



Norges miljø- og
biovitenskapelige
universitet

Masteroppgave 2016 30 stp
Institutt for miljøvitenskap

Rekonstruering av cyanobakterien *Planktothrix* sine forekomster i Hålandsvatnet fra 1980 fram til 2014 under påvirkning av den vertsspesifikke parasitten Chytridiomycota

Reconstruction of the cyanobacterium *Planktothrix* occurrences in lake Hålandsvatnet from 1980 until 2014 under influences of their host-specific parasite Chytridiomycota

Anne Charlotte Westerås
Miljø- og naturressurser

Rekonstruering av cyanobakterien *Planktothrix* sine forekomster i Hålandsvatnet fra 1980 fram til 2014 under påvirkning av den vertsspesifikke parasitten Chytridiomycota

Reconstruction of the cyanobacterium *Planktothrix* occurrences in lake Hålandsvatnet from 1980 until 2014 under influences of their host-specific parasite Chytridiomycota

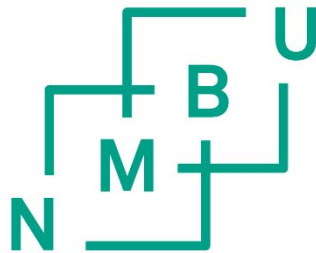
Masteroppgave

30 studiepoeng

Ås 2016

Anne Charlotte Westerås

Epost: annek@nmbu.no



Institutt for miljøvitenskap

Fakultet for miljøvitenskap og teknologi

Norges miljø- og biovitenskapelige universitet

Veiledere:

Thomas Rohrlack¹ & Åge Molversmyr²

¹Norges miljø- og biovitenskapelige universitet. Epost: thomas.rohrlack@nmbu.no

²International research institute of Stavanger. Epost: aage.molversmyr@iris.no

Forord

Dette er en masteroppgave innen studiet Miljø- og naturressurser, med fordypning i limnologi. Oppgaven er utarbeidet hos Institutt for miljøvitenskap (IMV), Fakultet for miljøvitenskap og teknologi (MiljøTek) ved Norges miljø- og biovitenskapelige universitet (NMBU).

Dette studiet forsøker å rekonstruere *Planktothrix* sine forekomster i Hålandsvatnet fra 1980-tallet fram til 2014. Det har blitt forsøkt å finne hvorvidt chytridene utgjør en drivkraft til variasjon på *Planktothrix*-forekomster i Hålandsvatnet, hvor antropogen- og klima-påvirkning står sterkt.

Jeg som student vil rette en spesiell takk til mine to veiledere Thomas Rohrlack (NMBU) og Åge Molversmyr (IRIS) for god veiledning underveis – dere har lært meg mye! Sender også en stor takk til Marcia Kyle for hyggelig laboratoriearbeid, deling av nyttige artikler og rettleasing. Takk til Marit Pettersen for datering av sedimentkjernen. Takk til Asbjørn Landsnes (Hålandsvatnet grunneierlag), Anne Grethe Bø Cazon (Randaberg Kommune), Kristin Herdis Bringedal (Stavanger kommune), Susanne Schneider (NIVA), Thomas A. Davidson (Aarhus Universitet) og Tore Krogstad (NMBU) for nyttig informasjon til oppgaven. Takk til Kari Anne Solberg, Maria Backe og Tone-Lise Rustøen for gode diskusjoner underveis!

Helt til slutt vil jeg takke min tålmodige og gode ektemann, Stephen Westerås. Dette hadde ikke gått uten deg!

Anne Charlotte Westerås

Ås, 10.05.2016



Tursti ved Hålandsvatnet

© Foto: Anne C. Westerås, 2014

Sammendrag

Cyanobakterier har eksistert i ~ 3,5 milliarder år, noe som gir dem en historisk evolusjonær fordel ved tilpasning til enten menneskeskapte eller naturlige endringer. Algene kan danne oppblomstringer som ofte er giftige, hvorpå toksiske forekomster er et resultat av oligopeptid-produksjon. Slike peptider kodes av en meget gammel del av cyanobakterienes genom, og individer innenfor samme algepopulasjon kan ha ulik oligopeptid sammensetning eller profiler. Derfor antas horisontal genoverføring, rekombinasjon og dupliserende hendelser innenfor cyanobakterienes genom å være opprinnelsen til deres strukturelle mangfold i dag. Slike forskjeller i oligopeptider anvendes for å dele *Planktothrix* inn i typer, eller kjemotyper. Dette studiet forsøker å rekonstruere *Planktothrix* sine forekomster i Hålandsvatnet fra 1980 til 2014. Studiet inkluderer også chytride-soppen som er i stand til å parasittere *Planktothrix* for å se på rollen chytridene spiller for variasjon i oligopeptid-sammensetning. Forskningen ble gjennomført for å finne ut om chytridene utgjør en drivkraft til variasjon blant *Planktothrix* populasjonene i Hålandsvatnet, hvor antropogene- og klimatiske påvirkninger ellers antas å ha sterk innvirkning. Primere utviklet for å finne *Planktothrix* variasjon ble brukt til å identifisere fire kjemotyper, inkludert Kjemotype 1, -5, -7 og -9. Det ble også studert chytride-DNA, samt algepigmenter i 1 cm tykke lag fra sedimentkjerner. Resultatene indikerer at Kjemotype 1 og -7 begge var til stede mens Kjemotype 5 og -9 manglet. Chytrider ble også identifisert, og ser ut til å fungere som pådrivere til variasjon i *Planktothrix*-populasjonen i Hålandsvatnet. Resultatene tyder på at kjemotypene har økende variasjon fra år til år, med oppblomstringer som reduseres raskt og en positiv sammenheng mellom mangfold av genotyper og varighet av algeoppblomstringene. Dette tilsvarer Red Queen hypotesen, hvor coevolusjon mellom parasitt og vert forklares med et «kappløp» for å oppnå best fitness. *Planktothrix* og chytrider har ulik lys- og temperaturtoleranse, hvorpå Hålandsvatnets overvåkingsdata antyder at innsjøens chytridiomycosis av *Planktothrix* sjelden hindres av lave temperaturer. Dette kan resultere i en mangel på termiske refugier for cyanobakterien. Derfor, basert på Red Queen hypotese, for å unnsnippe chytride-indusert stress, må *Planktothrix* danne nye oligopeptider. Mangfoldet reduserer stresset fra soppen på bestemte varianter, noe som åpner for økt *Planktothrix*-diversitet. Dette er grunnen til at chytridiomycosis på *Planktothrix* populasjonen i Hålandsvatnet fungerer som en drivkraft til økt *Planktothrix* diversitet. Dette studiet tyder også på at utveksling av DNA-sekvenser og/ eller hele filamenter av *Planktothrix* ved regional genflyt kan være mulig mellom innsjøer over lengre avstander. Kjemotyper oppdaget i Hålandsvatnet er tidligere påvist i Øst-Norge, over 300 kilometer unna. Inntil nå har det vært relativt lite forskning basert på bruk av sediment for å analysere *Planktothrix* DNA. Offentlig forvaltning kan bruke sediment for å bestemme tilstedeværelsen av giftproduserende alger i tidligere uovervåkede innsjøer for å gjennomføre nødvendige tiltak. Mer forskning er nødvendig for å videreutvikle metoder for å øke forståelsen av *Planktothrix*-chytride interaksjoner. Dette er svært viktig for bærekraftig forvaltning av dagens vannressurser.

Abstract

Cyanobacteria have existed for ~3.5 billion years, giving them a historical evolutionary advantage in adapting to either anthropogenic or natural changes. Cyanobacteria may form blooms, which are often toxic. This toxicity can be found in the cyanobacteria *Planktothrix*, and is the result of oligopeptide production. While such peptide-codes are a very old part of the cyanobacteria genome, individuals within the same algae population may have different oligopeptide compositions or profiles. Hence, horizontal gene transfer, recombination and duplicative events within the cyanobacteria genome are believed to be the origin of their structural diversity today. Such differences in oligopeptide profiles are used to separate *Planktothrix* into types, or chemotypes. This study attempts to reconstruct *Planktothrix* distribution based on chemotypes in lake Hålandsvatnet from 1980 until 2014. The study also includes the chytrid fungi, capable of *Planktothrix* parasitism to look at the role chytrids play in oligopeptide variations. Research was conducted to discover whether the chytrids constitute an impetus to any variation found among *Planktothrix* populations in Hålandsvatnet, where anthropogenic- and climatic influence otherwise are believed to have a strong impact. Primers developed to detect *Planktothrix* variation were used to identify four chemotypes, including Chemotype 1, -5, -7 and -9. Chytrid-DNA was analyzed as well as algal pigments in 1cm samples down the sedimentcores. Results indicate that Chemotype 1 and -7 were both present while Chemotypes 5 and -9 were missing. Chytrids were also identified and appear to be acting as driving forces for variation in the *Planktothrix* population of lake Hålandsvatnet. The results indicate that the chemotypes have increasing variation from year to year, with blooms that decrease rapidly and a positive correlation between diversity of genotypes and duration of algal blooms. This corresponds to the Red Queen hypothesis, coevolution between parasite and host explained by a “race” to achieve the best fitness. *Planktothrix* have different light and temperature tolerance ranges than chytrids, whereupon lake Hålandsvatnets monitoring data suggests that its chytrid populations rarely are reduced by low temperatures. This might result in a lack of thermal refuge for *Planktothrix*. Therefore, based on the Red Queen hypothesis, in order to escape chytrid-induced stress, *Planktothrix* need to form new oligopeptides. This diversity decreases the pressure of the fungus on specific variants, allowing for increased *Planktothrix*-diversity. This is why chytridiomycosis on the *Planktothrix* population in lake Hålandsvatnet works as a driving force in the oligopeptide variations in the *Planktothrix* population of lake Hålandsvatnet. This research also indicates that regional gene transfer, exchange of DNA fragments and/ or entire filaments of *Planktothrix* may be possible between lakes over longer distances. Hence, chemotypes discovered in lake Hålandsvatnet is also detected in the eastern Norway, over 300 kilometers away. Until now there has been relatively little research based on use of sediment to analyze *Planktothrix* DNA. Public management could use sediment to determine presence of toxic phytoplankton in previously unmonitored lakes so as to implement appropriate action. More research is needed to further develop methods to increase the understanding of the *Planktothrix*-chytrid interaction. This is very important for sustainable managing today's water resources.

Innholdsfortegnelse

Forord	IV
Sammendrag	V
Abstract	VI
Ordforklaringer	IX
Liste over figurer	X
Liste over tabeller	XII
Liste over vedlegg	XIII
1 Innledning	1
1.1 Chytridiomycosis på <i>Planktothrix</i>	1
1.2 Primærproduksjon	4
1.3 Nedbrytningsfaktorer og sedimentasjon	6
1.4 Paleolimnologi	8
1.5 Overordnede føringer for vannforvaltningen – EUs rammedirektiv for vann	8
1.6 Problemstilling og hypotesesetting	9
2 Områdebeskrivelse	10
3 Material og metode	13
3.1 Litteratur og datasett	13
3.2 Uttak av sedimentkjerner	13
3.3 Oppdeling av sedimentkjerner	13
3.3.1 Sedimentkjerne 1	13
3.3.2 Sedimentkjerne 2	14
3.4 Tørrvekt	14
3.5 Datering	14
3.6 Organisk materiale	14
3.7 DNA	15
3.8 Pigment	17
4 Resultat	20
4.1 Lokale og regionale drivkrefter til variasjon for <i>Planktothrix</i> -chytride samfunnet	20

4.1.1	Landbruk	20
4.1.2	Avløp	21
4.1.3	Innbyggertall	21
4.1.4	Temperatur	22
4.1.5	Nedbør	23
4.1.6	Snødekke	24
4.1.7	Vind	25
4.1.8	Fosfor og nitrogen	25
4.1.9	Siktedyp	26
4.2	Sedimentanalyser	27
4.2.1	Organisk materiale	27
4.2.2	DNA	27
4.2.3	Pigment	30
5	Diskusjon	32
5.1	Datausikkerhet	32
5.2	Antropogen påvirkning av chytridiomycosis på <i>Planktothrix</i>	34
5.3	Chytridiomycosis på <i>Planktothrix</i> under sterk vindpåvirkning og lave temperaturer	36
5.4	Økt genotypediversitet som et resultat av høy stresspåvirkning fra chytrider	38
5.5	Regional genflyt som et resultat av chytridiomycosis på <i>Planktothrix</i>	39
5.6	Vanndirektivets mulige styrende effekt	40
6	Veien videre	41
7	Konklusjon	42
8	Referanser	43
8.1	Personlige meddelelser	51
9	Vedlegg	i

Ordforklaringer

Batymetri	Topografi under vann
Cyanobakterie	En stor gruppe fotosyntetiserende bakterier, ofte kjent for sine giftige masseforekomster
Chytridiomycota	En rekke innenfor soppriket og forkortes i denne oppgaven til chytrider
Chytridiomycosis	Parasittering av chytrider
Eutrofiering	En økning i innsjøers primærproduksjon, altså en økning i trofisk nivå i selve innsjøen
Fitness	Tilpasningsdyktighet til å overføre en genotype til neste generasjon
Horisontal genoverføring	Overføring av DNA mellom individer av samme art i samme økosystem, forkortes HGT
Kjemotype	Forskjellige sammensetninger av oligopeptider som produserer karakteristiske kjemiske stoffer innenfor samme slekt, forkortes cht
Morfometri	Beskriver indre og ytre form av en struktur
Oligopeptid	Korte aminosyrekjeder som er del av cyanobakterienes genom og kan opptre i toksiske former
Pigment	Molekyler som absorberer energi i det synlige spekteret
<i>Planktothrix</i>	Trådformet cyanobakterie kjent for å produsere giftige oppblomstringer
Red Queen Hypotesen	Coevolusjon mellom parasitt og vert forklart med et kappløp om å oppnå beste fitness
Regional genflyt	Overføring av DNA-sekvenser eller hele organismer mellom geografisk adskilte områder

Liste over figurer

- Figur 1:1. Temperaturesens påvirkning på *Planktothrix* sin vekstrate (venstre), og andel av *Planktothrix*-populasjon infisert av chytrider (høyre). NIVA-CYA98 representerer kjemotype 1 fra denne oppgaven. Figur fra Rohrlack et al. (2015)..... 4
- Figur 1:2. Typisk termisk sjiktning av en innsjø med Epilimnion; metalimnion og hypolimnion. På x-aksen ses temperaturen mens y-aksen viser innsjøens dyp. Epilimnion gjenspeiler de øvre varme vannlagene. Metalimnion er overgangssonen hvor temperaturen synker raskere enn 1° C per meter. Det kalde bunnvannet kalles hypolimnion (Wetzel 2001; Økland & Økland 1998). Vann har høyest tetthet ved 4 °C og 1 °C (Hendriks 2010; Tollan 2002) Figur modifisert fra Wetzel (2001)..... 5
- Figur 1:3. Trofisk typebeskrivelse av innsjøer. Figuren forklarer om den økende graden av trofi stammer fra alloktone eller autoktone kilder. Figur fra Wetzel (2001)..... 5
- Figur 1:4. Hoved-fluks til sediment-pigmenter. Suspenderte pigmenter blir degradert enten via fordøyelse av herbivorer, foto-/kjemisk-oksidasjon eller fra andre mikrobiologiske reaksjoner under nedsynking. Nedbrytningskoeffisienter er inkludert. Figur modifisert fra Leavitt (1993) og (Reuss 2005)..... 7
- Figur 1:5. Vanndirektivets klassifisering av miljøtilstand. På høyre side av den røde streken er tiltak for å bedre vannkvaliteten pålagt (2000/60/EC). 9
- Figur 2:1. Venstre: Nedbørsfeltet til Hålandsvatnet. Kvernaviksbekken er markert på kartet, og viser at over 50 prosent av bekken er lagt i rør. Til venstre for Hålandsvatnet ses havet (NVE 2016). Høyre: Dybdekart med tilhørende areal/volum kurve, Hålandsvatnet (NVE 2015). 11
- Figur 4:1. Daa med grønnsaker på friland i Randaberg- og Stavanger kommune. Tall fra år 2007 og 2008 i Stavanger kommune kan ikke publiseres (SSB 2015b). 20
- Figur 4:2. Økende innbyggertall i både Randaberg- og Stavanger kommune. Det finnes dessverre ingen spesifikke innbyggertall for selve nedbørsfeltet til Hålandsvatnet (SSB 2015a). Legg merke til at y-aksen starter på 80000 innbyggere. 22
- Figur 4:3. Temperaturavvik fra normalen fra 1980 til 2014. Gjennomsnitt per år er beregnet ut fra månedlig gjennomsnittlig avvik fra normalen (eKlima 2016b). Lineær trendlinje viser den generelle temperaturøkningen fra 1980 til 2014 på 0,175° C for målestasjon «Sola 44560». Glidende trendlinje

viser gjennomsnitt for to år.	22
Figur 4:4. Gjennomsnittlige temperaturprofiler for april – oktober årene 2000 og 2004 – 2013. Det røde feltet gjenspeiler temperaturer hvor <i>Planktothrix</i> ikke er påvirket av chytrider, da temperaturen er for lav for parasitten. Dypet gjenspeiler gjennomsnittlig beregnet kompensasjonsdyp. Figur direkte fra Rohrlack et al. (2015).	23
Figur 4:5. Månedlig gjennomsnitt i avvik fra normalnedbør i millimeter fra 1980 til 2014 fra målestasjon «Sola 44560» (eKlima 2016b).	24
Figur 4:6. Kodetall for snødekke hver måned fra 1980 til 2014. Kode 1 til 3 betyr at deler av marka var snødekt, og 4 betyr at området rundt «Sola 44560» målestasjonen var helt snødekt (eKlima 2016b). Vertikale aksemerker er satt til januar hvert år.	24
Figur 4:7. Frekvensfordeling med vindrose fra målestasjon «Sola 44560» (eKlima 2016a).	25
Figur 4:8. Venstre: Gjennomsnittlig månedsverdi av fosfor i Hålandsvatnet [$\mu\text{g/L}$]. Det ble ikke gjennomført undersøkelser fra 2002 til 2004. Høyre: Gjennomsnittlig månedsverdi av nitrogen i Hålandsvatnet [mg/L]. Alle tall pers. med. Molversmyr (2016).	26
Figur 4:9. Siktedyp for Hålandsvatnet (april – oktober) for årene 2001, 2005, 2008, 2010 – 2014. Tall fra Molversmyr (2002); Molversmyr (2006b); Molversmyr (2009); Molversmyr og Bergan (2011); Molversmyr et al. (2012); Molversmyr et al. (2013); Molversmyr et al. (2014); Molversmyr et al. (2015).	26
Figur 4:10. Prosent organisk materiale per år, med økende innhold relativt til økende alder. Man kan se en tydelig topp i innhold i 1988.	27
Figur 4:11. Tilstedeværelse av <i>Planktothrix</i> kjemotyper (cht, øverst) og chytrider (nederst) i Hålandsvatnet fra 1980 til 2014. Legg merke til forskjellen i verdiene [ng DNA g OM^{-1}] på y-aksen mellom øvre og nedre del av figuren.	28
Figur 4:12. Andel parasitter i forhold til vert; parasitter som stressfaktor. Høye verdier gjenspeiler en liten andel parasitter i forhold til vert, således liten stresspåvirkning fra parasitter på <i>Planktothrix</i> [$\text{ng Planktothrix DNA/ ng Chytride DNA}$].	29

