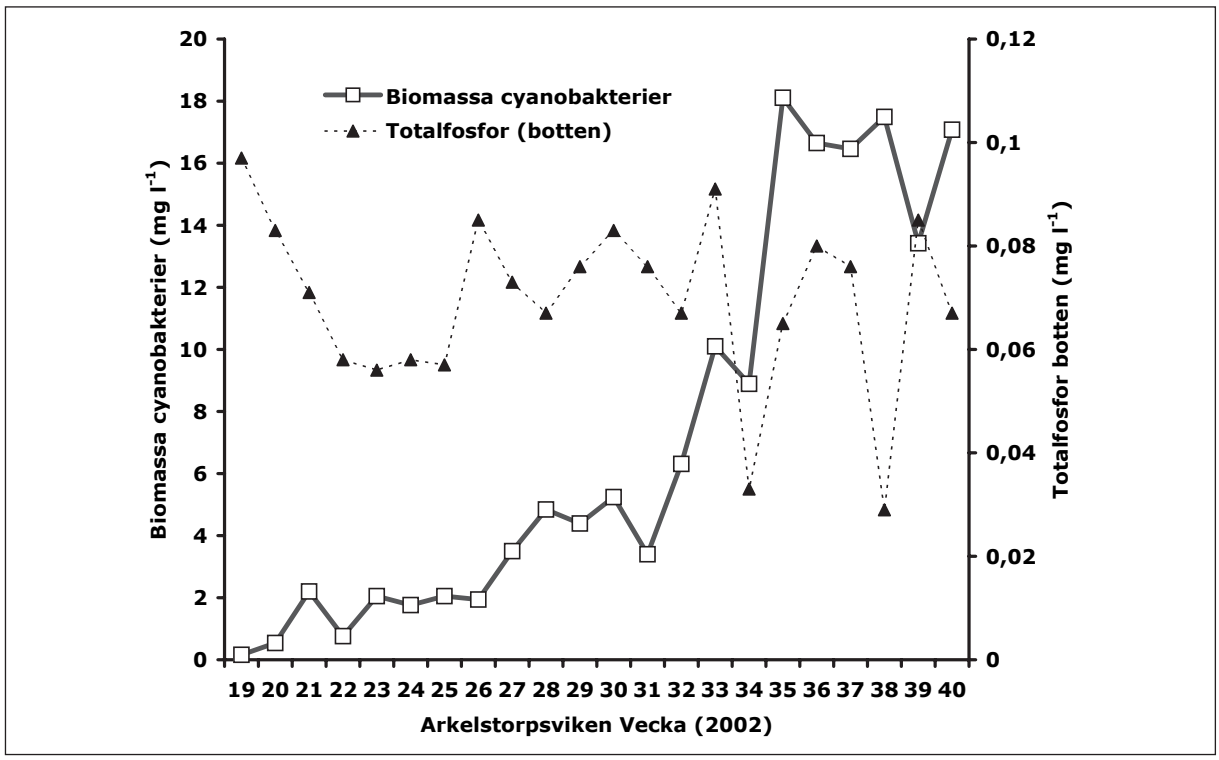
Nitratkväve var jämförelsevis högt i början av maj (vecka 19) (Figur 11). Då var halten av cyanobakterier mycket låg. Nitratkväve var lågt under resten av undersökningen medan biomassan av cyanobakterier ökade succesivt fram till vecka 35. Därefter skedde en viss minskning av biomassan.

Cyanobakterier och totalfosfor

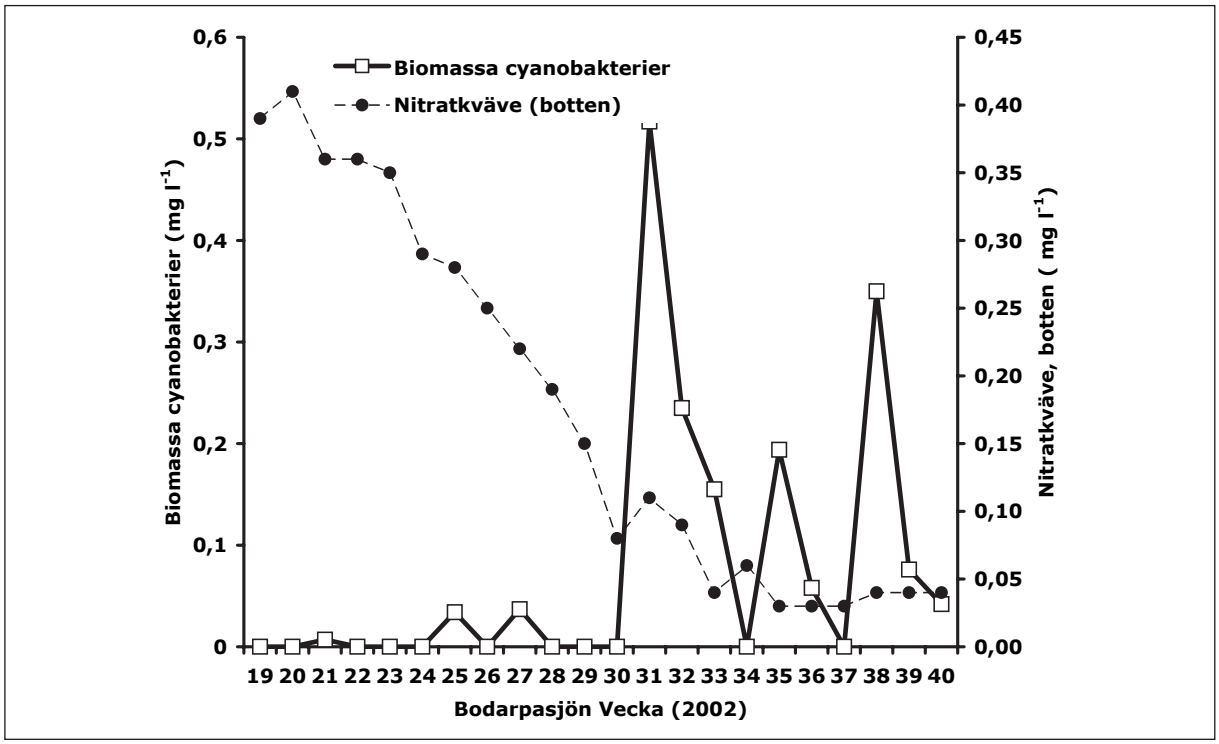
Det fanns ingen samvariation mellan totalfosfor och cyanobakterier i Arkelstorpsviken (Figur 12). Biomassan av cyanobakterier ökade succesivt under mätperiodens gång. Totalfosfor varierade kraftigt under perioden.



Figur 11. Biomassa cyanobakterier och nitratkväve (botten) i Arkelstorpsviken vecka 19–40, 2002.



Figur 12. Biomassa cyanobakterier och totalfosfor vid botten i Arkelstorpsviken vecka 19–40, 2002.



Figur 13. Biomassa cyanobakterier och nitratkväve (botten) i Bodarpasjön vecka 19–40, 2002.

Bodarpasjön

Cyanobakterier och nitratkväve

Nitratkväve minskade succesivt under säsongen (Figur 13). Sedan nitratkväve minskat till under 0,4 mg l^{-1} började låga biomassor av cyanobakterier att uppträda. Först sedan nitrathalterna sjunkit till under 0,1 mg l^{-1} ökade biomassorna av cyanobakterier och uppvisade tre maxima (vecka 31, 35 och 38).

Cyanobakterier och totalfosfor

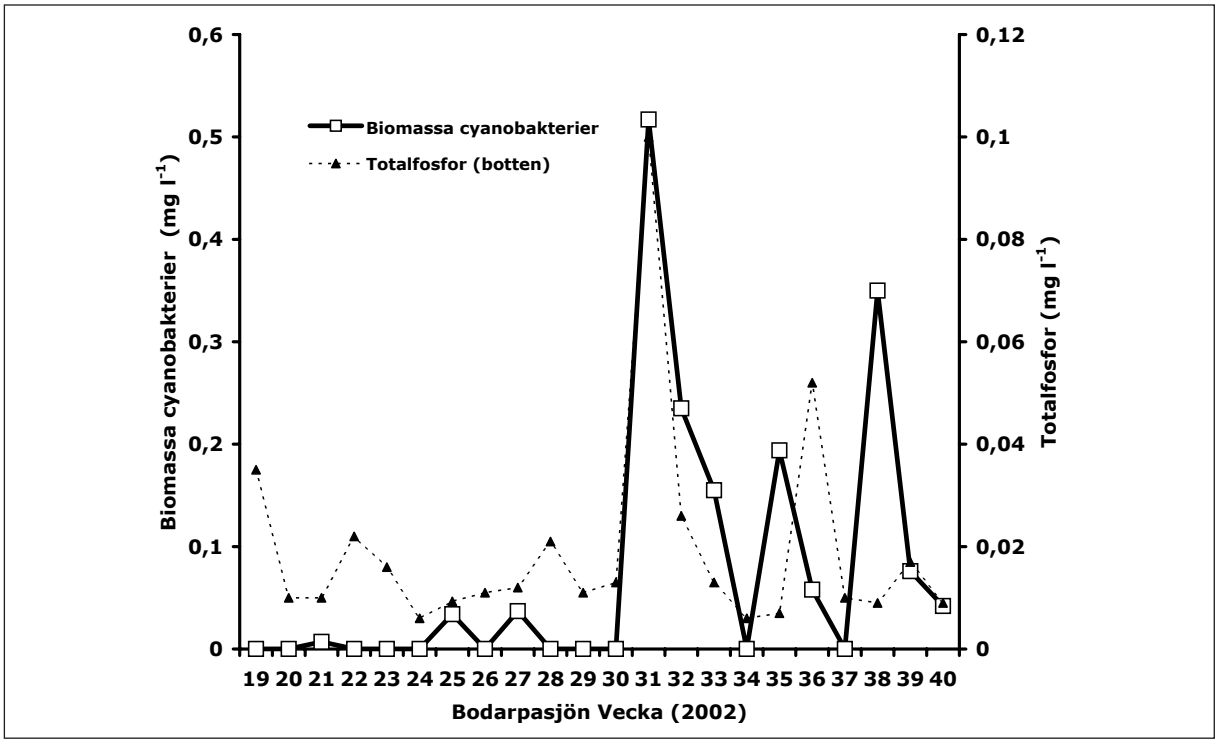
Cyanobakterie-biomassan och totalfosfor ökade samtidigt kraftigt vecka 31 och båda parametrarna gick ned kraftigt vecka 34 (Figur 14, nedan). Därefter

följde nya uppgångar för både biomassan och totalfosfor som dock inte sammanföll lika elegant som vecka 34.

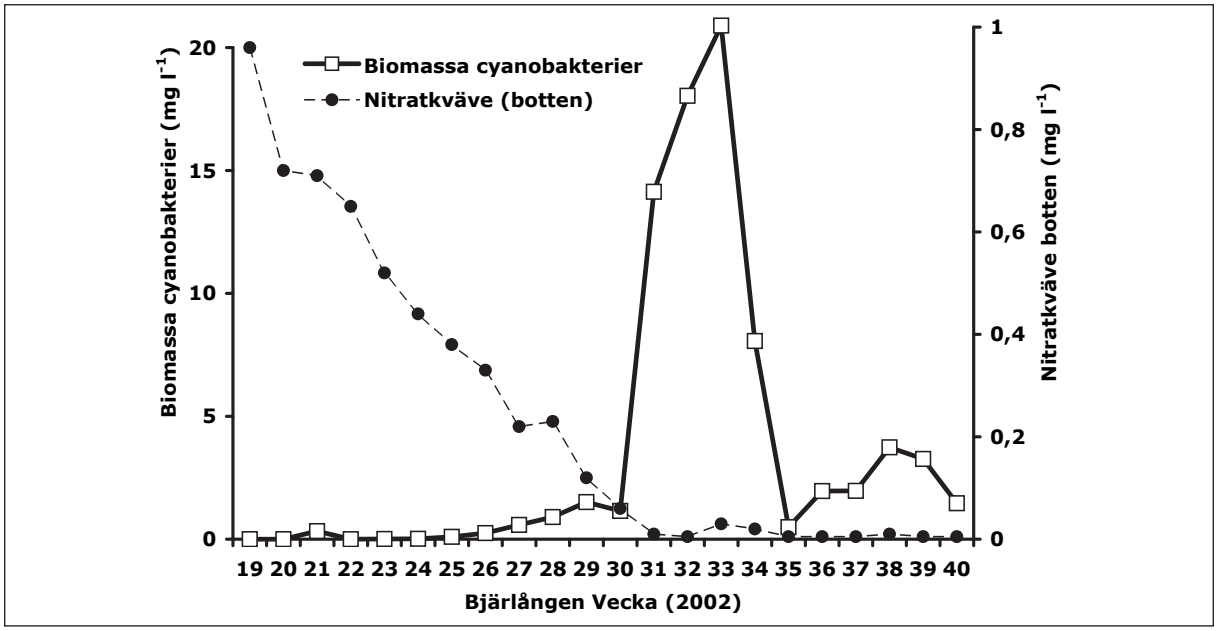
Bjärlången

Cyanobakterier och nitratkväve

Nitratkväve minskade stadigt sedan början av mätperioden (Figur 15). Sedan halterna minskat till under 0,1 mg l^{-1} skedde en mycket kraftig ökning av cyanobakterierna. Nitrathalten var fortsatt låg under resten av undersökningen. Cyanobakterier förekom fram till vecka 40 men biomassorna var lägre under de sista sex veckorna.



Figur 14. Biomassa cyanobakterier och totalfosfor (botten) i Bodarpasjön, vecka 19–40, 2002.



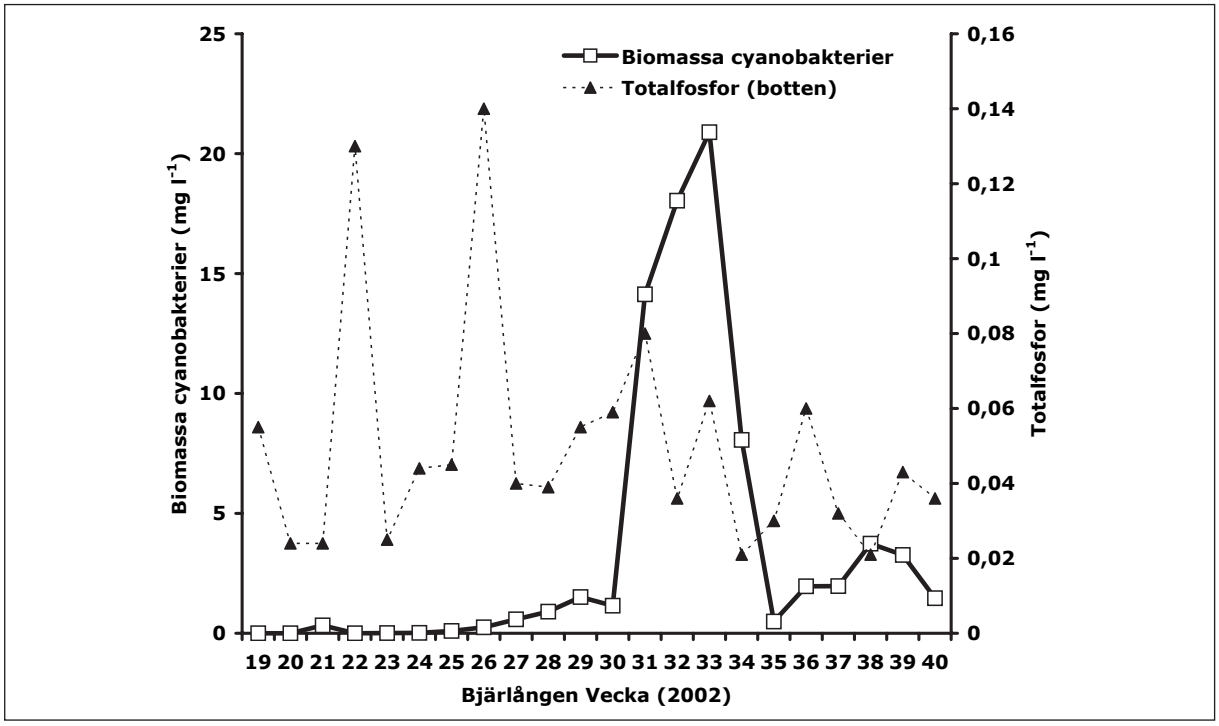
Figur 15. Biomassa cyanobakterier och nitratkväve (botten) i Bjärlången vecka 19–40, 2002.

Cyanobakterier och totalfosfor

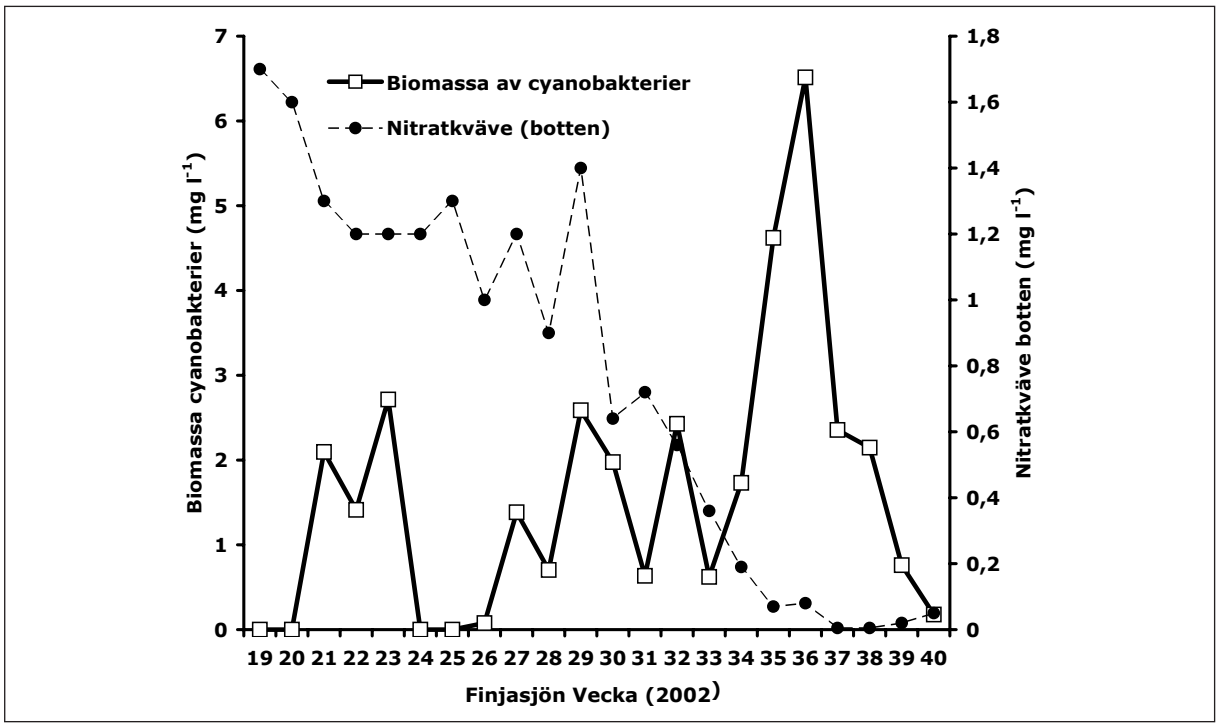
Två maxima av totalfosfor uppmättes vecka 22 och vecka 26 utan att motsvarande ökningar observerades i halten av cyanobakterier (Figur 16). Efter en tredje topp i totalfosfor vecka 33 följde en ökning av biomassan. Halterna av båda parametrarna minskade i slutet av mätperioden.

Finjasjön

Nitratkväve minskade succesivt under mätsäsongen, från 1,7 mg l^{-1} (vecka 19) till värden nära noll vecka 37–40 (Figur 17). De starka ökningen av cyanobakterie-biomassan som inleddes vecka 34 sammanföll med att nitratkväve föll till rejält låga värden.



Figur 16. Biomassa cyanobakterier och totalfosfor (botten) i Bjärlången vecka 19–40, 2002.



Figur 17. Biomassa cyanobakterier och nitratkväve (botten) i Finjasjön vecka 19–40, 2002.

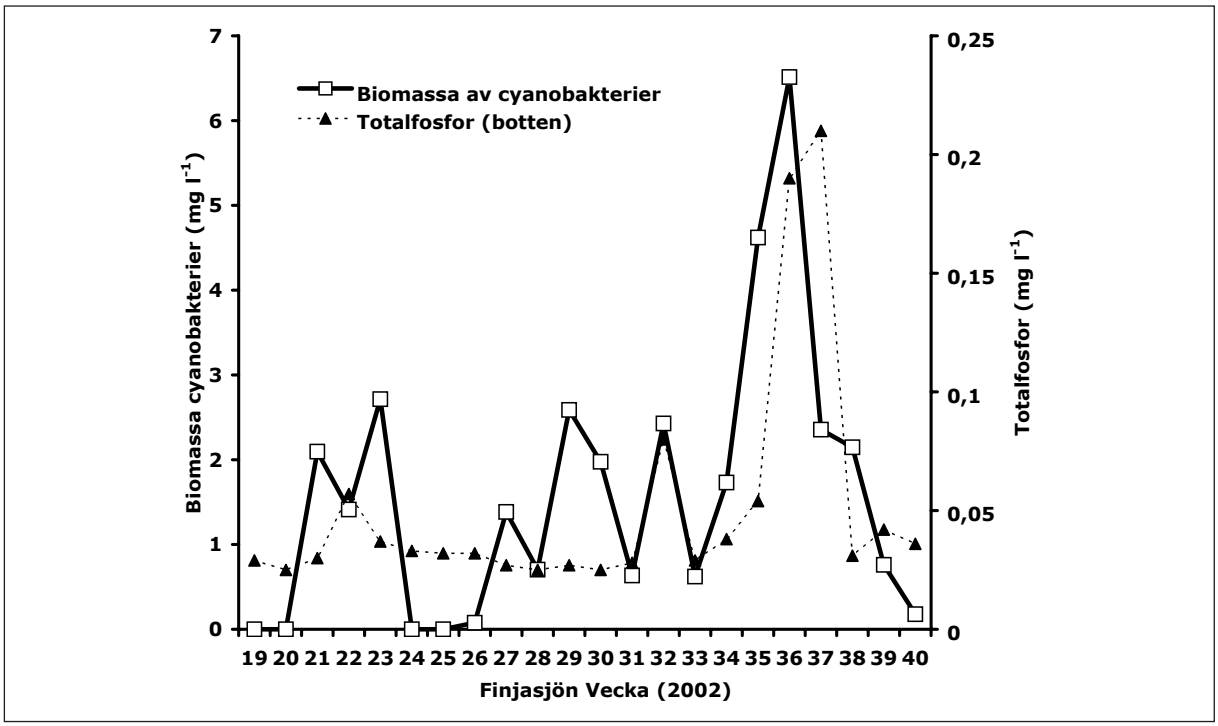
Cyanobakterier och totalfosfor

Cyanobakterie-biomassa och totalfosfor följde inte varandra i lika stor utsträckning som biomassan och fosfatfosfor under den första delen (vecka 19–31) av säsongen (Figur 18). Från och med vecka 31 är variationen av biomassan i stort sett identisk med totalfosfor.

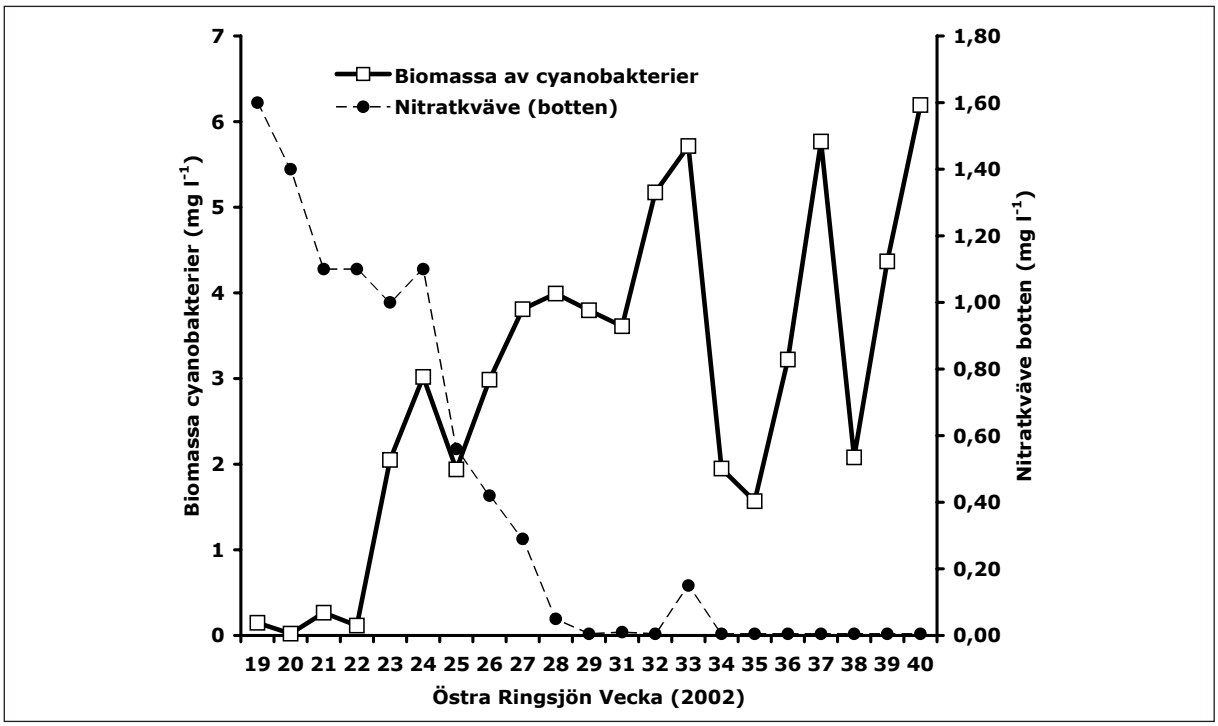
Östra Ringsjön

Cyanobakterier och nitratkväve

Nitratkväve minskade kraftigt under de första tio veckorna av mätperioden för att sedan ligga på mycket låga värden under så gott som hela den återstående perioden (Figur 19). Cyanobakterie-biomassan var låg i början men ökade snabbt från vecka 23.



Figur 18. Biomassa av cyanobakterier och totalfosfor (botten) i Finjasjön vecka 19–40, 2002.



Figur 19. Biomassa av cyanobakterier och nitratkväve (botten) i Östra Ringsjön vecka 19–40, 2002.

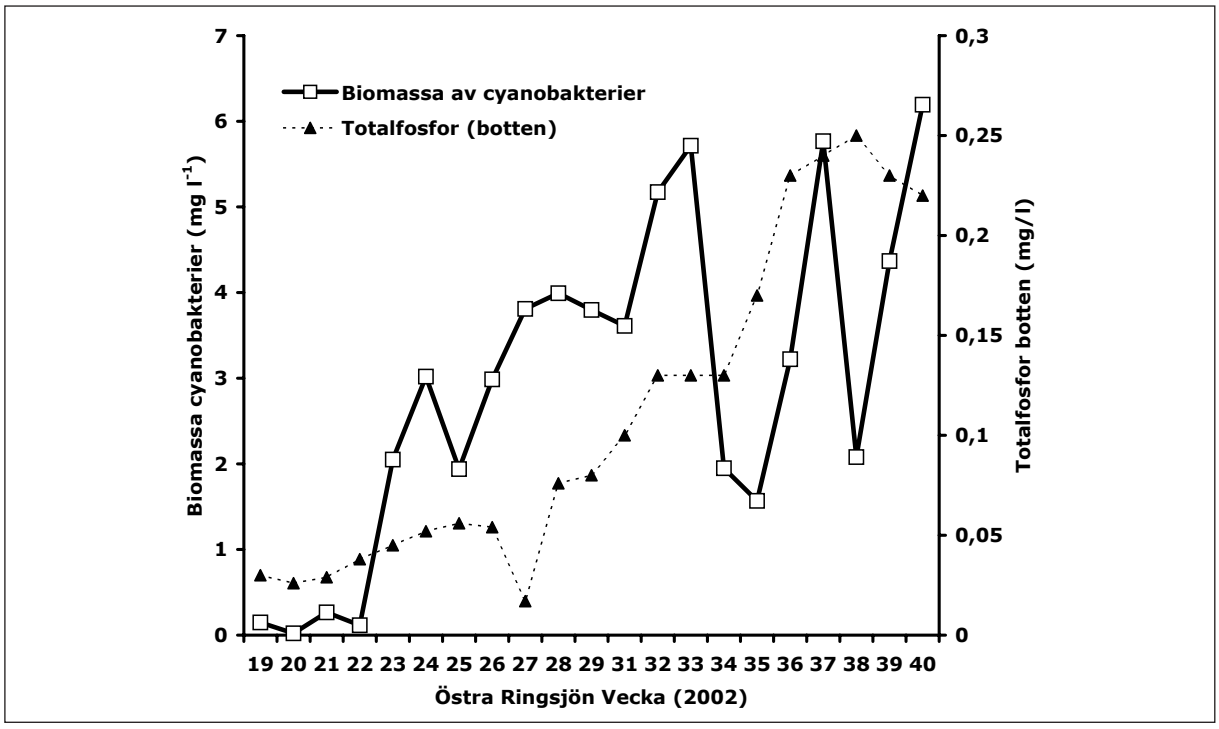
Cyanobakterier och totalfosfor

Cyanobakterie-biomassa och totalfosfor varierade på ungefär samma sätt som cyanobakterier och fosfatfosfor (Figur 20). Låga halter av båda parametrarna observerades i början av perioden för att sedan öka succesivt.

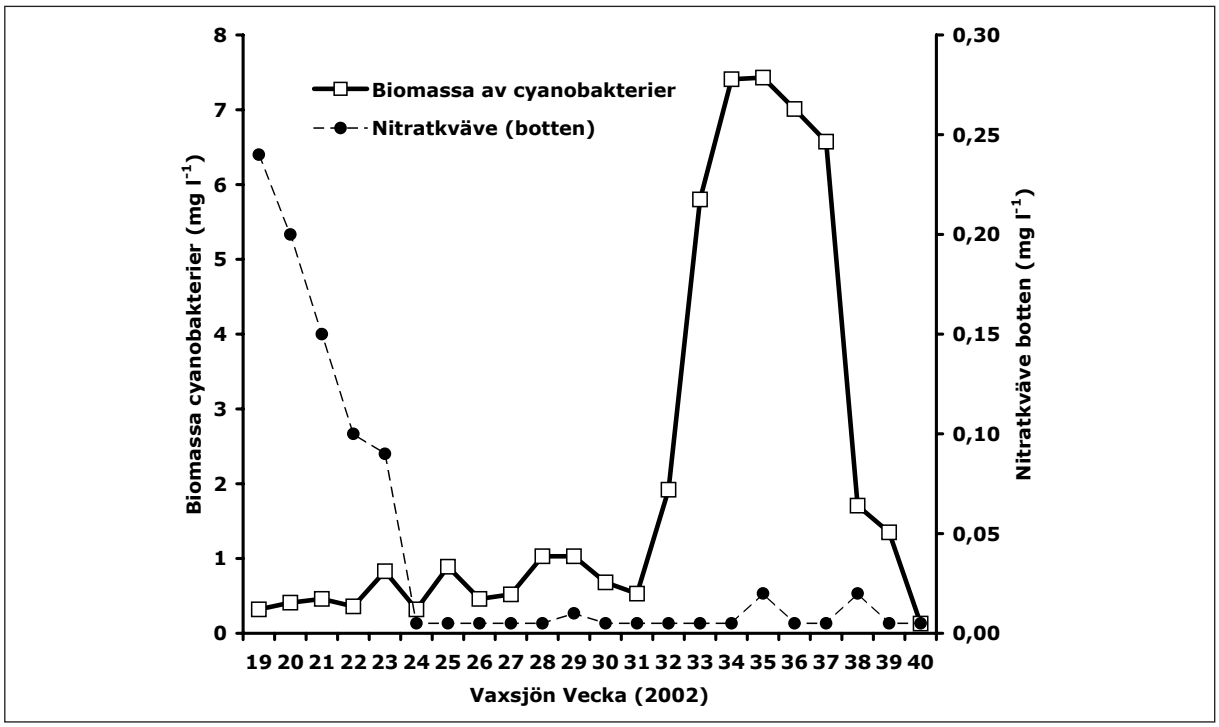
Vaxsjön

Cyanobakterier och nitratkväve

Nitratkväve minskade starkt under veckorna 19–24 för att sedan anta mycket låga värden under resten av mätsäsongen (Figur 21). I samband med minskningen av nitratkväve ökade biomassan av cyanobakterier och antog ett biomassa-maximum runt vecka 34. I



Figur 20. Biomassa av cyanobakterier och totalfosfor (botten) i Östra Ringsjön vecka 19–40, 2002.



Figur 21. Biomassa av cyanobakterier och nitratkväve(botten) i Vaxsjön vecka 19–40, 2002.

slutet av perioden skedde en kraftig minskning av cyanobakterie-biomassan.

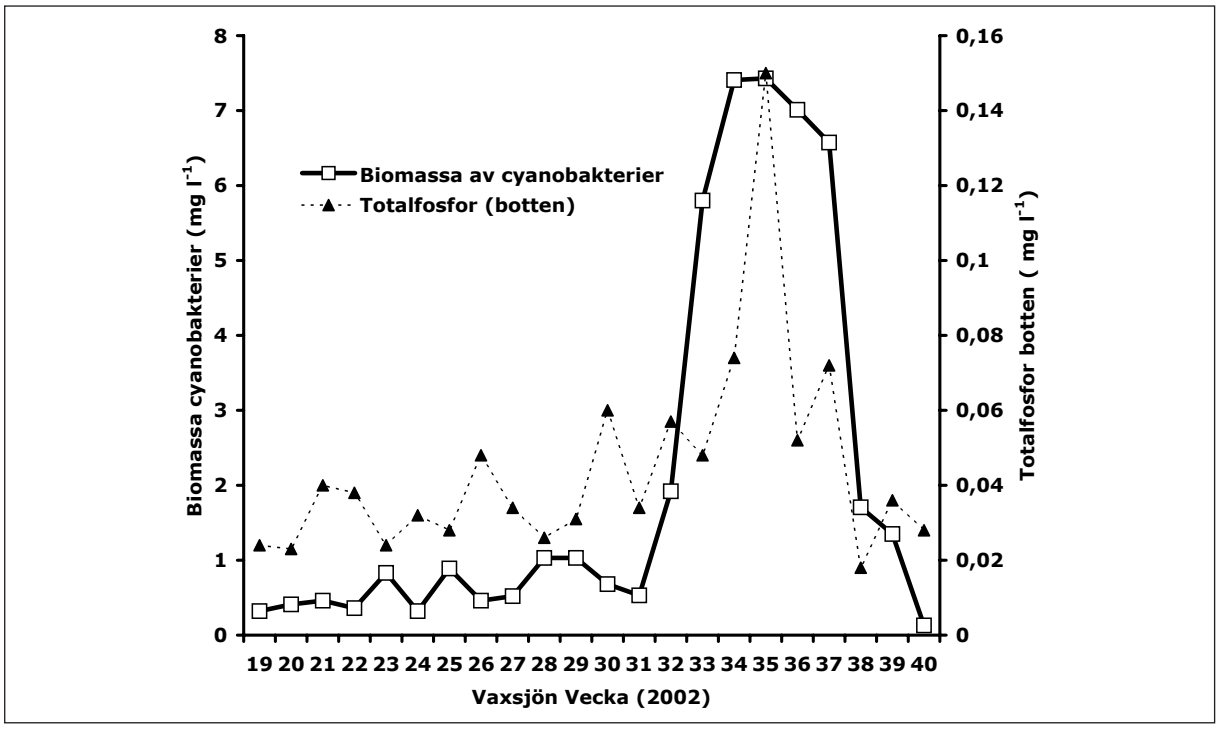
Cyanobakterier och totalfosfor

Det fanns en god överenstämmelse mellan totalfosfor och biomassa i Vaxsjön beträffande variation i halterna (Figur 22). Den kraftiga ökningen av biomassa med centrum runt vecka 35 följs av en topp i totalfosfor. Nedgången i slutet av mätperioden skedde både i biomassa och totalfosfor.

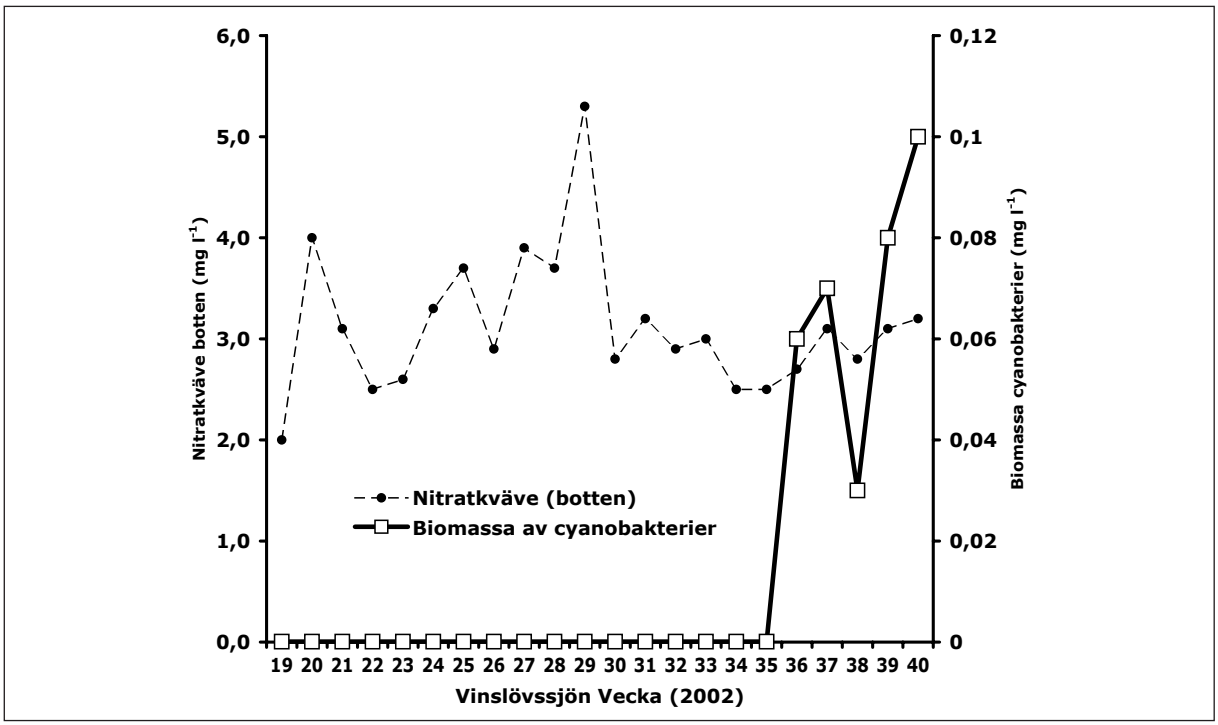
Vinslövssjön

Cyanobakterier och nitratkväve

Nitratkväve var högt under hela mätsäsongen.



Figur 22. Biomassa av cyanobakterier och totalfosfor (botten) i Vaxsjön vecka 19–40, 2002.



Figur 23. Biomassa av cyanobakterier och nitratkväve (botten) i Vinslövssjön vecka 19–40, 2002.

Vinslövssjön uppvisade alltså inte några perioder av nitratbrist som i de andra undersökningssjöarna (Figur 23) Biomassan av cyanobakterier var noll under största delen av perioden. Under de fem sista veckorna noterades mycket låga halter av cyanobakterier, maximalt endast 0,1 mg l^{-1}.

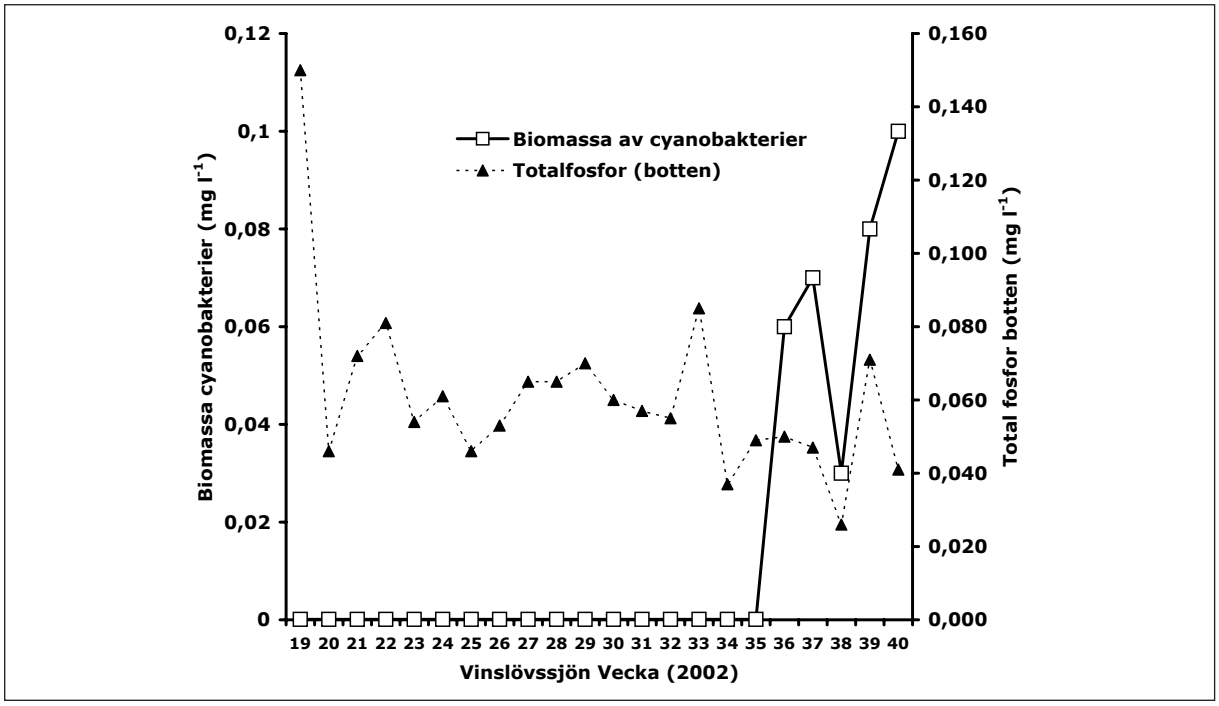
Cyanobakterier och totalfosfor

Det fanns inget samband mellan totalfosfor och cyanobakterier i Vinslövssjön (Figur 24). Totalfosfor var som högst vecka 19 för att sedan pendla mellan 0,02 och 0,08 mg l^{-1} .

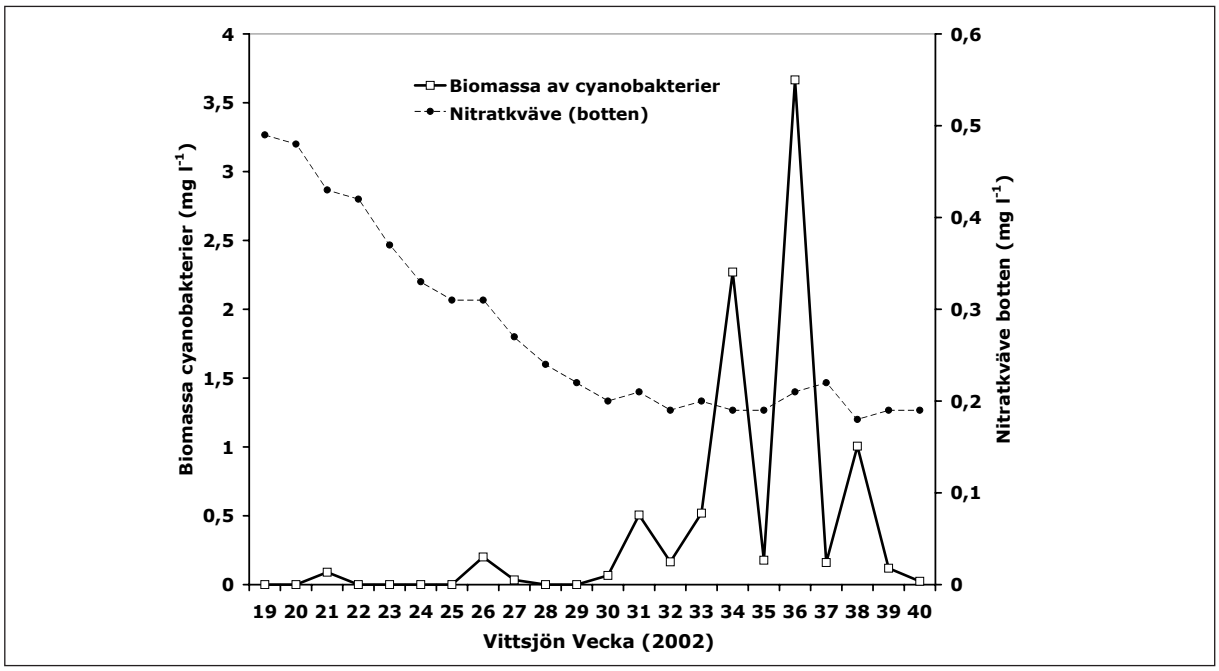
Vittsjön

Cyanobakterier och nitratkväve

Nitratkväve minskade succesivt från 0,5 mg l^{-1} till cirka 0,2 mg l^{-1} under mätperioden (Figur 25). I samband med att nitratkväve antog sina lägsta värden



Figur 24. Biomassa av cyanobakterier och totalfosfor (botten) i Vinslövssjön vecka 19–40, 2002.



Figur 25. Biomassa av cyanobakterier och nitratkväve (botten) i Vittsjön vecka 19–40, 2002.

ökade biomassan av cyanobakterier från i princip noll till att några veckor senare nå maximala 3,7 mg l^{-1}.

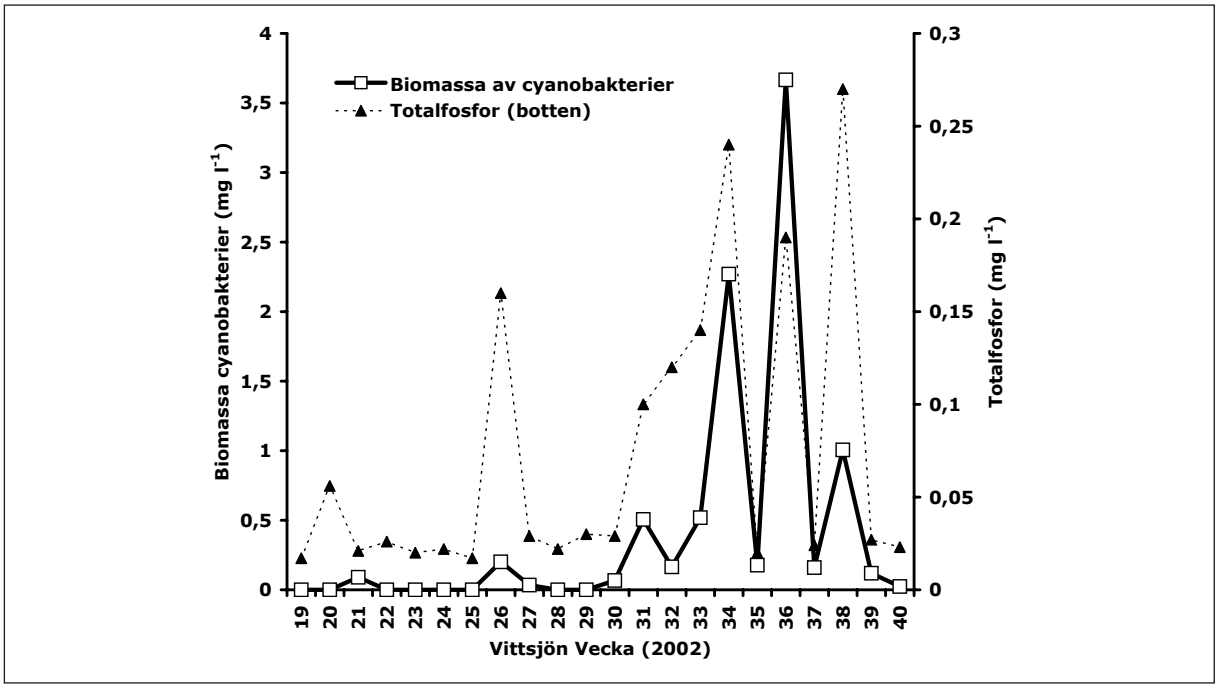
Cyanobakterier och totalfosfor

Cyanobakterier och totalfosfor samvarierade i det närmaste under hela mätperioden (Figur 26). I nästan alla fall av förhöjda halter sammanföll totalfosfor och biomassa. De högsta biomassorna uppmättes i slutet av perioden då även de högsta totalfosfor-halterna förekom.

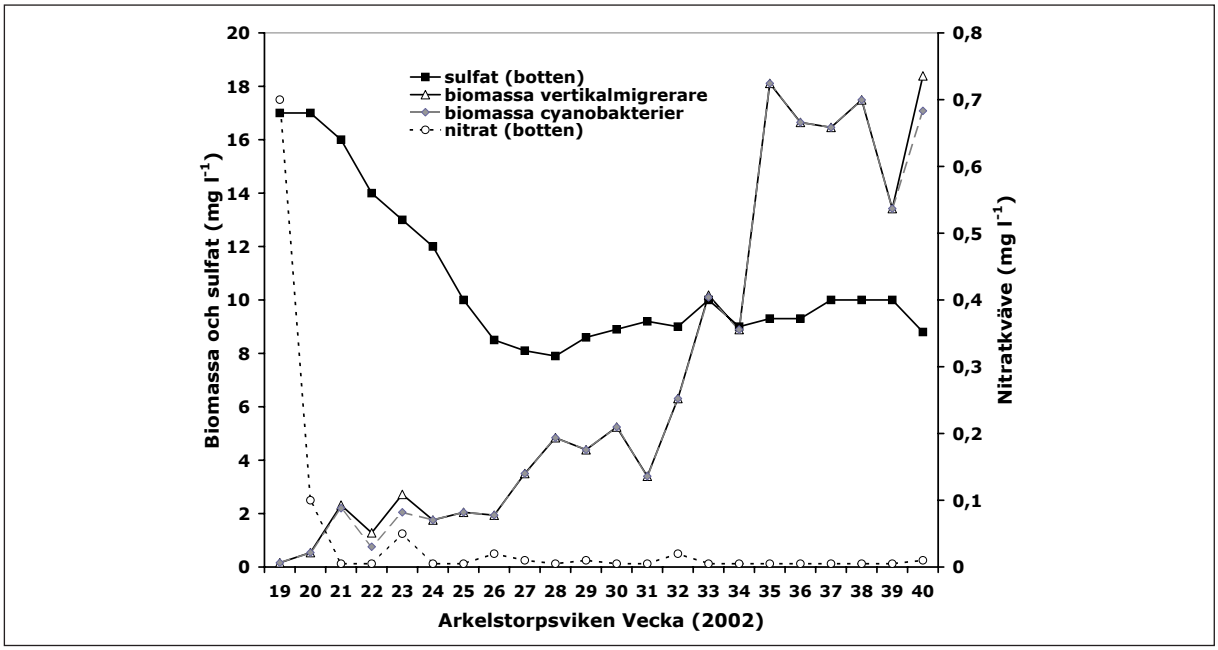
4.4 Sulfat

Arkelstorpsviken

Direkt efter att nitrathalterna minskade starkt (från 0,7 till 0,1 mg l^{-1}) vecka 19–20 startade minskningen av sulfat (Figur 27). Runt vecka 26 hade sulfat mer än halverats jämfört med vecka 19 och 20 och fortsatte att pendla runt 8–10 mg l^{-1} under resten av säsongen. Biomassa vertikalmigrerare inbegriper



Figur 26. Biomassa av cyanobakterier och totalfosfor (botten) i Vittsjön vecka 19–40, 2002.



Figur 27. Sulfat, nitratkväve, biomassa vertikalmigrerare och och biomassa cyanobakterier i Arkelstorpsviken 2002.

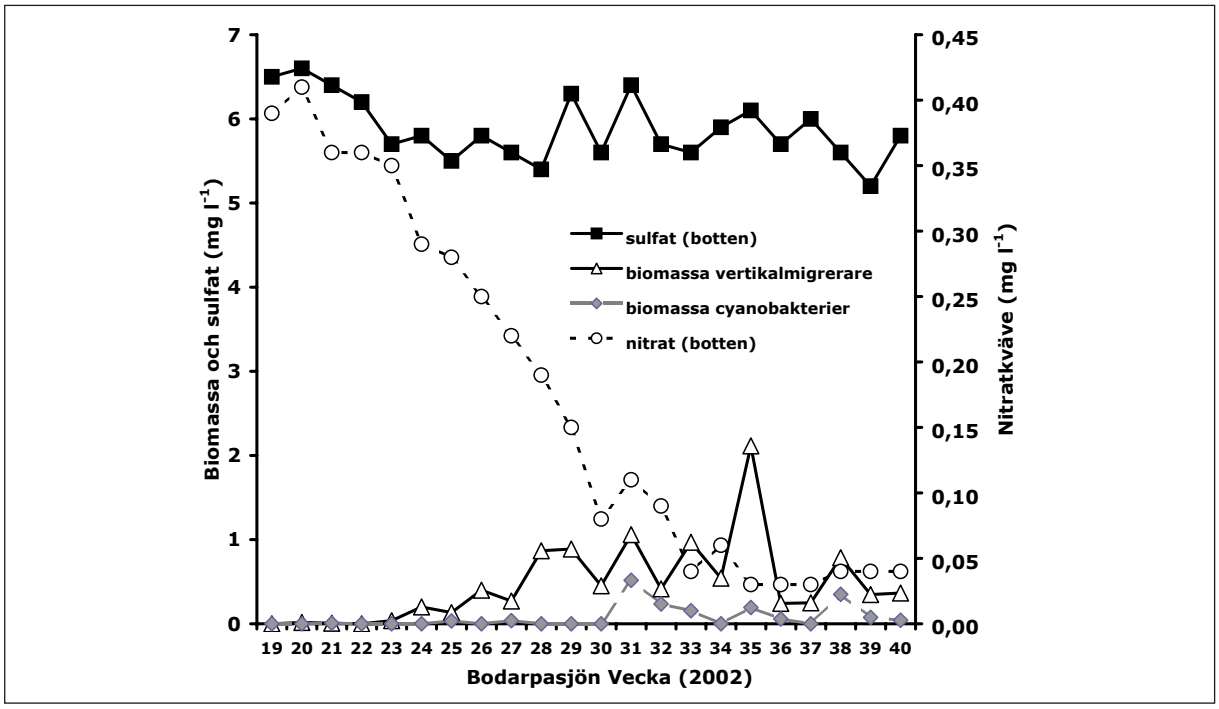
cyanobakterier, *Ceratium hirundinella*, *Gonyostomum semen* och *Cryptomonas* sp.

Bodarpasjön

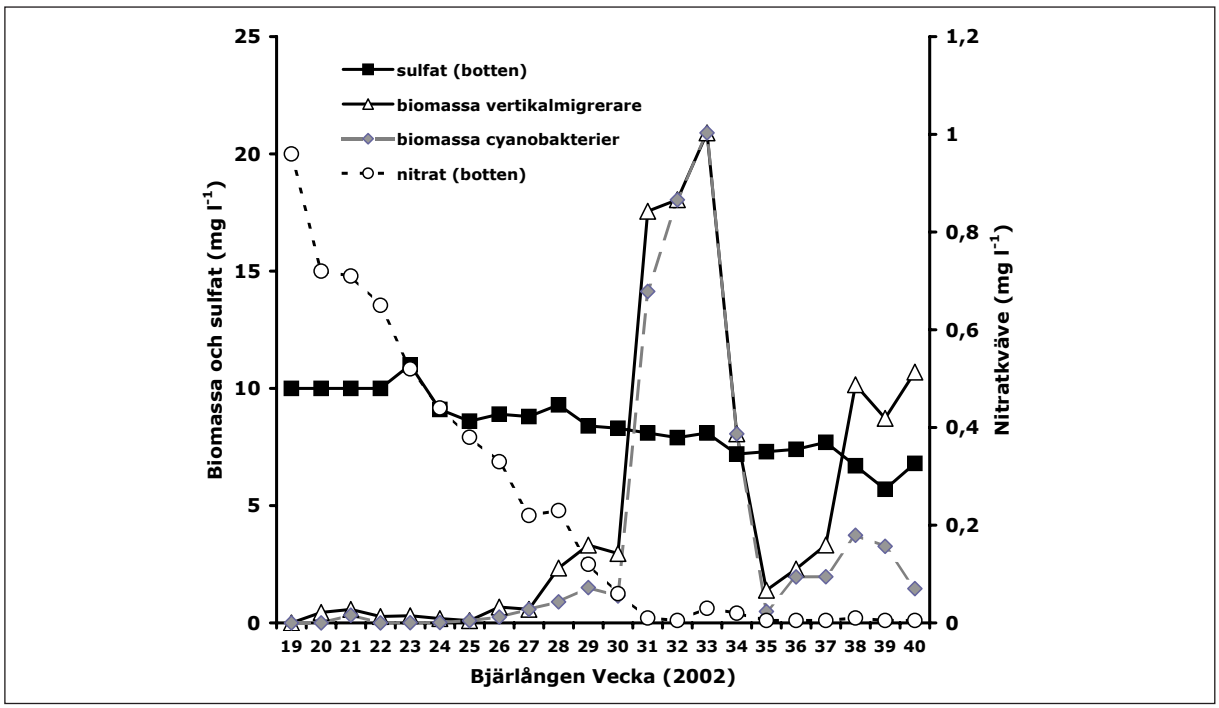
Sulfat i Bodarpasjön var som högst i början av säsongen och sjönk sedan samtidigt som nitrat började minska (Figur 28). Därefter pendlade sulfat mellan 5,5 och 6,5 under några veckor för att minska något mot slutet av säsongen.

Bjärlången

Sulfat i Bjärlången låg runt 10–11 mg l^{-1} under de första fem veckorna (Figur 29). Därefter började sulfatet att minska för att anta sitt lägsta värde,



Figur 28. Sulfat, nitratkväve, biomassa vertikalmigrerare och och biomassa cyanobakterier i Bodarpasjön 2002.



Figur 29. Sulfat, nitratkväve, biomassa vertikalmigrerare och och biomassa cyanobakterier i Bjärlången 2002.

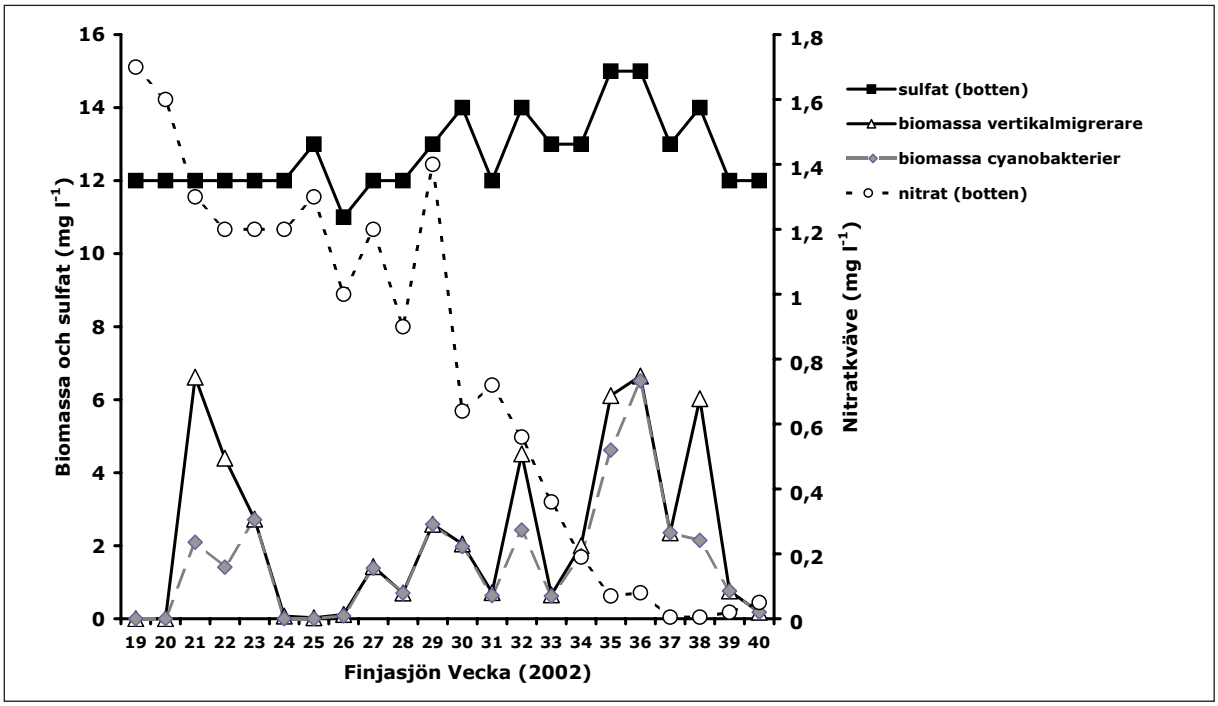
5,7 mg l^{-1}, näst sista veckan av mätsäsongen. Strax efter att sulfatet började minska började biomassan av vertikalmigrerare att öka.