Figur 4:13. Shannon Wiener indeks for *Planktothrix*-populasjonene i Hålandsvatnet. Lave verdier representerer lav diversitet innad i *Planktothrix*-populasjonen til Hålandsvatnet. 30

Figur 4:14. Venstre: Total µg klorofyller og karotenoider over gram organisk materiale. Det er inkludert lineær trendlinje for både klorofyllene og karotenoidene. Disse er inkludert for å bedre vise den generelle nedgangen i pigmenter relativt til økende alder på sedimentet. Klorofyller analysert for er: Chlorophyll a, -b og -c_{familien} samt to derivatene pheophytin a og -b. Av karotenoider analysert er β – carotene, alloxanthin, cantaxanthin, lutein, violaxanthin, fucoxanthin, neoxanthin, diatoxanthin, diadinoxanthin, peridinin, dinoxanthin, myxoxanthophyll og echinenone. Høyre: Total µg pigment kjent for å finnes i cyanobakterier, også her korrigert for organisk materiale i den respektive sediment-prøven. Pigmenter kjent for å finnes i cyanobakterier er her α-klorofyll, Pheophytin a, β-karoten, lutein, myxoxanthophyll og echinenone. Utvalget underbygges av Vedlegg A (Reuss 2005; Wetzel 2001). 31

Liste over tabeller

Tabell 2:1. Administrative og hydrologiske data for Hålandsvatnet samt bekk til Hålandsvatnet, Kvernaviksbekken. 10

Tabell 3:1. PCR betingelser for kjemotypene (cht) og chytrider. Basepar (Bp), standard kultur, «art», sekvens for revers og forward primer, sekvens for probe, hybridisering og flurocrome (F) er tatt med (Kyle et al. 2015a). 16

Tabell 3:2. Pigmenter med tilhørende absorbans koeffisienter og absorbans spekter brukt i denne oppgaven. Tabell modifisert fra Thrane et al. (2015). 18

Liste over vedlegg

Vedlegg A. Fordeling av pigmenter i forskjellige organismer, samt pigmentets stabilitet. Den kjemiske stabiliteten er gradert fra høyest stabilitet (1) til lavest stabilitet (4). Pigmenter av lavest stabilitet er sjelden funnet i bunnsedimenter da de vil være brutt ned. Vedlegget er basert på henholdsvis Wetzel (2001) og (Leavitt & Hodgson 2002).	i
Vedlegg B. Løsmassekart. I hovedsak består Hålandsvatnets nedbørsfelt av moreneavsetninger, med noen torv- og myrpartier samt litt bart fjell. Kart fra (NGU 2016)	ii
Vedlegg C. Jordbruksareal (dekar), etter region, vekst, tid og statistikkvariabel. (https://www.ssb.no/statistikkbanken/SelectVarVal/saveelections.asp)	iii
Vedlegg D. Årlige middelerverdier for total fosfor ($\mu\text{g/l}$), total nitrogen (mg/l) gjennom vekstsesongene i 2001 og 2005 til 2014. Middelerverdier for algebiomasse (mg/l) er også inkludert. Tall pers. med. Molverersmyr (2016).	iv
Vedlegg E. Rådata datering.	v
Vedlegg F. Rådata for beregning av organisk materiale.	vi
Vedlegg G. Rådata fra DNA-analysene. Kjemotype 1, -5, -7, -9 og chytrider er inkludert.	vii
Vedlegg H. Rådata for beregning av Shannon-Wiener indeksen.	viii
Vedlegg I. Alle pigmenter analysert for i denne oppgaven [$\mu\text{g pig./ g org. mat.}$]. Grafisk fremstilt øverst, med tilhørende rådata under.	ix
Vedlegg J. Årlig gjennomsnitt av alge-biomasse i Hålandsvatnet. Figur fra Molverersmyr et al. (2015).	xi

1 Innledning

Vann er en fornybar ressurs, tilknyttet mange brukerinteresser. Likevel er den langt fra ubegrenset (Tollan 2002). Klimaet er i stadig endring, jorda har aldri vært mer befolket (IPCC 2015) og således har presset på vannforekomstene aldri vært større. Drivkreftene til variasjon er mange og komplekse. Riktig bærekraftig forvaltning av vannforekomstene er derfor svært viktig (Allan & Castillo 2007; Davidson & Jeppesen 2013; Tollan 2002; Wetzel 2001).

1.1 Chytridiomycosis på *Planktothrix*

Cyanobakterier har en evolusjonshistorie som strekker seg ~ 3,5 milliarder år. Dette har gjort dem godt utrustet til å tåle både menneskeskapte- og naturlige endringer (Paerl & Otten 2013). Bakteriene er i stand til å danne skadelige masse-oppblomstringer, negative for både det totale miljøet og organismers helse - inkludert mennesker (Guiry 2002). Dette gjøres mulig ved hovedsakelig tre prosesser: (1) Utkonkurrerer gunstig fytoplankton, og med andre ord endre næringsnett, (2) høyt oksygenforbruk ved nedbrytning etter masseoppblomstringer og (3) ved å produsere giftige sekundære metabolitter (toksiner) (Paerl & Huisman 2009; Paerl et al. 2011; Paerl & Otten 2013). Det er flere faktorer som styrer hvorvidt en masseoppblomstring av fytoplankton forekommer, eksempelvis tilgang til næringsstoffer, temperatur og lys (e.g. Wetzel 2001).

Sekundære metabolitter hos cyanobakterier har de senere år tiltrukket seg økende vitenskapelig interesse (e.g. Agha & Quesada 2014; Kyle 2015; Rohrlack et al. 2008). Blant kjente strukturer som studeres er oligopeptider, korte aminosyrekjeder. Disse ikke-ribosomale peptidene er en svært gammel del av cyanobakteriens genom, hvorpå rekombinasjon og dupliserende hendelser antagelig er opphavet for dagens strukturelle mangfold (Welker & Von Döhren 2006). Det er slike oligopeptider som ofte opptrer i toksiske former, og er kjent for blant annet å kunne hemme predasjon og virusreplikasjon (e.g. Paerl & Otten 2013; Rohrlack et al. 2001). Horisontal genoverføring (HGT) er svært vanlig mellom cyanobakterier, således ved overføring av genetisk informasjon mellom to organismer via transformasjon, konjugasjon eller transfusjon (Klug et al. 2010; Lawrence & Roth 1996; Tooming-Klunderud et al. 2013; Wiedenbeck & Cohan 2011).

Forskning har oppdaget syv klasser av oligopeptider hos *Planktothrix*; aeruginosiner, anabaenopeptiner, mikroginer, cyanopeptoliner, mikrocystiner, cyclamider og microviridiner (Welker & Von Döhren 2006). Eksempelvis har oligopeptid-genklyngen cyanopeptolin *oci* som hovedfunksjon å produsere enzymer som bryter ned proteiner og peptider (Welker & Von Döhren 2006).

***Planktothrix* biologi**

Planktothrix er en fotosyntetiserende organisme som forekommer i grønne og røde former (Komárek & Komárková 2004). Hos *Planktothrix* er det absorberende pigmentet phycocyanin som gir den gjenkjennelige blå-grønne fargen. Phycoerythrin absorberer grønt lys og gir en rød farge (Tooming-Klunderud et al. 2013).

Planktothrix vokser som flercellede filamenter og kan nå en lengde på 4 mm og bredde på 3 – 12 µm. Filamentene er tilnærmet rette og fritt-flytende. Originalt var *Planktothrix* klassifisert under slekten *Oscillatoria*, men senere forskning har fradelt *Planktothrix* til egen slekt. Grunnen til dette er de store forskjellene i morfologi. *Planktothrix* har små strålings-induserte gass vakuoler irregulært spredt i sine celler. Høy stråling, inntil et visst punkt, er antatt å øke vakuolenes volum, og således resultere i bedre flyteevne. Karakteriserende for slekten er korte segmenter uten gass-vakuoler og forekommer i alle arter (Davis et al. 2003; Kyle 2015; Walsby & Schanz 2002).

Ved masseoppblomstring dannes klynger (Komárek & Komárková 2004; Reynolds 1987; Walsby 2005), hvorpå klyngene ofte ses som masseforekomster innenfor stratigrafiske lag (Reynolds 1987). *Planktothrix* har ofte slike giftige forekomster i metalimnion nær kompensasjonsdypet (Zotina et al. 2003), og står for svært store forekomstene av toksiner per biomasse (Tooming-Klunderud et al. 2013). I metalimnion er konkurransen fra andre alger begrenset og næringstilgangen oftest god, noe som gir *Planktothrix* et fortrinn overfor konkurrenter. *Planktothrix* har god overlevelsessjanse under dypere sirkulasjoner ettersom algen kan gro under dårlige lysforhold og relativt lave temperaturer (Davis et al. 2003; Halstvedt et al. 2007; Walsby & Schanz 2002). Dokulil og Teubner (2000) har likevel vist at vekstraten i relativt kaldt vann under dårlige lysforhold er lav.

Intracellulære kvalitative oligopeptid-sammensetninger kan variere mellom individer fra samme populasjon, og er genetisk bestemt (Fastner et al. 2001). Organisering av oligopeptid syntese genklyngenes tilstedeværelse/ fravær og mutasjoner i klyngene brukes til å dele populasjoner av *Planktothrix* inn i kjemotyper (forkortes cht) (Fastner et al. 2001; Rohrlack et al. 2008; Welker et al. 2004). *Planktothrix*-populasjoner i Sør-Norge er ikke adskilte, men antas å kunne utveksle genotyper seg imellom (Rohrlack et al. 2008; Rohrlack et al. 2015; Sønstebo & Rohrlack 2011).

Chytridiomycota (heretter chytrider) er en rekke innenfor soppriket og består av rundt 1000 arter (Gerphagnon et al. 2015). Chy-Lys2009 er et isolat fra Lyseren, en innsjø på Østlandet. Kulturen er identifisert som chytriden *Rhizophidium megarrhizum* (Rohrlack et al. 2015), fra gruppen Rhizophydiales i familien Angulomycetaceae (Sønstebo & Rohrlack 2011). Chytriden parasitterer vertsspesifikt overfor *Planktothrix*, og deres infeksjon er også vist å være kjemotype-avhengig (Sønstebo & Rohrlack 2011). Parasittering av chytrider omtales som chytridiomycosis (Rohrlack et al. 2015). Antagonistiske

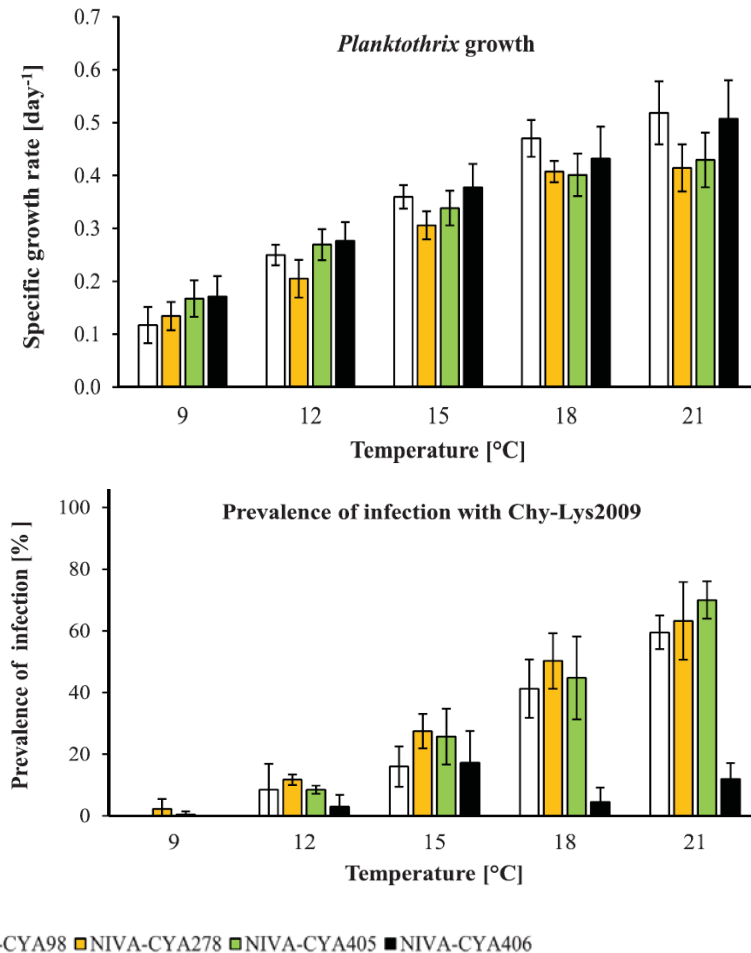
soppinfeksjoner er vanlig i ferskvann, hvorpå de fleste sanne zoosporeproduserende soppene tilhører rekken *Chytridiomycota*. Zoosporene er bevegelige med en enkel flagell festet på bakparten, karakteristisk for spredning i akvatiske habitater (Gerphagnon et al. 2015).

Chytriders biologi

Det finnes mange arter av chytrider, men uansett art er livssyklusen lik. Zoosporene trenger inn gjennom vertscelleveggen ved hjelp av rhizoider. Deretter vokser et filament videre inn gjennom flere av vertens celler, hvorpå den frigjør enzymer som letter fordøyelsen. Til slutt absorberes alle verten cellulære komponenter (Gerphagnon et al. 2015). Videre benyttes næringen til reproduksjon for soppen. I sporehusene skjer det flere mitotiske celledelinger som omgjør cytoplasmaet til zoosporer som sendes ut i vannmassene (Berger et al. 2005). Prosessen begynner forfra igjen (Gerphagnon et al. 2015). Lav tetthet av *Planktothrix* kan gjøre det vanskelig for zoosporene å finne byttet. Dette kan resultere i at zoosporen går tom for opplagsnæring, og dør (Sime-Ngando 2012). Lave temperaturer og dårlige lysforhold er kjent å kunne begrense chytriders utbredelse (Sime-Ngando 2012). Deres nedre temperatur for vekst er 11,2 °C (Rohrlack et al. 2015).

All energi for vekst kommer altså fra vertscellen. Hvorpå utfallet kan bli fatalt for *Planktothrix*. Den antagonistiske vert-parasitt coevolusjonen er utbredt i naturlige miljøer, og således grunner den på et bredt spekter av økologiske og evolusjonære prosesser (Vogwill et al. 2008). Miljømessige stressfaktorer kan også spille inn på utfallet av chytriders parasittering av *Planktothrix*. Om en *Planktothrix* masseoppblomstring blir angrepet av chytrider vil antallet raskt reduseres (Rohrlack et al. 2015). Forholdet mellom chytrider og *Planktothrix* er ikke fullt ut forstått og trenger mer forskning (Kyle et al. 2015b).

Det er vist at *Planktothrix* kan unngå chytridene i termiske refugier (Figur 1:1) (Rohrlack et al. 2015). Nedre temperaturgrense for *Planktothrix*-vekst er av Rohrlack et al. (2015) kalkulert til 5,2 °C. Ved 9 °C er vekstenheten for Kjemotype 1 (NIVA-CYA98) målt til rett over 0,1 per dag. Ved 21 °C ble veksten beregnet til rundt femdoblet av hva veksten var ved 9 °C. *Planktothrix* sin vekstrate øker relativt til temperatur. Samme forsøk målte også prosentvis mengde av chytride-infisert *Planktothrix*. Ved 9 °C opplevde Kjemotype 1 tilnærmet ingen infisering. Ved 21 °C ble derimot nærmere 60 % av populasjonen infisert. Populasjonens vekst og mengde infiserte celler varierer mellom de ulike kjemotypene (Figur 1:1).

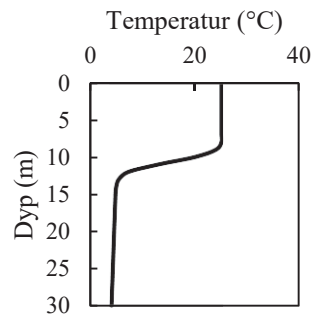


Figur 1:1. Temperaturens påvirkning på *Planktothrix* sin vekstrate (venstre), og andel av *Planktothrix*-populasjon infisert av chytrider (høyre). NIVA-CYA98 representerer kjemotype 1 fra denne oppgaven. Figur fra Rohrlack et al. (2015).

Coevolusjon mellom parasitt og vert kan ofte forklares med Red Queen hypotesen. Hver forbedring parasitten foretar utsetter verten for økt stress, hvorpå verten hele tiden må kjempe for å unnsnippe (Van Valen 1973). For å stå helt stille må verten – og parasitten – kontinuerlig «løpe». Dersom vert-diversiteten blir for høy vil parasitten ikke lenger klare å tilpasse seg i tilstrekkelig grad slik at dens fitness øker (Ibelings et al. 2004). På denne måten antas det at parasitter kan drive vert-populasjoner i retning av økt diversitet.

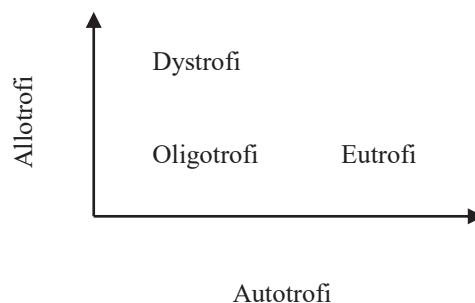
1.2 Primærproduksjon

Nesten all energi som styrer vannforekomsters metabolisme stammer direkte fra solas stråling, og lagres ved hjelp av fotosyntese (Wetzel 2001). Energien lagres enten i selve vannforekomsten (autokton tilførsel) eller blir tilført fra e.g. tilløpsbekker (allokton tilførsel) (Allan & Castillo 2007; Økland & Økland 1995). Vannmassers varme stammer nesten alene fra absorpsjon av stråling, og vannmasser deles derfor ofte inn i termiske sjikt (Figur 1:2) (Allan & Castillo 2007; Wetzel 2001).



Figur 1:2. Typisk termisk sjiktning av en innsjø med Epilimnion; metalimnion og hypolimnion. På x-aksen ses temperaturen mens y-aksen viser innsjøens dyp. Epilimnion gjenspeiler de øvre varme vannlagene. Metalimnion er overgangssonen hvor temperaturen synker raskere enn 1°C per meter. Det kalde bunnvannet kalles hypolimnion (Wetzel 2001; Økland & Økland 1998). Vann har høyest tetthet ved 4°C og 1°C (Hendriks 2010; Tollan 2002) Figur modifisert fra Wetzel (2001).

Eutrofiering er en naturlig prosess, og omhandler en økning i innsjøers primærproduksjon, altså en økning i trofisk nivå - i selve innsjøen. Mengden tilført organisk materiale brakt til veie alloktont eller autoktont per enhet tid uttrykkes ved ordet *trofi* (Wetzel 2001). Innsjøer ved høyt trofisk nivå vil være svært eutrofe. Innsjøer deles ofte inn etter trofisk typebeskrivelse, se Figur 1:3 (Wetzel 2001).



Figur 1:3. Trofisk typebeskrivelse av innsjøer. Figuren forklarer om den økende graden av trofi stammer fra alloktone eller autoktone kilder. Figur fra Wetzel (2001).

Alger kan limiteres av næringsstoffer, da særlig nitrogen og fosfor (Vollenweider 1968; von Liebig 1855). En slik «bottom-up» kaskade gir med andre ord et visst styringsrom for alge-opppblomstringer (Billen et al. 1990). Ved å redusere tilførsel av limiterende næringsstoffer er det mulig å begrense en eutrofieringsprosess (Wetzel 2001). I følge Billen et al. (1990) finnes det også modeller som underbygger «top-down» kaskader. Slike forklarer at primærprodusentene styres av predatorer fra høyere trofiske nivå. Biomanipulasjon med fisk er i Norge benyttet flere ganger i forsøk på å «rense» innsjøer for alger og baseres seg på sistnevnte hypotese (Borgstrøm & Hansen 2000).

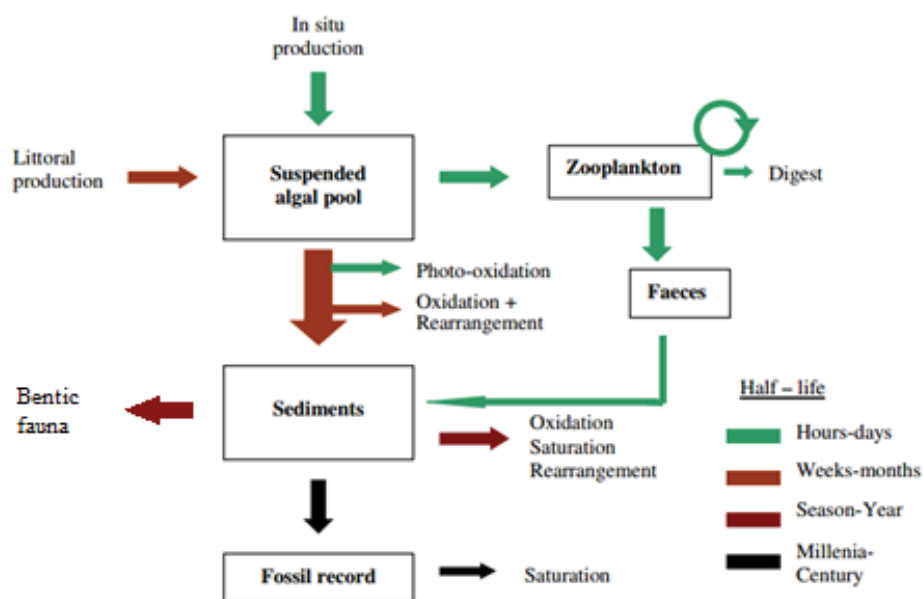
Fotosyntese er en metabolsk prosess hvor energi fra sola «fanges» og brukes for å omgjøre karbondioksid (CO_2) og vann (H_2O) til karbohydrater (e.g. $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) og oksygen (O_2). Lys er elektromagnetisk stråling i forskjellige bølgelengder og oppfører seg som fotoner uten egenmasse. Fotosyntetiserende organismer absorberer fotoner i reseptive molekyler. Følgelig absorberer molekylerne kun spesifikke bølgelengder av lys, og derfor må fotonene ha «riktig» energimengde/bølgelengde. Molekyler som absorberer energi i det synlige spekteret kalles pigmenter (Sadava et al. 2011). Generelt finnes pigmentet klorofyll-a i høyere planter, mens cyanobakterier i tillegg kan inneholde karotenoider og/ eller biliproteiner. Noen pigmenter finnes oftere i visse algegrupper enn andre (Vedlegg A). Pigmenter anses som relativt stabile komponenter i en organisme (Wetzel 2001). Biologiske-, kjemiske- og fotokjemiske prosesser påvirker pigmenters nedbrytningsfaktor (Cuddington & Leavitt 1999; Reuss & Conley 2005).

1.3 Nedbrytningsfaktorer og sedimentasjon

Sedimentkjerner akkumulerer substanser fra flerfoldige kilder, og inneholder både kjemisk- og biologisk informasjon (Kyle 2015). I følge Wetzel (2001) er sedimentets sammensetning i første rekke påvirket av geomorfologien til selve innsjøen, samt nedbørsfeltet. Organisk materiale, partikulært mineralmateriale og uorganiske komponenter sedimenteres og danner tilnærmet årlige stratigrafiske lag. Disse lagene er igjen påvirket av klima og biologiske prosesser i både nedbørsfeltet og selve innsjøen.

For organisk materiale finner den mest påkjennende nedbrytningen sted i vannfasen, samt på toppen av sedimentet. Det forutsettes at oksygen er tilstede (Cuddington & Leavitt 1999; Leavitt 1993; Leavitt & Findlay 1994). Likevel varierer tyngden av forskjellige nedbrytningsfaktorer. Høyt avgjørende faktorer er oksygeninnhold, spesifikk batymetri, hvor dypt algepopulasjonen når, secci-dyp og termoklinens dybde. Materialet som kommer seg gjennom «smutthullet» vil utgjøre målingen i sedimentet (Cuddington & Leavitt 1999). Sedimentkjerner inneholder altså kun faktisk sedimentert materiale - på det stedet kjernen hentes fra. I neste avsnitt forklares dette nærmere ved bruk av pigmenter som eksempel.

Pigmenter i vannfasen er produkter fra tre forskjellige hovedkilder: (1) in situ produksjon, (2) littoralt plantemateriale og (3) resuspensjon fra sedimentet (Leavitt 1993; Reuss 2005). Degradering via fordøyelse av herbivorer, foto- /kjemisk oksidasjon eller andre mikrobiologiske reaksjoner under nedsynking er med på å degradere suspenderte pigmenter. Figur 1:4, modifisert fra Leavitt (1993) og (Reuss 2005), viser hoved-fluxen til karotenoider og klorofyller. Nedbrytningskoeffisienter er inkludert i figuren.



Figur 1:4. Hoved-fluks til sediment-pigmenter. Suspenderte pigmenter blir degradert enten via fordøyelse av herbivorer, foto-/kjemisk-oksidasjon eller fra andre mikrobiologiske reaksjoner under nedsynking. Nedbrytningskoeffisienter er inkludert. Figur modifisert fra Leavitt (1993) og (Reuss 2005).

Figur 1:4 over mangler et viktig moment: synkerate (Cuddington & Leavitt 1999; Leavitt 1993; Reuss 2005). Synkerate defineres av algens tetthet, størrelse, form og motstand, slimproduksjon og gassvakuoler (Wetzel 2001). Faktorer som e.g. beiting av zooplankton kan påvirke på populasjonsnivå, ikke bare på individnivå (Figur 1:4).

Algegrupper påvirkes forskjellig av nedbrytningsfaktorene over, således påvirkes algesammensetningen i sedimentet (Reuss 2005). Tapt algemateriale under nedsynking er *alltid* betydelig, men holdes kontrollfaktoren stabil vil ikke årlige variasjoner være av stor betydning. Over tid gir dette gode stratigrafiske målinger av sedimentet (Leavitt 1993).

Sediment-arkiver blir relativt lett påvirket av omkringliggende miljø. Manglende oksygen i sedimentvann har sterke effekter på sediment-sammensetningen, og nedbrytning av organiske forbindelser går generelt saktere (Leavitt 1993). Ikke bare øker konservering av organiske forbindelser slik som e.g. pigmenter og DNA, men den bentiske floraens påvirkning minsker (Bianchi et al. 2000).

I følge Kyle et al. (2015c) er det enda uvisst hvordan sedimentasjonsrate, sediment-sammensetning og tid påvirker bevaringen av *Planktothrix*-DNA. Derimot er valg av primere meget avgjørende for hvorvidt *Planktothrix*-DNA fanges opp under analyser. Primere som dekker korte fragmenter (få basepar, e.g. 50 basepar) er vist å kunne påvise funn lengre tilbake i tid. På den andre siden krever primere som skal oppdage spesifikke kjemotyper lengre basepar (Kyle 2015).

1.4 Paleolimnologi

På 1700-tallet sa geologen James Hutton ««the present is the key to the past» (Mathez 2000). I dag er denne påstanden gjort om til «the past is the key to the future». For å finne ut hva som vil skje, må man vite hva som har skjedd.

Ordet paleolimnologi består av «paleo» og «limnologi». Førstnevnte betyr gammel (Cronin 2009). Wetzel (2001) forklarer limnologi som studiet av strukturelle og funksjonelle interaksjoner mellom organismer i innlandsvann inkludert deres fysiske, kjemiske og biologiske samfunn.

Paleoforskning baserer seg på arkiver, og tilhørende proxydata (Cohen 2003; Cronin 2009). Autoktont og alloktont materiale lagres lagvis på bunnen av en innsjø, og utgjør innsjøens sediment (Cronin 2009). Arkivet kan eksempelvis være et vertikalt utsnitt (sedimentkjerne) med tilhørende DNA-konsentrasjoner. Proxydataen forteller da noe om hvilke organisme som har vært tilstede under sedimenteringen (Reuss 2005). Med andre ord; sedimenter fungerer som arsenaler av informasjon om innsjøens historie. Som Cohen (2003) skriver er sedimentarkivene ofte «høyt oppløselige i tid og av lange tidsserier» samtidig som spørsmålene dataen kan besvare nesten ikke kjenner grenser. Dette gjør at forskning på sedimentkjerner gir verdifull informasjon (Cohen 2003).

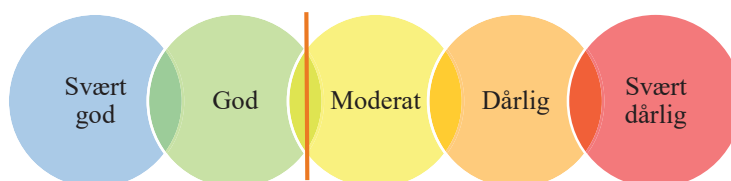
1.5 Overordnede føringer for vannforvaltningen – EUs rammedirektiv for vann

EUs rammedirektiv for vann (heretter vanndirektivet) streber etter å oppnå god økologisk tilstand i alle naturlige vannforekomster, samt godt økologisk potensiale for sterkt modifiserte vannforekomster (forkortes SMVF). Prinsippet om økosystembasert forvaltning (nedbørsfelt) står sterkt sammen med kravet om en vurdering av samlet belastning (Hanssen et al. 2014). Kjemiske og fysiske forhold benyttes som støtteparametere (2000/60/EF ; Iversen & Sandøy 2013).

I norsk rett er vanndirektivet implementert ved *Forskrift om rammer for vannforvaltningen* (FOR-2006-12-15-1446). Vanndirektivet gjelder for hele EU, og Norge deltar på frivillig basis gjennom EØS-avtalen (Iversen & Sandøy 2013). Det er etablert geografiske interkalibrerings-grupper (GIG) for å forsikre at god økologisk status representerer samme grad av økologisk «kvalitet» gjennom hele Europa. Norges elver og innsjøer er plassert i den nordlige GIG (Poikane 2009; van De Bund 2009). Vannforekomstene har i deres respektive GIG en referansetilstand som hører til innsjø/ elve-typen (2000/60/EF). Referansetilstand beskrives nærmere under.

Den nordlige GIG for innsjøer inneholder syv innsjøtyper grunnende på fem kriterier; (1) høyde over havet, (2) dybde, (3) alkalinitet, (4) farge- og (5) størrelse på innsjøen (Poikane 2009). Den nordlige GIG for elver inneholder fem elvetyper med fire kriterier; (1) størrelse på nedbørsfeltet, (2) høyde over havet og geomorfologi, (3) alkalinitet og (4) organisk materiale (van De Bund 2009).

Vanndirektivet klassifiserer vannforekomster i fem økologiske tilstandsklasser; svært god (SG), god (G), moderat (M), dårlig (D) og svært dårlig (SD) (Figur 1:5). Tilstandsklassen svært god blir også omtalt som naturtilstand/ referansetilstand. Dette tilsvarer ingen, eller tilnærmet ingen menneskelig påvirkning. Referansetilstand er med andre ord beste oppnåelige tilstand, og er typespesifikk for hver enkelt vannforekomst. Dersom vannforekomster har store avvik fra referansetilstanden (moderat tilstand eller dårligere) er tiltak for å bedre vannkvaliteten pålagt (2000/60/EC ; FOR-2006-12-15-1446 2006a).



Figur 1:5. Vanndirektivets klassifisering av miljøtilstand. På høyre side av den røde streken er tiltak for å bedre vannkvaliteten pålagt (2000/60/EC).

For å plassere vannforekomster i en økologisk tilstandsklasse er det, for innsjøer, i hovedsak tre elementer som må undersøkes; planteplankton, makrovegetasjon og invertebrater. Fisk benyttes også som parameter, men helst for å forenkle videreformidlingen av resultatet da det biologiske kvalitetselementet med størst brukerinteresse er fisk (Iversen & Sandøy 2013). Det finnes også en del fysisk-kjemiske støtteparametere for plassering i tilstandsklasser. Dette går ikke oppgaven nærmere inn på, men henviser til vanndirektivet (2000/60/EF) sin Veileder 02: 2013 «Klassifisering av miljøtilstand i vann. Økologisk og kjemisk klassifiseringssystem for kystvann, innsjøer og elver».

1.6 Problemstilling og hypotesesetting

Etter vannkvalitetforbedrende tiltak har Hålandsvatnet, som flere andre innsjøer (Ernst et al. 2001; Feuillade & Druart 1994; Jacquet et al. 2005), opplevd overraskende masseoppblomstringer av den toksinproduserende cyanobakterien *Planktothrix* (e.g. Molvermyr 2006b).

Denne oppgaven forsøker å rekonstruere *Planktothrix* sine forekomster i Hålandsvatnet fra 1980-tallet fram til 2014. I tillegg har forekomstene av chytrider blitt studert. Det har blitt forsøkt å finne hvorvidt chytridene utgjør en drivkraft til variasjon på *Planktothrix*-forekomster i Hålandsvatnet, hvor antropogen- og klima-påvirkning står sterkt. Pigmenter er analysert som støtteparameter. Både DNA og pigmenter er benyttet som proxydata ekstrahert fra sedimentsøyler. *Planktothrix* sediment-DNA har vært lite studert tidligere, selv om mer kunnskap om *Planktothrix* anses som vært nyttig for dagens vannforvaltning (Kyle 2015).

2 Områdebeskrivelse

Hålandsvatnet, en middels stor moderat kalkrik og klar innsjø, er geografisk plassert på grensen mellom Randaberg- og Stavanger Kommune i Rogaland fylke (Tabell 2:1). Innsjøens beliggenhet på Jæren med sine åtte meter over havet, er i nær tilknytning til Atlanterhavet. Dette gjør innsjøen sterkt vindpåvirket (Molversmyr 2010). Kvernaviksbekken renner gjennom Hålandsvatnet, med innløp i øst og utløp i vest (

Figur 2:1). Nedbørsfeltet har relativt flat topografi og består i hovedsak av leirholdig morenedekke, og hele området er plassert under marin grense (Jørgensen et al. 1997; NGU 2016). For løsmassekart se Vedlegg B.

Tabell 2:1. Administrative og hydrologiske data for Hålandsvatnet samt bekk til Hålandsvatnet, Kvernaviksbekken.

<i>Vannforekomst</i>	<i>028-1554-L, Hålandsvatnet</i>	<i>028-7-Z, Kvernaviksbekken</i>
<i>Vannområde, vannregion, vannregionmyndighet</i>	Jæren, Rogaland, Rogaland Fylkeskommune	Jæren, Rogaland, Rogaland Fylkeskommune
<i>Plassering</i>	58°58'29.93"N, 5°37'53.48"Ø	58°59'30.96"N, 5°37'33.53"Ø ⁴
<i>Areal, nedbørsfelt, volum, teoretisk oppholdstid</i>	1.2 km ² , 7.9 km ² , 10 km ³ , 1.3 år ¹	
<i>Middeldyp, største dyp/ lengde</i>	9.4 m, 25 m	5,9 km, hvorav over 50 % er lagt i rør ^{1,3}
<i>Meter over havet</i>	8	Utløp til hav
<i>Økologisk tilstand, type</i>	Svært dårlig, naturlig vannforekomst ² , LN1 ²	Moderat, SMVF ³
<i>Gjennomsnittlig total fosfor og total nitrogen</i>	25,08 µg fosfor/liter ⁵ , 1,3 mg nitrogen/liter ⁵	

¹ Tall hentet fra NVE (2016) sin karttjeneste Atlas.

² Simonsen (2015b)

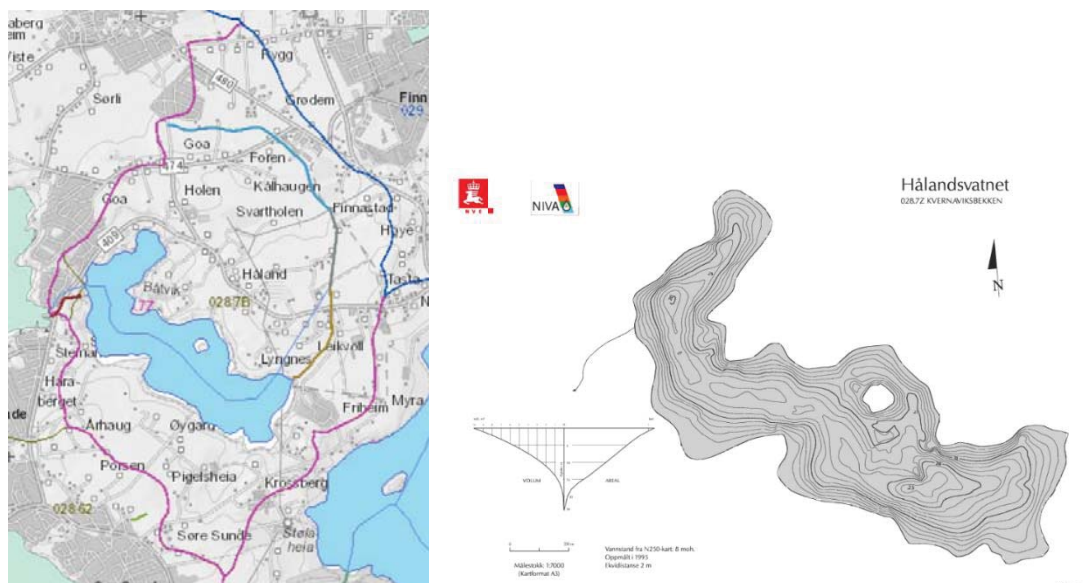
³ Simonsen (2015a)

⁴ Se

Figur 2:1 for bekkeløp

⁵ Tall fra Molversmyr og Sanni (1990); Molversmyr (2002); Molversmyr (2006a); Molversmyr (2006b); Molversmyr (2007); Molversmyr (2009); Molversmyr og Bergan (2011); Molversmyr et al. (2012); Molversmyr et al. (2013); Molversmyr et al. (2014); Molversmyr et al. (2015)

⁶ Poikane (2009)



Figur 2.1. Venstre: Nedbørsfeltet til Hålandsvatnet. Kvernaviksbekken er markert på kartet, og viser at over 50 prosent av bekken er lagt i rør. Til venstre for Hålandsvatnet ses havet (NVE 2016). Høyre: Dybdekart med tilhørende areal/volum kurve, Hålandsvatnet (NVE 2015).

Innsjøen med dens omkringliggende områder er av stor friluft- og rekreasjonsbetydning (Larsen & Dybvig 2006). Hålandsholmen er kjent for sitt frodige fugleliv, det finnes en rekke eldre kulturminner og viktige naturtyper i nedbørsfeltet og det fiskes relativt mye i innsjøen. I tillegg er store deler av området rundt vannet friluftsområder (MD 2016). Det er anlagt tursti rundt hele innsjøen (Larsen & Dybvig 2006), samt badestrender (Rogaland 2013-2040).