Finjasjön

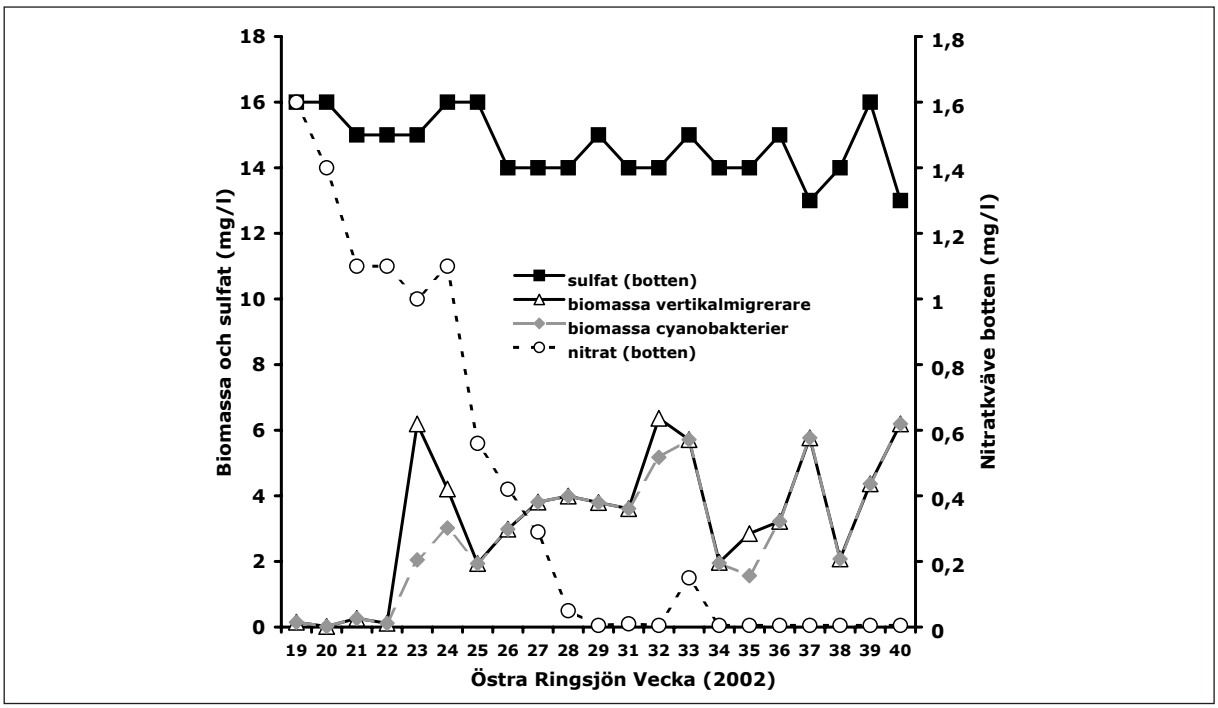
Sulfat låg på samma koncentration, 11–13 mg l^{-1}, under de första elva veckorna (Figur 30). Därefter skedde en viss ökning till maximala 15 mg l^{-1} vecka 35 och 36 för att sedan minska något. Detta beror sannolikt på att ett av Finjasjöns viktigaste tillflöden under sommaren innehåller förhöjda halter sulfat.

Östra Ringsjön

Nitrathalterna minskade starkt vecka 20–28 och en



Figur 30. Sulfat, nitratkväve, biomassa vertikalmigrerare och och biomassa cyanobakterier i Finjasjön 2002.



Figur 31. Sulfat, nitratkväve, biomassa vertikalmigrerare och biomassa cyanobakterier i Östra Ringsjön 2002.

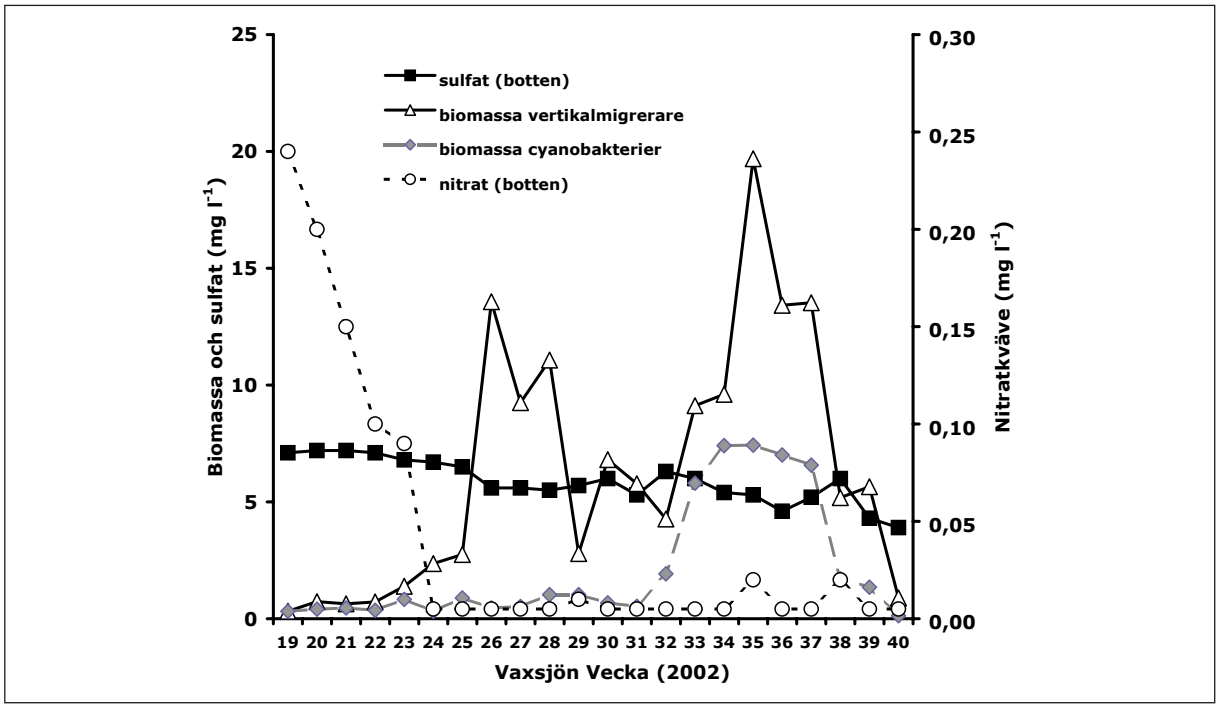
viss minskning av sulfat observerades under mätperioden (Figur 31).

Vaxsjön

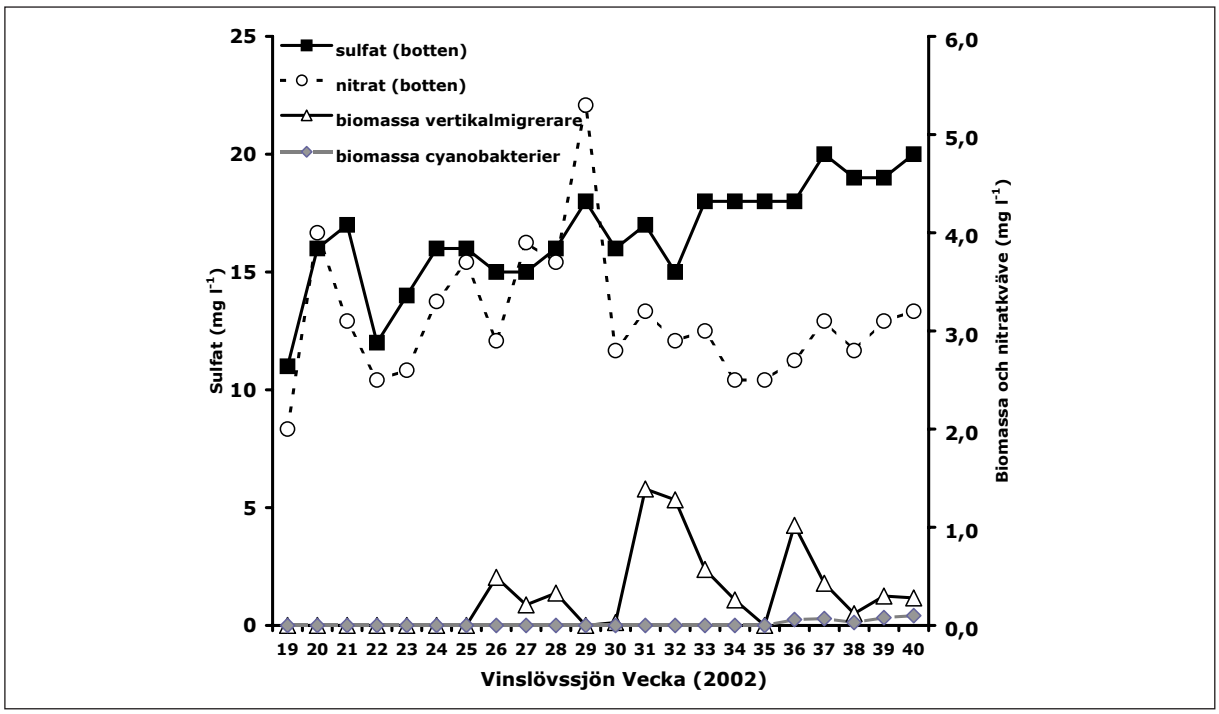
Sulfat började minska i Vaxsjön sedan nitrat minskat till mycket låga värden (Figur 32). I samband med sulfatets minskning ökade även biomassan av vertikalmigrerare. I samband med högsta toppen av vertikalmigrerare (runt vecka 35) minskade sulfat ytterligare.

Vinslövssjön

Överlag skedde en ökning av sulfat i Vinslövssjön under mätsäsongen (Figur 33). Det skedde inte heller någon minskning av nitrat över tiden.



Figur 32. Sulfat, nitratkväve, biomassa vertikalmigrerare och och biomassa cyanobakterier i Vaxsjön 2002.



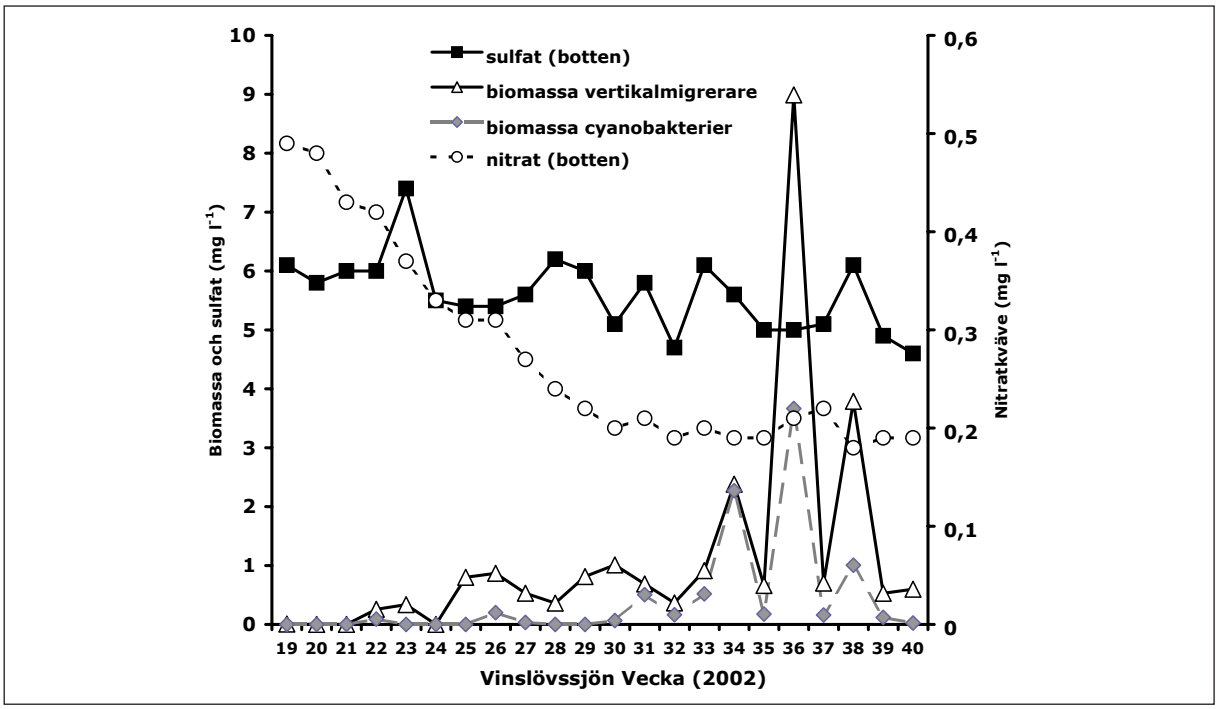
Figur 33. Sulfat, nitratkväve, biomassa vertikalmigrerare och och biomassa cyanobakterier i Vinslövssjön 2002.

Vittsjön

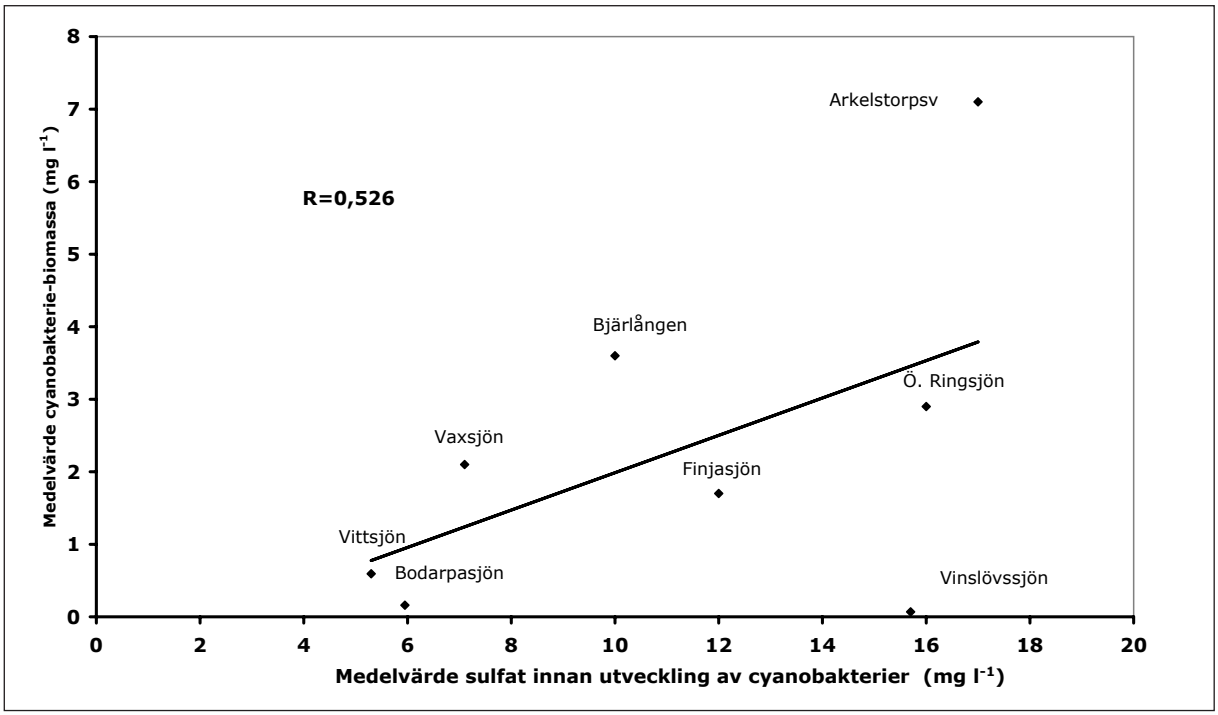
I samband med att nitrat minskade kunde en svag minskning av sulfathalten observeras (Figur 34).

4.5 Sulfathalter innan utveckling av cyanobakterier

Tillgången på sulfat innan start av utvecklingen av cyanobakterier åskådliggöres i figur 35. Medelvärde på cyanobakteriers biomassa sedan utvecklingens start kalkylerades och plottades mot medelvärdet på



Figur 34. Sulfat, nitratkväve, biomassa vertikalmigrerare och och biomassa cyanobakterier i Vittsjön 2002.



Figur 35. Medelvärde cyanobakterier plottad mot medelvärde sulfat. Enkel, linjär regression resulterade ej i någon signifikant korrelation (r= 0,526; p>0,05).

sulfatkoncentrationen innan cyanobakterierna började utvecklas. Enkel, linjär regression av medelvärde cyanobakterier mot medelvärde sulfathalter innan cyanobakterie-utveckling gav ingen signifikant korrelation (r= 0,526; P>0,05).

Vinslövssjön skiljer sig från de andra sjöarna så till vida att det inte sker någon minskning av nitrathalterna under säsongen. Samma regression som i Figur 34, men utan Vinslövssjön, resulterade i en signifikant korrelation (r= 0,793; p<0,05) (Figur 36).

4.6 Tillgång på ammonium och nitrat och förekomst av heterocytbärande cyanobakterier

Arkelstorpsviken

Trots att halten ammoniumkväve+nitratkväve sjönk till låga värden redan vecka 21 resulterade detta inte i en omedelbar dominans av heterocytbärande cyanobakterier (Figur 37, nedan). Total dominans av heterocytbärande cyanobakterier förekom inte förrän vecka 40.

Bodarpasjön

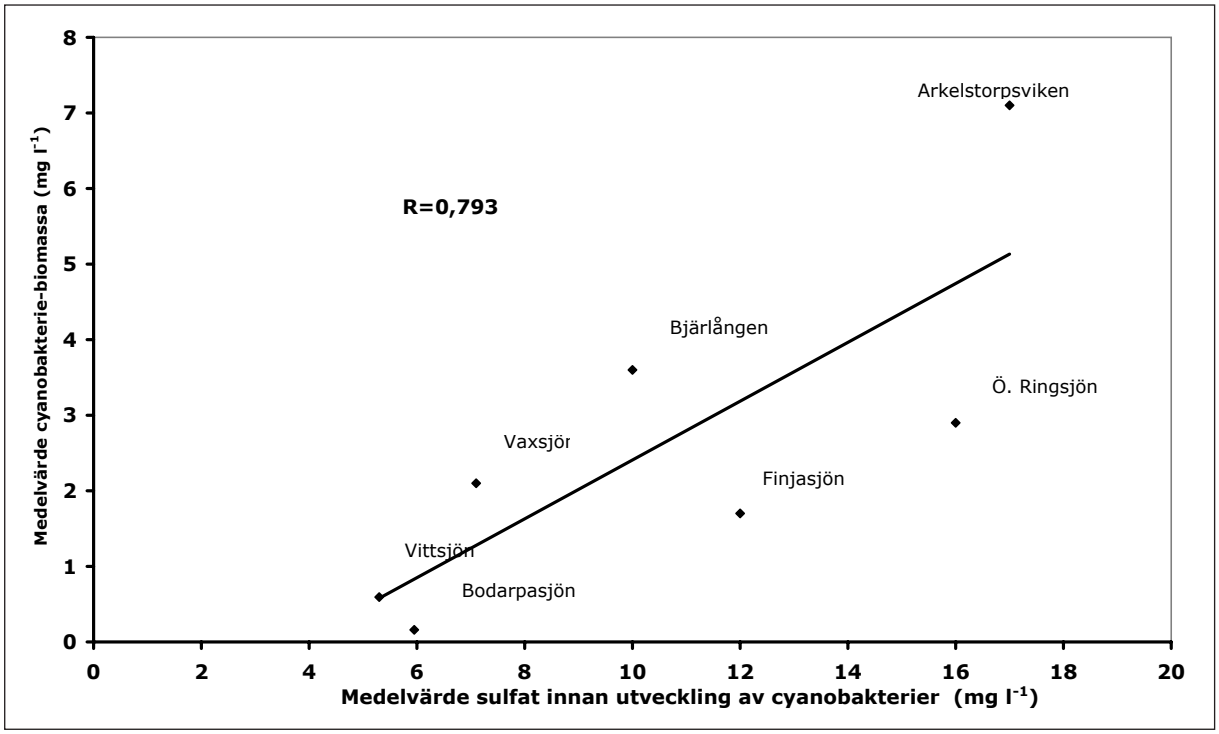
När ammoniumkväve+nitratkväve sjönk till låga värden vecka 30–40 började cyanobakterier att uppträda (Figur 38, nedan). Några heterocytbärande cyanobakterier förekom dock inte i Bodarpasjön.

Bjärlången

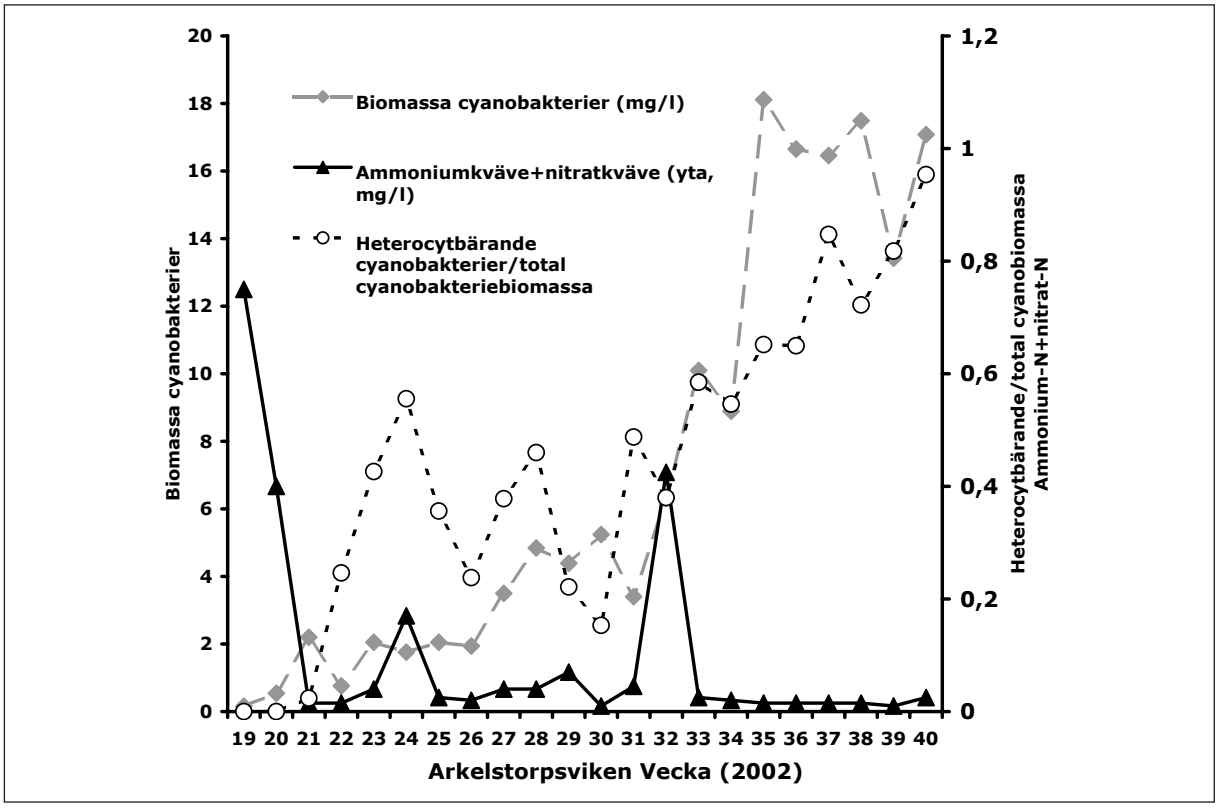
Heterocytbärande cyanobakterier totaldominerade i Bjärlången mellan vecka 23 och vecka 38 (Figur 39, nedan). Under den största delen av tiden förekom ingen extrem kvävebrist utan under de flesta veckorna låg tillgången på oorganiskt kväve över eller i närheten av 0,2 mg l^{-1}. Nedgången av heterocytbärande cyanobakterier vecka 39 och 40 sammanföll med att de lägsta värdena av ammoniumkväve+nitratkväve, 0,01 mg l^{-1} uppmättes. Ett lika lågt värde uppmättes även vecka 35.

Finjasjön

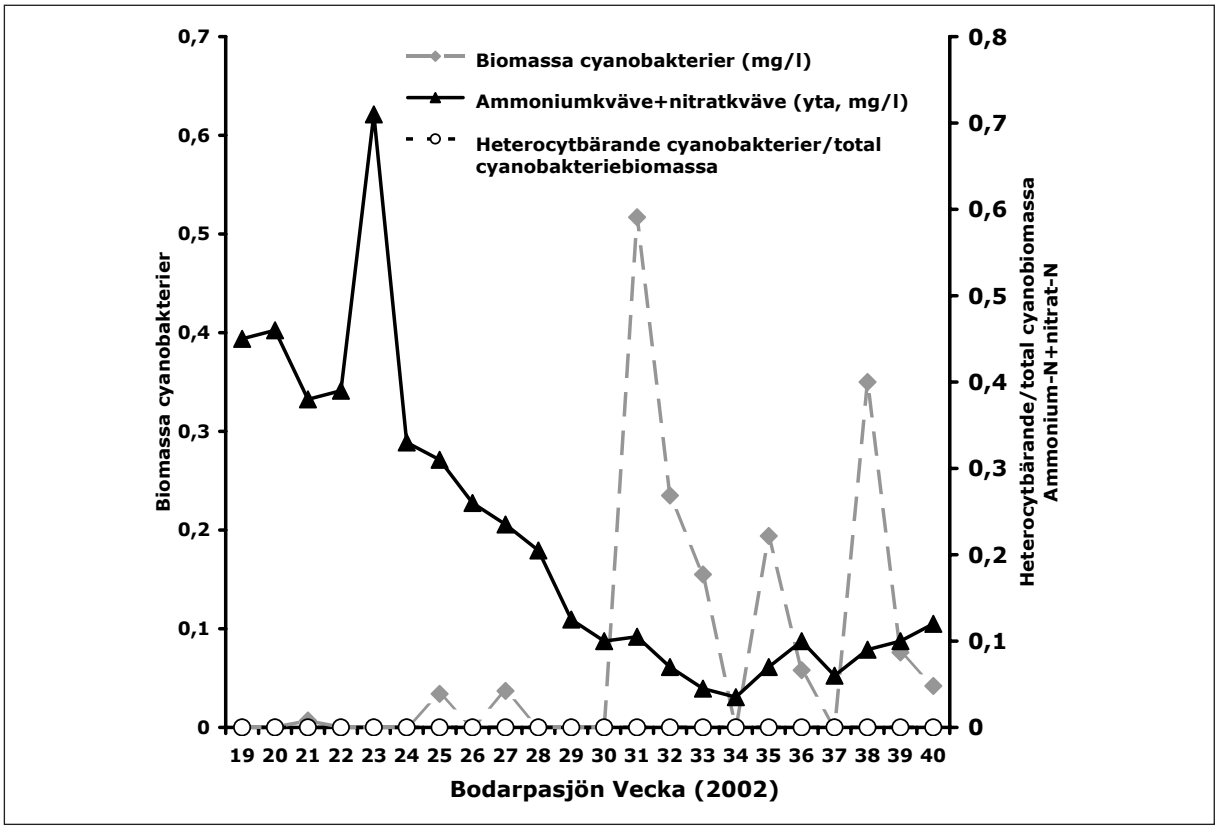
Heterocytbärande cyanobakterier totaldominerade i Finjasjön vecka 26 och 29 (Figur 40, nedan). Detta sammanföll dock inte med att halten av ammoniu mkväve+nitratkväve var låg (1–1,5 mg l^{-1}) och brist



Figur 36. Medelvärde cyanobakterier plottad mot medelvärde sulfat men utan Vinslövssjön. Enkel, linjär regression resulterade i en signifikant korrelation (r= 0,793; P<0,05).

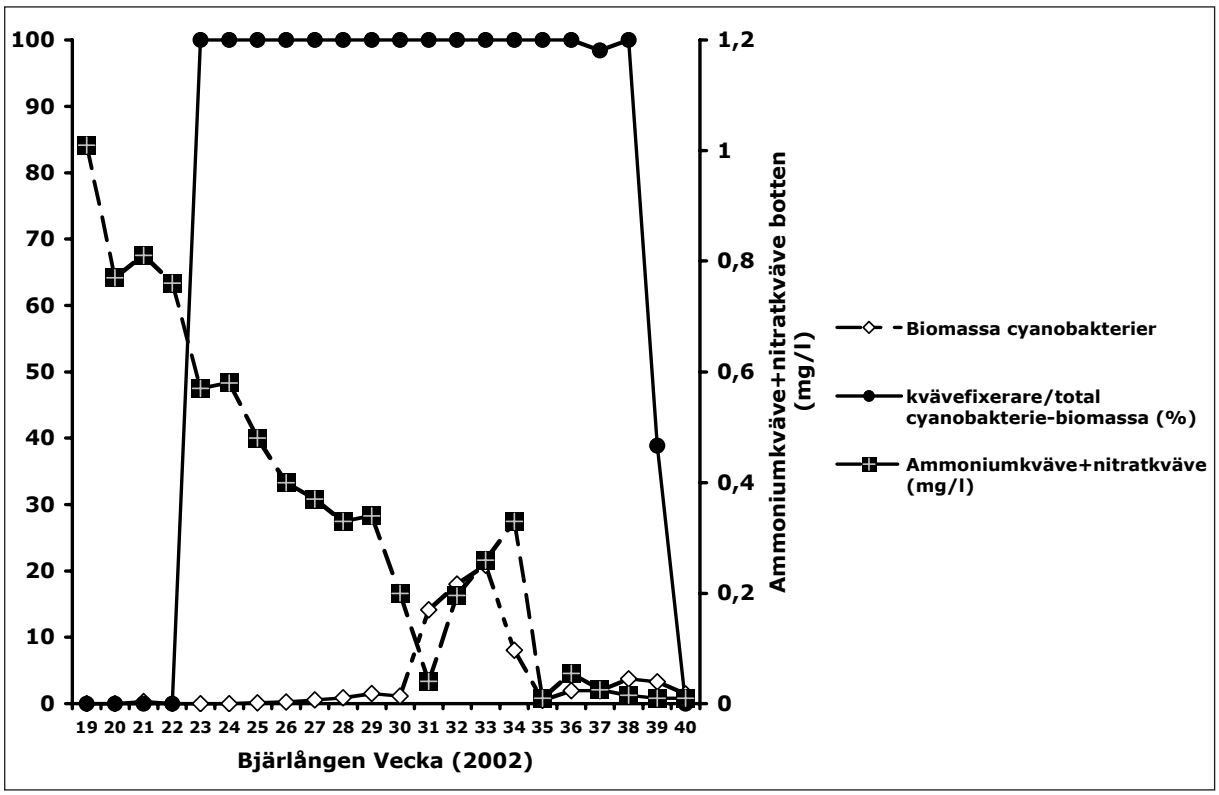


Figur 37. Biomassa cyanobakterier, heterocytbärande cyanobakterier/total cyanobakteriebiomassa och ammoniumkväve+nitratkväve (yta) i Arkelstorpsviken.

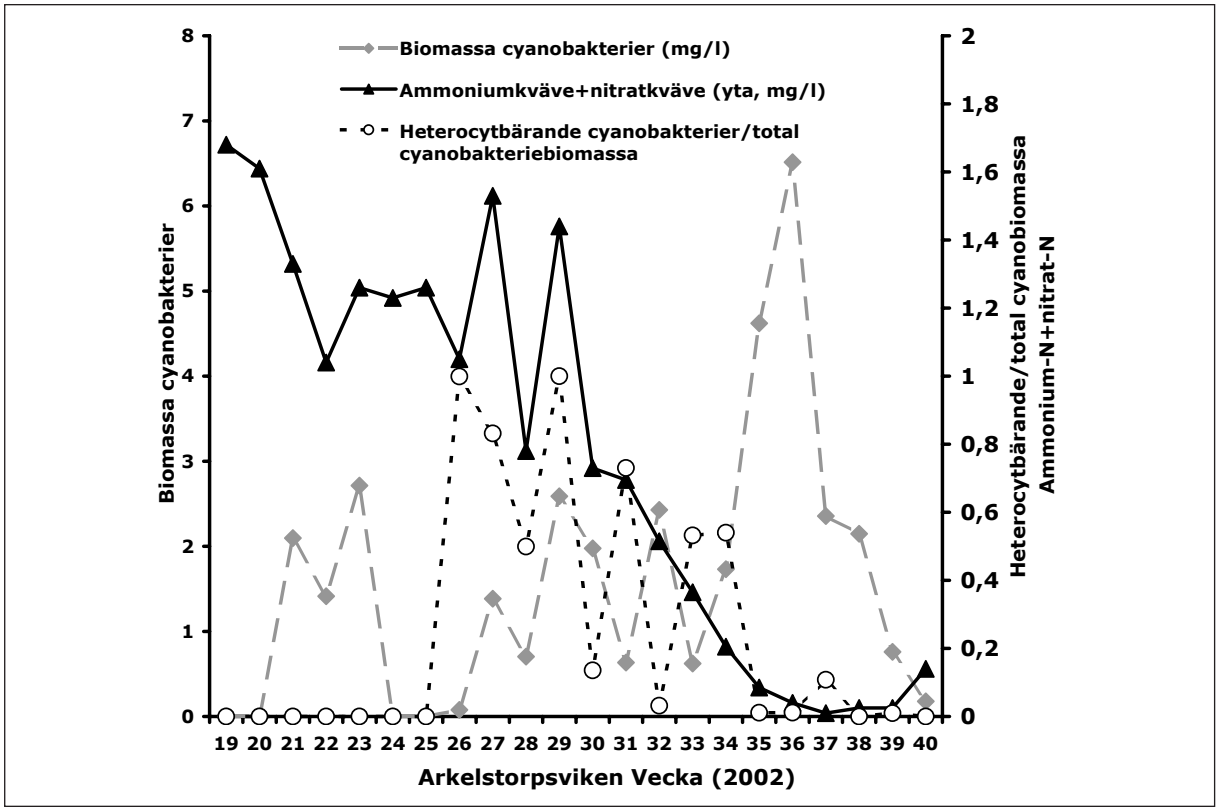


Figur 38. Biomassa cyanobakterier, heterocytbärande cyanobakterier/total cyanobakteriebiomassa och ammoniumkväve +nitratkväve (yta) i Bodarpasjön.

på oorganiskt kväve kan inte anses föreligga vid de koncentrationerna. När halten av oorganiskt kväve var som lägst (0,01 mg l^{-1}) vecka 37 och 38 förekom som mest 11 % heterocytbärande cyanobakterier.



Figur 39. Biomassa cyanobakterier, heterocytbärande cyanobakterier/total cyanobakteriebiomassa och ammoniumkväve +nitratkväve (yta) i Bjärlången.



Figur 40. Biomassa cyanobakterier, heterocytbärande cyanobakterier/total cyanobakteriebiomassa och ammoniumkväve+nitratkväve (yta) i Finjasjön.

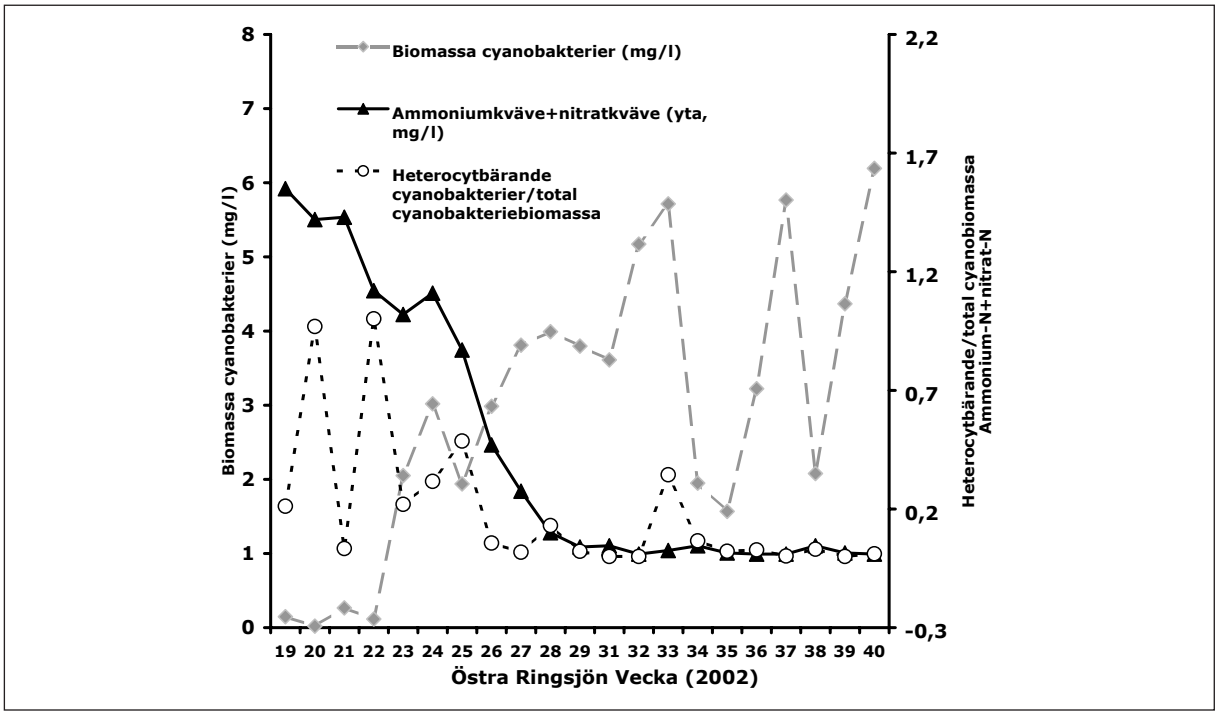
Östra Ringsjön

Dominans av heterocytbärande cyanobakterier förekom i början av perioden då halterna av cyanobakterier var mycket låga (Figur 41, nedan). Koncentrationerna av ammoniumkväve+nitratkväve var då höga,

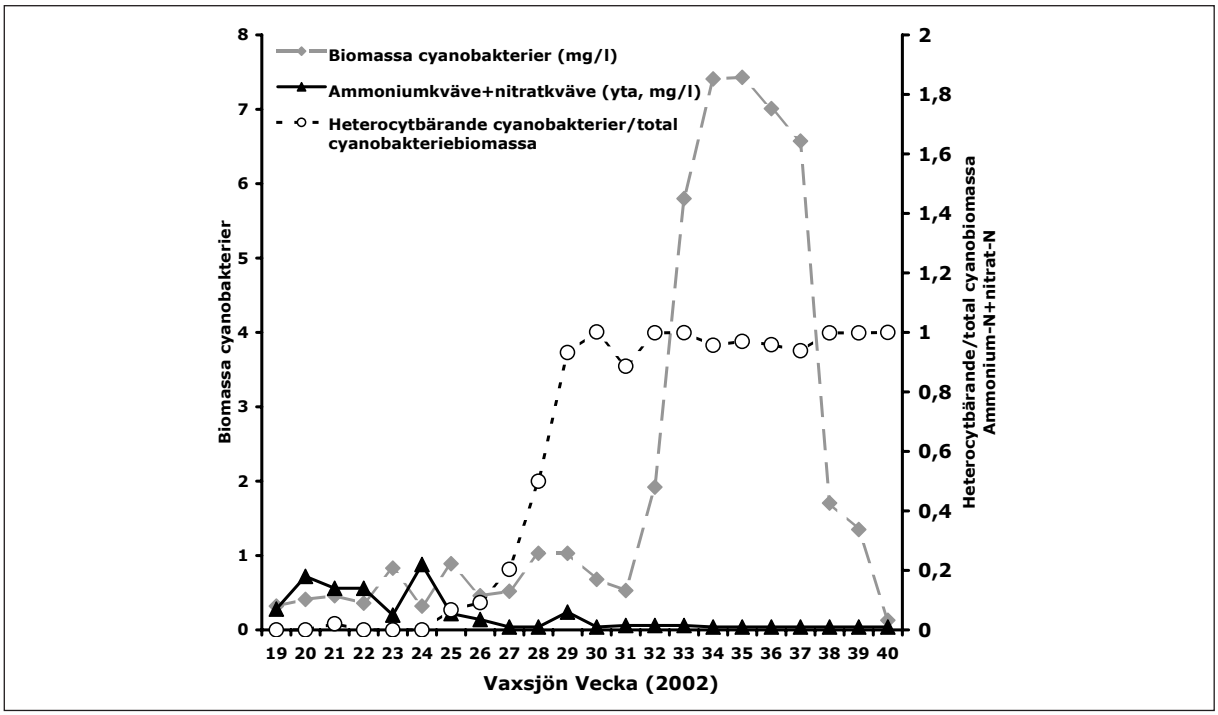
1–1,4 mg l^{-1}. Under perioden i slutet av mätsäsongen (vecka 34–40) förekom ingen dominans av heterocytbärande cyanobakterier trots att halterna av ammoniumkväve+nitratkväve låg mellan 0,010 och 0,015 mg l^{-1}.

Vaxsjön

Heterocytbärande cyanobakterier totaldominerade bland cyanobakterierna från vecka 30 och framåt (Figur 42). Detta sammanföll med en period då ammonium-kväve+nitratkväve var låga och varierade mellan 0,01 och 0,07 mg l^{-1}.



Figur 41. Biomassa cyanobakterier, heterocytbärande cyanobakterier/total cyanobakteriebiomassa och ammoniumkväve+nitratkväve (yta) i Östra Ringsjön.



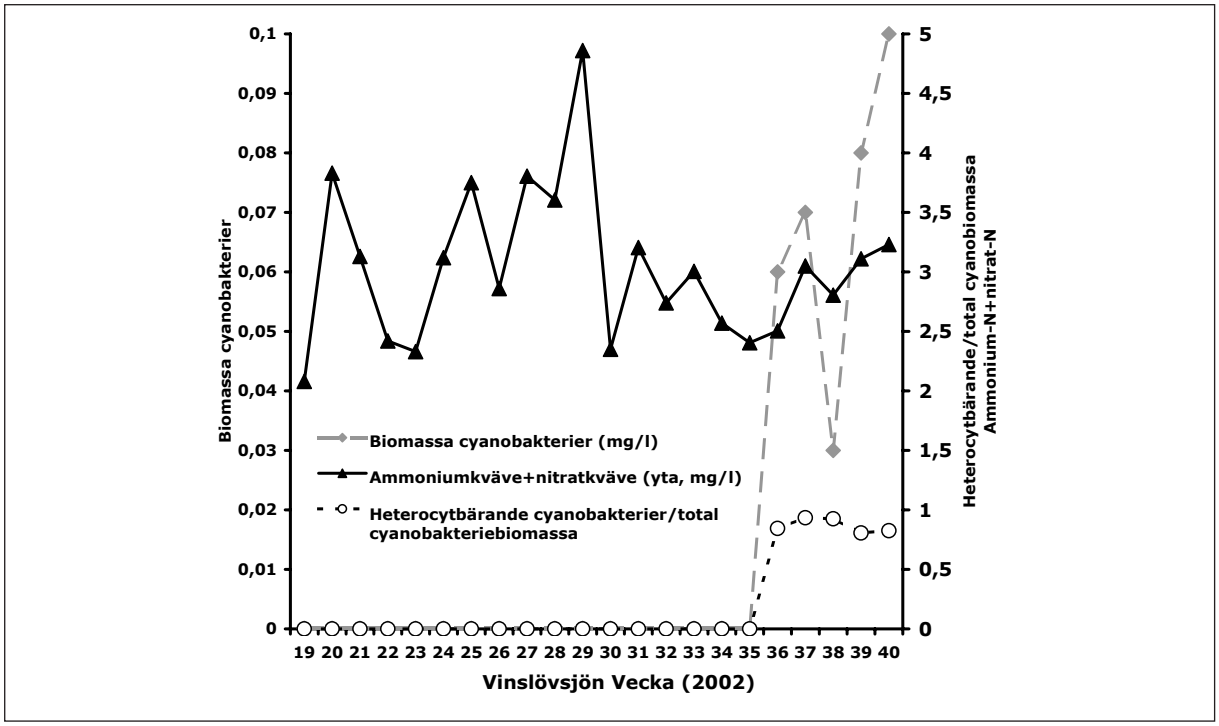
Figur 42. Biomassa cyanobakterier, heterocytbärande cyanobakterier/total cyanobakteriebiomassa och ammon iumkväve+nitratkväve (botten) i Vaxssjön.

Vinslövssjön

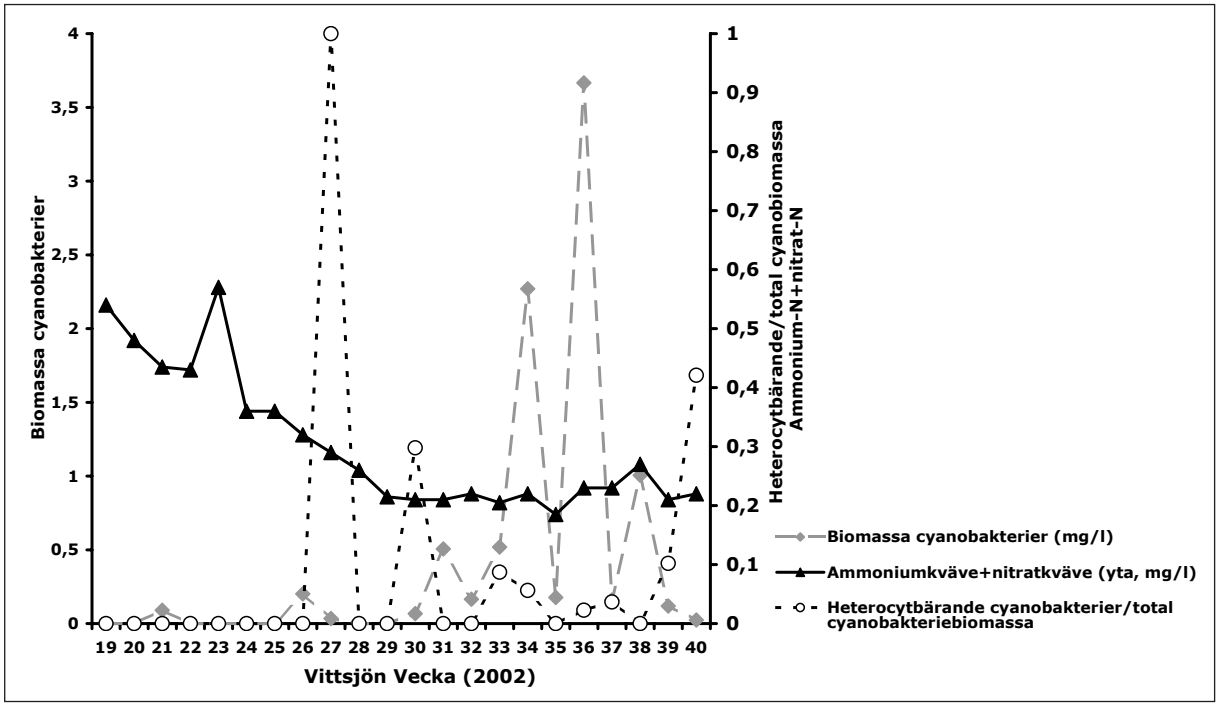
Mycket låga halter av heterocytbärande cyanobakterier förekom i Vinslövssjön vecka 36–40 (Figur 43). Detta sammanföll inte med perioder av låga halter oorganiskt kväve. Halterna ammoniumkväve+nitratkväve var under denna period mycket höga.

Vittsjön

Totaldominans av heterocytbärande cyanobakterier förekom endast vecka 27 i Vittsjön (Figur 44). Detta tillfälle sammanföll ej med en period av låga halter ammonium-kväve+nitratkväve.



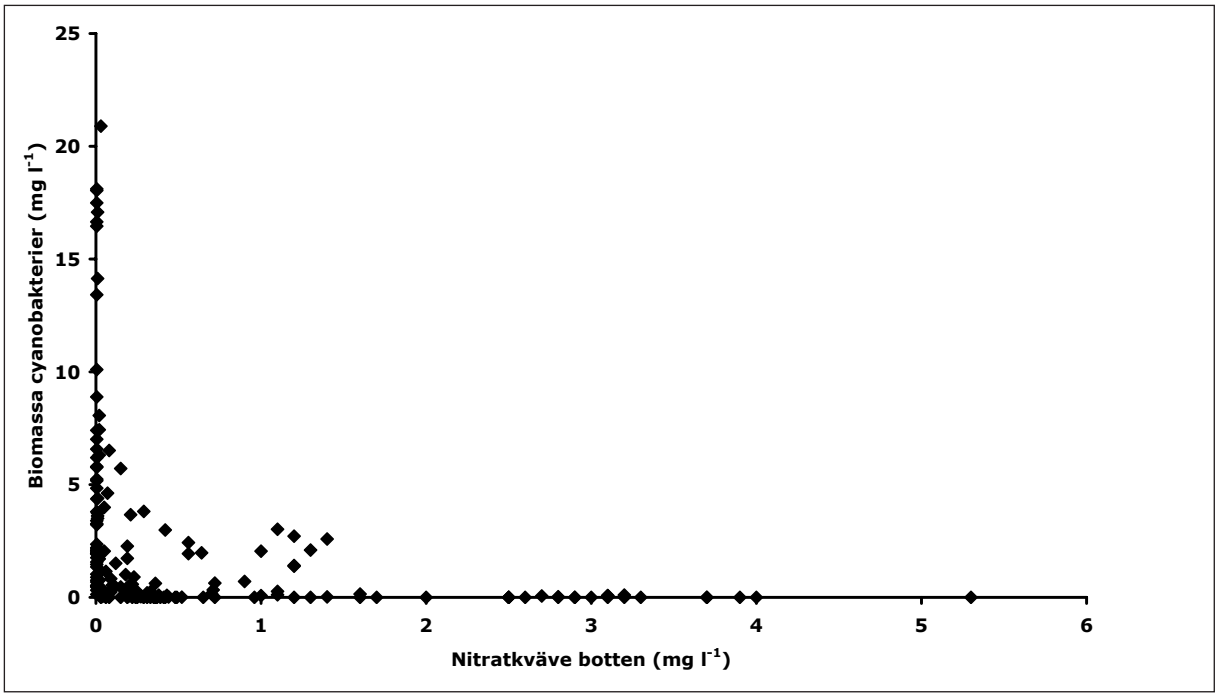
Figur 43. Biomassa cyanobakterier, heterocytbärande cyanobakterier/total cyanobakteriebiomassa och ammonium-kväve+nitratkväve (botten) i Vinslövssjön.



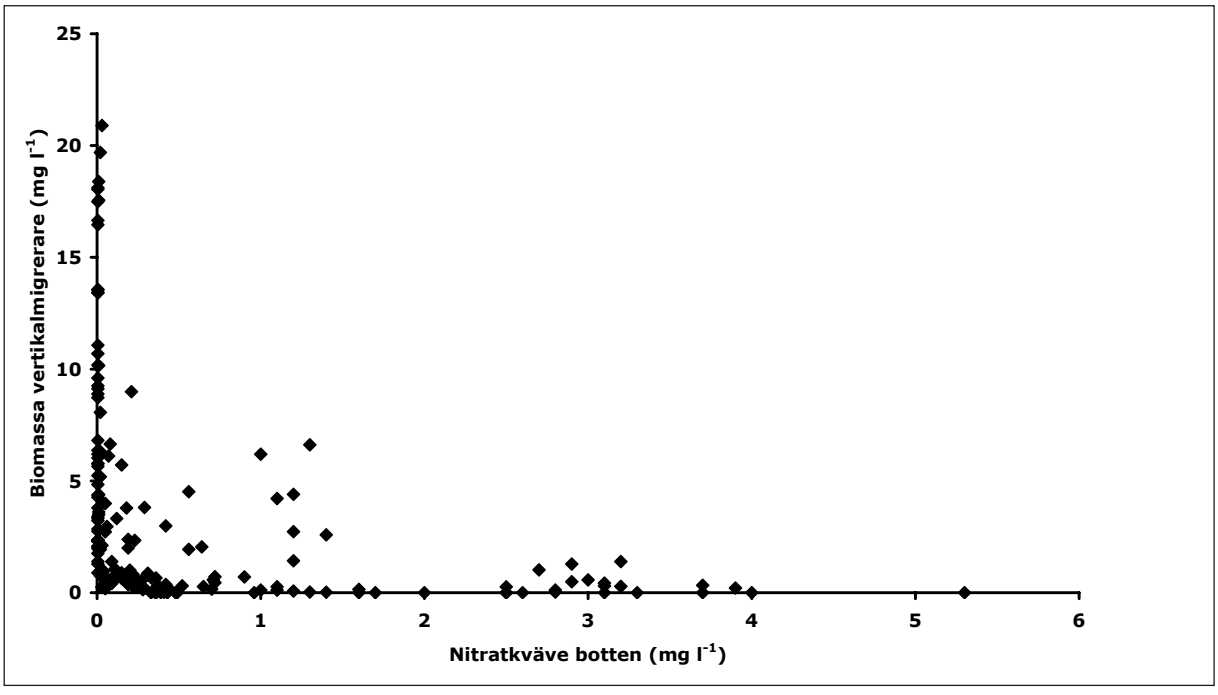
Figur 44. Biomassa cyanobakterier, heterocytbärande cyanobakterier/total cyanobakteriebiomassa och ammoniumkväve+nitratkväve (yta) i Vittsjön.

Nitratkväve och cyanobakterie-biomassa

Ett av projektets syften var att undersöka om det finns ett samband mellan nitrathalt och utvecklingen av cyanobakterier i sjöar (Figur 45). Punktdiagrammet visar cyanobakterie-biomassan plottad mot nitratkväve vid samtliga 175 provtagningstillfällen. Diagrammet visar att de högsta biomassorna av cyanobakterier , >10 mg l^{-1} , förekom vid de lägsta nitrathalterna, < 30µg l^{-1}. Ett omvänt samband, mellan höga nitrathalter och ingen, eller mycket ringa förekomst av cyanobakterier åskådliggörs också. Vid nitratkväve-halter högre än 1,6 mg l^{-1} förekom i princip inga cyanobakterier. Mellan nitratkvävehalterna 0,15 och 1,40 mg l^{-1} kunde cyanobakteriebiomassan variera mellan noll och 5,7 mg l^{-1}.



Figur 45. Biomassa av cyanobakterier plottat mot nitratkväve (botten) i de åtta undersökningssjöarna, baserat på 175 provtagningstillfällen.



Figur 46. Biomassa vertikalmigrerare plottat mot nitratkväve (botten) i de åtta undersökningssjöarna. N=175.

Nitratkväve och vertikalmigrerande växtplankton

Punktdiagrammet (Figur 46) visar biomassan av vertikalmigrerande växtplankton plottad mot nitratkväve (botten). Med vertikalmigrerande växtplankton avses cyanobakterier, pansarflagellaten *Ceratium hirundinella*, *Gonyostomum semen* och cryptomonader. Mönstret liknar i stort det som visas i Figur 45 men något högre biomassor förekommer runt 3 mg nitratkväve l^{-1} jämfört med punktdiagrammet med enbart cyanobakterier.

Förekomst av heterocytbärande cyanobakterier

Massutveckling av cyanobakterier i samband med kvävebrist har generellt förklarats bero på att kvävebristen gynnat cyanobakterier för att en del släkten inom denna grupp, till exempel *Anabaena, Aphanizomenon* och *Gloeotrichia* kan fixera kväve från luften (Schindler 1977). I vilken utsträckning förekom då heterocytbärande cyanobakterier i undersökningen?

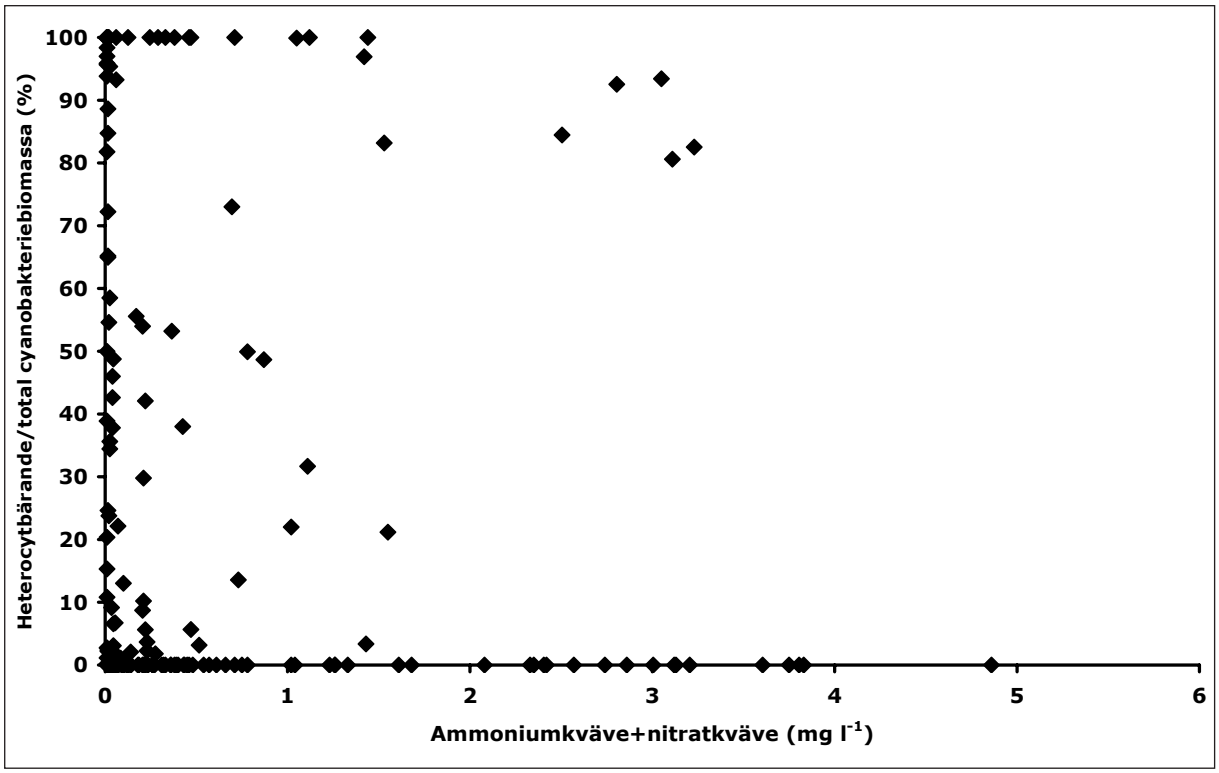
Av figur 47 framgår att andelen heterocytbärande cyanobakterier av totala biomassan cyanobakterier varierade mellan 0 och 100 % vid ammoniumkväve +nitratkväve 0–3,4 mg l^{-1}. Vid de allra lägsta halterna av oorganiskt kväve förekom också mellan 0 och 100 % heterocytbärande cyanobakterier.

% heterocytbärande cyanobakterier och kväve-fosfor-kvoter

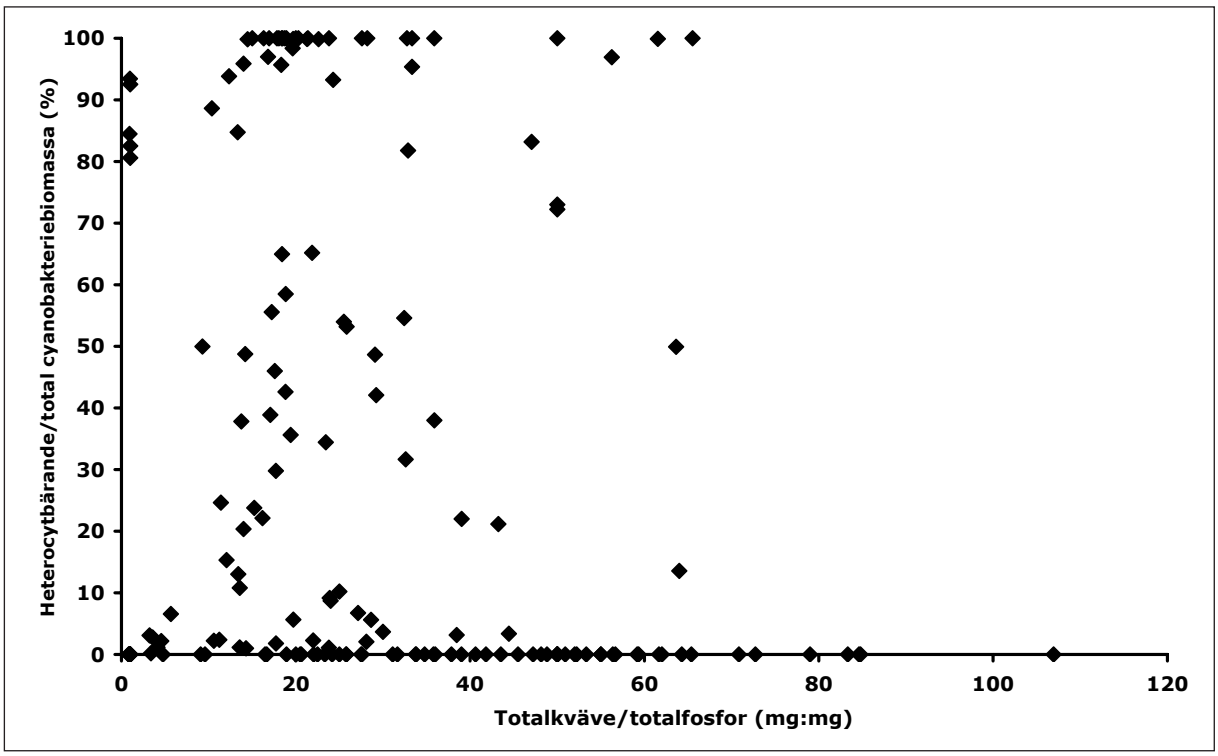
Sambandet mellan biomassan heterocytbärande cyanobakterier delat med totala biomassan cyanobakterier (i %) plottades mot kväve-fosfor-kvoterna i en enkel, linjär regression (Figur 48, nedan). Grafen visar att heterocytbärande cyanobakterier kunde utgöra mellan 0 och 100 % av cyanobakterie-biomassan vid N/P<28. Vid N/P >28 kunde, vid ett flertal tillfällen, heterocytbärande cyanobakterier dominera cyanobakterie-biomassan.