Fiskesamfunnet i innsjøen består ifølge Hålandsvatnet grunneierlag v/Asbjørn Landsnes (2016), av aure (*Salmo trutta*), røye (*Salvelinus alpinus alpinus*) og sørv (*Scardinius eruthrophthalmus*). I tillegg finnes den rødlistede arten Ål (*Anquilla anquilla*) (Nedreaas et al. 2015; Thorstad et al. 2011). Årlig selger Hålandsvatnet Grunneierlag anslagsvis 700 til 1000 fiskekort-døgn (pers. med. Landsnes 2016).

Karpefisker Sørv finnes ikke naturlig i Rogaland. Den er en generalist og har en bred diett (Kennedy & Fitzmaurice 1974), et typisk kjennetegn for fremmede introduserte arter (Borgstrøm & Hansen 2000). Sørv er i første rekke en planteeter og detrivor art, men kan også predatere zooplankton. Sørv forårsaker bioturbasjon da den spiser sediment og denne prosessen akselerer interngjødslingen ved å føre sediment tilbake til vannfasen. Karpefisk er i tillegg kjent for døgnvandring som kan forårsake oppvirvling av sediment (Borgstrøm & Hansen 2000). I følge Landsnes (2016) ble sørv først oppdaget i 2013, og det er ikke kjent hvordan den har kommet til innsjøen.

Aure (ørret) og røye er laksefisker, og kan begge ha lengre opphold i saltvann. Biologisk sett er aure og røye grunnleggende like. Den største forskjellen er gyte- og oppvekstforholdene. Mens røya kan gyte på grus i innsjøens stillestående vann gyter aure kun i elver og bekker, svært avhengig av gytegrusens kvalitet (Borgstrøm 1995). Auren er overlegen i strandsonen, både med tanke på bunn-predasjon og i forsvar av territorier. I pelagialen er røya en mer effektiv planktivor art, og er generelt en mer effektiv zoo-plankton predator (Borgstrøm & Hansen 2000). Aure går sjelden ned på dypt vann, men holder seg over en secci-dyp enhet (Langeland et al. 1991). Begge arter kan opptre som karnivore- og kannibale arter (Borgstrøm & Hansen 2000). Grunneierlaget Hålandsvatnet setter ut ca. 4000 aureyngel årlig. Røya har nylig mistet sine gyteplasser, så den regnes som utryddet. Bunn-mudderet dekker over all mulig gyte-grus (pers. med. Landsnes 2016).

Hålandsvatnet ligger i to kommuner, noe som ofte kan resulterer i to kommunale satsingsområder. Randaberg kommune ønsker i dag å fremstå som en grønn landsby (Randaberg 2009-2022), mens Stavanger kommune i første rekke ønsker et levende bysamfunn (Stavanger 2014-2029). I dag er nedbørsfeltet til Hålandsvatnet hovedsakelig regulert til NLRF-område, og store deler er aktive landbruksområder. Samlet er det et sterkt ønsket om å verne landbruket på Jæren, således er det etablert en 40-års grense for langsiktig landbruk. Den fastsetter en ytre grense for tettstedsvekst og skal beskytte verdifull landbruksjord. Hålandsvatnets nedbørsfelt faller under den langsiktige grensen for landbruket, men kun deler av nedbørsfeltets østside som unntak (Rogaland 2013-2040 figur 7.1).

Innsjøens batymetri utgjør relativt bratte bassengvegger, og over halvparten (54 %) av sedimentarealet finnes grunnere enn ti meter, hvorpå kun 4 % av sedimentarealet finnes under 20 meters dyp. Oksygenfrie områder under stagnasjonsperioder antas derfor å være begrensede (Molversmyr 2010).

Vanligvis oppleves en full sirkulasjon i løpet av oktober, og tidlig i mai har innsjøen igjen fått termisk sjiktning. Sprangsjiktet ligger i stagnasjonsperioden oftest på mellom syv og 12 meters dyp (Molversmyr 2006b; Molversmyr 2010; Molversmyr et al. 2015). Oksygenfritt bunnvann forekommer som regel i juni (Molversmyr 2010).

Hålandsvatnet er plassert i vanndirektivets tilstandsklasse «svært dårlig», med stor risiko for å ikke nå miljømålet innen 2021. Kjemisk tilstand er ikke definert (Simonsen 2015c). Innløpsbekken til Hålandsvatnet har dårlig økologisk potensial, også her uten definert kjemisk tilstand (Simonsen 2015a).

3 Material og metode

3.1 Litteratur og datasett

Ved innhenting av relevant litteratur har søkemotorene BIBSYS ask, Oria, Google Scholar, Web of Science, SpringerLink og Journal of Paleolimnology blitt benyttet. Nøkkelord i søk: *Planktothrix*; Chytridiomycota; oligopeptid; *oci*; Hålandsvatnet; sedimentundersøkelser; paleolimnologi.

Fagpersoner og lokale forvaltere av nedbørsfeltet har blitt oppsøkt for samtaler med tanke på distribuering av data, artikkelforslag og ellers gode råd.

Alle klimatiske opplysninger for lufttemperatur, nedbør og snødekke er hentet fra Metrologisk Institutt sin målestasjon «Sola 44560». Dette er den målestasjonen nærmest Hålandsvatnet med likest høyde over havet (kun 7 meter). I tillegg har denne stasjonen kontinuerlige og gode dataserier (eKlima 2016b).

3.2 Uttak av sedimentkjerner

To sedimentprøver ble hentet ut ved hjelp av en Uwitec rørprøvetaker 60 mm diameter og direkte fraktet til IRIS (International Research Institute of Stavanger) sitt laboratorium ved Prof. Olav Hanssensvei 15, Stavanger. Prøvene ble hentet fra båt ved koordeinatene: 58°58'29.93"N, 5°37'53.48"E, altså på det dypeste punktet. Oksygenfrie forhold virker konserverende på sediment-DNA. For Hålandsvatnet er kun 4 % av sedimentarealet under 20 meters dyp, og arealet opplever vanligvis kun anoksiske forhold under stagnasjon (Molversmyr 2010). Således ble sedimentkjernene hentet ut fra 24 meters dyp, hvor det antas sterkest konserverende effekt.

3.3 Oppdeling av sedimentkjerner

Begge kjernene delt opp i en cm tykke vertikale lag, som presentert av Molversmyr (2011). Mellom hvert lag ble selve «sedimentkniven» vasket i destillert vann for å unngå forurensing mellom de til sammen 52 lagene. Oppdelingen fant sted på IRIS sitt laboratorium i Stavanger. Prøvene ble fraktet i oppreist tilling for å minimere mulige forstyrrelser mellom lagene (Cohen 2003).

3.3.1 Sedimentkjerne 1

Den første kjernen ble gjort klar for analyse av tørrstoffinnhold, organisk materiale og datering. Alle de 52 lagene ble lagt i 50 ml ikke-sterile plastrør med blått lokk, ved hjelp av små plastskjeer. Mellom hver prøve ble skjeene byttet ut for å unngå unødig forurensing mellom lagene. Det ble hele tiden brukt LaTeX-hansker. Korkene ble satt på fortløpende.

3.3.2 Sedimentkjerne 2

Denne kjernen ble gjort klar for analyse av DNA og pigment innhold. Alle de 52 lagene ble først lagt i aluminiumdigeler og homogenisert ved røring. Deretter ble lagene overført til 50 ml sterile plastrør med rødt lokk. Samme teknikk som for Sedimentkjerne 1 ble brukt.

Etter oppdelingen ble prøvene fryst ved minus 20 grader celsius før de ble fraktet til NMBU. Ved ankomst NMBU ble prøvene fra Sedimentkjerne 1 satt på kjøll (2° C) umiddelbart.

Fra Sedimentkjerne 2 ble det overført cirka 0,282 g prøve fra hvert av de 52 lagene til et nytt 15 ml eppendorfrør (se 3.7 DNA side 15). Disse prøvene ble brukt til DNA-analysene. Etter delingen ble både eppendorfrørene og 50 ml rørene umiddelbart fryst ved minus 20° C.

3.4 Tørrvekt

Tørrvekt ble målt ved å overføre prøvene fra Sedimentkjerne 1 til små hvite plastbeger. Begrene ble tørket ved 60 grader celsius i fire dager uten lokk. Grunnen til at tørkingen tok så lang tid var et relativt høyt innholdet av leirpartikler. Beger og prøve ble veid før start. Etter tørkingen ble alle begrene med tilhørende prøve veid på nytt. Tørrvekt ble målt ut fra tap av vanninnhold. Etter tørking ble korken skrudd på. Man ønsker å måle tørrvekt ettersom vannmengden i lagene varierer, noe som igjen kan påvirke den videre undersøkelsen av organisk materiale og pigmentinnholdet (e.g. Cohen 2003).

3.5 Datering

Radioaktivt cesium knyttes til leirpartikler, og er derfor godt egnet for datering av leirpåvirkede sedimenter (Cohen 2003). Dateringen fant sted på isotoplaboratoriet ved IMV, NMBU. Året 1986 (året for Tsjernobylulykken) ble gjenkjent og datert blant lagene ved å se en topp i ¹³⁷Cs innhold. Således ved hjelp av en Sodium-Ione detektor (Wallac 1480 Wizard 3'' gamma counter, PerkinElmer), og målt i to timer. Toppen i cesiuminnhold ble brukt for å estimere årlig avsetning fra 2014 til 1986. Denne årlige sedimentasjonsraten er også grunnlaget for datering helt tilbake til 1980. Det er med andre ord antatt en helt jevn sedimentasjonsrate over tid, noe som fører med seg flere feilkilder (Appleby 2002). Det vil være økende usikkerhet med sedimentets alder, og dessuten kan ofte eldre deler av sedimentet bli mer komprimert enn overliggende sediment (Cohen 2003; Kyle 2015). Det er derfor viktig å betrakte årstall som relative tidsrom, og ikke absolutte aldre på sedimentene i denne oppgaven.

3.6 Organisk materiale

Det organiske materialet i sedimentet stammer fra både alloktone og autoktone tilførsler (e.g. Wetzel 2001). Prøvene brukt her er retur fra isotoplaboratoriet.

Glødetap ble målt ved at i gjennomsnitt 0,987 g tørket prøve fra hvert lag ble lagt i keramikkdigeler og brent ved først 300° C i 30 minutter, så 550° C i 3 timer. Både digel og prøve ble veid før brenning. Etter brenning ble digelene med deres respektive prøver veid på nytt. Ut fra dette vekttapet ble prosent organisk materiale for hvert år beregnet (Boyle 2004).

3.7 DNA

DNA hentet fra sedimentkjerner har i denne oppgaven blitt brukt som paleolimnologisk proxydata. For isolering av genomisk DNA ble «PowerSoil® DNA Isolation Kit» (MoBio Laboratories, Inc., Carlsbad, CA USA; cat.no. 12888) fulgt nøye, men med noen unntak: (1) Det ble ikke fjernet vann fra prøvene før ekstraksjonen. Dette ble senere kjørt i korrektur mot resultatene fra glødetapet. Såedes for å finne DNA per enhet organisk materiale. (2) Under trinn fire ble det tilsatt 100 µl av væske C1, i stedet for 60 µl. (3) Prøvene ble lagret ved – 20° C. (4) Det ble ikke brukt Mo Bio Vortex Adapter, og prøvene ble vortexet horisontalt.

Det ble tilsatt gjennomsnittlig 0,282 g prøve pr PowerBead rør (#12888-100-PBT). Det ble brukt fire blanke prøver. Dette for å kontrollere for forurensing mellom brønnene. Etter ekstraksjonen ble prøvene fryst ved - 20° C. Ekstraksjonen forgikk på laboratoriet ved Institutt for miljøvitenskap, NMBU.

Total mengden ekstrahert DNA ble bestemt ved Nanodrop © (Thermo Scientific, USA). Absorbans måles på 260/ 280 nm og 260/ 230 nm. Ut fra dette ble det beregnet ng DNA per µl prøve. DNAet ble så fryst igjen ved minus 20 grader celsius frem til qPCR analysen (Real Time Polymerase Chain Reaction) ble gjennomført. Mengde DNA ble målt ved laboratoriet til NIVA på Blindern, Oslo.

PCR analysen ble også gjennomført ved samme laboratoriet som for total mengde DNA. Det ble analysert for de fire vanligste *Planktothrix* kjemotypene i Norge samt den parasitterende chytride soppen (Kyle et al. 2015a; Rohrlack et al. 2008), se Tabell 3:1 for spesifikke kulturer. Det ekstraherte DNA-et ble amplifisert ved qPCR Ssofast Evagreen kit (BioRad katalog nummer 172-5200) og BioRad CFX96™ Real-Time PCR Detection System (BioRad, USA). Før amplifiseringen ble prøvene fortynnet 1:10, for å redusere risikoen for påvirkning av e.g. organisk materiale (Kyle 2015). Pseudoreplikater ble laget for alle prøvene. I tillegg ble det laget positive kontroller av kulturene fra NIVA (Tabell 3:1) samt blanke kontroller. Denatureringen, en del av amplifiseringen, ble gjennomført på først 95° C i fem minutter, så på 95° C i 15 sekunder. Dette var likt for alle kjemotypene, mens hybridiseringen ble gjennomført på 30 sekunder. Temperaturer ses i Tabell 3:1 (Kyle et al. 2015a).

Tabell 3:1. PCR betingelser for kjemotypene (cht) og chytrider. Basepar (Bp), standard kultur, «art», sekvens for revers og forward primer, sekvens for probe, hybridisering og flurochrome (F) er tatt med (Kyle et al. 2015a).

Cht	Bp	Standard kultur	Nummer	«Art»	Forward primer (5'-3')	Reverse primer (5'-3')	Probe (5'-3')	PCR a°C	F
Cht	133	NIVA-CYA 98	AVFZ0000000	<i>Planktothrix prolifica</i>	TAGTTGCCTACGTT ATCCCC	AAAATGACAAAGG CACTAGGAAC	TGCTTGGTGTTAAT GAACTGCG	58	H E X
	135	NIVA-CYA 407	AVFW0000000	<i>Planktothrix rubescens</i>	GCCATGAAGCCTTG AGGACTAAT	GAGAGGCAATTTC TGTTACG	TGGACAGTGACCAT CGTTGATTACAAC CT	61	F A M
	157	NIVA-CYA 56/3	AVFY0000000	<i>Planktothrix mougeotii</i>	CCAAACAGAGGGG ATTCTACT	CGATCCACTTTACC ATTAGACG	AGTTTGCTTGCTGT TACGGAACG	58	F A M
	137	NIVA-CYA 405	AVFU0000000	<i>Planktothrix mougeotii</i>	GCTAATTATTCTCC CCTTCCTCA	GCCTGAGTATTACT AATAGGTTGC	TCGTAGAGAGTCGT CACAACCG	61	F A M
	90	Chy-Lys 2009	FR670788.1	<i>Rhizophidium megarrhizum</i>	CGTAATGTGAATTG CAGAATTCCG	ACATTAGATTCTCA AACAGGCATACC	NA	60	S Y B

Under sedimentekstraksjonen benytter MoBio PowerSoil® DNA isolasjons settet silisiumbindende kolonner, hvor tapet av kortere fragmenter kan bli større enn ved lengre fragmenter (Kyle et al. 2015c). Barta et al. (2014) viste gjennom sin sammenligning av forskjellige ekstraksjonsmetoder et inverst forhold mellom DNA-tap og fragmentlengde. Kyle et al. (2015c) har vist at det er mulig å finne sediment-DNA i innsjøer uten «ideelle» forhold, men anbefaler da bruk av primere som dekker korte fragmenter. Denne oppgaven har benyttet fragmenter fra 133 til 157 basepar, for å oppnå kjemotype-spesifikke primere og prober. Kyle et al. (2015c) har vist at fragmenter med over 160 basepar går fort tapt. For kjemotypene ekstrahert i denne oppgaven er en variasjon på 24 basepar (Tabell 3:1), men hvordan tapet her varierer er ukjent. Mer forskning er sårt trengt hva angår ekstraksjon av sediment-DNA.

Denaturering er en prosess som skiller DNAets enkelttråder, og hybridiseringen binder DNA-sekvensene med probene. For at probene skal kobles til riktig sted finnes primere som viser hvor sekvensen begynner og slutter. Prober tilsettes for å «lyse opp» sekvensene av DNA og dette muliggjør kvantifisering (detaljer for primere og prober i Tabell 3:1) (Klug et al. 2010). Denne oppgaven brukte primere designet av Kyle et al. (2015b) fra den ikke-ribosomale gen-klyngen *ociB*, kodende for

oligopeptid-klassen cyanopeptolin (Tabell 3:1). Alle primere og prøber ble optimalisert før amplifisering. Det er feilkilder knyttet til ustabilitet under denaturering og hybridisering samt en mulighet for at primerne ikke er spesifikke nok (Kyle et al. 2015c).

En inndeling etter «arter» slik det er gjort i Tabell 3:1 over, er svært vanskelig. Cyanobakterier har en lang evolusjonshistorie og det forekommer ofte horisontal genoverføring (Wiedenbeck & Cohan 2011). Det er i dag stor uenighet rundt hvordan inndeling i arter skal forekomme, og derfor omtales ofte samme alge-kultur ved forskjellige artsnavn. I denne oppgaven er artsnavn anerkjent av NIVA benyttet (se Tabell 3:1).

3.8 Pigment

Prøvene fra Sedimentkjerne 2 til pigmentanalysene ble frysetørket ved NIVA sitt laboratorium på Blindern, Oslo. Således ved hjelp av en LYovac GT, Leyhold-Heraeus frysetørker.

For å ekstrahere pigmentene fra prøvene ble cirka 0,19 g frysetørket prøve fra hvert år blandet med 2 ml etanol. Det eneste unntaket var året 2013 hvor det ble brukt 1,5 ganger 2 ml etanol. Dette ble så godt homogenisert, da det brukes svært lite prøvemateriale. Man ønsker en prøve som er representativ for hele sediment-laget (Küpper et al. 2000; Reuss & Conley 2005). Til selve lesingen ble det brukt 300 µl blanding av prøve og etanol. Grunnen til en utvanning av prøvene er for å oppnå maksimal optisk densitet (Küpper et al. 2000).

Ved ekstraksjon av klorofyll ble 96 % etanol benyttet. Ekstraksjonsløsning kan påvirke resultatet av pigmentundersøkelser, da både med hensyn til operatør og fordamping. Küpper et al. (2000) benytter i sin metode acetone, et narkotisk stoff i høye konsentrasjoner, hudirriterende og det kan forårsake hodepine i tillegg til å være svært brannfarlig. Plast- eller lateksbaserte produkter er heller ikke mulig å bruke, noe som påvirker valg av e.g. kyvetter. Etanol er en «mye tryggere løsning» enn acetone; det er minimalt giftig, tillater bruk av polystyrenplastikk baserte kyvetter (Ritchie 2006) og fordamper tregere enn acetone (Thrane et al. 2015).