4.7 Intern fosfor-frigörelse jämfört med olika växtplankton-grupper i Finjasjön

Intern frigörelse av fosfor plottades mot biomassan av tre olika växtplankton-grupper samt total algbiomassa,



Figur 47. Andelen heterocytbärande cyanobakterier/totala biomassan av cyanobakterier och ammoniumkväve+ nitratkvävehalten vid botten. 175 provtagningstillfällen från de åtta undersökningssjöarna.

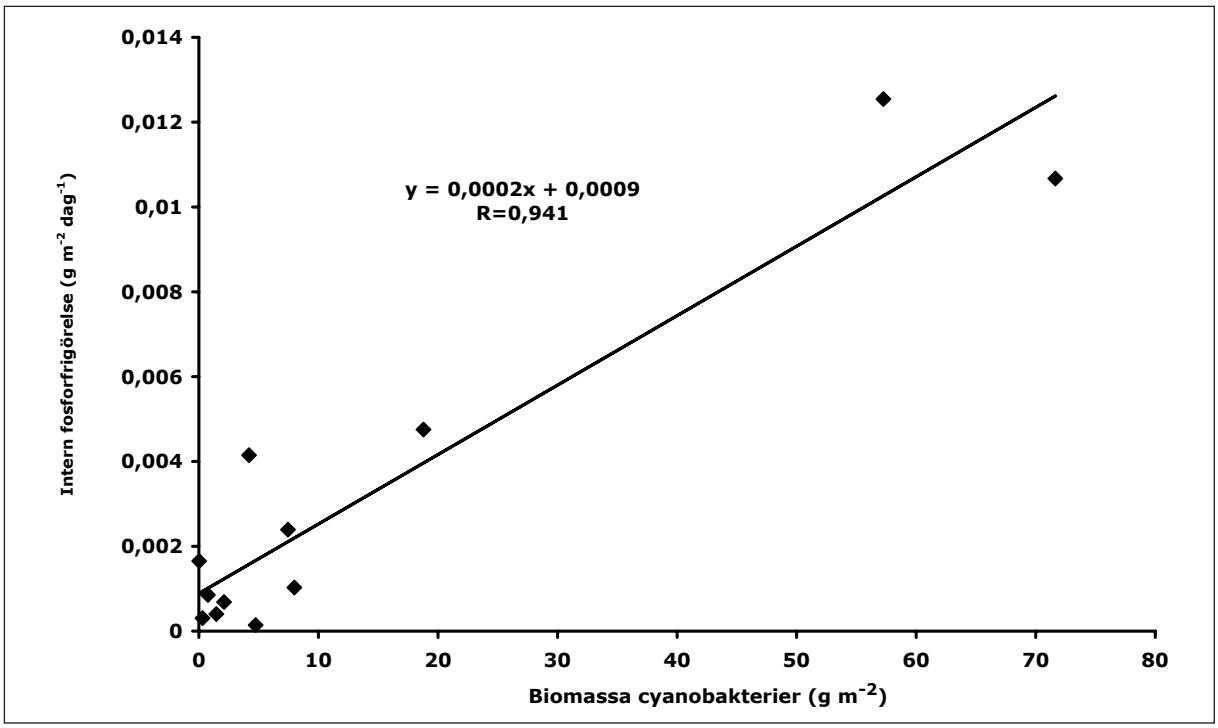


Figur 48. Biomassan heterocytbärande cyanobakterier delat med totala biomassan cyanobakterier (i %) plottat mot kväve-fosfor-kvoterna. 175 provtagningstillfällen från de åtta undersökningssjöarna.

från 1992, 1994, 1995 och 1996. Värdena plottades i punktdiagram och korrelationskoefficienterna beräknades (figur 49–52, nedan.)

Lika starka korrelationer fanns mellan fosfor (ΔP/Δt) och vertikalmigrerande växtplankton (0,941) och cyanobakterier (0,941). Korrelationen mellan intern fosforfrigörelse och total algbiomassa var 0,916. Mellan ej-vertikalmigrerare och intern fosfor fanns en negativ korrelation (–0,430).

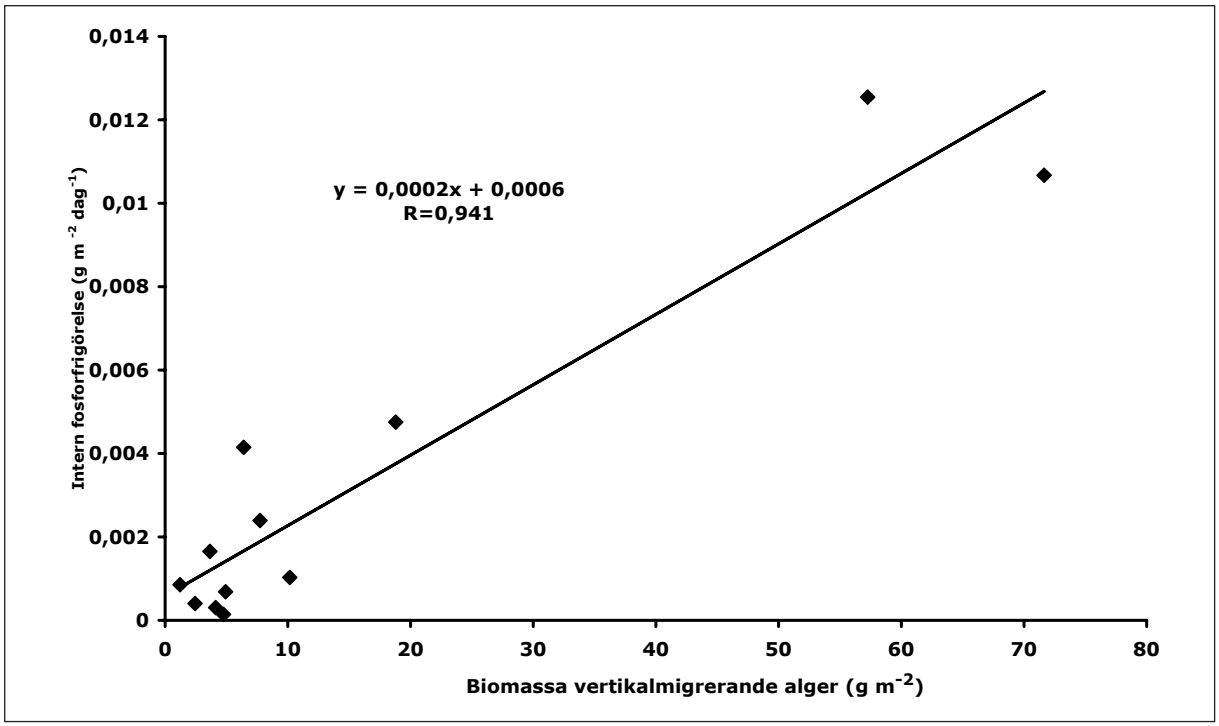
Förändringen av kväve över tiden (ΔN/Δt) plottades mot biomassan av samma växtplanktongrupper (figur 53–56). Det fanns inga signifikanta korrelationer mellan förändringen av kväve över tiden och någon av växtplanktongrupperna. Den starkaste



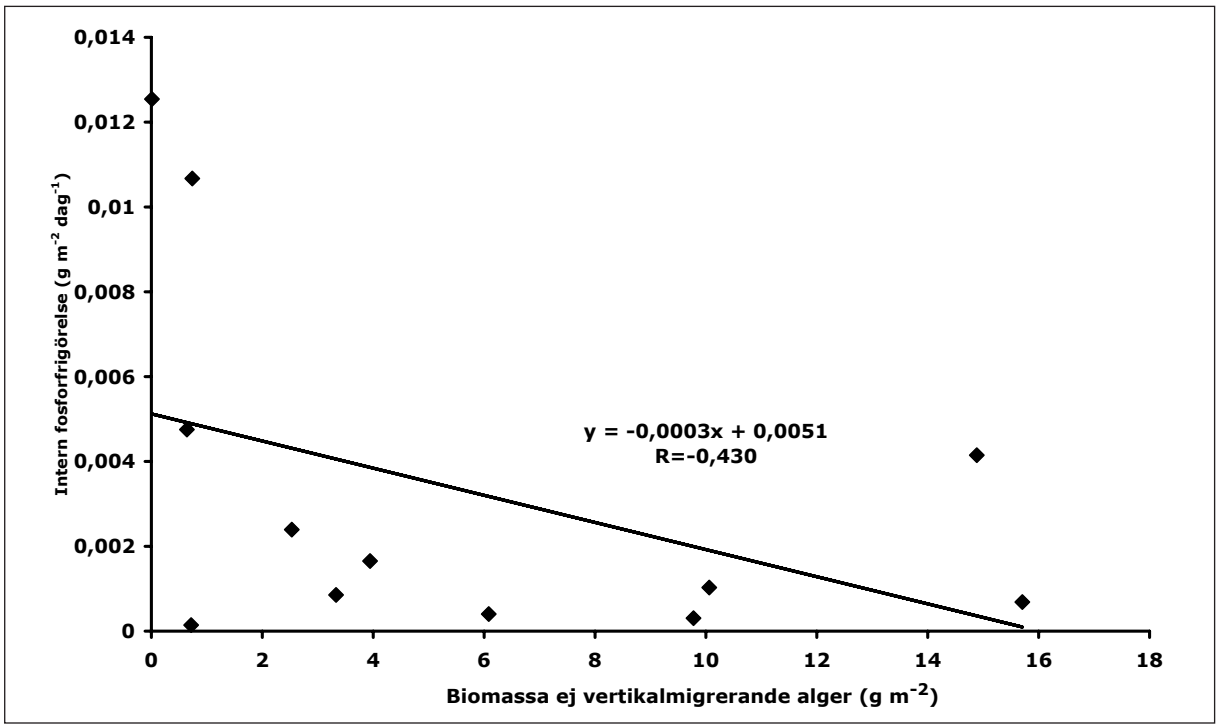
Figur 49. Intern fosforfrigörelse som en funktion av mängden cyanobakterier. N=12, r=0,941; P<0,001.

korrelationen förekom mellan ej-vertikalmigrerande alger och ΔN/Δt (r=0,316) men sambandet var ej signifikant (P=0,318).

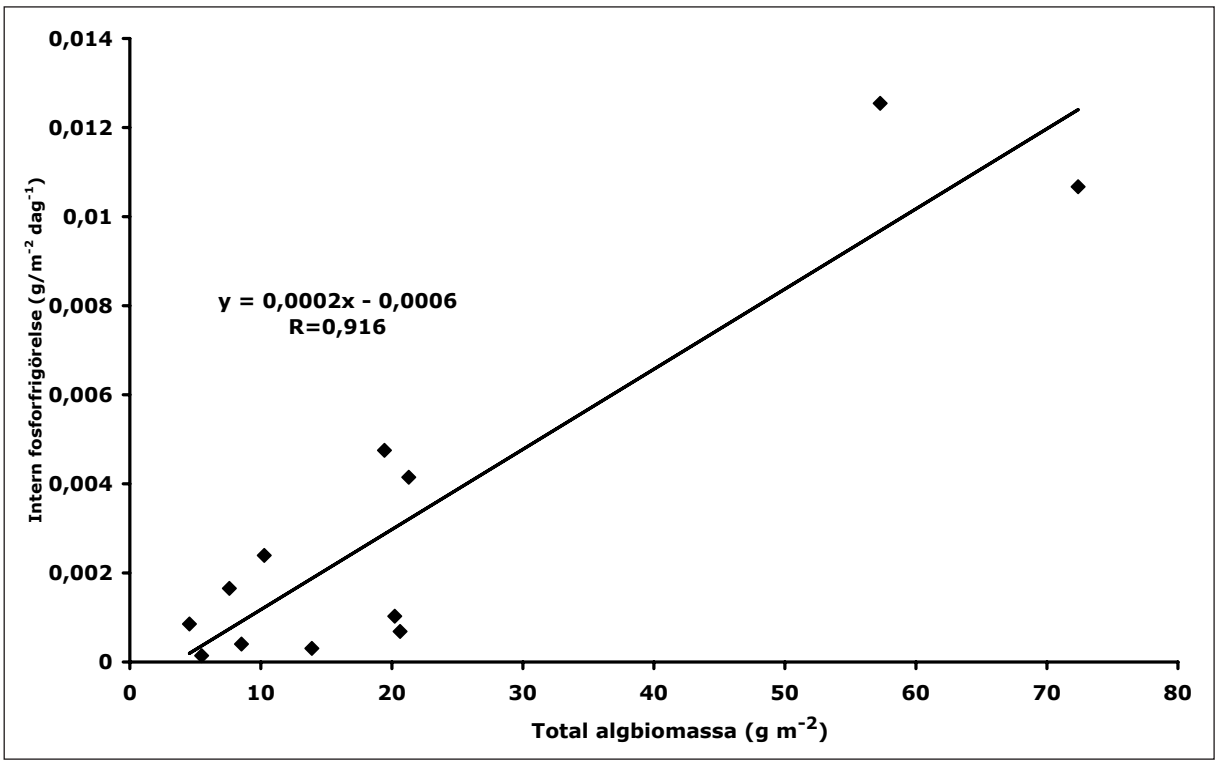
Baserat på sambandet i Figur 50 beräknades det interna fosfortillskottet från vertikalmigrerare för de åtta undersökningssjöarna. Detta jämfördes med säsongsmedelvärdet av fosforhalten i epilimnion (Figur 57). Den beräknade fosforfrigörelsen på grund av vertikalmigrerare, sammanlagt under säsongen, varierade mellan 0,063 (Vinslövssjön) och 0,682 (Östra Ringsjön) g P/m^2. Den beräknade interna fosforfrigörelsen under säsongen var som högst 6,7 gånger högre (Vaxsjön) och som lägst lika hög (Östra Ringsjön) som det genomsnittliga fosforinnehållet i sjön.



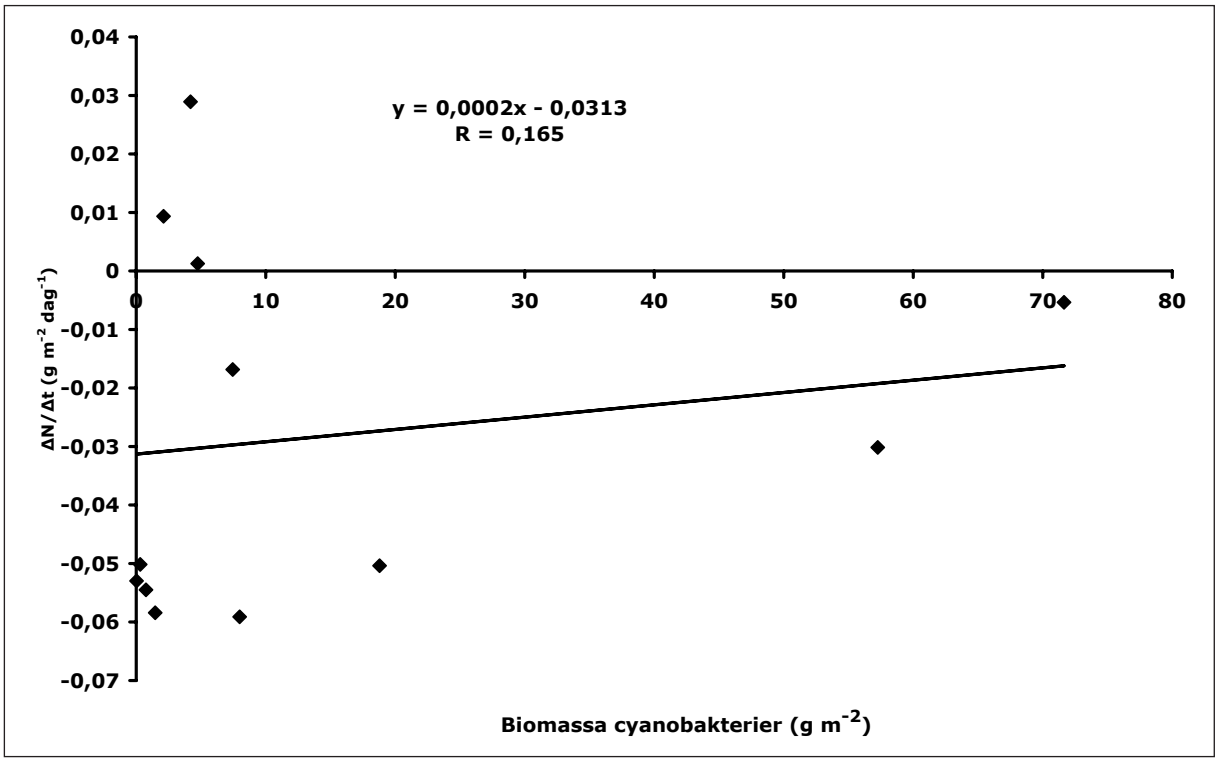
Figur 50. Intern fosforfrigörelse och biomassa vertikalmigrerande alger. N=12, r=0,941; P<0,001.



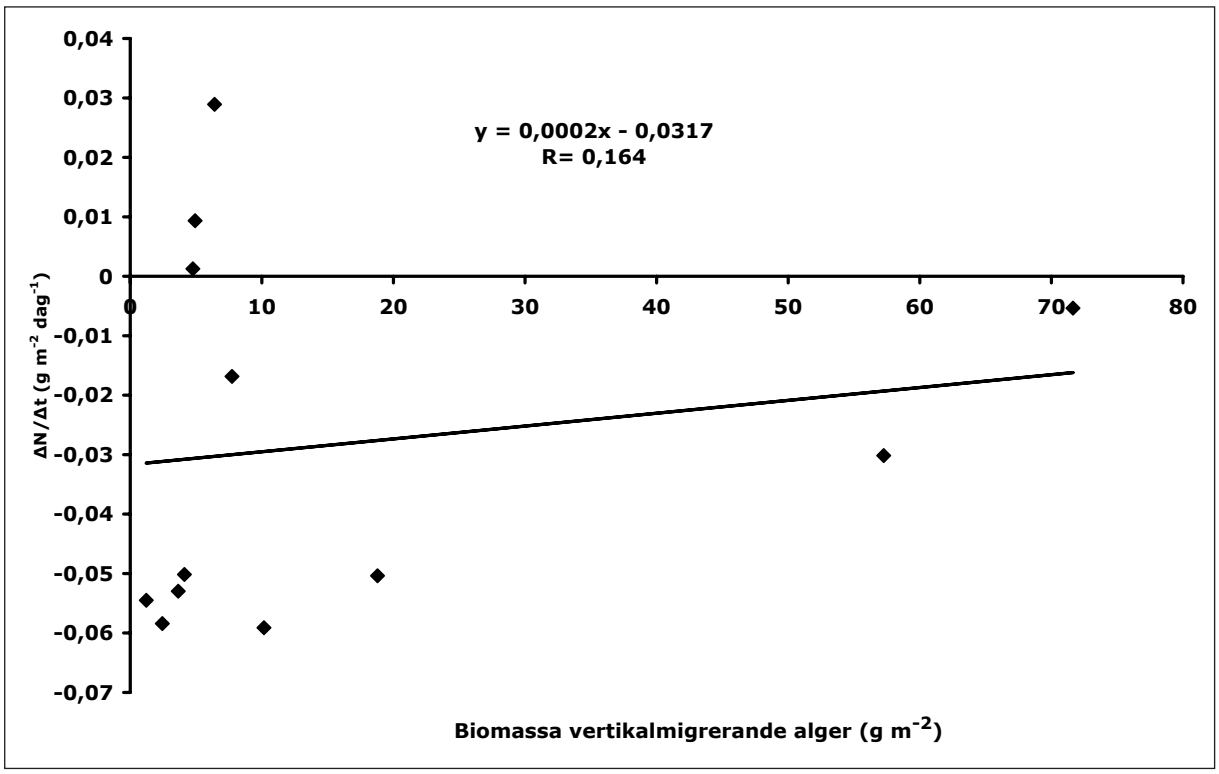
Figur 51. Intern fosforfrigörelse som en funktion av ej vertikalmigrerande växtplankton. N=12, r=–0,430; P=0,163.



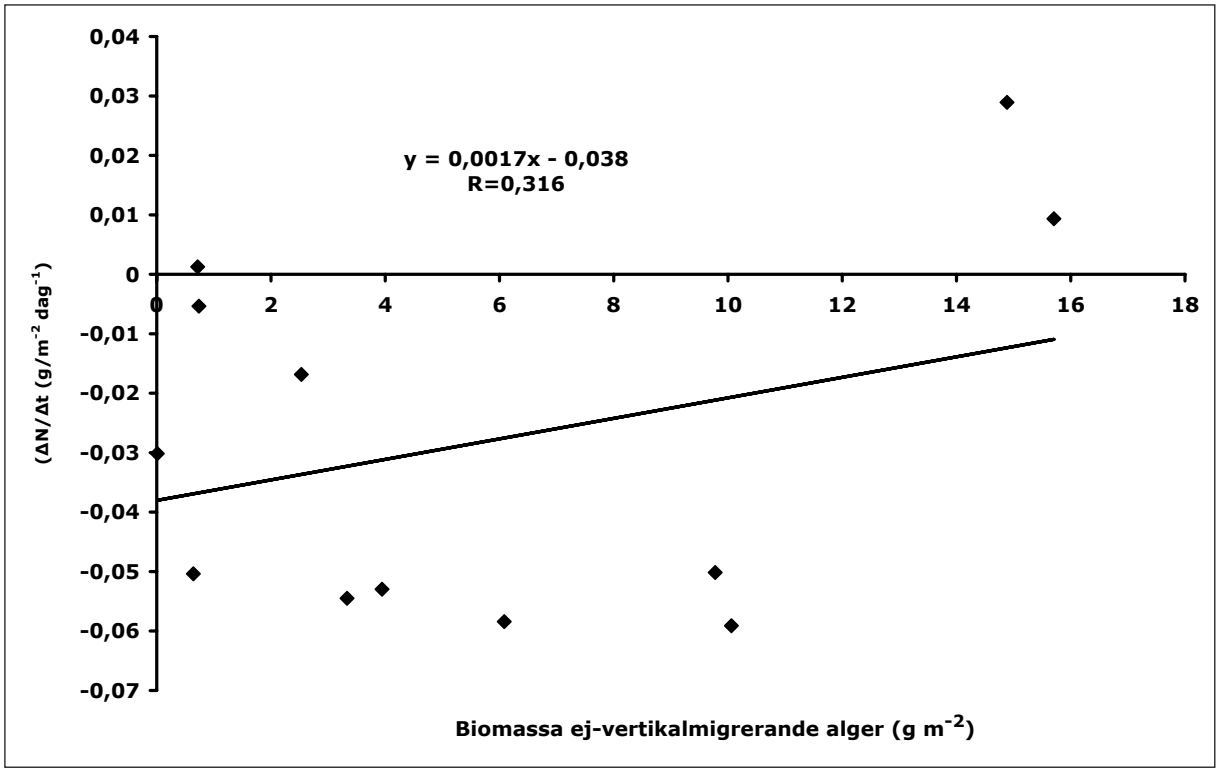
Figur 52. Intern fosforfrigörelse som en funktion av total algbiomassa. N=12, r=0,916; P<0,001.



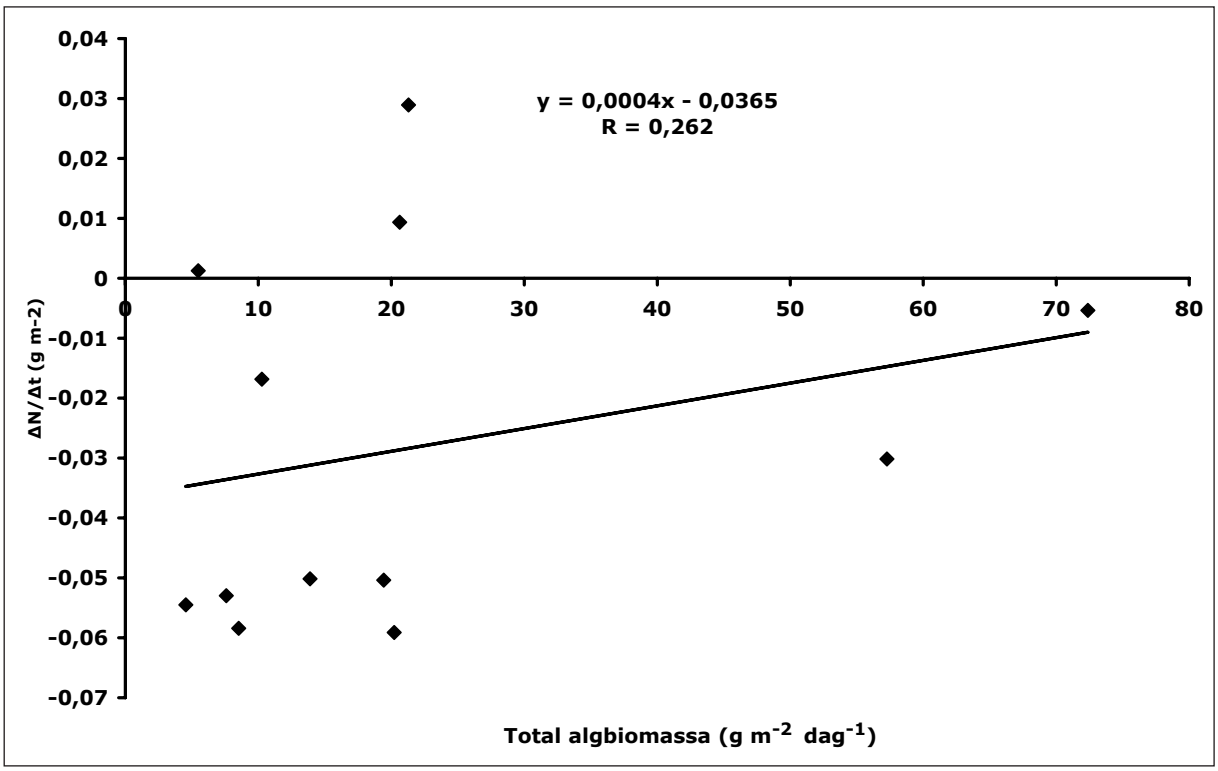
Figur 53. Förändring av totalkväve över tiden ((ΔN/Δt) som en funktion av biomassan cyanobakterier. N=12, r=0,165; P=0,609.



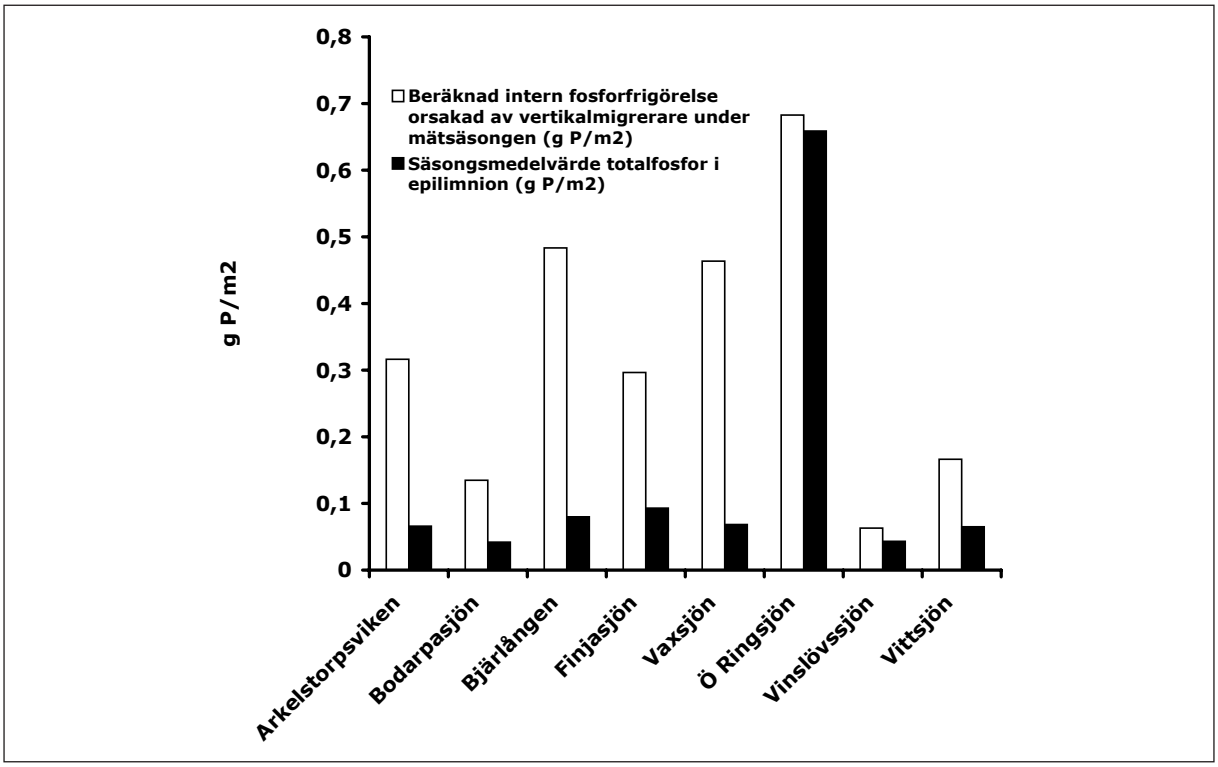
Figur 54. Förändring av totalkväve över tiden ((ΔN/Δt) som en funktion av biomassan vertikalmigrerande alger. N=12, r=0,164; P=0,611.



Figur 55. Förändring av totalkväve över tiden ((ΔN/Δt) som en funktion av biomassan ej vertikalmigrerande alger. N=12, r=0,316; P=0,318.



Figur 56. Förändring av totalkväve över tiden (ΔN/Δt) som en funktion av total algbiomassan. N=12, r=0,262; P=0,409.



Figur 57. Beräknad internbelastning på grund av vertikalmigrerares fosfortransport under mätsäsongen (g P m-2) och genomsnittlig koncentration fosfor i epilimnion (g P m-2) för de åtta undersökningssjöarna.

5 Diskussion

5.1 Kväve vid bottnen styr planktonsammansättningen?

Syftet med denna studie var att undersöka olika växtplankton-gruppers förhållande till ett antal fysiska och kemiska variabler. Växtplankterna studerades övergripande utifrån deras förmåga eller oförmåga att göra vertikala vandringar mellan bottnen och ljuszonen samt ifall de hade förmåga att bilda heterocyter eller ej. Vertikalmigrerarna i de studerade sjöarna utgjordes i huvudsak av cyanobakterier, *Gonyostomum, Ceratium hirundinella* och *Cryptomonas*. Ej vertikalmigrerare utgjordes främst av kiselalger av släktena *Asterionella, Aulacoseira, Fragilaria, Tabellaria, Rhizosolenia*, centriska kiselalger och grönalger av släktena *Scenedesmus* och *Pediastrum*,

Totalkväve vid bottnen var den viktigaste vattenkemiska variabeln som separerade vertikalmigrerarna från de som ej vertikalmigrerar. *Det fanns ett positivt samband mellan ej-vertikalmigrerare och kväve vid botten medan sambandet var det omvända för vertikalmigrerarna.* En hög totalkvävehalt visades även innebära en hög nitrathalt, då korrelationen var stark mellan totalkväve och nitratkväve (R=0,91; (P<0,001). Dessa resultat motsäger ej vår hypotes. En hög nitrathalt sörjer för att det finns tillräckligt med elektronacceptorer vid nedbrytning av organiskt material i sedimentet och förhindrar således internt fosforläckage (Jensen & Andersen 1990; Ripl & Lindmark 1978; Boström & Pettersson 1982; Jansson 1987). Algerna konkurrerar då om den fosfor som finns i den fria vattenmassan och i den konkurrensen är ej-vertikalmigrerarna överlägsna så länge det också finns tillräckligt med kväve i vattnet. Cyanobakterier är generellt långsamväxande och är den alggrupp som är svagast på att konkurrera om fosfor (Tilman *et al.* 1982; Hecky & Kilham 1988; Sommer 1989, 1990).

5.2 Kiselalger vinner över cyanobakterier vid konkurrens om fosfor

Ett näringsämne blir begränsande när en otillräcklig tillförsel av ämnet orsakar att perioden mellan cellernas delning blir längre än under förhållanden med obegränsad tillförsel av ämnet (Reynolds 1997). Tillgängligheten av en viss resurs, till exempel koncentrationen av fosfor, betecknas R inom resurskonkurrens teorin (resource competition theory) (Grover 1997). Resurstillgängligheten då en viss art tillväxer vid jämvikt betecknas R^*. En arts R^*-värde för ett viss ämne anses avgöra om en viss art konkurrerar ut en annan art eller blir förlorare (Grover 1997). R^*-regelns giltighet har testats vid ett stort antal studier av växtplankton som växer i näringsbegränsade laboratorie-kulturer. I 32 experiment med parvis konkurrens mellan två olika växtplanktonarter hade samtliga vinnare ett lägre R^*-värde än förloraren. Dessa resultat pekar på att R^*-värdet är en användbar variabel som kan förutspå vilken växtplanktonart som konkurrerar ut en annan vid en konkurrens-situation. De ej-vertikalmigrerande algerna, som brukar dominera vid en sådan situation har generellt låga R^*-värden för fosfor jämfört med vertikalmigrerarna som i allmänhet har högre R^*-värden. Ett lågt R^*-värde för fosfor innebär att en alg kan tillväxa vid låga fosforhalter medan en alg med ett högt R^*-värde innebär att den kräver högre koncentrationer för sin tillväxt. Vid ett laboratorieexperiment med en blandkultur av kiselalgen *Asterionella formosa* och cyanobakterien *Microcystis aeruginosa* där fosfor var begränsande ämne konkurrerade kiselalgen med det lägre R^*-värdet (0,01 µmol l^{-1}) ut cyanobakterien med det högre R^*-värdet (0,13 µmol l^{-1}) (Holm & Armstrong 1981).

5.3 Vertikalmigrerare och cyanobakterier förekommer vid låga kvävehalter

Analys med stegvis regression pekade ut nitrat, både vid yta och botten, som den vattenkemiska variabel som starkast korrelerade (negativt) med totala gruppen cyanobakterier. PCA pekade ut nitrat (yta och

botten) och totalfosfor (yta och botten) som de viktigaste kemiska variablerna. Starkast av dessa var dock totalfosfor vid bottnen. PCA gav en liknande bild vid analys av vertikalmigrerande växtplankton. De viktigaste variablerna som hade samband med biomassan av vertikalmigrerande alger var låga nitrathalter och höga totalfosfor halter. Genom att separera de vertikalmigrerande cyanobakterierna i heterocytbärande och ej heterocytbärande fick vi dock fram två olika mönster.

Den positiva korrelationen till totalfosfor vid bottnen var betydligt starkare mellan ej-heterocytbärande jämfört med de heterocytbärande. Stegvis regression och PCA visade att de kemiska variabler som hade starkast samband med aerotopbärande cyanobakterier utan heterocyter var totalfosfor vid bottnen ($r=0{,}563$; $P<0{,}001$) och nitratkväve vid yta ($r=-0{,}287$; $P<0{,}001$).

Stegvis regression med heterocytbärande cyanobakterier som beroende variabel fann endast en kemisk variabel, ammoniumkväve vid bottnen, som uppvisade en signifikant (men svag) positiv korrelation med heterocytbärarna ($r=0{,}178$; $P<0{,}001$). PCA-analys utpekade totalfosfor vid bottnen (positivt samband) och nitrat, yta och botten, (negativt samband) som de viktigaste variabler som samvarierade med de heterocytbärande cyanobakterierna.

I samtliga undersökningssjöar där cyanobakterier och övriga vertikalmigerare utvecklades *föregicks* deras uppgång av en period med minskande nitrathalter. Observationen att låga nitrathalter föregick utvecklingen av cyanobakterier har tidigare rapporterats av Blomqvist m.fl. (1994).

Vi föreslår följande förklaring till våra resultat:

Kväve försvinner från systemet genom denitrifikation…

När kväve eller fosfor blivit begränsande för växtplankton i pelagialen inträffar den s.k. klarvattenfasen. Det ökade siktdjupet beror på en minskad växtplanktonbiomassa på grund av näringsbegränsning och/eller betning av djurplankton.

En del av algerna från vårblomningen har sedimenterat till bottnen. Bakteriell nedbrytning av sedimenterat organiskt material sker genom aerob nedbrytning eller genom dissimilatorisk nitratreduktion till kvävgas, denitrifikation. Nitrat används då som elektronacceptor av fakultativt anaeroba heterotrofa bakterier. Denitrifikationen minskar nitrathalten vilket i sin tur minskar totalkvävehalten.

…och reduktion av sulfat till svavelväte drar igång

När nitrat i sedimentet minskat till en viss nivå får sulfat en ökande roll som elektronacceptor. Sulfat är en kemiskt mycket stabil molekyl som inte reduceras spontant i naturen. I flera av de undersökta sjöarna observerades en minskning av sulfat i samband med en nedgång av nitrat. Vi tolkar sulfat-minskningen som en ökad efterfrågan på elektronacceptorer av sulfatreducerande bakterier som till exempel *Desulfovibrio*. Den begynnande produktionen av svavelväte i sedimentet är ett startskott för de övervintrande cyanobakterierna och vissa andra vertikalmigrerare. Förekomsten av svavelväte gör dels att fosfat kan mobiliseras i sedimentet och dels att ammoniak bildas, istället för kvävgas, vid dissimilatorisk nitratreduktion.

Svavelväte driver ut fosfat ut järnfosfat

Sulfat spelar en avgörande roll för de processer som driver det interna fosforläckaget från sedimentet. Dessa processer sker i syrefria delar av sedimentet då det finns ett behov av elektronacceptorer. Sulfat används, liksom nitrat, som elektronacceptor av bakterier vid nedbrytning av organiskt material. Organiskt kol behöver dock inte begränsa sulfatreduktionen vid sedimentet eftersom det finns sulfatreducerande bakterier av släktet *Desulfovibrio* som kan växa kemolitotroft. De använder då vätgas som elektrondonator, sulfat som elektronacceptor och koldioxid som enda kolkälla (Madigan 1997).

Einsele (1938) observerade att stora mängder fosfat fanns bundet som olösligt järn(III)fosfat i ytan på oxiderade sediment och som frigjordes i löslig form vid reducerande förhållanden. Einsele (1936) och Mortimer (1942) föreslog att frigörelsen av fosfat från syrefria sediment är orsakad av en kemisk reduktion (Fe^{3+} till Fe^{2+}) av ett järnfosfat (FeOOH)-komplex.

Denna förklaring är allmänt accepterad trots att det inte finns några experimentella bevis (Golterman 2001). Flera forskare har emellertid uttryckt sina tvivel om denna förklaring till fosfor-frigörelse (e.g. Thomas 1965 i Golterman 2001; Prairie *et al.* 2001 i

Golterman 2001). Lee m.fl. (1977) visade att Einsele/Mortimers förklaring inte stämde för syrefria sediment i Lake Mendota.

Järnfosfat-komplexet är mycket stabilt och reduktion av denna molekyl sker inte enbart på grund av syrefria förhållanden (Golterman 1984).

Vid en undersökning av reaktionen mellan Fe(OOH)≈P och svavelväte, H_2S, fann Golterman (1995), i överenstämmelse med tidigare experiment av Einsele, att en kritisk mängd svavelväte var en förutsättning för fosforfrigörelse. Vid låga svavelvätemängder skedde ingen fosforfrigörelse överhuvudtaget. (Gächter & Müller 2003).

Svavelväte reagerar med järn(III)fosfat enligt (Ehrlich 1996):

$$2\ FePO_4 + 3H_2S \rightarrow 2FeS + 2\ H_3PO_4 + S^0$$

Vid fosforfrigörelse genereras höga koncentrationer av fosfat i sedimentets porvatten (Boers & De Bles 1991). Denna fosfat kan användas av cyanobakterier och övriga bakterier i sedimentet. Svavlet ($S^{0)}$) kan användas som elektronacceptor av cyanobakterier som reducerar det tillbaka till svavelväte (Oren & Shilo 1979; Stal 2000),

Samband mellan nitrat-brist och fosfor-frigörelse från sedimenten har observerats i tidigare undersökningar (Boström *et al.* 1982, 1988) liksom att en hög nitrathalt kan *motverka* fosfor-frigörelse från syrefria sediment. Att höga nitrathalter kan motverka fosfor-frigörelse har visats både i fält och experimentellt (Jensen & Andersen 1990; Ripl & Lindmark 1978; Boström & Pettersson 1982; Jansson 1987). I 22 danska sjöar observerades ingen intern fosfor-belastning då nitratkväve-halterna var över 0,5 mg l^{-1} (Andersen 1982).

Metan-producerande bakterier och sulfat-reducerande bakterier tävlar i naturen om elektrondonatorerna vätgas och acetat. Så länge sulfat förekommer konkurrerar sulfatreducerarna ut metan-producerarna (Brock 1979).

5.4 Cyanobakterierna producerar elektrondonatorer till sulfatreducerarna

Cyanobakterier är huvudsakligen aeroba organismer som normalt har en respiratorisk metabolism i mörker. Glykogen, den kolhydrat som lagrats i cellen bryts då ner (Smith 1982). Då syrebrist råder i sedimentet är aerob respiration inte möjlig. Vid syrefria, mörka förhållanden är det många cyanobakterietaxa som dör och lyserar efter 2–3 h. Ett antal cyanobakterie-taxa kan emellertid överleva i mörka, syrefria miljöer under betydligt längre perioder, ofta upp till flera dagar. Denna typ av cyanobakterier studerades närmare och det upptäcktes att de kunde fermentera glykogen. I det ekosystem som råder vid syrefria sötvatten-sediment är det cyanobakteriernas exkretion av fermentations-produkter som förser andra mikroorganismer, framför allt sulfat-reducerande bakterier, med substrat (Stal 2000).

Fermentationen är konstitutiv hos samtliga fermenterande cyanobakterier och det finns en stor diversitet av fermentations-vägar (Stal & Moezelaar 1997). (En konstitutiv fermentation innebär att de enzymer som behövs vid fermentationen ständigt syntetiseras av cyanobakterien trots att det omedelbara behovet inte föreligger). En konstitutiv fermentation anses ha flera fördelar. För det första ökar det organismens reaktionsförmåga. Sediment i sötvatten är ofta, framför allt under växtsäsongen, miljöer där branta gradienter av ljus och syre förekommer och dessa faktorer fluktuerar starkt. Om tillgången på syre ändras snabbt, till exempel under migration från ljus-zonen till syrefattiga sediment, kan fermentation omgående ge energi för cellens metabolism så att cyanobakterien kan överleva. Vätgas och acetat är typiska fermentationsprodukter hos vertikalmigrerande cyanobakterier. Elementärt svavel, som produceras då svavelväte reagerar med järnfosfat, kan användas som elektronacceptor av cyanobakterier under syrefria förhållanden. Många cyanobakterier har visats kunna reducera elementärt svavel till sulfid (Stal 2000).

En omfattande produktion av svavelväte i sedimentet, som sker först då nitrat förbrukats till en viss nivå, är uppenbarligen en avgörande faktor för att fosfat skall frigöras. Svavelväte-bildning är emellertid även en faktor som gynnar ammonium-produktionen i sedimentet.

5.5 Ammoniak – istället för kvävgas – om sulfid produceras

I anoxiska miljöer har två processer av dissimilatorisk nitratreduktion identifierats. Den ena är dentrifikation, genom vilken nitrat och nitrit reduceras till dikväveoxid eller kvävgas. Den andra är dissimilatorisk nitratreduktion till ammoniak, då ammoniak produceras genom reduktion från nitrat eller nitrit.

Koncentrationen av svavelväte har visats ha en avgörande betydelse för om den dissimilatoriska nitratreduktionen slutar i produktion av kvävgas eller i produktion av ammoniak. Genom experiment i anaeroba, eutrofa sjösediment visades att nitrat reducerades genom denitrifikation till kvävgas vid extremt låga halter fri sulfid. Då sulfidhalterna ökades resulterade nitratreduktionen i produktion av ammonium istället för kvävgas (Brunet & Garcia-Gil 1996). Forskarna fann att svavelväte inhiberade det enzym som katalyserar reduktionen av NO (g) till N_2O (g).

I sjöar som regelbundet har utvecklingar av vertikalmigrerare finns ymp av dessa organismer på sedimentytan. En del av dem, *Gonyostomum* och *Ceratium*, bildar cystor. *Anabaena* och *Aphanizomenon* bildar sporer, *akineter,* som speciella övervintringsceller. *Microcystis* bildar inga sporer utan övervintrar i sedimentet som intakta, levande kolonier (Fallon & Brock 1980; Cmieh 1981). Dessa kolonier kan överleva långa perioder i sedimentet (Topachevskiy *et al.* 1969; Reynolds *et al.* 1981). Den samtida produktionen av fosfat och ammonium, vid bildning av svavelväte, skulle kunna vara den faktor som sätter igång de övervintrande vertikalmigrerarnas tillväxt i sedimentet.

När ammoniak-halten sjunkit till en viss nivå i sedimentet kan vissa sediment-bakterier fixera luftkväve. Ett stort antal bakterier i naturen kan omvandla kvävgas till ammoniak med hjälp av enzymet nitrogenas, vilket produceras under strikt syrefria förhållanden. Vid tillfällen då ammoniak finns i överskott stängs syntesen av nitrogenas av för att snabbt starta igen om ammoniak skulle bli begränsande (Sprent & Sprent 1990). Flera arter av det sulfatreducerande släktet *Desulfovibrio* har visats kunna fixera luftkväve (Odom & Rivers Singleton 1993) liksom den strikt anaeroba *Clostridium*, som är vanligt förekommande i sjö-sediment.

De vanligast förekommande blombildande cyanobakterierna är arter med *aerotoper*. Det är med dessa som cyanobakterierna kan reglera sin flytförmåga. Aerotoper är små blåsor av luft inne i cellen. Aerotopbärande cyanobakterier återfinns i ett flertal släkten som varierar i form och storlek, från små trådformiga till stora klotformiga kolonier (Oliver & Ganf 2000).

Den omfattande vertikala migration som de blombildande cyanobakterierna kan utföra (Kromkamp & Walsby 1990) beror på reglering av aerotoperna (Walsby 1994) och densitetsförändringar orsakade av kolhydrat-dynamik inne i cellen (Gibson 1978a, b). Under fotosyntes i ljus-zonen motverkar de tunga kolhydraterna aerotopernas flytförmåga vilket resulterar i att cyanobakterie-kolonin sjunker. Kolonierna sjunker då från ljus-zonen till den djupa, mörka zonen. I den mörka zonen konsumeras kolhydraterna genom respiration och cellerna blir lättare. På grund av förekomsten av aerotoper kan de flyta upp till ytan igen.

En annan viktig faktor för att de skall kunna uföra långa, vertikala migrationer är storleken på kolonin (Mur *et al.* 1999). Alla arter av mass-utvecklande cyanobakterier som till exempel *Anabaena, Aphanizomenon, Microcystis, Gloetrichia, Woronichinia* och *Cylindrospermopsis*, bildar antingen tråd- eller klot-formiga kolonier. Enligt Stoke's lag beror graden på hur snabbt cellen eller kolonin sjunker på densitets-skillnaden mellan cellen och vatten, liksom på kvadraten av koloni-storleken (d^2). Detta resulterar i att stora kolonier kan göra vertikala vandringar snabbare än små kolonier och enskilda celler kan knappast göra vertikala vandringar överhuvudtaget. Kolonier av cyanobakterie-släktet *Microcystis* med en liten diameter (<20 µm) migrerar knappast medan kolonier upp till 1 600 µm kan utföra vertikala vandringar ner till 10 m tre gånger per dag (Mur *et al.* 1999).

Kväve är av speciell betydelse för de blom-bildande, aerotop-bärande cyanobakterierna eftersom kväve är en viktig komponent vid syntesen av aerotoperna. Ett underskott på kväve kan därför inte bara påverka cellens tillväxt utan också flytförmågan (Oliver & Ganf 2000).

Cyanobakterier kan ta upp kväve i form av nitrat, nitrit eller ammonium. Några arter kan också uföra fixering av luftkväve (N_2). De olika kvävekällorna föredras i följande ordning; ammonium>nitrat> N_2 (Tandeau de Marsac & Houmard 1993). Då ammonium finns tillgängligt använder cyanobakterierna inte andra kvävekällor (Turpin 1991; Ochoa de Alda *et al.* 1996).

5.6 Cyanobakterien i pelagialen

Hur klarar de vertikalmigrerande cyanobakterierna sitt behov av fosfor och kväve i ljus-zonen?

Till skillnad från eukaryota mikroalger har cyanobakterierna kapacitet att lagra stora mängder kväve för kommande behov. Kväve lagras i två olika slags förpackningar; phycocyanin och cyanophycin, en co-polymer av aminosyrorna aspartat och arginin. Cyanophycinets enda uppgift är lagra kväve. Phycocyanin är ett av de viktigaste pigmenten för att fånga upp ljus men kan, under kväve-brist, fungera som kväve-reserv (Kromkamp 1987)

Vid kvävebrist i den fotiska zonen kan vissa vertikalmigrerande cyanobakterier förse sig själva med kväve genom kvävefixering. Kvävefixeringen sker inne i *heterocyten*, en speciell cell i cyanobakterie-kolonin (Wolk *et al.* 1994). Heterocyten är en tjock-väggig cell. Inne i heterocyten finns det kväve-fixerande enzym-systemet; *nitrogenas*. Nitrogenas inaktiveras av syre. Heterocyten kan dock ombesörja skydd mot syre genom ökad respiration och en barriär i och med heterocytens tjocka vägg (Wolk *et al.* 1994). Kvävefixering är en energikrävande process och de heterocyt-bärande cyanobakterierna fixerar kväve i samband med fotosyntesen.

Under perioder då det oorganiska kvävet (ammonium, nitrat och nitrit) har tömts ut, kan de heterocytbärande, trådformiga släktena *Anabaena, Aphanizomenon* och *Gloeotrichia* dominera. Hittills finns det inga rapporter om att andra växtplankton än cyanobakterier kan fixera kväve.

Efter att ha gått igenom den tillgängliga litteraturen om laboratorie- och fältexperiment rörande kvävefixering, drog Horne & Commins (1987) slutsatsen att den totala oorganiska kväve-halten behövde vara lägre än 50–100 µg l^{-1} för att nitrogenas-aktivitet skall induceras.

I vår studie var ofta halten oorganiskt kväve lägre än 50 ug l^{-1} utan att heterocytbärande alger dominerade (Figur 47).

Vi fann överhuvudtaget inget starkt samband mellan förekomst av potentiellt kvävefixerande heterocytbärande cyanobakterier, som *Anabaena*, *Aphanizomenon* och *Gloeotrichica*, och halten oorganiskt kväve (nitrat+ammonium). Vid de allra lägsta halterna oorganiskt kväve fanns det vid ett stort antal mättillfällen en hög förekomst av cyanobakterier utan heterocyter.

5.7 Varför kan gelé-producerande cyanobakterier utan heterocyter dominera vid de lägsta kvävehalterna?

Cyanobakterier kan utsöndra extra-cellulära polymera substanser (EPS) som huvudsakligen består av polysackarider. Cyanobakterierna kan producera polysackarid-höljen som omger hela cellen eller kolonin. Kvävebrist är en välkänd faktor som stimulerar utsöndringen av gelé (Stal 2000). Vid kvävebrist stagnerar proteinsyntesen medan fotosyntesen kan fortgå. Under sådana förhållanden ackumulerar cyanobakterierna stora mängder glykogen (Allen & Smith 1969; Lehman & Wöber 1976). Cellens kapacitet för att lagra glykogen är begränsad och överflödiga kolhydrater utsöndras som gelé.

Flera kolonibildande cyanobakterier med geléhöljen har bakterier associerade till sig. Speciellt *Microcystis* har undersökts i detta avseende men även till exempel i slemmet runt *Woronichinia*, *Snowella* och *Chroococcus* förekommer periodvis ymnigt med bakterier. Worm & Søndergaard (1998) fann att de bakterier som lever associerade med den gelé som finns runt *Microcystis* är heterotrofa.

I samband med tidigare undersökningar har vi identifierat bakterier som lever associerade med cyanobakterier. Vi har bland andra funnit *Aeromonas hydrophila, Pseudomonas aeruginosa*, *Enterobacter cloacae, Acinetobacter baumanni och Klebsiella pneumoniae* (Annadotter *et al.* 2005).

Aeromonas hydrophila, som vi vid ett stort antal undersökningar funnit vara associerad till kolonibildande cyanobakterier, är en organism som producerar svavelväte genom nedbrytning av aminosyran cystein.

Carter et al., (1995) isolerade sju olika stammar av *Aeromonas* från bottensediment av den cyanobakterie-dominerade sjön Barton Broads, England. Fem av *Aeromonas*-stammarna reducerade nitrat i närvaro av syre medan två av *Aeromonas*-stammarna bara reducerade nitrat under strikt anaeroba förhållanden. De fann att nitrat-reducerare som är okänsliga för syre står för den största delen av transformationen av nitrat till nitrit i oxiska och mikro-oxiska miljöer. Det har spekulerats om vilken fysiologisk roll och vilken ekologisk betydelse som den samtida respirationen av nitrat och syre har. Det har föreslagits att det är en fysiologisk fördel i miljöer där syret ofta är

begränsat eller fluktuerande eller en miljö som är rik på reducerat kol. Nitrit, som produceras vid nitrat-reduktion kommer sannolikt att reduceras vidare av nitrit-respirerande bakterier eller användas som substrat vid nitrifikation så att nitrat produceras.

Pseudomonas är den vanligast förekommande denitrikations-bakterien i naturen (Tiedje 1988) och har tidigare isolerats från sjösediment (Jansson 1987; Carter *et al.* 1990).

Enterobacter cloacae är en fakulativt anaerob heterotrof bakterie som kan utföra dissimilatorisk nitrat reduktion till ammoniak (Tiedje 1988). Det första steget är kopplat till energi-produktion genom elektrontransport-fosforylering (Cole 1990) medan syftet med omvandlingen från nitrit till ammonium ännu inte är utrett (Tiedje 1988; Cole 1990). Oavsett vilket syfte ammoniak-bildningen har är det den optimala kvävekällan för de cyanobakterier som är associerade till den ammoniak-bildande bakterien.

En vanligt förekommande bakterie i sediment är den obligat anaeroba *Clostridium pasteurianum* som liksom *Enterobacter cloacae* både har förmåga till dissimilatorisk nitrat reduktion till ammoniak (Tiedje 1988) och till kvävefixering (Sprent & Sprent 1990).

Aeromonas hydrophila omvandlar nitrat till nitrit genom nitrat-respiration och därmed konsumeras elektronacceptorer. Vid nitrat-brist kommer sulfat att användas som elektronacceptorer av sulfatreducerande bakterier. Det nitrit som bildas av *Aeromonas hydrophila* respireras vidare till ammoniak av sediment-bakterien *Desulfovibrio gigas* som producerar ATP genom att använda vätgas som elektrondonator (Barton *et al.* 1983).

Ett stort antal bakterier i naturen kan omvandla kvävgas till ammoniak med hjälp av enzymet nitrogenas, vilket produceras under strikt syrefria förhållanden. Vid tillfällen då ammoniak finns i överskott stängs syntesen av nitrogenas av för att snabbt starta igen om ammoniak skulle bli begränsande. Av de bakterier som vi funnit leva associerade till cyanobakterier utan heterocyter är *Klebsiella pneumonia* och *Enterobacter cloacae* båda kvävefixerare (Sprent & Sprent 1990). Vidare har flera arter av det sulfatreducerande släktet *Desulfovibrio* förmåga att fixera kväve (Odom & Rivers Singleton 1993).

Heterotrofa bakteriers kvävefixering i sötvatten anses ha en negligerbar roll med undantag om de är associerade till cyanobakterier (Sprent & Sprent 1990).

Saubert & Strijdom (1969) visade experimentellt att de två kvävefixerande bakterierna *Azotobacter chroococcum* och *Beijerinckia indica* stimulerade tillväxten av cyanobakterien *Calothrix antarctica*. Både cyanobakteriens kväveinnehåll och torrvikt ökade 2–3 gånger när den odlades med någon av bakterierna jämfört med om den förekom ensam i näringsmediet. Cyanobakteriens celler antog dessutom en mörkare grön färg vid bakteriernas närvaro än vid deras frånvaro. Eftersom organismerna odlades i kolhydrat-fritt medium drog Saubert & Strijdom slutsatsen att bakterierna drog nytta av cyanobakteriens exkretion av produkter från fotosyntesen.

Förutom associerade bakterier har vi observerat förekomsten av pico-cyanobakterier i gelén hos kolonibildande cyanobakterier (Annadotter *et al.* 2005). De identifierade arterna är *Pseudoanabaena mucicola, Aphanothece endophyticum* och *Aphanocapsa endophyticum* vilka samtliga kan fixera luftkväve under anaeroba förhållanden. Syrefria zoner kan dessa picocyanobakterier finna under migrationen till bottnen eller inbäddade i gelén under värdalgens respiration. Dessa picocyanobakterier förses med fosfor under värdalgens migration till sedimentet

5.8 Intern P-belastning från sediment = Cyanobakteriernas upptag av fosfor?

Fosfor-upptag hos migrerande cyanobakterier har visats för den kvävefixerande, kolonibildande *Gloeotrichia echinulata.* Barbiero & Welch (1992) upptäckte att migrerande blågrönalgkolonier ackumulerade avsevärda mängder polyfosfat jämfört med planktoniska icke-migrerande kolonier och Istvanovics m.fl. (1992) visade att fosfat-upptaget hos *Gloeotrichia echinulata* styrdes av sediment-porvattnets fosforinnehåll. Fosfor i sediment-porvatten är en indikator på en sjös interna fosforbelastning (Holdren & Armstrong 1986). Petterson m.fl. (1993) visade att migrerande kolonier av *Gloeotrichia echinulata* i sjön Erken utgjorde en stor del av den population som fanns i epilimnion (övre delen av vattenpelaren, ovanför språngskiktet). Petterson med flera förmodade dock att strategin att lagra fosfor från sedimentet främst utnyttjades av heterocytbärande cyanobakterier.

Sambandet mellan fosfor och vertikalmigrerande växtplankton och cyanobakterier styrktes ytterligare av resultat från flerårsstudien i Finjasjön. Den starkaste korrelationen till internbelastningen av fosfor var mot biomassan av vertikalmigrerande växtplankton och cyanobakterier ($r=0,941$; $p<0,001$). Resultatet kan tolkas så att det nettotillskott av fosfor, som kommer från sediment som läcker fosfor, transporteras upp i pelagialen av vertikalmigrerande växtplankton. Intern fosforbelastning skulle följaktligen kunna vara detsamma som en omfattande tillväxt av vertikalmigrerande växtplankton som rör sig mellan sedimentet och ytan.

Vi tror att en omfattande intern fosforbelastning möjliggörs genom vertikalmigrerande cyanobakterier som tål syrefria förhållanden. Cyanobakteriernas fermentationsprodukter förser de sulfatreducerande bakterierna med elektrondonatorer och den fosfor som frigörs då sulfat reduceras till svavelväte transporteras upp i pelagialen av de vertikalmigrerande cyanobakterierna.

Den retrospektiva Finjasjö-studien visade däremot inte på några signifikanta samband mellan någon alggrupp och sjöns nettobelastning av kväve. Schindler (1975) visade genom försök i sjöar att fosforhalten styr algbiomassan över en säsong och att kvävefixering kompenserar kvävebristen. Dessa slutsatser bekräftades av Hellström (1996) i en studie av 47 sjöar i Nordamerika och Europa. Han fann att ökningen av totalkväve, på grund av kvävefixering, var proportionell mot totalfosforhalten. Effekten av kvävefixeringen blir att förhållandet mellan kväve och fosfor (baserat på massa) vanligtvis inte underskrider en viss nivå (totalkväve/totalfosfor >10–15).

Tidigare studier av dinoflagellaten *Ceratium hirundinella* och rekylalgen *Cryptomonas* har visat att dessa organismer kan utföra vertikala migrationer för att komma åt fosfor i bottenvattnet. Vertikala migrationer över dygnet har observerats hos *Ceratium hirundinella* och ofta överskridande branta temperatur-gradienter (Heany & Talling 1980). Dagliga migrationer av *Ceratium hirundinella* har studerats i relation till fosfor-tillgänglighet (James *et al.* 1992). Under en period av intern fosforbelastning, vilket resulterade i fosfortillgänglighet i bottenvattnet, uppmättes att dinoflagellaten kunde migrera fyra meter ner till bottenvattnet på natten. James m.fl. drog slutsatsen att *Ceratium hirundinella* kunde tillgodogöra sig fosfor i bottenvattnet genom vertikal migration.

Ett liknande migrationsmönster har också observerats för flera olika arter av cryptomonader (Happey-Wood 1976). I den finska sjön Nimetön observerade Jones (1988) att *Cryptomonas* kunde ta sig igenom en temperaturgradient på >14 °C och simma långt ner i ett syre-fritt bottenvatten. Jones drog slutsatsen att den huvudsakliga nyttan med dessa krävande migrationer var att få tillgång till fosfor i bottenvattnet. I ett experiment som utfördes i samma sjö visade Salonen m.fl. (1984) att växtplankton verkligen tog upp fosfor vid sina dagliga migrationer till hypolimnion.
I en studie på 23 sjöar visade Caraco m.fl. (1989) att sulfatkoncentrationen var en viktig faktor för att kontrollera fosforläckage från sedimentet och kunde presentera en positiv korrelation mellan sulfat och fosforfrigörelse.

Regressionen i Figur 36, där ett medelvärde på cyanobakterie-biomassan undersöktes mot medelvärdet på sulfat från perioden *innan* sulfat börjar minska gav ett positivt, signifikant samband. Vi antar att sulfatminskningen beror på en ökad användning av sulfat som elektronacceptor. Vinslövssjön undantogs från den regressionen på grund av att den uppvisade höga nitrathalter i bottenvattnet under hela undersökningperioden. Trots att Vinslövssjön var en av sjöarna med de högsta sulfathalterna förekom obetydligt med cyanobakterier. Sannolikt ”skyddade” de höga nitrathalterna sjön från en omfattande sulfatreduktion med potentiellt fosforläckage som följd. Vi tolkar detta resultat som att sulfathalten i sjön, framför allt vid brist på nitrat och syre vid bottnarna, kan påverka storleken av cyanobakterie-biomassan.