Prøvene ble så lagt i en hvit polystyren plate med 96 brønner. Hvite plater er vist å ha en bedre gjennomstrømning av lys og gir derfor bedre resultater enn e.g. blanke brønner. At etanol fordamper tregere enn acetone tillater bruk av plater med 96 brønner, noe som er svært effektiviserende (Thrane et al. 2015). Prøvene ble kjørt i Synergy Mx Biotek (Biotec Instruments, SN 219551), for å finne de 19 individuelle pigmentenes absorbans-topper, se Tabell 3:2. Küpper et al. (2000) forklarer de enkelte pigmentenes absorpsjonsspektra som lineære kombinasjoner av Gauss funksjoner (GPS). Thrane et al. (2015) har modifisert denne metoden litt, og det er deres metode som er brukt her.

Metoden baserer seg på én matematisk formel for beregning av absorpsjonsspektra til hvert komponent. Denne formelen korrigerer automatisk for referanselinjen via en lineær funksjon og en parameter for

korreksjon av unøyaktighet i bølgelengden med i metoden. Via denne empirisk bestemte kvadratiske likningen kobles total pigmentkonsentrasjon med topp-bredden i GPSene (Naqvi et al. 2004).

Prøvespektrene ble her koblet med GPSene ved bruk av Levenberg-Marquardt metoden i R. Hvilken bølgelengde som velges avhenger av hva man vil måle. Man må ta hensyn til absorbans i det aktuelle pigmentet, sammen med absorbans til pigmenter man *ikke* ønsker (Küpper et al. 2000). Se Tabell 3:2 for respektive spekter. Et problem kan være at klorofyll ofte brytes ned til fargeløse komponenter (Reuss 2005). Slike komponenter, så fremt det ikke er snakk om ultrafiolett stråling, kan ikke oppdages ved bruk av et spektrofotometer (Harris 2010). Pigmenter ført via zooplanktons fekale pellets til sedimentet unngår hovednedbrytningen i vannfasen. Således kan noen pigmenter måles ute av proporsjon i forhold til den totale biomassen av fotosyntetiserende organismer inneholdende det pigmentet (Leavitt 1993; Reuss 2005). Leavitt (1993) påpeker at det kan være vanskelig å fastslå hvorvidt innsjøer har opplevd en økning i algeproduksjon eller om konserverende forhold på sedimentet har økt.

Tabell 3:2. Pigmenter med tilhørende absorbans koeffisienter og absorbans spekter brukt i denne oppgaven. Tabell modifisert fra Thrane et al. (2015).

Pigment	Absorbans (L/g/cm)	koeffisient	Absorbans topp (L/g/cm)
Klorofyll a	83,9		432
Klorofyll b	107		464
Klorofyll c ₁	318		443
Klorofyll c ₂	374		444
Pheophytin a	143		417
Pheophytin b	141		437
β, β -karoten	262		453
Alloxanthin	216		464
<i>Trans</i> -Canthaxanthin	220		469
<i>Trans</i> -Diadinoxanthin	224		448
Diatoxanthin	272		453
Dinoxanthin	272		442
<i>Trans</i> -Echinenone	216		458
Fucoxan	166		443
Lutein	255		447
Myxoxanthophyll	216		478
9'- <i>cis</i> -Neoxanthin	254		437
Peridinin	135		475
Violaxanthin	254		437

Formel for absorbans -spekter:

$$x(\lambda) = \sum_{j=1}^k b_j G(\lambda, m_j, w_j)$$

G er en funksjon av bølgelengden med en topp lokalisert ved $\lambda=m$ (nm) med en halv-topp sin bredde, lik w (nm):

$$G(\lambda, m, w) = \exp\left(-\frac{1}{2} \frac{(\lambda - m)^2}{w^2}\right)$$

G er lik normalfordelingsfunksjonen (GPS), men uten normaliseringskoeffisienten. Küpper et al. (2000) har to parametere i tillegg til dem over, som skal fjerne feilkildene ved bruk av forskjellige apparater. Her ble det i stedet estimert to konstante instrument-spesifikke verdier. R skript for pigmentberegning og kalibrering av instrumentet finnes vederlagsfritt ved å følge denne linken: <https://app.box.com/s/m1eyeyzxy9dycxk7hn46admnsekquujc/1/3129233369>. Videre statistikk for GPS-metoden finnes i Küpper et al. (2000) og Naqvi et al. (2004) sine arbeider.

Pigmentanalysen ble gjennomført på laboratoriet ved Institutt for biovitenskap, Universitetet i Oslo (UiO), i samarbeid med Marcia Kyle.

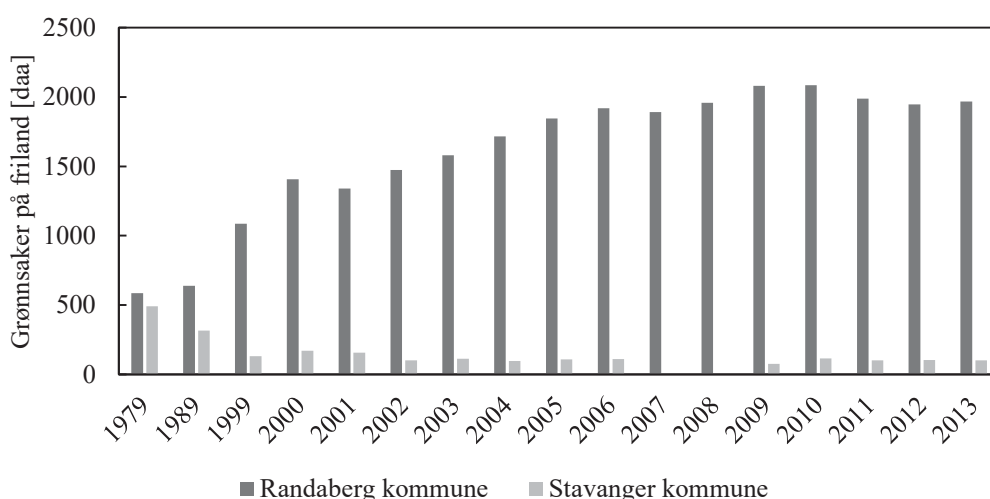
4 Resultat

4.1 Lokale og regionale drivkrefter til variasjon for *Planktothrix*-chytride samfunnet

4.1.1 Landbruk

På 1950 tallet ble kanaliseringspolitikken innført i Norge, noe som førte til en generell endring i struktur/driftsform. Kanaliseringspolitikken gikk ut på at arealer skulle utnyttes så effektivt som mulig, og derfor ble kornproduksjonen i hovedsak flyttet til Østlandet. På Vestlandet ble det gitt blant annet tilskudd til silobygging. Den naturlige følgen ble da at mer av åkerarealet etter 50-tallet ble benyttet til forvekster (Lindanger 1996). Vestlandets jordbruksarealer blir i større grad brukt til dyrking av grovfôr enn beitemark nå i nyere tid (Vedlegg C).

Trenden med dyrking av grovfôr følges derimot ikke i særlig grad i nedbørsfeltet til Hålandsvatnet (se Vedlegg C). I Randaberg kommune (Figur 4:1) ses en iøynefallende oppgang i andel daa med grønnsaker på friland tilsvarende nærmere 30 prosent. Overgjødsling av grønnsaker på friland fører til store avrenninger av næringsstoffer (Riley et al. 2012). Både i Randaberg- og Stavanger kommune har antall dekar jordbruksareal i drift gått ned. I Stavanger har arealet sunket fra 19.211 daa i 1979 til 11.378 daa i 2013. Dette tilsvarer en nedgang på 40 prosent over 34 år. I Randaberg har arealet sunket fra 15.335 daa i 1979 til 13.899 daa i 2013. Dette tilsvarer derimot en nedgang på under 10 prosent over 34 år. Begge kommunene har opplevd svingninger, men for begge ses den største nedgangen etter 2004 (Vedlegg C) (SSB 2015a).



Figur 4:1. Daa med grønnsaker på friland i Randaberg- og Stavanger kommune. Tall fra år 2007 og 2008 i Stavanger kommune kan ikke publiseres (SSB 2015b).

Landbruket ble i 1988 antatt å stå for omkring 60 prosent av de 1600 kg årlige tilførslene av fosfor til Hålandsvatnet (Molversmyr & Sanni 1990). Etter dette ble det gjennomført flere tiltak for endringer i utslippet fra landbruket, blant annet med etablering av fangdammer (Gjedrem & Husveg 2014; Molversmyr 2006a). Fra slutten av 1980-tallet til 2005 antas en årlig reduksjon på omkring 150 kg fosfor (Molversmyr 2006b). Dette anses som en av hovedgrunnene til den bedrede vannkvaliteten som ble vist på begynnelsen av 2000-tallet (Molversmyr 2002). I Hålandsvatnet er interngjødslingen antatt å stå sterkt, med tanke på fosfortilførsel til innsjøen sett i forhold til alloktone tilførsler (Molversmyr 2010).

4.1.2 Avløp

Det ligger ingen renseanlegg eller drikkevannsanlegg i nedbørselettet til Hålandsvatnet (IVAR 2015).

Øst for Hålandsvatnet, i Stavanger kommune, finnes et boligfelt på 98 boliger hvor alle er tilknyttet offentlig avløp. Det tilhørende spillvannet pumpes gjennom Hålandsvatnet i et rør fra 1987, og pumpestasjonen har overløp til Hålandsvatnet. Kristin Bringedal (2016) ansatt i Stavanger kommune forklarer at sjansen for utslipp herfra er minimal, og at det ikke har skjedd store utslipp etter 2010. Like sør for dette boligfeltet ligger et felt med 11 boliger, også her er alle tilknyttet offentlig avløp. Ledningen er fra 2011, og pumpestasjonen her har overløp til Hålandsvatnet.

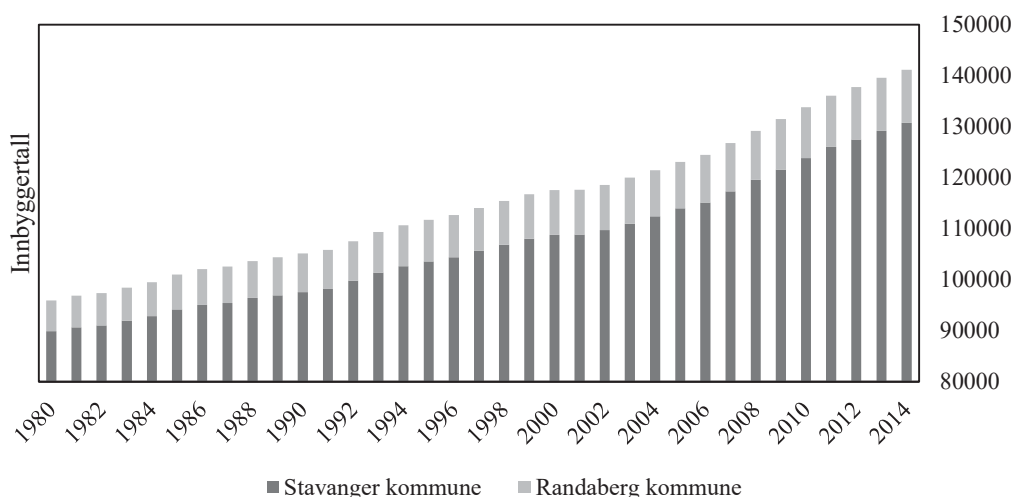
Totalt finnes det 119 boliger på Stavanger kommunes side i nedbørsfeltet tilkoblet offentlig avløp. Spredt avløp finnes ved 29 boliger. Her påpeker Bringedal (2016) at alle anleggene er eldre enn ti år, og må skiftes. Dette skal kommunen prioritere fremover. Det er anslått et utslipp på 56 kg fosfor per år fra de 29 boligene med spredt avløp. Bringedal påpeker at tallene er svært usikre da tilstanden til anleggene ikke er kjent.

I 2011 ble det lagt nytt offentlig avløpsnett på Randaberg kommunes side. Det er kun to boliger som ikke er tilknyttet offentlig avløp, hvorpå disse boligene har septiktank (pers. med. Egeland 2016).

På 2000-tallet ble det gjennomført store saneringstiltak i begge kommunene (Strand 2007). Andel boliger med spredt avløp ble redusert samlet fra 220 til 31 enheter.

4.1.3 Innbyggertall

I Figur 4:2 kan man se en økende befolkningsvekst i både Randaberg- og Stavanger kommune. Den største delen av innbyggerne i Stavanger bor i sentrum, altså utenfor Hålandsvatnet sitt nedbørsfelt. Det finnes ingen nøyaktige innbyggertall for området rundt selve innsjøen. Den sterkeste økningen i innbyggertall ses i Stavanger, men dette skyldes i all hovedsak byutviklingen (Pers. med. Cazon 2016).

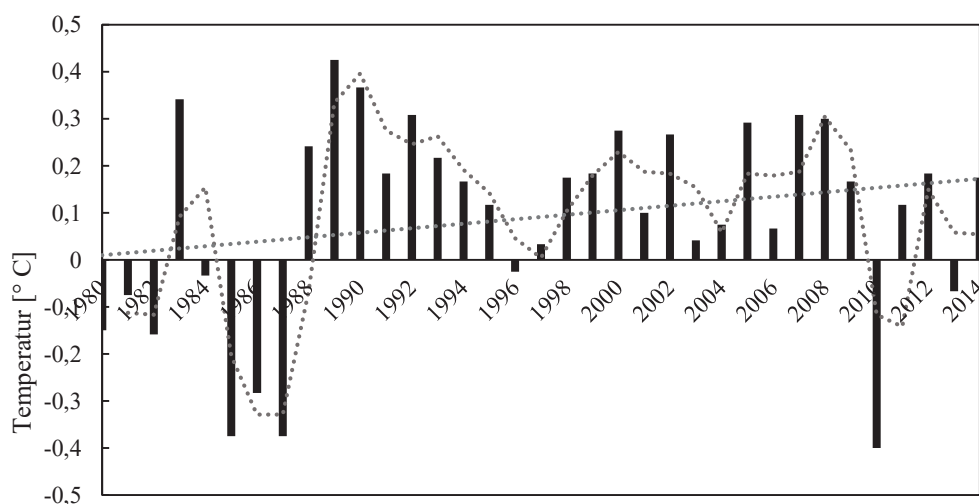


Figur 4.2: Økende innbyggertall i både Randaberg- og Stavanger kommune. Det finnes dessverre ingen spesifikke innbyggertall for selve nedbørsfeltet til Hålandsvatnet (SSB 2015a). Legg merke til at y-aksen starter på 80000 innbyggere.

4.1.4 Temperatur

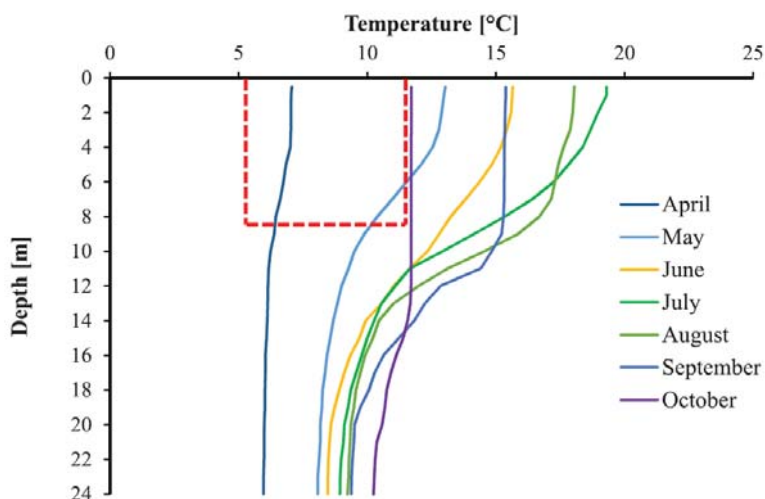
Luftas temperaturavvik fra normalen kan ses i Figur 4.3. Gjennomsnittet per år grunner på gjennomsnittlige månedsverdier. Man kan se at året 1983 var unormalt kaldt sammenlignet med de tre foreliggende og følgende årene. Det samme gjelder 1996 til 1998. Årene 2003 og 2004 var også kalde år, sammenlignet med omkringliggende år.

Lineær trendlinje i Figur 4.3 viser den generelle temperaturøkningen fra 1980 til 2014 på $0,175^{\circ}\text{C}$ for målestasjon «Sola 44560». Glidende trendlinje viser gjennomsnitt for to år.



Figur 4.3: Temperaturavvik fra normalen fra 1980 til 2014. Gjennomsnitt per år er beregnet ut fra månedlig gjennomsnittlig avvik fra normalen (eKlima 2016b). Lineær trendlinje viser den generelle temperaturøkningen fra 1980 til 2014 på $0,175^{\circ}\text{C}$ for målestasjon «Sola 44560». Glidende trendlinje viser gjennomsnitt for to år.

Gjennomsnittlig temperaturprofiler for 2000 og 2004 - 2013, Hålandsvatnet, kan ses i Figur 4:4. Det røde feltet gjenspeiler temperaturer hvor *Planktothrix* antas å ikke være påvirket av stress fra chytrider, da temperaturen er for lav for parasittens vekst og utvikling (se Figur 1:1) (Rohrlack et al. 2015). Ved å studere alle temperaturprofilene fra Figur 4:4 ser man at det er begrenset med tidsrom hvor *Planktothrix* får vokse uten stresspåvirkning fra chytridene.

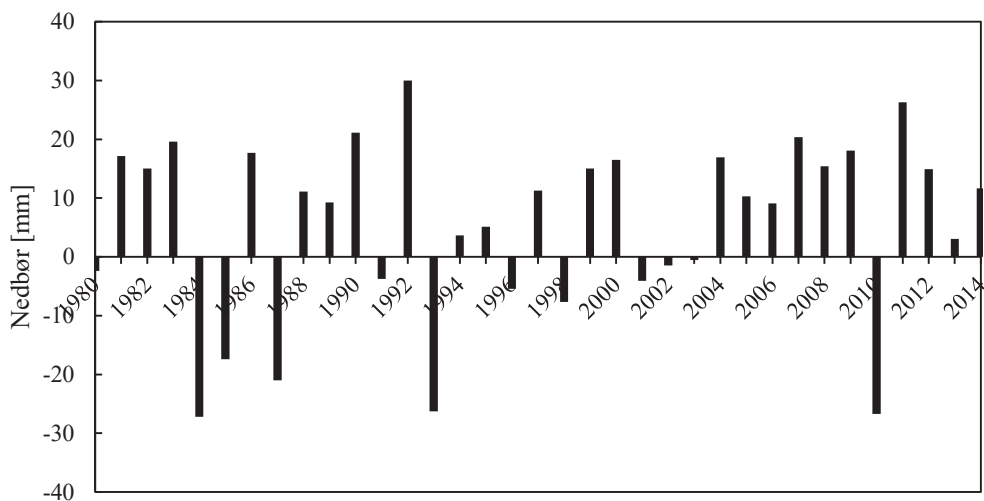


Figur 4:4. Gjennomsnittlige temperaturprofiler for april – oktober årene 2000 og 2004 – 2013. Det røde feltet gjenspeiler temperaturer hvor *Planktothrix* ikke er påvirket av chytrider, da temperaturen er for lav for parasitten. Dypet gjenspeiler gjennomsnittlig beregnet kompensasjonsdyp. Figur direkte fra Rohrlack et al. (2015).

4.1.5 Nedbør

Månedlig gjennomsnittlig avvik fra normalnedbør i millimeter ses i Figur 4:5. Data inkluderer både snø og regn. Dette er gjennomsnittlige verdier, og fanger derfor ikke opp ekstremer. Gjennomsnittlig nedbør har variert mye fra år til år. Legg merke til de høye verdiene fra 2004.

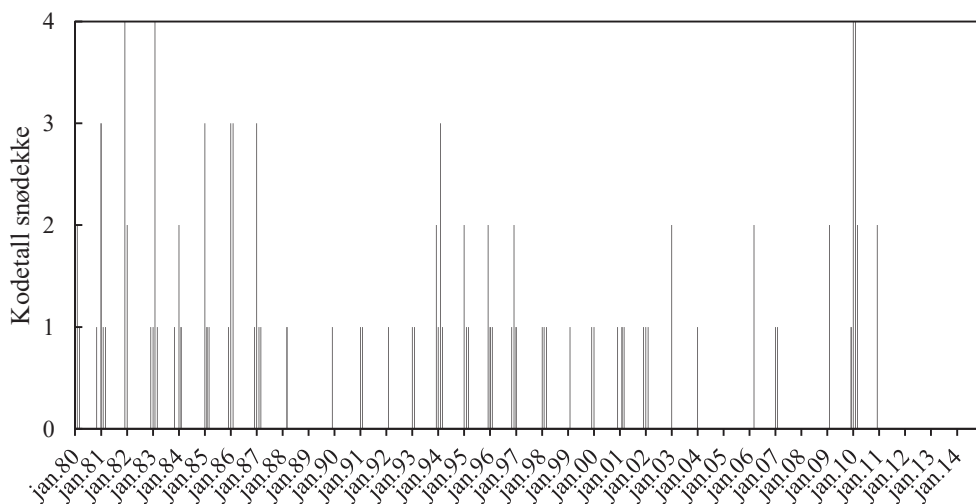
Andel svovel i nedbøren har sunket drastisk fra 1980-tallet til 2014 (e.g. Haande & Skogan 2014; Lund 2014).



Figur 4:5. Månedlig gjennomsnitt i avvik fra normalnedbør i millimeter fra 1980 til 2014 fra målestasjon «Sola 44560» (eKlima 2016b).

4.1.6 Snødekke

Månedlig gjennomsnittlig snødekke, er presentert ved kodetall i Figur 4:6. Kode 1 til 3 betyr at deler av marka var snødekt, og kode 4 betyr at området rundt stasjonen var helt snødekt (eKlima 2016b). Både vinteren 1982 og 1983 opplevde minst en periode med fullt snødekke. Vinteren 2010 opplevde minst to perioder med fullt snødekke.

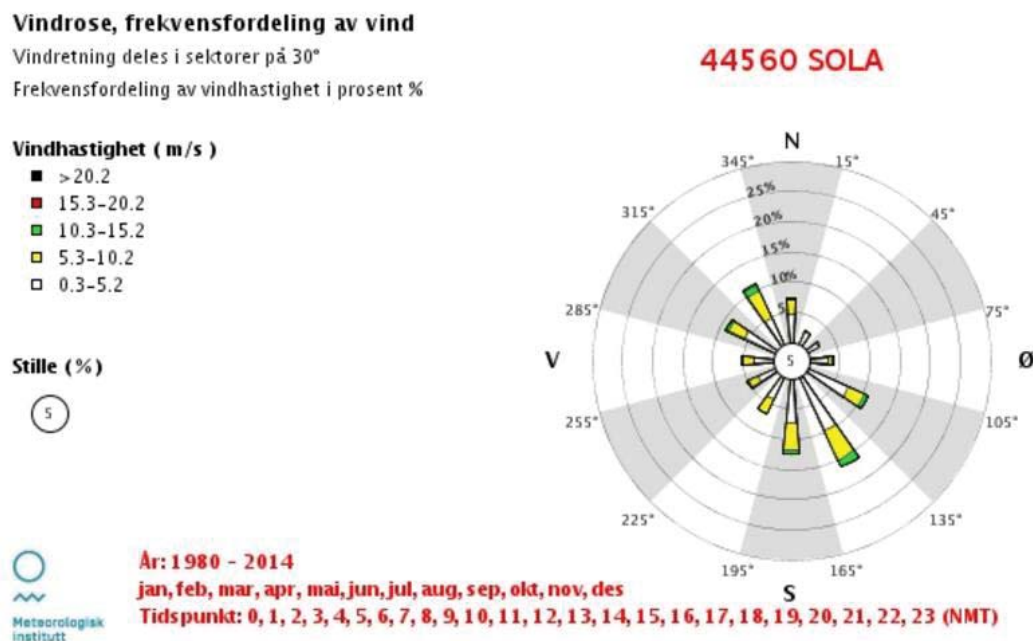


Figur 4:6. Kodetall for snødekke hver måned fra 1980 til 2014. Kode 1 til 3 betyr at deler av marka var snødekt, og 4 betyr at området rundt «Sola 44560» målestasjonen var helt snødekt (eKlima 2016b). Vertikale aksemerker er satt til januar hvert år.

4.1.7 Vind

Fra Figur 4:7 kan man se frekvensfordeling av vindstyrke og -retning. Legg merke til hvordan vindretningen sammenfaller med Hålandsvatnets lengderetning fra

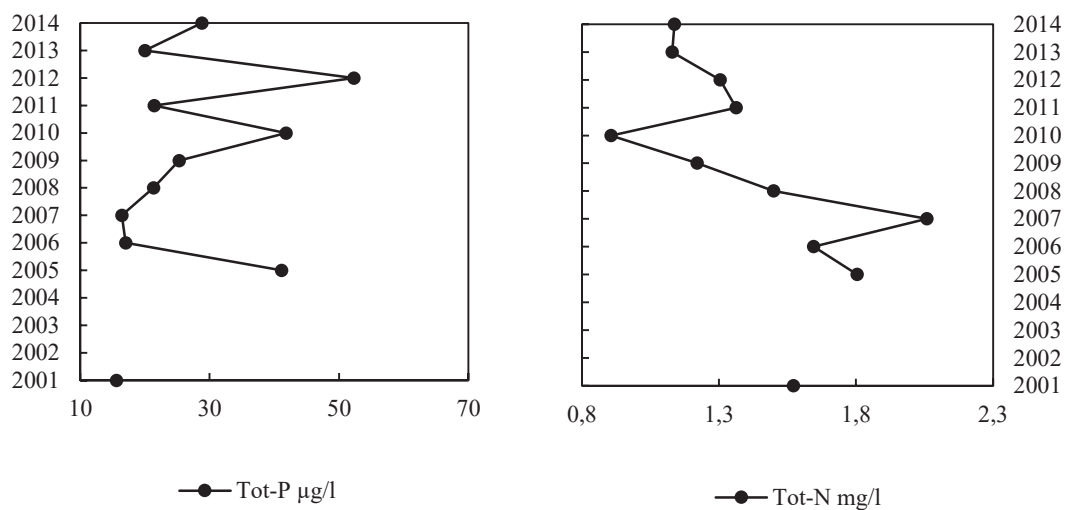
Figur 2:1.



Figur 4:7. Frekvensfordeling med vindrose fra målestasjon «Sola 44560» (eKlima 2016a).

4.1.8 Fosfor og nitrogen

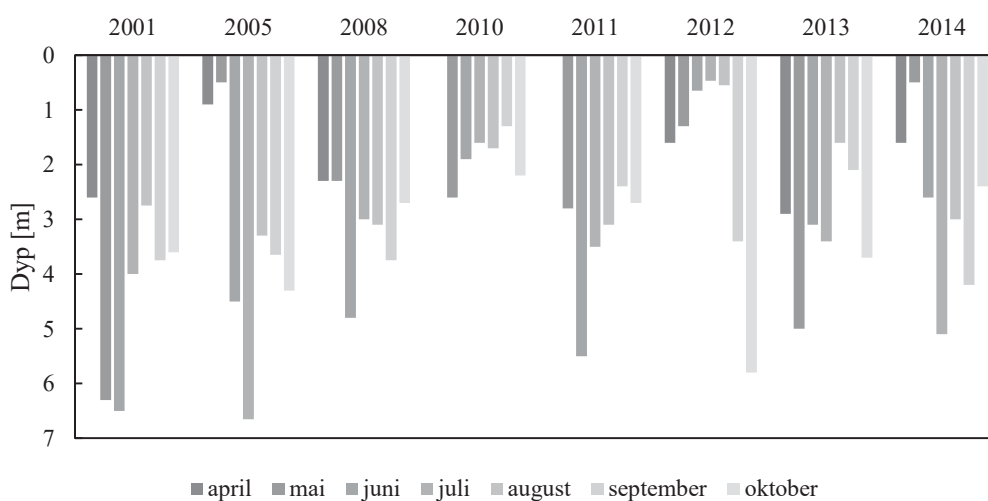
Gjennomsnittlig total mengde fosfor og nitrogen ses i Figur 4:8, med tilhørende rådata i Vedlegg D. Det har vært store årlige variasjoner, og i 2012 ses en topp med over 50 µg fosfor per liter. Data er personlig meddelt av Molversmyr (2016).



Figur 4:8. Venstre: Gjennomsnittlig månedsverdi av fosfor i Hålandsvatnet [$\mu\text{g/L}$]. Det ble ikke gjennomført undersøkelser fra 2002 til 2004. Høyre: Gjennomsnittlig månedsverdi av nitrogen i Hålandsvatnet [mg/L]. Alle tall pers. med. Molversmyr (2016).

4.1.9 Siktedyp

Siktedyp for Hålandsvatnet ses i Figur 4:9. Alle år med eksisterende data er inkludert. Figuren kan tyde på en minkende siktedydbde mot nyere dato, men mengde tilgjengelig data er begrenset.

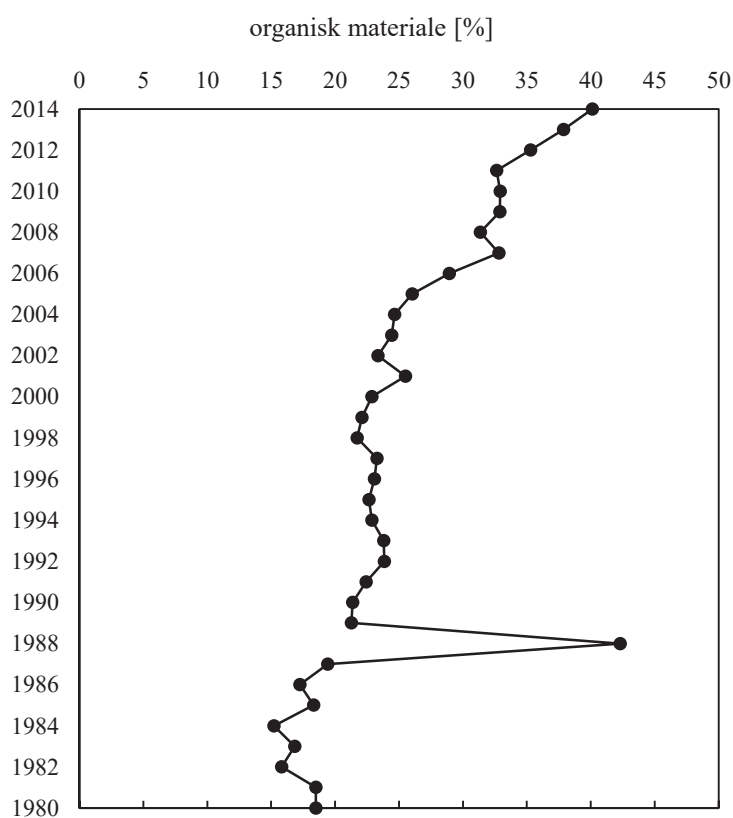


Figur 4:9. Siktedyp for Hålandsvatnet (april – oktober) for årene 2001, 2005, 2008, 2010 – 2014. Tall fra Molversmyr (2002); Molversmyr (2006b); Molversmyr (2009); Molversmyr og Bergan (2011); Molversmyr et al. (2012); Molversmyr et al. (2013); Molversmyr et al. (2014); Molversmyr et al. (2015).

4.2 Sedimentanalyser

4.2.1 Organisk materiale

Man kan ut fra Figur 4:10 se innhold av organisk materiale, hvor trenden viser en økning i organisk materiale fra eldre til nyere sediment. Rådata for datering finnes i Vedlegg E, og beregning av organisk materiale finnes i Vedlegg F. Det er en tydelig topp i organisk materiale i 1988. Dette laget hadde også en signifikant mer brunlig farge enn omkringliggende lag før brenning.

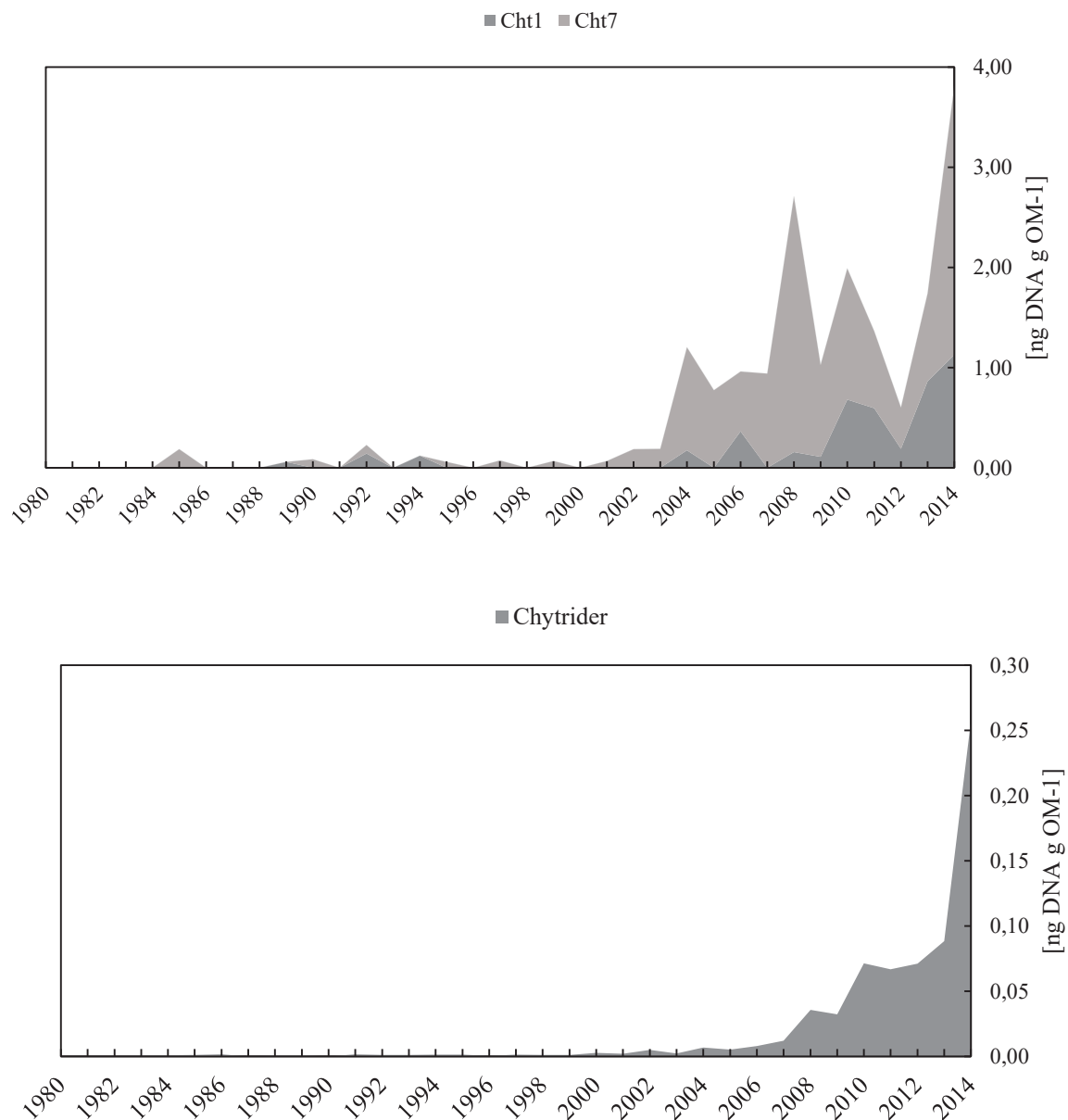


Figur 4:10. Prosent organisk materiale per år, med økende innhold relativt til økende alder. Man kan se en tydelig topp i innhold i 1988.

4.2.2 DNA

DNA-analysene påviste kun tilstedeværelse av to kjemotyper av cyanobakterien *Planktothrix*; Kjemotype 1 (*Planktothrix prolifica*) og Kjemotype 7 (*Planktothrix mougeotii*) (Figur 4:11). Rådata for DNA-analysene finnes i Vedlegg G. Den første toppen i ng DNA ses for Kjemotype 7 i 1985. Videre ses den respektive kjemotypens største tilstedeværelse i 2004, 2008, 2010 og 2014. Kjemotype 1 ses første gang i innsjøen i 1989. Deretter ses dens hoved-topper i 2006, 2010 og 2014. Relativt til Kjemotype 1 er det Kjemotype 7 som dominerer i innsjøen.

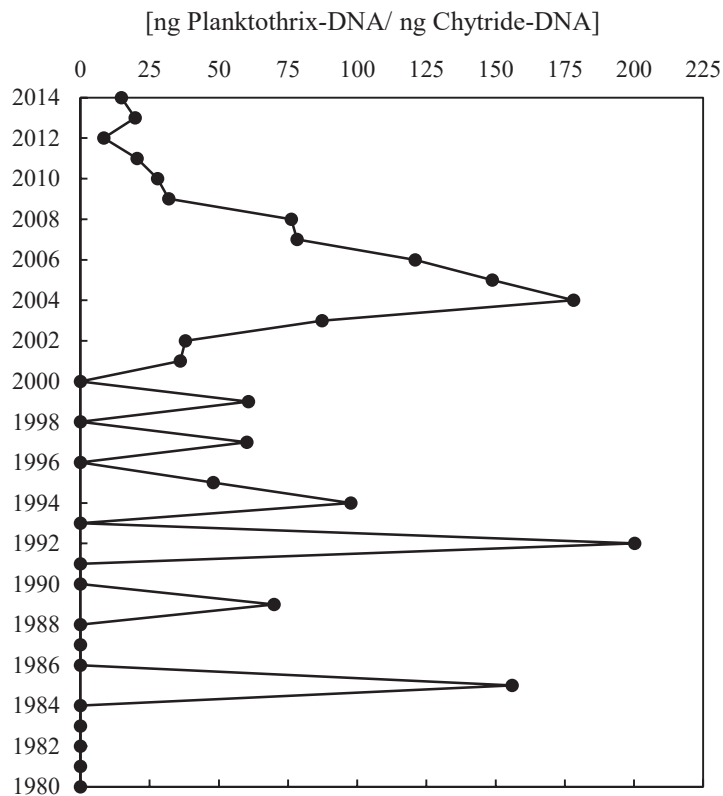
Nederst i Figur 4:11 ser man tidvise svake tilstedeværelser av chytrider på 80- og 90-tallet. Først på 2000-tallet ses en økning i chytrider, med en absolutt topp i 2014.



Figur 4:11. Tilstedeværelse av *Planktothrix* kjemotyper (cht, øverst) og chytrider (nederst) i Hålandsvatnet fra 1980 til 2014. Legg merke til forskjellen i verdiene [ng DNA g OM⁻¹] på y-aksen mellom øvre og nedre del av figuren.