Referenser

Allen, M. M. & Smith, A. J. 1969. Nitrogen chlorosis in blue-green algae. Arch. Microbiol. 69: 114–120.

Anagnostidis, K. & Komárek, J. 1985. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 1-Introduction. Arch. Hydrobiol./suppl. 71, Algological studies 38/39: 291–302.

Andersen, J. M. 1982. Effect on nitrate concentration in lake water on phosphate release from the sediment. Water Res. 16: 1119–1126.

Annadotter, H. 1993. Algtoxiner i dricksvatten – en undersökning vid två svenska vattenverk samt en litteraturstudie. VA-Forsk. 1993-03. ISBN: 91-88392-42-2.

Annadotter, H., Cronberg, G., Aagren, R., Lundstedt, B., Nilsson, Per-Åke. & Ströbeck, S. 1999. Multiple techniques for lake restoration. Hydrobiologia 395/396: 77–85.

Annadotter, H., Cronberg, G, Nystrand, T. & Rylander. 2005. Endotoxins from cyanobacteria and gram-negative bacteria as the cause of an acute influenza-like reaction after inhalation of aerosols. Ecohealth 2: 1–14.

Barbiero, R. P. & Welch, E. B. 1992. Contribution of benthic blue-green algal recruitment to lake populations and phosphorus translocations. Freshwater Biology. 27: 249–260.

Barton, L.; Legall, J.; Odom, J. Harry, D. & Peck, Jr. 1983. Energy coupling to Nitrite Respiration in the Sulfate-Reducing Bacterium *Desulfovibrio gigas*. J. Bacteriol. 153 (2): 867–871.

Berman, T. 2001. The role of DON and the effect of N:P ratios on occurrence of cyanobacterial blooms: Implications from the outgrowth of *Aphanizomenon* in Lake Kinneret. Limnol. Oceanogr. 46(2): 443–447.

Blomqvist, P., A, Pettersson & P. Hyenstrand. 1994. Ammonium-nitrogen: A key regulatory factor causing dominance of non-nitrogen-fixing cyanobacteria in aquatic systems. Arch. Hydrobiol. 132 (2): 141–164.

Boers, P. & De Bles, F. 1991. Ion concentrations in interstitial water as indicators for phosporus release processes and reactions. Wat. Res. 25(5): 591–598.

Boström, B., Andersen, J. M., Fleischer, S. & Jansson, M. 1988. Exchange of phosphorus across the sediment-water interface. Hydrobiologia 92; 415–429.

Boström, B., Jansson, M. & Forsberg, C. 1982. Phosphorus release from lake sediments. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 18: 5–59.

Boström, B. & Pettersson, K. 1982. Different patterns of phosphorus release from lake sediments in laboratory experiment. Hydrobiologia 92: 415.

Brettum, P. 1989. Alger som indikatorer på vannkvalitet i norske innsjøer. Planteplankton. Norwegiean Institute for Water Research (NIVA), Oslo, pp. 111. ISBN 82-577-1627-8. (Norweg.).

Brunberg, A-K. & Boström, B. 1992. Coupling between benthic biomass of *Microcystis* and phosphorus release from the sediments of a highly eutrophic lake. *Hydrobiologia 235/236*: 375–385.

Bulgakov, N. G. & Levich, A. P. 1999. The nitrogen: phosphorus ratio as a factor regulating phytoplankton community structure. Arch. Hydrobiol. 146: 3–22.

Cáceres, O. & Reynolds, C. S. 1984. Some effects of artificially-enhanced anoxia on the growth of Microcystis aeruginosa Kütz. Emend. Elenkin, with special reference to the initiation of its annual growth cycle in lakes. Arch. Hydrobiol. 99: 379–397.

Caraco, N. F., Cole, J. J. & Likens, E. 1989. Evidence for sulphate-controlled phosphorus release from sediments of aquatic systems. Nature. 341: 316–318.

Carmichael, W. W. 1992. Cyanobacteria secondary metabolites – the cyanotoxins. J. Appl. Bact. 72: 445–459.

Cmiech, H. A. 1981. Ultrastructural changes in freshwater populations of planktonic Cyanophyceae (Cyanobacteria) during cell differentiation and seasonal development. Ph. D. Thesis. Univ. of Leeds.

Cole, J. A. 1990. Physiology, biochemistry, and genetics of nitrate dissimilation to ammonia. In: Denitrification in soil and sediment. (Revsbech, N. P., Sørensen, J. Eds.). Fems Symposium No 56. Plenum Press, New York, pp. 57–76.

Cronberg, G. 1982. Phytoplankton changes in lake Trummen induced by restoration. Folia limnol. Scand. 18: 1–119.

Cronberg, G. 1983. Ringsjöområdet – ekosystem i förändring. Rapport. Limnologiska insitutionen, Lunds Universitet. ISSN 0348–0798.

Cronberg, G., G. Lindmark & S. Björk. 1988. Mass development of the flagellate *Gonyostomum semen* (Raphidophyta) in Swedish forest lakes – an effect of acidification? Hydrobiologia 273**:** 1–8.

Dillon, W. R. and Goldstein, M. (1984). Multivariate Analysis Methods and Applications. John Wiley, New York.

Eloranta, P. & A. Palomäki. 1986. Phytoplankton in Lake Konnevesi with special reference to eutrophication of the lake by fish farming. Aqua Fennica 16: 37–45.

Einsele, W. 1936. Über die Beziehungen des Eisenkreislaufs zum Phosphatkreislauf im eutrophen See. Arch. Hydrobiol. 29:664–686.

Einsele, W. 1938. Über chemische unde kolloidchemische Vorgänge in Eisen-Phosphat-Systemen unter limnochemischen und limnogeochemischen Gesichtspunkten. Arch. Hydrobiol. 33:361–387.

Enell, M., Fejes, J. & William, C. 1996. Ringsjön – ekosystem i förändring 1995. Rapport. Mellanskånes kommunalförbund.

Fallon, R. D. & Brock, T. D. 1979. Decomposition of blue-green algal (cyanobacterial) blooms in Lake Mendota, Wisconsin. Appl. Environ. Microbiol. 37: 820–830.

Fejes, J., Enell, M. & Dahlman, M. 1993. Oppmannasjön. Projekt 1989–1990. Del 1. Vad skall vi göra för att återställa sjön till ett acceptabelt tillstånd. Rapport. Kristianstad kommun.

Gibson, C. E. 1978a. Field and laboratory observations on the temporal and spatial variation of carbohydrate content in planktonic blue-green algae in Lough Neagh, Northern Ireland. J. Ecol. 66: 97–115.

Gibson, C. E. 1978b. Carbohydrate content as an ecological tool in the study of planktonic blue-green algae. Verh. Internat. Verein. Limnol. 20: 630–635.

Golterman, H. L. 1984. Sediments, modifying, and equilibrating factors in the chemistry of freshwaters. Verh. Int. Ver. Limnol. 22: 23–59.

Golterman, H. L. 1995. The role of the ironhydroxide-phosphate-sulphide system in the phosphate exchange between sediments and overlying water. Hydrobiologia 297: 43–54.

Golterman, H. L. 2001. Phosphate release from anoxic sediments or ”What did Mortimer really write?”Hydrobiologia 450: 99–106.

Grover, J. P. 1997. Resource competition. Population and Community Ecology Series 19. Chapman & Hall. London, Weinheim, New York, Tokyo, Melbourne, Madras. ISBN 0 412 74930 0.

Gächter, R. & Müller, B. 2003. Why the phosphorus retention of lakes does not necessarily depend on the oxygen supply to their sediment surface. Limnol. Oceanogr. 48(2):929–933.

Haneberg, B., Hansen, R. H. & Ringdal, E. 1994. Hallevannet. Toksisk algeoppblomstring i en oligotrof innsjö. En hovedoppgave ved Telemark Distrikshögskole 1993–1994.

Haney, J. F. 1987. Field studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. N. Z. J. Mar. Freshwat. Res. 21: 467–475.

Happey-Wood, C. M. 1976. Vertical migration patterns in phytoplankton of mixed species composition. British Phycological Journal. 11: 355–369.

Heany, S. I. & T. I. Talling. 1980. Dyamic aspects of dinoflagellate distribution in a small productive lake. J. Ecol. 68: 75–94.

Heath, D. An introduction to Experimental Design and Statistics for Biology. UCL Press. London.

Heckey, R. E. & Kilham, P. 1988. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment. Limnology and Oceanography. 33: 796–822.

Hellström, T. 1996. An empirical study of nitrogen dynamics in lakes. Water Environment Research. 68(1): 55–65.

Heywood, P. 1978. Intracellular bacteria in *Gonyostomum semen* (Chloromonadophyceae). J. Phycol. 14: 121–122.

Holdren, G. C. & Armstrong, D. E. 1986. Factors affecting phosphorus release from intact lake sediment cores. Envir. Sci. Tech. 14: 79–87.

Holm, N. P. & Armstrong, D. E. 1981. Role of nutrient limitation and competition in controlling the populations of Asterionella formosa and Microcystis aeruginosa in semicontinous culture. Limnology and Oceanography. 26: 622–634.

Hongve, D., Ö. Lövstad & K. Björndalen. 1988. *Gonyostomum semen* – a new nuisance to bathers in Norweigian lakes. Verh. Internat. Verein. Limnol. 23**:** 430–434.

Horne, A. J. & Commins, M. L. 1987. Macronutrient controls on nitrogen fixation in planktonic cyanobacterial populations. N Z J Mar Freshwater Res. 21: 413–423.

Hyenstrand, P., Rydin, E. & Gunnerhed, M. 1999. Response to pelagic cyanobacteria to iron additions – experiments from Lake Erken. Doktorsavhandling, Uppsala Universitet

Istvánovics, V., K. Pettersson & D. Pierson. 1990. Partioning of phosphate uptake between different size groups of planktonic microorganisms in Lake Erken. Verh. Int. Ver. Limnol. 24: 231–235.

James, W. F., W. D. Taylor. & J. W. Barko. 1992. Production and Vertical Migration of *Ceratium hirundinella* in Relation to Phosphorus Availability in Eau Galle Reservoir. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49: 694–700.

Jansson, M. 1987. Anaerobic Dissolution of Iron-Phosphorus Complexes in Sediment Due to the Activity of Nitrate-Reducing Bacteria. Microb. Ecol. 14: 81–89.

Jensen, H. & Andersen, F. 1990. Impact of nitrate and blue-green algae abundance on phosphorus cycling between sediment and water in two, shallow, eutrophic lakes. Verh. Int. Ver. Limnol. 24: 224–230.

Jiang, P. & R. T. Heath. 1993. Carbon sources of the alga *Gonyostomum semen* in an acid bog lake. Ohio J. Sci. 93: 45.

King, D.L. 1970. The role of carbon in eutrophication. J. Water Poll. Contr. Fed. 42: 2035–2051.

Jones, R. 1988. Vertical distribution and diel migration of flagellated phytoplankton in a small humic lake. Hydrobiologia 161: 75–87.

Kromkamp, J. l987. Formation and functional significance of storage products in cyanobacteria, N Z J Mar Freshwater Res 21: 457–465

Kromkamp, J. & A.E. Walsby. 1990. A computer model of buoyancy and vertical migration in cyanobacteria. J. Plankton Res. 12: 161–183

Le Cohu, R., J. Guitard, N. Comoy & J. Brabet. 1989. *Gonyostomum semen* (Raphido-phycées), niusance potentielle des grands réservoirs francais? L'example du lac de Pareloup. Arch. Hydrobiol. 117: 225–236.

Lee, G. F., Sozogni, W. C. & Spear, R. D. 1977. Significance of oxic vs anoxic conditions for lake Mendota sediment. In Golterman H. L. (ed), Interactions between Sediments and Freshwater. Dr W. Junk Publishers, The Hague: 294–306.

Lehmann, M. & Wöber, G. 1976. Accumulation, mobilization and turn-over of glycogen in the blue-green algae *Anacystis nidulans*. Arch. Microbiol. 111: 93–97.

Lepistö, L., S. Antikainen & J. Kivinen. 1994. The occurrence of *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing in Finnish lakes. Hydrobiologia 273: 1–8.

Lepistö, L. & M. Saura. 1998. Effects of forest fertilization on phytoplankton in a boreal brown-water lake. Boreal Env. Res. 3: 33–43.

Löfgren, S. 1987. Phosphorus retention in sediments – implications for aerobic phosphorus release in shallow lakes. Doctoral thesis. Acta Universitatis Upsaliensis.

Löfgren, H. & Näverskog, H. 1999. Statistisk dataanalys med StatView för Windows och Macintosh. Studentlitteratur. ISBN 91-44-01127-X.

Madigan, M. T., Martinko, J. M., & Parker, J. 1997. Brock. Biology of microorganisms. 8th edition, Prentice-Hall, Inc., New Yersey.

Mason, C. F. 1996. Biology of Freshwater Pollution. Longman, Essex, UK. ISBN 0-582-24732-2.

McQueen, D. J. & Lean, D. R. S. 1987. Influence of Water Temperature and Nitrogen to Phosphorus Ratios on the Dominance of Blue-Green Algae in Lake St. George, Ontario. Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol 44: 598–604.

Mez, K., Preisig, H. R., Winkenbach, B., Hanselmann, K., Bachofen, R., Hauser, B. & Nägeli, H. 1994. Cases of Cyanobacterial Toxicoses on Swiss Alpine Pastures. In: Codd m.fl. (Eds): "Detection methods for cyanobacterial toxins. The proceedings of the First International Symposium on Detection Methods for the Cyanobacterial (Blue-green Algal) Toxins, held on 27–29 September 1993 at the University of Bath, UK. Thomas Graham House, Cambridge, UK. ISBN 0-85186-961-0.

Mortimer, C. H. 1942. The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. II. J. Ecol. *30*:147–201.

Mur, L. R., Gons, H. J. & Liere, L. V. 1978. Competition of the green alga *Scenedesmus* and the blue-green alga *Oscillatori*a. Mitt Internat Verein Limnol. 21: 473–479.

Mur, L., O. Skulberg. & H. Utkilen. 1999. Cyanobacteria in the environment. In: Toxic Cyanobacteria in Water. A guide to their public health consequences, monitoring and management. Chorus and Bartram (eds). E & FN Spon, London and New York. ISBN 0-419-23930-8.

Naumann, E. 1922. Sötvattnets produktionsbiologi. I: Sötvattensfiske och fiskodling (ed.) Nordqvist, O.). Albert Bonniers Förlag, Stockholm, pp. 197–234.

Nilsson, J. 2001. Is *Gonyostomum semen* favoured by addition of sulphate, lime or nitrate? Examensarbete vid Ekologiska institutionen, Lunds Universitet.

Ochoa de Alda JAG., Tapia MI, Fabrice F. LIama MJ & Serra JL.1996. Changes in nitrogen source modify distribution of excitation energy in the cyanobacterium Phormidium laminosum. Physiol Plant 97:69–78.

Odom, J. M. & Rivers Singelton, Jr. 1993. The Sulfate-Reducing Bacteria: Contemporary Pespectives. Springer-Verlag. New York, Berlin, Heidelberg. ISBN 0-387-97865-8.

Oren, A. & Shilo, M. 1979. Anaerobic heterotrophic dark metabolism in the cyanobacterium Oscillatoria limnetica: Sulfur respiration and lactate fermentation. Arch Microbiol. 122: 77–84.

Oliver, R. L. & G. G. Ganf. 2000. Freshwater blooms. In: The Ecology of Cyanobacteria, Whitton and Potts (eds), 150–186. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands.

Osborne, P. L. & Phillips, G. L. 1978. Evidence for nutrient release from the sediments of two shallow and productive lakes. – Verhandlungen internationale der Vereinigung theorethische und angewandte Limnologie. 20: 654–658.

Pettersson, K., Herlitz, E. & Istvánovics, V. 1993. The role of *Gloeotrichia echinulata* in the transfer of phosphorus from sediments to water in Lake Erken. Hydrobiologia 253: 123–129.

Pithart, D., L. Pechar & G. Mattson. 1997. Summer blooms of raphidophyte *Gonyostomum semen* and its diurnal vertical migration in a floodplain pool. Arch. Hydrobiol. Suppl. 119**:** 119–133.

Prairie, Y., de Montigny, C. & Giorgio, P. 2001. Phosphorus release from anoxic sediment: Mortimers paradigma revisited. Proceedings Int. Soc. Limnol.

Preston, T., Stewart, W. D. P. & Reynolds, C. S. 1980. Bloom-forming cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* overwinters on sediment surface. Nature 288: 365–367.

Reynolds C. S. 1971. The ecology of the planktonic blue-green algae in the North Shropshire meres. Field Studies 3: 409–432.

Reynolds, C. S. 1997. Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory. In: Excellence in Ecology 9 (ed. Kinne, O). Ecology Institute Oldendorf/ Luhe, Germany, 371 pp.

Reynolds, C. S.; Jaworsky, G. H. M.; Cmiech, H. A. & Leedale, G.F. 1981. On the annual cycle of the blue-green algae Microcystis aeruginosa Kütz. Emend. Elenkin. Phil. R. Soc. Lond. B 293: 419–477.

Reynolds, C. S., Oliver, R. L. & Walsby. A.E. 1987. Cyanobacterial dominance: The role of buoyancy regulation in dynamic lake environments. N.Z.J. Mar. Freshwat. Res. 21: 379–390.

Reynolds, C. S. 1999. Non-determinism to probability, or N:P in the community ecology of phytoplankton. Arch. Hydrobiol. 146: 23–35.

Reuter. JG. & Petersen, R. R. l987. Micronutrient effects on cyanobacterial growth and physiology. N, Z, J. Mar. Freshwat. Res. 21: 435–445.

Ripl, W. & Lindmark, G. 1978. Ecosystem control by nitrogen metabolism in sediment. Vatten 2: 135–144.

Robarts, R. D. & Zohary, T. 1987. Temperature effects on photosyntetic capacity, respiration and growth rates of bloom-forming cyanobacteria. Z. J. Mar. Freshwat. Res. 21: 391–399.

Ryding, S-O. & Forsberg, C. 1977. Sediments as a nutrient source in shallow polluted lakes. In: Interactions between sediments and fresh water. H. L. Golterman (ed). Dr. W. Junk. B. V. The Hague: 227–234.

Ryding, S.-O. & Rast, W. 1989. The control of eutrophication of lakes and reservoirs. Man and the Biosphere series. UNESCO. ISBN 0-929858-13-1.

Salonen, K., R. I. Jones & L. Arvola. 1984. Hypolimnetic phosphorus retrieval by diel vertical migrations of lake phytoplankton. Freshwater Biology. 14: 431–438.

Saubert, S, & Strijdom, B. W. 1969. The effect of *Azotobacter chroococcum* and *Beijerincka indica* on growth of *Calothrix antarctica*. Phytophylactica. 1: 153–156.

Schindler, D. W. 1975. Whole-lake Eutrophication Experiments with Phosphorus, Nitrogen and Carbon. Verh. Internat. Verein. Limnol. 19: 3221.

Schindler, D. W. 1977. Evolution of phosphorus limitation in lakes. Science 195: 260–262.

Schopf J. W. & Walter M. R 1982. Origin and early evolution of cyanobacteria: The geological evidence. In: Carr NG and Whitton BA (eds) The Biology of Cyanobacteria, pp 543–564. Blackwell, Oxford, and University of California Press, Berkeley.

Shapiro, J. 1973. Blue-green algae: why they become dominant. Science 179: 382–384.

Shapiro, J. 1984. Blue-green dominance in lakes: the role and management significance of pH and CO2. Int Rev Ges Hydrobiol. 69: 765–780.

Shapiro, J. 1990. Current beliefs regarding dominance by bluegreens: The case for the importance of CO_2 and pH. Verh Int Verein Limnol 24: 38–54.

Shapiro, J. 1997. The role of carbon dioxide in the initiation and maintenance of blue-green dominance in lakes. Freshwater Biology 37: 307–323.

Smith, A. J. 1982. Modes of cyanobacterial carbon metabolism. In: Carr NG and Whitton BA (eds) The Biology of Cyanobacteria, pp 47–85. Blackwell, Oxford, and University of California Press, Berkeley.

Smith, V. H. 1983. Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. Science 221: 669–671.

Smith, V. H. 1986. Light and nutrient effects on the relative biomass of blue-green algae in Lake phytoplankton. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 148–153.

Sommer, U. 1989. The role of competition for resources in phytoplankton succesion, in Plankton Ecology: Succesion in Plankton Communities (ed. U. Sommer). Springer-Verlag, Berlin. pp. 57–106.

Sommer, U. 1990. Phytoplankton nutrient competition – from laboratory to lake. In: Perspectives on Plant Competition (ed. J. Grace and D. Tilman). Academic Press, New York. pp. 193–213.

Sommer, U. 1999. A comment on the proper use of nutrient ratios in microalgal ecology. Arch. Hydrobiol. 146: 55–64.

Sprent, J. I. & Sprent, P. 1990. Nitrogen fixing organisms. Chapman and Hall, University Press Cambridge. ISBN 0-412-34680-X.

Ståhl-Delblanco, A., Hansson, L-A. & Gyllström, M. 2003. Recruitement of resting stages may induce blooms of Microcystis at low N:P ratios. J. Plankton. Res. 25: 1099–1106.

Summons R. E, Jahnke L. L, Hope J. M & Logan G. A. 1999. 2-methylhopanoids as biomarkers for cyanobacterial oxygenic photosynthesis. Nature 400: 554–557.

Sörensen, J. 1954. *Gonyostomum semen* (Ehrenb.) Diesing – en svensk vattenorganism av teoretiskt och praktiskt intresse. Svensk Faunistisk Revy 2: 1–5.

Talling, J. F. 1976. The depletion of carbon dioxide from lake water by phytoplankton. J Ecol 64: 79–121.

Tandeau dc Marsac, N & Houmard, J. 1993. Adaptation of cyanobacteria to environmentaI stimuli: new steps towards molecular mechanisms. FEMS Microbiol Rev IO4: 119–190.

Tiedje, J. M. 1988. Ecology of denitrification and dissimilatory nitrate reduction to ammonium. In; Biology of anaerobic microorganisms. (Zehnder, A, J, B, ed.) Wiley, New York, pp. 179–244.

Tilman, D.; Kilham, S. S. & Kilham, P. 1982. Phytoplankton community ecology: The role of limiting nutrients. Annual Review of Ecology and Systematics. 13: 349–372.

Topachevskiy, A. V., Braginskiy, L. P. & Sirenko, L. A. 1969. Massive development of blue-green algae as a product of the ecosystem of a reservoir. Hydrobiol. J. 5; 1–10.

Turpin DH. 199. Effects of inorganic N availability on algal photosynthesis and carbon metabolism. J Phycol 27: 14–20.

Visser, P. M. 1995. Growth and vertical movement of the cyanobacterium *Microcystis* in stable and artificially mixed water columns. PhD-thesis, Laboratory for Microbiology, Amsterdam Research Institute for substances in Ecosystems, University of Amsterdam, Amsterdam.

Vollenweider, R. A. 1976. Advances in finding critical load levels for phosphorus in lake eutrophication. Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 33: 53–83.

Vollenweider, R. A. & Kerekes, J. 1980. The loading concept as a basis for controlling eutrophication philosophy and preliminary results of the OECD programme on eutrophication. Prog. Water Technol. 12: 5–18.

Walsby, A. E. 1994. Gas vesicles. Microbiol. Rev. 58: 94–144.

Wetzel, R. G. 2001. Limnology, Lake and River Ecosystems. Academic Press. ISBN 0-12-744760-1.

Wolk CP, Ernst A & Elhai J. l994. Heterocyst metabolism and development. In: Bryan DA (ed), The Molecular Biology of cyanobacteria, pp 769–823, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The NetherIands.

Worm, J. & Søndergaard, M. (1998). Dynamics of heterotrophic bacteria attached to *Microcystis* spp. (Cyanobacteria). *Aquat. Microb. Ecol.* 14, 19–28.

Zevenboom, W. & Mur, L. R. 1980. N_2-fixing cyanobacteria: why they do not become dominating in Dutch hypertrophic lakes. In: Barica, J. & Mur, L. R. (eds). Hypereutrophic ecosystems; 123–130. Dr. W. Jung Publishers, The Hague.

Bilaga A

Korrelations-koefficienter för korrelationen mellan biomassan av **cyanobakterier** (beroende variabel) och åtta kemiska, fysiska och biologiska variabler (***selekterade vid stegvis regression och redovisade i ordning***). *=p<0,05; **=p<0,01; ***=p<0,001). (y)=yta; (b)=botten. De selekterade variablerna finns i den vänstra kolumnen och är markerade med fet stil. I kolumnen bredvid de selekterade variablerna har angivits korrelationskoefficienten för korrelationen mellan biomassan av **cyanobakterier** (beroende variabel) och den selekterade variabeln. Här redovisas dessutom en korrelationsmatris för korrelationen mellan de selekterade variablerna **(här som beroende variabler)** och elva variabler **(oberoende variabler)** som ansågs vara särskilt relevanta för den hypotes som testas i denna studie.

	Korrelationsmatris											
	Cyano-bakt-erier	TP (y)	TP (b)	TN (y)	TN (b)	Tfe (y)	Tfe (b)	Sulfat (y)	Sulfat (b)	NO_3-N (y)	NO_3-N (b)	Syre (b)
Klorofyll a	**0,555 *****	0,261 ***	0,212 **	0,135	–0,136	–0,114	–0,059	–0,140	–0,150	–0,292 ***	–0,289 ***	–0,051
NO_3-N (b)	**–0,291 *****	–0,047	–0,067	0,908 ***	0,908 ***	–0,260 ***	–0,196 **	0,626 ***	0,643 ***	0,997 ***	–	0,166 *
NO_3-N (y)	**–0,294 *****	–0,049	–0,071	0,910 ***	0,910 ***	–0,263 ***	–0,198 **	0,636 ***	0,650 ***	–	0,997 ***	0,173 *
PO_4-P (b)	**0,147**	0,799 ***	0,697 ***	–0,055	–0,064	–0,101	–0,067	0,254 ***	0,258 ***	–0,095	–0,091	0,287 ***
PO_4-P (y)	**0,101**	0,818 ***	0,693 ***	0,064	0,073	–0,109	–0,085	0,229 **	0,238 **	–0,099	–0,095	0,266 ***
pH (y)	**0,360 *****	0,818 ***	0,412 ***	0,302 ***	0,286 ***	–0,451 ***	–0,290 ***	0,619 ***	0,647 ***	0,133	0,132	0,214 **
Siktdjup	**–0,462 *****	–0,346 ***	–0,411 ***	0,145	0,144	–0,341 ***	–0,272 ***	0,153 *	0,173 *	0,322 ***	0,315 ***	0,103

I kolumnen ovan (längst till vänster) är listade (i ordning) variabler selekterade med stegvis regression med cyanobakterier som beroende variabel.

Bilaga B

Korrelations-koefficienter för korrelationen mellan biomassan av **heterocytbärande cyanobakterier** (beroende variabel) och tio kemiska, fysiska och biologiska variabler (***selekterade vid stegvis regression och redovisade i ordning***). *=p<0,05; **=p<0,01; ***=p<0,001). (y)=yta; (b)=botten. De selekterade variablerna finns i den vänstra kolumnen och är markerade med fet stil. I kolumnen bredvid de selekterade variablerna har angivits korrelationskoefficienten för korrelationen mellan biomassan av **heterocytbärande cyanobakterier** (beroende variabel) och den selekterade variabeln. Här redovisas dessutom en korrelationsmatris för korrelationen mellan de selekterade variablerna **(här som beroende variabler)** och elva variabler **(oberoende variabler)** som ansågs vara särskilt relevanta för den hypotes som testas i denna studie.

	Korrelationsmatris											
	HC	TP (y)	TP (b)	TN (y)	TN (b)	Tfe (y)	Tfe (b)	Sulfat (y)	Sulfat (b)	NO_3-N (y)	NO_3-N (b)	Syre (b)
Total växtplanktonbiomassa	**0,803 *****	0,192 *	0,195 *	0,027	–0,019	–0,126	–0,010	0,042	–0,051	–0,190 *	–0,185 *	–0,026
TP(b)	**0,041**	0,728 ***	–	0,026	0,055	–0,048	0,310 ***	0,250 ***	0,269 ***	–0,071	–0,067	0,184 *
Klorofyll a	**0,506 *****	0,261 ***	0,212 **	0,135	–0,136	–0,114	–0,059	–0,140	–0,150	–0,292 ***	–0,289 ***	–0,051
PO_4-P (b)	**–0,010**	0,799 ***	0,697 ***	–0,055	–0,064	–0,101	–0,067	0,254 ***	0,258 ***	–0,095	–0,091	0,287 ***
pH (y)	**0,178 ***	0,818 ***	0,412 ***	0,302 ***	0,286 ***	–0,451 ***	–0,290 ***	0,619 ***	0,647 ***	0,133	0,132	0,214 **
pH (b)	**0,076**	0,517 ***	0,382 ***	0,341 ***	0,342 ***	–0,461 ***	–0,361 ***	0,655 ***	0,678 ***	0,165 *	0,161 *	0,281 ***
Tfe(b)	**0,056**	–0,191 *	0,310 ***	–0,252 ***	–0,223 **	0,626 ***	–	–0,363 ***	–0,379 ***	–0,198 **	–0,196 **	–0,201 **
TN(y)	**–0,067**	0,097	0,026	–	0,976 ***	–0,337 ***	–0,252 ***	0,679 ***	0,703 ***	0,910 ***	0,908 ***	0,181 *
Sulfat(b)	**–0,140**	0,379 ***	0,269 ***	0,703 ***	0,696 ***	0,542 ***	–0,379 ***	0,949 ***	–	0,650 ***	0,643 ***	0,379 ***
NH_4-N (b)	**0,178 ***	–0,179 *	–0,109	–0,020	–0,047	0,145	0,171 *	–0,048	–0,096	–0,032	–0,029	–0,110

I kolumnen ovan (längst till vänster) är listade (i ordning) variabler selekterade med stegvis regression med cyanobakterier med heterocyter som beroende variabel.

Bilaga C

Korrelations-koefficienter för korrelationen mellan biomassan av **cyanobakterier utan heterocyter, CUH,** (beroende variabel) och sju kemiska, fysiska och biologiska variabler (***selekterade vid stegvis regression och redovisade i ordning***). *=p<0,05; **=p<0,01; ***=p<0,001). (y)=yta; (b)=botten. De selekterade variablerna finns i den vänstra kolumnen och är markerade med fet stil. I kolumnen bredvid de selekterade variablerna har angivits korrelationskoefficienten för korrelationen mellan biomassan av **cyanobakterier utan heterocyter** (beroende variabel) och den selekterade variabeln. Här redovisas dessutom en korrelationsmatris för korrelationen mellan de selekterade variablerna **(här som beroende variabler)** och elva variabler **(oberoende variabler)** som ansågs vara särskilt relevanta för den hypotes som testas i denna studie.