Andel vert i forhold til parasitt ses i Figur 4:12. Dette er et mål på andelen *Planktothrix*-DNA i forhold til chytride-DNA. Således betyr høye verdier en liten andel parasitter i forhold til vert, altså liten stresspåvirkning fra parasitter på *Planktothrix*.

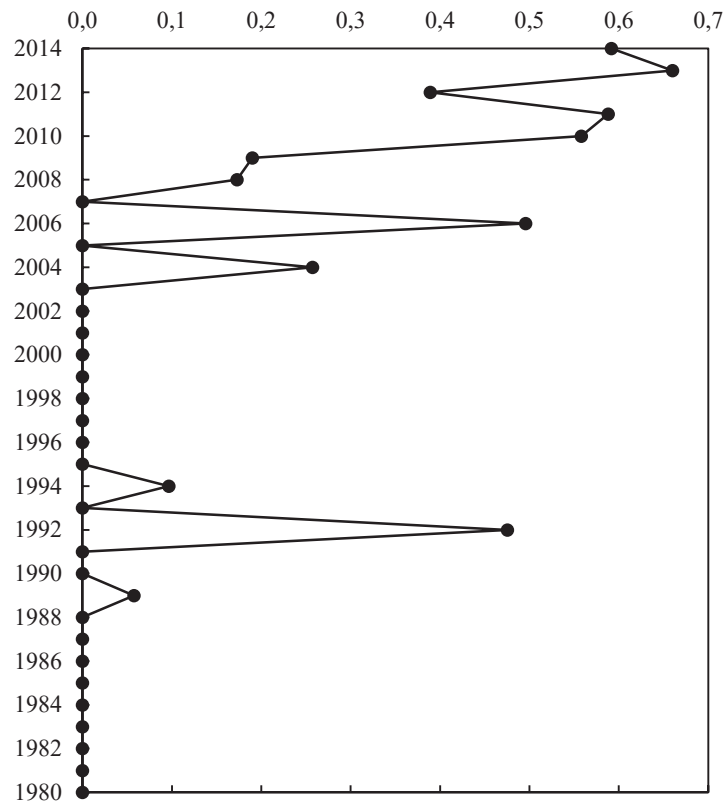
Første år med store mengder *Planktothrix* i forhold til chytrider ses i 1985, etterfulgt av året 1992. I 2004 var det nok et år med mye DNA fra chytrider relativt til DNA fra *Planktothrix*.



Figur 4:12. Andel parasitter i forhold til vert; parasitter som stressfaktor. Høye verdier gjenspeiler en liten andel parasitter i forhold til vert, således liten stresspåvirkning fra parasitter på *Planktothrix* [ng *Planktothrix* DNA/ ng Chytride DNA].

Shannon Wiener Indeks er for *Planktothrix* kjemotypene ses i Figur 4:13. Resultatet tyder på lite diversitet i *Planktothrix*-samfunnet på 80-tallet. Først i 1989 ses mer enn en «art» i *Planktothrix*-populasjonen til Hålandsvatnet. I 1992 var tilstedeværelsen relativt stor av både Kjemotype 1 og 7 (Figur 4:13), samtidig som det var få parasitter tilstede (Figur 4:12). Rådata for utregning av Shannon-Wiener indeksen finnes i Vedlegg H.

I 1994 og 1995 ses en nedgang i andel *Planktothrix* over chytrider (Figur 4:12), mens Shannon Wiener indeksen viser en nedgang i diversitet innad i *Planktothrix*-populasjonen samme periode (Figur 4:13). Ut fra Figur 4:6 kan man se et høyt kodetall for snødekkede vintrere.



Figur 4:13. Shannon Wiener indeks for *Planktothrix*-populasjonene i Hålandsvatnet. Lave verdier representerer lav diversitet innad i *Planktothrix*-populasjonen til Hålandsvatnet.

4.2.3 Pigment

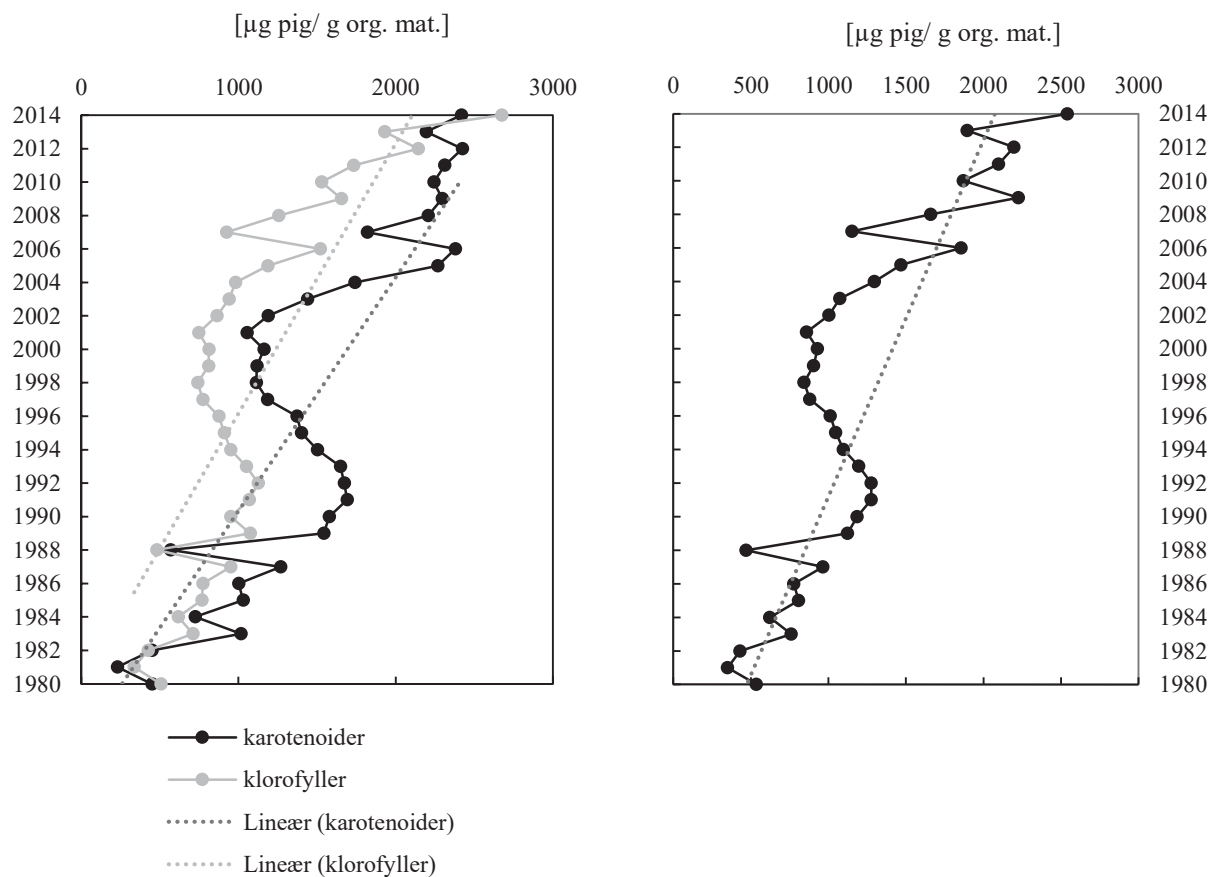
Andel klorofyller og karotenoider korrigert for organisk materiale, vises til venstre i

Figur 4:14. Lineære trendlinjer er inkludert for både klorofyllene og karotenoidene. Således for å bedre kunne vise den generelle nedgangen i pigmenter relativt til økende alder på sedimentet. Klorofyller analysert er: Klorofyll a, -b og -C_{familien} samt de to derivatene pheophytin a og -b. Av karotenoider analysert er β – karoten, alloxanthin, cantaxanthin, lutein, violaxanthin, fucoxanthin, neoxanthin, diatoxanthin, diadinoxanthin, peridinin, dinoxanthin, myxoxanthophyll og echinenone (se Vedlegg I).

Generelt er det færre klorofyller enn karotenoider i sedimentet. Unntakene er 1980, 1981 og 2014. Den lineære trendlinjen viser en generell oppgang i pigmenter i sedimentet, motsatt av sedimentets alder.

Til høyre i

Figur 4:14 ser man samlet μg pigmenter fra klorofyll a, Pheophytin a, β -karoten, lutein, myxoxanthophyll og echinenone, alle pigmenter som er vanlige å finne i cyanobakterier (Wetzel 2001). Her ses en generell nedgang på slutten av 80-tallet og tidlig 90-tallet. På 2000-tallet øker innholdet av pigmenter kraftig.



Figur 4:14. Venstre: Total μg klorofyller og karotenoider over gram organisk materiale. Det er inkludert lineær trendlinje for både klorofyllene og karotenoidene. Disse er inkludert for å bedre vise den generelle nedgangen i pigmenter relativt til økende alder på sedimentet. Klorofyller analysert for er: Chlorophyll a, -b og -c-familien samt to derivatene pheophytin a og -b. Av karotenoider analysert er β -carotene, alloxanthin, cantaxanthin, lutein, violaxanthin, fucoxanthin, neoxanthin, diatoxanthin, diadinoxanthin, peridinin, dinoxanthin, myxoxanthophyll og echinenone. Høyre: Total $\mu\text{g pigment}$ kjent for å finnes i cyanobakterier, også her korrigert for organisk materiale i den respektive sediment-prøven. Pigmenter kjent for å finnes i cyanobakterier er her α -klorofyll, Pheophytin a, β -karoten, lutein, myxoxanthophyll og echinenone. Utvalget underbygges av Vedlegg A (Reuss 2005; Wetzel 2001).

5 Diskusjon

5.1 Datausikkerhet

I 2012 viser overvåkingsdataen til Molversmyr et al. (2014) store forekomster av *P. mougeotii*. Resultatene fra denne oppgaven viser derimot relativt lavt innhold av *P. mougeotii* samme år. Datering er basert på en konstant sedimentasjonsrate, noe som fører til økende usikkerhet relativt til avstanden fra året 1986 (Tsjernobylulykken). I tillegg vil eldre deler av sedimentet ha en tendens til å komprimeres (Cohen 2003; Kyle 2015). Således er det umulig å bruke datering som absolutt alder på sedimentprøver.

Resultater fra sedimentkjerner gjenspeiler ikke alltid faktiske forhold fra vannfasen. Bioturbasjon kan eksempelvis endre den stratigrafiske avsetningen (Cohen 2003; Wetzel 2001). Herbivorer som e.g. sørv kan virvle opp sediment ved døgnvandring (Borgstrøm & Hansen 2000). Sjøtning kan føre til endrede oksygenforhold i hypolimnion, noe som påvirker nedbrytningen. Dette er normalt observert i perioden juni-august for Hålandsvatnet (e.g. Molversmyr et al. 2015). Vinddreven resuspensjon kan i tillegg blande de øverste lagene av sedimentet (Cohen 2003; Reuss 2005; Wetzel 2001). Korte tidsserier kan i tillegg miste målinger av eksempelvis fosfor. Selve innsjøen kan utvane tilførsler og resultere i en forsinkelse til sedimentet (Bührer 2016). Vannets bevegelse, slik som e.g. bølger og vinddreven resuspensjon kan sortere partikler etter størrelse og tetthet. Den generelle trenden i en innsjø morfometri er at grovere partikler legger seg nærmere strandkanten, mens finere partikler akkumulerer på dypere områder (Wetzel 2001).

Alle fotosyntetiserende organismer har pigmenter (Sadava et al. 2011). Med andre ord kan landplanter tilføre pigmenter til innsjøsedimenter alloktont (Reuss 2005; Øygarden et al. 2006). Høyere planter kan inneholde samme type pigment som visse alger (Reuss 2005). Således kan man aldri med 100 prosent sikkerhet si om detekterte sediment-pigmenter stammer fra vannfasen eller landplanter. Oksygenforholdene i den bentiske sonen og mengden organisk materiale som når sedimentet er ofte en limiterende faktor for primærproduksjon (Reuss 2005). Således fordi nedbrytning forbruker oksygen (Foree & McCarty 1970; Jewell & McCarty 1971). Leavitt (1993) påpeker at det kan være vanskelig å fastslå hvorvidt innsjøer har opplevd en økning i algeproduksjon eller om konserverende forhold på sedimentet har økt. Ved høy årlig avsetning øker også bevaringen, da pigmentene blir raskere begravd og beskyttet mot ytre faktorer (Cohen 2003).

Ut fra Figur 4:10 kan man se en markant topp i prosentvis glødetap i året 1988. Selve prøven hadde også en signifikant mer brunlig farge enn omkringliggende lag før brenning, noe som allerede da kunne tyde på høyt innhold av organisk materiale (Molversmyr 2011). I året 1988 var det lite innhold av DNA og svært få pigmenter ble funnet. Således antas det at en stor ikke-fotosyntetiserende organisme som eksempelvis en fisk kan ha blitt liggende i sedimentet (Cohen 2003).

Uttak av sedimentkjerner og behandling av dem kan i stor grad påvirke det endelige resultatet (Cohen 2003). Det er viktig at selve sediment-henteren lar vann passere gjennom røret fritt under nedsenkning. Dersom dette ikke skjer kan det dannes en luftbølge som skyver bort bløtt sediment (Molversmyr 2011), hvorpå de nyeste lagene ikke lenger vil være representative. Pigmenter er sensitive overfor lys, og idet sedimentkjernen tas opp fra vannet starter påvirkningen (Molversmyr 2011; Reuss & Conley 2005). Oppdelingen av selve kjernen ble foretatt innen en time fra opptak, og det antas ikke at lys har ført til store forurensninger av prøvene. Kjernene ble fraktet fra Hålandsvatnet til IRIS laboratorium i oppreist stilling, således for å unngå en homogenisering av kjernene (Molversmyr 2011). Selve oppdelingen ble gjennomført likt for alle sediment-lagene. Dersom kontaminasjon mellom lagene har funnet sted, antas dette likt for alle.

Sedimentarkiver har liten verdi ved korte tidsserier (Cohen 2003). Bühner (2016) viser hvordan fosfor fra tilløpselver til Lake Victoria varierer fra målt mengde fosfor i selve innsjøen og sedimentet. En topp i fosformengde i elven ses først fem til seks år senere i sedimentet. Dette forklares med innsjøens store volum og kapasitet til å «modifisere enkelt-topper». Hålandsvatnet er en middels stor innsjø med oppholdstid på kun 1,3 år, i stor kontrast til Lake Victoria. Om en forsinkelse ses i Hålandsvatnet vil den være mye mer beskjeden der, og det antas derfor ikke å utgjøre noen stor feilkilde.

Det er flere prosesser som styrer hvorvidt fosfor fra sedimentet slippes ut igjen i vannmassene og forårsaker interngjødsling. Hovedprosessene er (1) sedimentets mulighet til å ta opp fosfor, (2) tilstanden til vannet over sedimentet og (3) biotaen i sedimentet (Wetzel 2001). Det er med andre ord svært viktig å kjenne til en innsjøes prosesser for å kunne lese sediment-arkivene på en verdifull måte (Cohen 2003).

At mengden klorofyller er større enn mengden karotenoider i 1980 og 1981 (

Figur 4:14) antas å gjenspeile et skifte i algesammensetning. For 2014 har ikke klorofyll-a og -b fått tid til å bli brutt ned til sine respektive derivater enda, og antas derfor å opptre i store mengder da (Leavitt 1993; Vedlegg A).

I denne oppgaven er DNA for de forskjellige kjemotypene ekstrahert fra samme sediment-kjerne, således med lik påvirkning fra e.g. batymetri, oksygen, sediment-sammensetning og bioturbasjon. Likevel kan degradering være arts-spesifikk (Kyle 2015), men om dette angår forskjellige kjemotyper er enda ikke kjent.

En stor feilkilde er operatørfeil. Denne oppgaven omhandler flere analyser med mange prøver som har gjennomgått samme behandling. Således kan menneskelig svikt fort forekomme (Kyle 2015). Feil i tekniske instrumenter kan også finne sted, hvorpå det kan være vanskelig å finne feilen (Cohen 2003).

5.2 Antropogen påvirkning av chytridiomycosis på *Planktothrix*

Chytridiomycosis på *Planktothrix* kan på flere måter bli underlagt antropogene drivkrefter, med konsekvenser for både chytride- og *Planktothrix*-populasjonen. Eksempelvis leder økt tilført mengde næringsstoffer til en innsjø med økt primærproduksjon. Turbiditeten i vannmassene kan øke som et resultat av økt næringsstofftilførsel, og reduserer således lysets inntrengningsevne (Wetzel 2001). Det samme kan skje ved endret avrenningsregime i nedbørsfeltet. Dette kombinert med lengre stagnasjonsperioder som et resultat av menneskeskapte klimaendringer kan ha store konsekvenser for chytride-*Planktothrix* samfunnet.

Næringsstofftilførsel til Hålandsvatnet er antatt i første rekke å være et resultat av avrenning fra landbruk og avløpsnett. Etter at Hålandsvatnet var anerkjent som en eutrof innsjø på 80-tallet ble det iverksatt tiltak for å bedre vannkvaliteten (Molversmyr 2006b). I første rekke ble avrenningen fra landbruket kraftig redusert, men en sanering av avløpsnettet ble også gjennomført (Molversmyr 2006a). I 2005 skjedde en massiv oppblomstring av *Planktothrix*, noe som i ettertid har gjentatt seg nesten årlig (Figur 4:11; Vedlegg D; Vedlegg J) (Molversmyr 2006b). I nedbørsfeltet dyrkes det i hovedsak grønnsaker på friland (Figur 4:1), en driftsform kjent for overgjødning med høy avrenning (Riley et al. 2012). Nedbørsfeltet følger med andre ord ikke den generelle trenden for landbruket på Jæren (pers. med. Cazon 2016). Det har blitt iverksatt tiltak for å begrense avrenningen som e.g. anleggelse av fangdammer. Om tiltakene er tilstrekkelig ses best ved gjennomføring av en ny tilførselsberegning. I følge pers. med. fra Bringedal (2016) har ikke store episoder med utslipp fra offentlig avløp funnet sted de siste ti årene. Hun forteller videre at det antas null utslipp fra det offentlige avløpet, ettersom det er snakk om et separatsystem. Like fullt forklarer Ødegaard et al. (2012) at det alltid er en betydelig risiko ved slike anlegg. Overvann ledes vanligvis til nærmeste vassdrag, som her vil være Hålandsvatnet. Selv om utslipp fra regnvannsoverløp unngås, er det enda et stort problem med feilkobling på slike system. Da det ikke har kommet opp noe informasjon om kjent feilkobling antas det her at slikt ikke er tilfelle. Det spredte avløpet på Stavangers side av nedbørsfeltet er derimot utdatert, og må byttes ut (pers. med. Bringedal 2016). Tilførselsberegningene til innsjøen ble sist gjennomført i 2006 (Molversmyr 2006a), og dermed er det vanskelig å si hvor mye utslipp landbruket og avløpet står for i dag. Befolkningsveksten har vært stor siden 2006 i begge kommunene (Figur 4:2), noe som har økt trykket på avløpsnettet de siste ti årene. Det antas at samlet ligger fosforutslippene i dag lavere enn hva var tilfeller på 80-tallet (pers. med. Bringedal 2016) og vannkvaliteten er betraktelig forbedret, kjemisk sett (Molversmyr et al. 2015). Man ser en tydelig sammenheng mellom masseforekomster av *Planktothrix* i innsjøen, og mengde total fosfor i vannmassene (Vedlegg D). Dette skyldes at totalt fosfor i vannmassene ofte knyttes opp mot partikler i vannfasen, og kan da være et resultat av stor tilstedeværelse av *Planktothrix*-individer. Fosforutslipp til Hålandsvatnet er kraftig redusert siden 80-tallet (Molversmyr 2006a), men fremdeles forekommer det år med for høye verdier i innsjøen (Figur 4:8; Vedlegg D). Da det formodes at dette ikke i helhet stammer fra utslipp i nedbørsfeltet i dag, antas det en utlekking fra sedimentet -

altså interngjødsling (pers. med. Molversmyr 2016). Selv om mennesker i dag ikke tillater en slik mengde utslipp av fosfor til innsjøen, består fremdeles sedimentet av store konsentrasjoner fosfor. Således antas det at interngjødsling i dag, og fremover, vil kunne ha betydning for innsjøens biota. En ny tilførselsberegning er å anbefale – snarest – for å finne kilden(e) til utslipp (Vedlegg D), og om mulig iverksette tiltak.