	Korrelationsmatris											
	CUH	TP (y)	TP (b)	TN (y)	TN (b)	Tfe (y)	Tfe (b)	Sulfat (y)	Sulfat (b)	NO_3-N (y)	NO_3-N (b)	Syre (b)
TP(b)	**0,558** ***	0,728 ***	–	0,026	0,055	–0,048	0,310 ***	0,250 ***	0,269 ***	–0,071	–0,067	0,184 *
TN (b)	**–0,130**	0,061	0,055	0,976 ***	–	–0,336 ***	–0,223 **	0,675 ***	0,696 ***	0,910 ***	0,908 ***	0,141
NO_3-N (y)	**–0,290** ***	–0,049	–0,071	0,910 ***	0,910 ***	–0,263 ***	–0,198 **	0,636 ***	0,650 ***	–	0,997 ***	0,173 *
pH (b)	**0,564** ***	0,517 ***	0,382 ***	0,341 ***	0,342 ***	–0,461 ***	–0,361 ***	0,655 ***	0,678 ***	0,165 *	0,161 *	0,281 ***
Total växtplankton biomassa	**0,410** ***	0,192 *	0,195 *	0,027	–0,019	–0,126	–0,010	0,042	–0,051	–0,190 *	–0,185 *	–0,026
Tfe (b)	**–0,076**	–0,191 *	0,310 ***	–0,252 ***	–0,223 **	0,626 ***	–	–0,363 ***	–0,379 ***	–0,198 **	–0,196 **	–0,201 **
Klorofyll a	**0,312** ***	0,261 ***	0,212 **	0,135	–0,136	–0,114	–0,059	–0,140	–0,150	–0,292 ***	–0,289 ***	–0,051

I kolumnen nedan är listade (i ordning) variabler selekterade med stegvis regression med cyanobakterier utan heterocyter som beroende variabel

Bilaga D

Korrelations-koefficienter för korrelationen mellan biomassan av **aerotopbärande cyanobakterier, AC,** (beroende variabel) och tio kemiska, fysiska och biologiska variabler (***selekterade vid stegvis regression och redovisade i ordning***). *=p<0,05; **=p<0,01; ***=p<0,001). (y)=yta; (b)=botten. De selekterade variablerna finns i den vänstra kolumnen och är markerade med fet stil. I kolumnen bredvid de selekterade variablerna har angivits korrelationskoefficienten för korrelationen mellan biomassan av **aerotopbärande cyanobakterier** (beroende variabel) och den selekterade variabeln. Här redovisas dessutom en korrelationsmatris för korrelationen mellan de selekterade variablerna **(här som beroende variabler)** och elva variabler **(oberoende variabler)** som ansågs vara särskilt relevanta för den hypotes som testas i denna studie.

	Korrelationsmatris											
	AC	TP (y)	TP (b)	TN (y)	TN (b)	Tfe (y)	Tfe (b)	Sulfat (y)	Sulfat (b)	NO_3-N (y)	NO_3-N (b)	Syre (b)
Total växtplankton biomassa	**0,844 *****	0,192 *	0,195 *	0,027	–0,019	–0,126	–0,010	0,042	–0,051	–0,190 *	–0,185 *	–0,026
Klorofyll a	**0,554 *****	0,261 ***	0,212 **	0,135	–0,136	–0,114	–0,059	–0,140	–0,150	–0,292 ***	–0,289 ***	–0,051
NO_3-N (y)	**–0,294 *****	–0,049	–0,071	0,910 ***	0,910 ***	–0,263 ***	–0,198 **	0,636 ***	0,650 ***	–	0,997 ***	0,173 *
PO_4-P (b)	**0,144**	0,799 ***	0,697 ***	–0,055	–0,064	–0,101	–0,067	0,254 ***	0,258 ***	–0,095	–0,091	0,287 ***
PO_4-P (y)	**0,101**	0,818 ***	0,693 ***	0,064	0,073	–0,109	–0,085	0,229 **	0,238 **	–0,099	–0,095	0,266 ***
pH (y)	**0,355 *****	0,818 ***	0,412 ***	0,302 ***	0,286 ***	–0,451 ***	–0,290 ***	0,619 ***	0,647 ***	0,133	0,132	0,214 **
Siktdjup	**–0,457 *****	–0,346 ***	–0,411 ***	0,145	0,144	–0,341 ***	–0,272 ***	0,153 *	0,173 *	0,322 ***	0,315 ***	0,103
NO_3-N (b)	**–0,291 *****	–0,047	–0,067	0,908 ***	0,908 ***	–0,260 ***	–0,196 **	0,626 ***	0,643 ***	0,997 ***	–	0,166 *
NH_4-N (b)	**0,114**	–0,179 *	–0,109	–0,020	–0,047	0,145	0,171 *	–0,048	–0,096	–0,032	–0,029	–0,110

I kolumnen ovan (längst till vänster) är listade (i ordning) variabler selekterade med stegvis regression med aerotopbärande cyanobakterier som beroende variabel.

Bilaga E

Korrelations-koefficienter för korrelationen mellan biomassan av **aerotopbärande cyanobakterier utan heterocyter, ACUH,** (beroende variabel) och sju kemiska, fysiska och biologiska variabler (***selekterade vid stegvis regression och redovisade i ordning***). *=p<0,05; **=p<0,01; ***=p<0,001). (y)=yta; (b)=botten. De selekterade variablerna finns i den vänstra kolumnen och är markerade med fet stil. I kolumnen bredvid de selekterade variablerna har angivits korrelationskoefficienten för korrelationen mellan biomassan av **aerotopbärande cyanobakterier utan heterocyter** (beroende variabel) och den selekterade variabeln. Här redovisas dessutom en korrelationsmatris för korrelationen mellan de selekterade variablerna **(här som beroende variabler)** och elva variabler **(oberoende variabler)** som ansågs vara särskilt relevanta för den hypotes som testas i denna studie.

	Korrelationsmatris											
	ACUH	TP (y)	TP (b)	TN (y)	TN (b)	Tfe (y)	Tfe (b)	Sulfat (y)	Sulfat (b)	NO_3-N (y)	NO_3-N (b)	Syre (b)
TP(b)	**0,563 *****	0,728 ***	–	0,026	0,055	–0,048	0,310 ***	0,250 ***	0,269 ***	–0,071	–0,067	0,184 *
NO_3-N (y)	**–0,287 *****	–0,049	–0,071	0,910 ***	0,910 ***	–0,263 ***	–0,198 **	0,636 ***	0,650 ***	–	0,997 ***	0,173 *
pH (b)	**0,552 *****	0,517 ***	0,382 ***	0,341 ***	0,342 ***	–0,461 ***	–0,361 ***	0,655 ***	0,678 ***	0,165 *	0,161 *	0,281 ***
Total växtplankton biomassa	**0,386 *****	0,192 *	0,195 *	0,027	–0,019	–0,126	–0,010	0,042	–0,051	–0,190 *	–0,185 *	–0,026
Tfe (b)	**–0,075**	–0,191 *	0,310 ***	–0,252 ***	–0,223 **	0,626 ***	–	–0,363 ***	–0,379 ***	–0,198 **	–0,196 **	–0,201 **
Klorofyll a	**0,295 *****	0,261 ***	0,212 **	0,135	–0,136	–0,114	–0,059	–0,140	–0,150	–0,292 ***	–0,289 ***	–0,051
TN (b)	**–0,137**	0,061	0,055	0,976 ***	–	–0,336 ***	–0,223 **	0,675 ***	0,696 ***	0,910 ***	0,908 ***	0,141

I kolumnen ovan (längst till vänster) är listade (i ordning) variabler selekterade med stegvis regression med aerotopbärande cyanobakterier utan heterocyter som beroende variabel.

Bilaga F

Korrelations-koefficienter för korrelationen mellan biomassan av **vertikalmigrerande växtplankton, VMP,** (beroende variabel) och åtta kemiska, fysiska och biologiska variabler (***selekterade vid stegvis regression och redovisade i ordning***). *=p<0,05; **=p<0,01; ***=p<0,001). (y)=yta; (b)=botten. De selekterade variablerna finns i den vänstra kolumnen och är markerade med fet stil. I kolumnen bredvid de selekterade variablerna har angivits korrelationskoefficienten för korrelationen mellan biomassan av **vertikalmigrerande växtplankton** (beroende variabel) och den selekterade variabeln. Här redovisas dessutom en korrelationsmatris för korrelationen mellan de selekterade variablerna **(här som beroende variabler)** och elva variabler **(oberoende variabler)** som ansågs vara särskilt relevanta för den hypotes som testas i denna studie.

	Korrelationsmatris											
	VMP	TP (y)	TP (b)	TN (y)	TN (b)	Tfe (y)	Tfe (b)	Sulfat (y)	Sulfat (b)	NO_3-N (y)	NO_3-N (b)	Syre (b)
Total växtplankton biomassa	**0,928 *****	0,192 *	0,195 *	0,027	–0,019	–0,126	–0,010	0,042	–0,051	–0,190 *	–0,185 *	–0,026
TN (b)	**–0,180 ***	0,061	0,055	0,976 ***	–	–0,336 ***	–0,223 **	0,675 ***	0,696 ***	0,910 ***	0,908 ***	0,141
PO4-P (b)	**0,073**	0,799 ***	0,697 ***	–0,055	–0,064	–0,101	–0,067	0,254 ***	0,258 ***	–0,095	–0,091	0,287 ***
Syre (b)	**–0,104**	0,292 ***	0,184 *	0,181 *	0,141	–0,264 ***	–0,201 **	0,371 ***	0,379 ***	0,173 *	0,166 *	–
pH (b)	**0,142**	0,517 ***	0,382 ***	0,341 ***	0,342 ***	–0,461 ***	–0,361 ***	0,655 ***	0,678 ***	0,165 *	0,161 *	0,281 ***
Klorofyll a	**0,766 ***	0,261 ***	0,212 **	0,135	–0,136	–0,114	–0,059	–0,140	–0,150	–0,292 ***	–0,289 ***	–0,051
Tfe (b)	**–0,036**	–0,191 *	0,310 ***	–0,252 ***	–0,223 **	0,626 ***	–	–0,363 ***	–0,379 ***	–0,198 **	–0,196 **	–0,201 **
Siktdjup	**–0,408 ***	–0,346 ***	–0,411 ***	0,145	0,144	–0,341 ***	–0,272 ***	0,153 *	0,173 *	0,322 ***	0,315 ***	0,103

I kolumnen ovan (längst till vänster) är listade (i ordning) variabler selekterade med stegvis regression med vertikalmigrerande växtplankton som beroende variabel.

Bilaga G

Korrelations-koefficienter för korrelationen mellan biomassan av **ej vertikalmigrerande växtplankton, EVMP,** (beroende variabel) och sju kemiska, fysiska och biologiska variabler (***selekterade vid stegvis regression och redovisade i ordning***). *=p<0,05; **=p<0,01; ***=p<0,001). (y)=yta; (b)=botten. De selekterade variablerna finns i den vänstra kolumnen och är markerade med fet stil. I kolumnen bredvid de selekterade variablerna har angivits korrelationskoefficienten för korrelationen mellan biomassan av **ej vertikalmigrerande växtplankton** (beroende variabel) och den selekterade variabeln. Här redovisas dessutom en korrelationsmatris för korrelationen mellan de selekterade variablerna **(här som beroende variabler)** och elva variabler **(oberoende variabler)** som ansågs vara särskilt relevanta för den hypotes som testas i denna studie.

	Korrelationsmatris											
	EVMP	TP (y)	TP (b)	TN (y)	TN (b)	Tfe (y)	Tfe (b)	Sulfat (y)	Sulfat (b)	NO_3-N (y)	NO_3-N (b)	Syre (b)
TN (b)	**0,419 *****	0,061	0,055	0,976 ***	–	–0,336 ***	–0,223 **	0,675 ***	0,696 ***	0,910 ***	0,908 ***	0,141
Total växtplankton biomassa	**0,221 ****	0,192 *	0,195 *	0,027	–0,019	–0,126	–0,010	0,042	–0,051	–0,190 *	–0,185 *	–0,026
PO_4-P (b)	**–0,112**	0,799 ***	0,697 ***	–0,055	–0,064	–0,101	–0,067	0,254 ***	0,258 ***	–0,095	–0,091	0,287 ***
Klorofyll a	**–0,008**	0,261 ***	0,212 **	0,135	–0,136	–0,114	–0,059	–0,140	–0,150	–0,292 ***	–0,289 ***	–0,051
Syre (b)	**0,206 ****	0,292 ***	0,184 *	0,181 *	0,141	–0,264 ***	–0,201 **	0,371 ***	0,379 ***	0,173 *	0,166 *	–
Siktdjup	**–0,043**	–0,346 ***	–0,411 ***	0,145	0,144	–0,341 ***	–0,272 ***	0,153 *	0,173 *	0,322 ***	0,315 ***	0,103
pH (b)	**0,267 *****	0,517 ***	0,382 ***	0,341 ***	0,342 ***	–0,461 ***	–0,361 ***	0,655 ***	0,678 ***	0,165 *	0,161 *	0,281 ***

I kolumnen nedan är listade (i ordning) variabler selekterade med stegvis regression med ej vertikalmigrerare som beroende variabel

Bilaga H

Korrelations-koefficienter för korrelationen mellan biomassan av **vertikalmigrerande växtplankton utan heterocyter, VMPUH,** (beroende variabel) och tolv kemiska, fysiska och biologiska variabler (***selekterade vid stegvis regression och redovisade i ordning***). *=p<0,05; **=p<0,01; ***=p<0,001). (y)=yta; (b)=botten. De selekterade variablerna finns i den vänstra kolumnen och är markerade med fet stil. I kolumnen bredvid de selekterade variablerna har angivits korrelationskoefficienten för korrelationen mellan biomassan av **ej vertikalmigrerande växtplankton utan heterocyter** (beroende variabel) och den selekterade variabeln. Här redovisas dessutom en korrelationsmatris för korrelationen mellan de selekterade variablerna **(här som beroende variabler)** och elva variabler **(oberoende variabler)** som ansågs vara särskilt relevanta för den hypotes som testas i denna studie.

	Korrelationsmatris											
	VM-PUH	TP (y)	TP (b)	TN (y)	TN (b)	Tfe (y)	Tfe (b)	Sulfat (y)	Sulfat (b)	NO_3-N (y)	NO_3-N (b)	Syre (b)
Klorofyll a	**0,712 *****	0,261 ***	0,212 **	0,135	–0,136	–0,114	–0,059	–0,140	–0,150	–0,292 ***	–0,289 ***	–0,051
TP(b)	**0,319 *****	0,728 ***	–	0,026	0,055	–0,048	0,310 ***	0,250 ***	0,269 ***	–0,071	–0,067	0,184 *
TN (b)	**–0,246 ****	0,061	0,055	0,976 ***	–	–0,336 ***	–0,223 **	0,675 ***	0,696 ***	0,910 ***	0,908 ***	0,141
Siktdjup	**–0,267 *****	–0,346 ***	–0,411 ***	0,145	0,144	–0,341 ***	–0,272 ***	0,153 *	0,173 *	0,322 ***	0,315 ***	0,103
Total växtplankton biomassa	**0,611 *****	0,192 *	0,195 *	0,027	–0,019	–0,126	–0,010	0,042	–0,051	–0,190 *	–0,185 *	–0,026
NH_4-N (b)	**–0,161 ***	–0,179 *	–0,109	–0,020	–0,047	0,145	0,171 *	–0,048	–0,096	–0,032	–0,029	–0,110
PO_4-P (b)	**0,148 ***	0,799 ***	0,697 ***	–0,055	–0,064	–0,101	–0,067	0,254 ***	0,258 ***	–0,095	–0,091	0,287 ***
pH (y)	**0,193 ***	0,818 ***	0,412 ***	0,302 ***	0,286 ***	–0,451 ***	–0,290 ***	0,619 ***	0,647 ***	0,133	0,132	0,214 **
pH (b)	**0,156 ***	0,517 ***	0,382 ***	0,341 ***	0,342 ***	–0,461 ***	–0,361 ***	0,655 ***	0,678 ***	0,165 *	0,161 *	0,281 ***
NO_3-N (b)	**–0,329 *****	–0,047	–0,067	0,908 ***	0,908 ***	–0,260 ***	–0,196 **	0,626 ***	0,643 ***	0,997 ***	–	0,166 *
Tfe(b)	**0,043**	–0,191 *	0,310 ***	–0,252 ***	–0,223 **	0,626 ***	–	–0,363 ***	–0,379 ***	–0,198 **	–0,196 **	–0,201 **
Tfe (y)	**–0,084**	–0,256 ***	–0,048	–0,337 ***	–0,336 ***	–	0,626 ***	–0,507 ***	–0,542 ***	–0,263 ***	–0,260 ***	–0,264 ***

I kolumnen nedan är listade (i ordning) variabler selekterade med stegvis regression med vertikalmigrerare utan heterocyter som beroende variabel.

Bilaga I

Matris (Varimax-roterad) för komponenter (egenvärden >1,0) från PCA (df 209) inkluderande **cyanobakterie-biomassa (CYANO)** bland variablerna. De minsta laddningarna utelämnades i tabellen. (F1=Faktor (=Komponent) 1, F2=Faktor 2 osv.)

Matris av komponent (faktor) laddningar							
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	
Egenvärde	6,98	5,69	1,97	1,59	1,45	1,10	
Varians	30,4	24,7	8,6	6,9	6,3	4,8	
Kumulativ varians	30,4	55,1	63,7	70,6	76,9	81,7	
Variabel	F1	F2	F3	F4	F5	F6	Kommun-alitet
LN-CYANO		0,742					0,739
LNTN-Y						0,864	0,918
LNTN-B						0,909	0,931
LNTP-Y		0,517	0,439				0,805
LNTP-B		0,570	0,492				0,778
LNTFE-Y	–0,900						0,846
LNTFE-B	–0,982						0,831
$LNNH_4$-Y				0,879			0,865
$LNNH_4$-B				0,793			0,785
$LNNO_3$-Y		–0,567					0,942
$LNNO_3$-B		–0,548					0,926
$LNNPO_4$-Y			0,937				0,858
$LNPO_4$-B			0,936				0,861
$LNSO_4$-Y	0,631						0,869
$LNSO_4$-B	0,634						0,901
LNOXY-B	0,490						0,367
LNTEMP-Y					0,931		0,896
LNTEMP-B					0,839		0,854
pH-Y	0,616	0,495					0,883
pH-B	0,714	0,431					0,868
LNTRANSP		–0,869					0,688
LNKLOROFYLL		0,749					0,674
LNTOTBIO		0,736					0,704

Bilaga J

Matris (Varimax-roterad) för komponenter (egenvärden >1,0) från PCA (df 209) inkluderande **heterocytbärande cyanobakterier (HC)** bland variablerna. De minsta laddningarna utelämnades i tabellen. (F1=Faktor (=Komponent) 1, F2=Faktor 2 osv.)

Matris av komponent (faktor) laddningar							
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	
Egenvärde	6,75	5,61	2,02	1,60	1,53	1,13	
Varians	29,4	24,4	8,8	7,0	6,6	4,9	
Kumulativ varians	29,4	53,8	62,6	69,6	76,2	81,1	
Variabel	F1	F2	F3	F4	F5	F6	Kommun-alitet
LN-HC		0,825					0,692
LNTN-Y							0,925
LNTN-B							0,933
LNTP-Y	0,447		0,478			0,878	0,820
LNTP-B		0,456	0,574			0,917	0,775
LNTFE-Y	–0,885						0,836
LNTFE-B	–0,945						0,812
$LNNH_4$-Y				0,854			0,853
$LNNH_4$-B				0,751			0,751
$LNNO_3$-Y		–0,431				0,741	0,920
$LNNO_3$-B		–0,420				0,748	0,925
$LNPO_4$-Y			0,940				0,830
$LNPO_4$-B			0,949				0,834
$LNSO_4$-Y	0,658					0,393	0,867
$LNSO_4$-B	0,664					0,414	0,900
LNOXY-B							0,348
LNTEMP-Y					0,944		0,900
LNTEMP-B					0,848		0,852
pH-Y	0,780						0,891
pH-B	0,862						0,882
LNTRANSP		–0,830					0,666
LNKLOROFYLL		0,735					0,689
LNTOTBIO		0,778					0,741

Bilaga K

Matris (Varimax-roterad) för komponenter (egenvärden >1,0) från PCA (df 209) inkluderande **cyanobakterier utan heterocyter (CUH)** bland variablerna. De minsta laddningarna utelämnades i tabellen. (F1 betyder Faktor (=Komponent) 1, F2=Faktor 2 osv.)

Matris av komponent (faktor) laddningar							
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	
Egenvärde	7,10	5,47	1,96	1,59	1,44	1,41	
Varians	30,9	23,8	8,5	6,9	6,3	5,0	
Kumulativ varians	30,9	54,7	63,8	70,1	76,4	81,4	
Variabel	F1	F2	F3	F4	F5	F6	Kommun-alitet
LN-CUH	0,441	0,548					0,688
LNTN-Y					0,885		0,920
LNTN-B					0,921		0,930
LNTP-Y		0,568	0,419				0,803
LNTP-B		0,609	0,478				0,790
LNTFE-Y	–0,873						0,850
LNTFE-B	–0,951						0,825
LNNH_4-Y						0,894	0,854
LNNH_4-B						0,771	0,763
LNNO_3-Y		–0,556			0,786		0,908
LNNO_3-B		–0,560			0,774		0,913
LNPO_4-Y			0,923				0,854
LNPO_4-B			0,929				0,869
LNSO_4-Y	0,610				0,480		0,868
LNSO_4-B	0,614				0,504		0,900
LNOXY-B	0,507						0,378
LNTEMP-Y				0,952			0,897
LNTEMP-B				0,848			0,863
pH-Y	0,565	0,544					0,883
pH-B	0,677	0,491					0,883
LNTRANSP		–0,856					0,713
LNKLOROFYLL		0,725					0,683
LNTOTBIO		0,670					0,668

Bilaga L

Matris (Varimax-roterad) för komponenter (egenvärden >1,0) från PCA (df 209) inkluderande **aerotopbärande cyanobakterier (AC)** bland variablerna. (Aerotoperna innebär att de kan vertikalmigrera). De minsta laddningarna utelämnades i tabellen. (F1=Faktor (=Komponent) 1, F2=Faktor 2 osv.)

Matris av komponent (faktor) laddningar							
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	
Egenvärde	6,96	5,68	1,96	1,59	1,45	1,09	
Varians	30,3	24,7	8,5	6,9	6,3	4,7	
Kumulativ varians	30,3	55,0	63,5	70,4	76,7	81,4	
Variabel	F1	F2	F3	F4	F5	F6	Kommun-alitet
LN-AC		0,741					0,732
LNTN-Y						0,861	0,915
LNTN-B						0,905	0,929
LNTP-Y		0,521	0,442				0,806
LNTP-B		0,569	0,494				0,778
LNTFE-Y	–0,896						0,846
LNTFE-B	–0,974						0,832
$LNNH_4$-Y				0,878			0,866
$LNNH_4$-B				0,796			0,789
$LNNO_3$-Y		–0,559				0,763	**0,933**
$LNNO_3$-B		–0,555				0,750	0,928
$LNPO_4$-Y			0,931				0,857
$LNPO_4$-B			0,931				0,861
$LNSO_4$-Y	0,632						0,868
$LNSO_4$-B	0,635					0,430	0,900
LNOXY-B						0,455	0,370
LNTEMP-Y					0,928		0,896
LNTEMP-B					0,839		0,856
pH-Y	0,608	0,495					0,879
pH-B	0,700	0,429					0,860
LNTRANSP		–0,859					0,685
LNKLOROFYLL		0,749					0,676
LNTOTBIO		0,738					0,704

Bilaga M

Matris (Varimax-roterad) för komponenter (egenvärden >1,0) från PCA (df 209) inkluderande **aerotopbärande cyanobakterier utan heterocyter (ACUH)** bland variablerna. De minsta laddningarna utelämnades i tabellen. (F1=Faktor (=Komponent) 1, F2=Faktor 2 osv.)

Matris av komponent (faktor) laddningar							
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	
Egenvärde	7,09	5,46	1,96	1,59	1,44	1,14	
Varians	30,8	23,8	8,5	6,9	6,3	5,0	
Kumulativ varians	30,8	54,6	63,1	70,1	76,3	81,3	
Variabel	F1	F2	F3	F4	F5	F6	Komunalitet
LN-ACUH	0,476	0,477					0,676
LNTN-Y						0,882	0,920
LNTN-B						0,920	**0,930**
LNTP-Y		0,552	0,414				0,804
LNTP-B		0,605	0,473				0,790
LNTFE-Y	–0,883						0,849
LNTFE-B	–0,955						0,824
$LNNH_4$-Y					0,888		0,852
$LNNH_4$-B					0,780		0,764
$LNNO_3$-Y		–0,504				0,770	0,909
$LNNO_3$-B		–0,505				0,758	0,914
$LNPO_4$-Y			0,922				0,853
$LNPO_4$-B			0,929				0,869
$LNSO_4$-Y	0,620					0,454	0,869
$LNSO_4$-B	0,622					0,479	0,900
LNOXY-B	0,508						0,379
LNTEMP-Y				0,945			0,897
LNTEMP-B				0,844			0,863
pH-Y	0,588						0,882
pH-B	0,694						0,882
LNTRANSP		–0,869					0,710
LNKLOROFYLL		0,717					0,685
LNTOTBIO		0,662					0,667

Bilaga N

Matris (Varimax-roterad) för komponenter (egenvärden >1,0) från PCA (df 209) inkluderande **vertikalmigrerande växtplankton (VMP)** bland variablerna. De minsta laddningarna utelämnades i tabellen. (F1=Faktor (=Komponent) 1, F2=Faktor 2 osv.)

Matris av komponent (faktor) laddningar							
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	
Egenvärde	6,86	5,84	1,97	1,58	1,45	1,10	
Varians	29,8	25,4	8,6	6,9	6,3	4,8	
Kumulativ varians	29,8	55,2	63,8	70,7	77,0	81,8	
Variabel	F1	F2	F3	F4	F5	F6	Komun-alitet
LN-VMP		0,677					0,770
LNTN-Y						0,865	0,917
LNTN-B						0,909	**0,930**
LNTP-Y		0,513	0,437				0,817
LNTP-B		0,562	0,510				0,781
LNTFE-Y	–0,901						0,847
LNTFE-B	–0,976						0,831
$LNNH_4$-Y					0,878		0,858
$LNNH_4$-B					0,763		0,743
$LNNO_3$-Y		–0,495				0,742	**0,930**
$LNNO_3$-B		–0,490				0,738	0,928
$LNPO_4$-Y			0,929				0,855
$LNPO_4$-B			0,938				0,860
$LNSO_4$-Y	0,650						0,867
$LNSO_4$-B	0,653					0,421	0,900
LNOXY-B							0,360
LNTEMP-Y				0,933			0,898
LNTEMP-B				0,842			0,848
pH-Y	0,698						0,885
pH-B	0,785						0,872
LNTRANSP		–0,850					0,659
LNKLOROFYLL		0,754					0,701
LNTOTBIO		0,743					0,746

Bilaga O

Matris (Varimax-roterad) för komponenter (egenvärden >1,0) från PCA (df 209) inkluderande **ej-vertikalmigrerande växtplankton (EVMP)** bland variablerna. De minsta laddningarna utelämnades i tabellen. (F1=Faktor (=Komponent) 1, F2=Faktor 2 osv.)

Matris av komponent (faktor) laddningar							
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	
Egenvärde	6,88	5,33	2,12	1,59	1,50	1,10	
Varians	29,9	23,2	9,2	6,9	6,5	4,8	
Kumulativ varians	29,9	53,1	63,2	69,2	75,7	80,5	
Variabel	F1	F2	F3	F4	F5	F6	Komun-alitet
LN-EVMP			–0,456			0,432	0,580
LNTN-Y						0,851	0,905
LNTN-B						0,891	0,912
LNTP-Y		0,543	0,421				0,820
LNTP-B		0,580	0,490				0,786
LNTFE-Y	–0,910						0,844
LNTFE-B	–0,985						0,837
$LNNH_4$-Y					0,894		0,858
$LNNH_4$-B					0,789		0,766
$LNNO_3$-Y		–0,523				0,816	0,927
$LNNO_3$-B		–0,524				0,804	**0,929**
$LNPO_4$-Y			0,902				0,836
$LNPO_4$-B			0,907				0,842
$LNSO_4$-Y	0,656						0,868
$LNSO_4$-B	0,657					0,421	0,899
LNOXY-B	0,459						0,343
LNTEMP-Y				0,934			0,882
LNTEMP-B				0,845			0,860
pH-Y	0,660	0,471					0,886
pH-B	0,748	0,419					0,873
LNTRANSP		–0,849					0,680
LNKLOROFYLL		0,715					0,680
LNTOTBIO		0,687					0,707

Bilaga P

Matris (Varimax-roterad) för komponenter (egenvärden >1,0) från PCA (df 209) inkluderande **vertikalmigrerande växtplankton utan heterocyter (VMPUH)** bland variablerna. De minsta laddningarna utelämnades i tabellen. (F1=Faktor (=Komponent) 1, F2=Faktor 2 osv.)

Matris av komponent (faktor) laddningar							
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	
Egenvärde	6,85	5,75	1,97	1,59	1,44	1,09	
Varians	29,8	25,0	8,6	6,9	6,3	4,7	
Kumulativ varians	29,8	54,8	63,4	70,3	76,6	81,3	
Variabel	F1	F2	F3	F4	F5	F6	Komun-alitet
LN-VMPUH		0,566					0,654
LNTN-Y					0,798		0,912
LNTN-B					0,848		**0,926**
LNTP-Y		0,571	0,434				0,820
LNTP-B		0,586	0,492				0,788
LNTFE-Y	–0,919						0,853
LNTFE-B	–0,970						0,829
$LNNH_4$-Y						0,887	0,852
$LNNH_4$-B						0,777	0,761
$LNNO_3$-Y		–0,588			0,688		0,922
$LNNO_3$-B		–0,593			0,677		0,919
$LNPO_4$-Y			0,917				0,857
$LNPO_4$-B			0,926				0,868
$LNSO_4$-Y	0,706						0,870
$LNSO_4$-B	0,713						0,901
LNOXY-B	0,509						0,376
LNTEMP-Y				0,927			0,897
LNTEMP-B				0,836			0,860
pH-Y	0,612	0,561					0,884
pH-B	0,702	0,507					0,868
LNTRANSP		–0,835					0,685
LNKLOROFYLL		0,764					0,694
LNTOTBIO		0,713					0,692

Kvävets betydelse för cyanobakterier och andra vertikalmigrerande alger – en studie av åtta sjöar

Svenskt Vatten

Box 47607 117 94 Stockholm
Tfn 08 506 002 00
Fax 08 506 002 10
E-post svensktvatten@svensktvatten.se
www.svensktvatten.se