God næringsstofftilgang kan redusere lysets inntrengningsevne. Ut fra Vedlegg J ses en mulig tendens til at år med store forekomster av cyanobakterier har relativt små forekomster av andre alger. Motsatt ser det ut til at år med høyt innhold av andre alger har lavere forekomster av cyanobakterier. Dette kan komme av det faktum at i stagnasjonsperioder varmes epilimnion i en slik grad at *Planktothrix* blir sterkt parasittert og derfor sterkt redusert av chytridene (Figur 1:1). Ved 21 °C vil over 60 prosent av *Planktothrix*-populasjonen kunne bli infisert (Rohrlack et al. 2015). Således regulerer *Planktothrix* sin plassering til underliggende kaldere vann. Her trer nye reduserende faktorer i kraft, ved at andre algers oppblomstringer i epilimnion hindrer lysinntrengningen. *Planktothrix* er kjent for å overleve under dårlige lysforhold, men er fremdeles en fotosyntetiserende organisme. Dersom lysinntrengningen reduseres tilstrekkelig vil dette være svært negativt for cyanobakterien (Komárek & Komárková 2004; Walsby & Schanz 2002). Menneskers påvirkning ved for eksempel å «plutselig» redusere innholdet av næringsstoffer, antas å kunne hindre andre algegrupper å foreta masseoppblomstringer i de varme vannmassene. Det slutes at det er en dette man ser i Hålandsvatnet eksempelvis i 2005, som store forekomster av *Planktothrix* (Molversmyr 2006b). Cyanobakterien hadde da tilstrekkelig med lys og relativt lite stress fra chytridene ettersom algene trolig befant seg under epilimnion. Chytridiomycosis hindrer derfor oppblomstringer ved høye temperaturer (Rohrlack et al. 2015; Walsby 2005). Hvordan temperaturer påvirker *Planktothrix*-chytride-samfunnet forklares nærmere i neste delkapittel.

Det er flere drivkrefter som påvirker lysinntrengningen i innsjøer enn hva er forklart over. En reduksjon i tilførte næringsstoffer kan legge godt til rette for *Planktothrix* å overleve i dypere, kaldere vannmasser. Zooplankton og fisk kan redusere andel fytoplankton i epilimnion ved beiting og føre til klarere vann (Borgstrøm & Hansen 2000; Wetzel 2001). Således kan økt lysinntrengning utgjøre en stor drivkraft til variasjon på *Planktothrix*-chytride samfunnet. Andre fytoplankton enn *Planktothrix* kan, som forklart over, øke turbiditeten ved masseforekomster i epilimnion hvorpå lysinntrengningen reduseres (Figur 4:9). Avrenning fra landbruket kan føre til økt turbiditet grunnet høyt partikkelinnhold i avrenningen. Det samme gjelder vinddreven resuspensjon og oppvirvling av sedimentpartikler. Fisk beitende på zooplankton kan resultere i økt mengde fytoplankton i vannmassene (Borgstrøm & Hansen 2000). Lavere svovelinnhold i nedbør fører til mer partikler i vannet (Haaland et al. 2010). Redusert lysinntrengning vil kunne være en negativ drivkraft på *Planktothrix*-chytride samfunnet ved at fitness reduseres for begge parter.

Således har giftige masseforekomster av *Planktothrix* de senere år stått for mye hodekløing og bekymring. Oppblomstringene har ofte opptrådd etter gjennomføring av vannkvalitet-forbedrende tiltak (Ernst et al. 2001; Feuillade & Druart 1994; Jacquet et al. 2005; Molversmyr 2006b).

Fiskesamfunnet er under konstant antropogen påvirkning. Ikke bare settes det ut over 4000 aure-ungel årlig, men nye arter er i tillegg innført. Sørven ble første gang oppdaget i 2011, og det finnes ingen sikker kilde på hvordan den har kommet til innsjøen (pers. med. Landsnes 2016), men studier har vist en viss saltvannstoleranse hos sørv (Solberg 2012). Biologien ved ankomst nye vannforekomster er det lite kjennskap til (Kennedy & Fitzmaurice 1974). Godt kjent er det derimot at sørv kan akselerere en interngjødslingsprosess, ved å føre sedimentet tilbake til vannfasen da den kan spise bunnsediment. Denne prosessen blir igjen forsterket av karpefiskens døgnvandring (Borgstrøm & Hansen 2000). Sørv trenger høye sommertemperaturer for å gjennomføre sin livssyklus (Borgstrøm 2000), noe klimaendringene legger til rette for. Økt næringsstoff i innsjøen øker veksten av vannplanter på grunnere områder, noe som igjen gir sørven nye gyteplasser. Således formodes det at sørven har kommet for å bli i Hålandsvatnet. Slik fiskesamfunnet utarter seg i dag, med en nedgang blant karnivore fiskearter og en økning i karpefisk, antas det at fiskesamfunnet i fremtiden kan bli en betydelig kilde til fosforutlekking (Borgstrøm & Hansen 2000). Økt tilgang på næringsstoffer, som forklart over, vil kunne redusere lysinntrengningen ved å tillate algeoppblomstringer i epilimnion. Dette vil i fremtiden utgjøre en drivkraft til variasjon overfor *Planktothrix*-chytride samfunnet. Dette må tas på alvor, og prøvefiske bør gjennomføres før eventuelle tiltak iverksettes.

Dagens endrede klima fører til endret oppvarmingsregime av vannmassene og ofte lengre stagnasjonsperioder, hvorpå *Planktothrix* vil streve etter å regulere sin plassering i vannmassene til kjøligere dypere vann (IPCC 2015) (Figur 1:1). Således kan man anta at *Planktothrix* blir «fanget» under andre algers oppblomstringer i lengre perioder enn hva antas å ha vært tilfellet før antropogen påvirkning på klimaet.

Det er svært viktig å huske at antropogen påvirkning kommer i tillegg til naturlige prosesser (e.g. Wetzel 2001).

5.3 Chytridiomycosis på *Planktothrix* under sterk vindpåvirkning og lave temperaturer

Hålandsvatnet er en sterkt vindpåvirket innsjø (Figur 4:7) (Molversmyr 2010). Vinden kan skape overflatebølger, som igjen kan skape turbulens (Wetzel 2001). Varmt vann har generelt en lavere tetthet enn kaldere vann (Hendriks 2010), og turbulens på grunn av vannets bevegelse har betydelig påvirkning på biotaen og produktiviteten i innsjøen. Vannbevegelse kan ikke bare påvirke fordelingen av næringsstoffer og temperert vann, men også *Planktothrix* sin fordeling i vannmassene (Wetzel 2001). Selv om algen har små strålingsinduserte gassvakuoler, vil de ikke klare å kontrollere sin plassering

under sterk sirkulasjon. Således vil *Planktothrix* bli sirkulert sammen med vannmassene, og i perioder bli ført langt ned i vannmassene hvor strålingen kan være lav (Oberhaus et al. 2007). Normalt opplever Hålandsvatnet en full sirkulasjon allerede i oktober (Molversmyr et al. 2015), men før full sirkulasjon vil de øverste vannmassene starte sirkulasjonsprosessen. Temperaturen vil med andre ord gradvis synke nedover i de termiske sjiktene, hvorpå sirkulasjonen når dypere og dypere (Figur 4:4). Relativt til hvor dypt sirkulasjonen når, vil det finnes mindre tilgjengelig stråling for alger som befinner seg der (Wetzel 2001). For *Planktothrix* er ikke dette nødvendigvis negativt. Cyanobakterien er kjent for å være konkurransedyktig under lave lysforhold og lave temperaturer, selv om dyktigheten varierer mellom arter (Rohrlack et al. 2015; Walsby 2005).

For chytridene er forholdene derimot annerledes. Deres tålegrense for temperatur ligger over hva grensen til *Planktothrix* gjør. I noen tilfeller vil dette kunne føre til forhold hvor cyanobakterien kan vokse uten stress fra parasitten (Rohrlack et al. 2015). Dette er derimot sjeldent tilfelle i Hålandsvatnet. Ut fra Figur 4:4 ser man at gjennomsnittstemperaturen for selv oktober ligger over minimumsgrensen for chytridenes temperaturgrense. I Hålandsvatnet klarer generelt ikke *Planktothrix* å flykte fra chytridene til kaldere vann. Hvorfor kan reduserte temperaturer likevel være positivt for *Planktothrix*?

Algesamfunnet i Hålandsvatnet består av flere alger enn bare *Planktothrix*, hvor alle kjemper om den samme mengden næringsstoffer. Dersom temperaturene reduseres og andre alger ikke lenger klarer å konkurrere, antas det her at *Planktothrix* får en større mengde av næringsstoffene enn før. Dette kan antagelig, sammen med en rekke andre forhold, være utløsende faktor for en masseforekomst.

På den andre siden kan økt tetthet av *Planktothrix*-individer med et antatt større innhold av næringsstoffer være positivt for chytridene. Parasittens jakt på verten forenkles, og dens næringstilgang og reproduksjonsevne økes (Gerphagnon et al. 2015). Chytridenes reproduktive evne er mye høyere enn for *Planktothrix* (se Figur 1:1). En chytride-infisert *Planktothrix*-oppblomstring har således en typisk rask tilbakegang. Dette ses i Figur 4:12 og Figur 4:13. En slik rask tilbakegang kan underbygge teorien om at næringsstoff-innhold per celle, og da også per organisme, øker. Det er vanskelig å skille dette fra det faktum at tettheten av individer også øker – mer forskning trengs.

I 2010 ses en høye kodetall for snødekke, noe som kan tyde på at innsjøen har vært dekket av is. Temperaturen under isdekket vil tillate *Planktothrix* å vokse under svært lite stress fra chytridene (Halstvedt et al. 2007). Dette gir cyanobakterien en god start før isen forsvinner, og vannmassene fremdeles er for lave for andre alger. Dette kan eksempelvis være en medvirkende faktor for de høye biovolumene målt i 2010.

5.4 Økt genotypediversitet som et resultat av høy stresspåvirkning fra chytrider

Ut fra Shannon Wiener indeksen i Figur 4:13 kan man se at det først ble oppdaget to kjemotyper i Hålandsvatnet i 1989 (se også Figur 4:11). Hvordan en kjemotype «plutselig» kan opptre i en innsjø er fremdeles et spørsmål uten fasitsvar. Kjemotype 1 og -7 er begge funnet på Østlandet lenge før 1983 (Kyle et al. 2015a).

Horisontal genoverføring er som allerede nevnt veldig vanlig blant cyanobakterier, og tillater celler å kvitte seg med DNA som ikke bidrar til økt fitness (Wiedenbeck & Cohan 2011). Slikt DNA kan finnes flytende i omgivelsene (e.g. vann) i opptil flere år (Tooming-Klunderud et al. 2013). Er det da mulig at e.g. trekkfugler kan frakte med seg slikt DNA til nye innsjøer og være en drivkraft til horisontal genflyt? Dette diskuteres videre i neste delkapittel. Tidligere studier har vist at *Planktothrix* individer av samme kjemotype fra to ulike innsjøer hadde 97,2 % likt genmateriale (Tooming-Klunderud et al. 2013). Dette tyder derimot på en transport av hele *Planktothrix*-individer, og ikke bare frittflytende fragmenter av DNA.

Dersom denne spekulasjonen om regional genflyt stemmer, kan innsjøer som får tilført nytt DNA/ nye individer danne nye *Planktothrix* subpopulasjoner. Slike subpopulasjoner vil da kunne produsere oligopeptider som ikke chytridene er tilpasset å overleve/ parasittere. Således fordi parasitten er vist å være kjemotype-spesifikk i valg av vert (Gerphagnon et al. 2015; Sønstebo & Rohrlack 2011). En ny kjemotype i en innsjø vil da hypotetisk kunne vokse uten særlig stress fra parasitten, da selv innenfor chytridenes optimale temperaturforhold hvor vekstraten til *Planktothrix* er høyere enn ved e.g. 5,2 °C (Kyle et al. 2015b; Rohrlack et al. 2015).

Lite eller ingen påvirkning fra parasitter vil være et fortrinn for den nye kjemotypen. I tillegg til at vert-kjemotypen vil bli svekket av chytrider, vil den nå også måtte konkurrere med en ny kjemotypen om de tilgjengelige næringsstoffene. I elementær økologi er det kjent at under stort stress reduseres en organismes forsvarsmekanismer (Smith et al. 2006). Til en viss grad vil økt stress kun indusere høyere forsvarsmekanismer, men her er det snakk om parasitter som er tilpasset deres forsvar. Dette antas derfor å være av liten nytte. Et slikt redusert forsvar og færre tilgjengelige næringsstoffer vil kunne føre til færre næringsstoffer i hver celle av vert-kjemotypen. Således vil chytridenes tilgang til næring bli påvirket. Lavere tetthet av verten gjør det vanskelig for chytridene å finne *Planktothrix* (Gerphagnon et al. 2015; Sime-Ngando 2012), i tillegg til at oppdagede celler vil inneholde mindre næring enn før. Det er vist at *Planktothrix*-populasjoner i Sør-Norge ikke er adskilte, men kan utveksle genotyper (Rohrlack et al. 2008; Rohrlack et al. 2015; Sønstebo & Rohrlack 2011). Chytridene blir nødt til å lære seg å overvinne oligopeptidproduksjonen til den «nye» kjemotypen (Rohrlack et al. 2015). Således blir resultatet lengre varighet på algeoppblomstringene (Rohrlack et al. 2015).

Et slikt kappløp stemmer overens med Red Queen hypotesen. Et høyt mangfold av vertspopulasjonen gjør det vanskelig for en parasitt å effektivt utnytte sin vert. For å holde seg på samme sted må det løpes

(Ibelings et al. 2004). Resultatene fra denne oppgaven underbygger en slik teori. Det vises to kjemotyper som har økende variasjon fra år til år, med oppblomstringer som reduseres raskt (Figur 4:11). *Planktothrix* er under så godt som konstant stresspåvirkning fra chytridene (Figur 4:12). Det ses også en positiv korrelasjon mellom diversitet i genotyper og varigheten av algeoppblomstringene (Figur 4:13).

5.5 Regional genflyt som et resultat av chytridiomycosis på *Planktothrix*

Det er som sagt vist at innsjøer på Sørlandet ikke er adskilte, men kan utveksle genotyper (e.g. Rohrlack et al. 2015). Ptacnik et al. (2010) argumenterer sterkt for at fytoplanktonsamfunns diversitet ikke kun er et resultat av lokalt miljø. Deres data viser at fosforkonsentrasjoner i innsjøer på et regionalt nivå gjenspeiler fytoplanktonsamfunnets diversitet på avstander fra 100 til 400 km. Dette tatt i betraktning må *Planktothrix* diversiteten i Hålandsvatnet ses i sammenheng med innsjøer over hele Sør-Norge, inkludert nordlige deler av Danmark. Så mye som 70 % av variasjonen i lokale fytoplanktonsamfunn kan forklares av regionale drivkrefter, hevder Ptacnik et al. (2010).

I Hålandsvatnet ser man i 1980 at mengden klorofyller ligger over mengden karotenoider (

Figur 4:14). Dette kan tyde på et skifte i algesammensetning i forhold til etterfølgende år. Det er muligheter for at et slikt skifte kan komme etter innføring av nye arter (Ptacnik et al. 2010). Ved å studere Shannon Wiener indeksen i Figur 4:13 ser man stadig sjeldnere år med lav diversitet innad i Hålandsvatnets *Planktothrix* samfunn. Spørsmålet blir da – hva er drivkraften til variasjon?

Under arbeidet med denne oppgaven har det ikke lyktes å finne publikasjoner som forklarer hvordan regional genflyt forekommer – bare bevis på at *Planktothrix*-samfunn er knyttet sammen på regionalt nivå utover hva man tidligere antok (Kyle et al. 2015a; Ptacnik et al. 2010). Trekkfuglers migrasjon finner sted på våren og høsten (Svensson et al. 2004). Således på tidspunkt hvor vannet er kaldere enn på sommeren og sjansen for at *Planktothrix* finnes i epilimnion er større (Rohrlack et al. 2015). En teori er at fugler kan frakte med seg frittflytende DNA eller filamenter av *Planktothrix*, fra et vann til et annet og forårsake regional genflyt. Dette støttes av det faktum at nye kjemotyper opptrer i vann raskere enn hva evolusjon ville tillatt (Figur 4:11). At Tooming-Klunderud et al. (2013) fant over 97 % likt DNA hos like kjemotyper i forskjellige innsjøer underbygger teorien om overføring av *Planktothrix*-filamenter. Muligens fraktes filamentene eller DNA i tarmen til fuglene, men her har det heller ikke lyktes i å finne tilgjengelige publikasjoner. Et annet mulig alternativ kan være at fisk fører med seg bakterier via tarmen under deres vandringer. Da Ptacnik et al. (2010) viste en sammenheng i diversitet mellom innsjøen med over 100 til 400 km avstand anses det som lite sannsynlig at fisk alene står for genflyten. Man kan heller ikke utelukke mennesker som bidragsytere for regional genflyt.

5.6 Vanndirektivets mulige styrende effekt

Vanndirektivet bygger på en økosystembasert forvaltning, som betyr samarbeid på tvers av kommunegrenser for en helhetlig forvaltning av vannforekomstene. Et økosystem ses på som et vassdrag. Hanssen et al. (2014) konkluderer med at for Norge fungerer denne tilnærmingen; alle arbeider for å oppnå samme økologiske mål.

Alle innsjøer tildeles referansetilstander, som skal gjenspeile deres naturlige tilstand (Davidson & Jeppesen 2013; Iversen & Sandøy 2013). For den GIGen Norge er i finnes det som nevnt syv innsjøtyper, for å lette interkalibreringsarbeidet mellom EUs nasjoner (Poikane 2009). Solheim og Schartau (2004) omtaler på den andre siden 24 innsjøtyper i Norge. Standardiseringen vanndirektivet gjennomfører kan resultere i en forvaltning som styrer innsjøer i unaturlige retninger. Således ved å strebe etter å nå usanne referansetilstander. Dersom en innsjø har naturlig høyt partikkelinnhold, vil dette eksempelvis være lite gunstig for *Planktothrix* som prøver å unnsnippe chytrider i kaldere vann (Walsby 2005). Å pålegge forvaltningen å oppnå en «bedre» referansetilstand enn hva ville vært naturlig kan potensielt legge til rette for arter som ikke hører hjemme i innsjøen. Et eksempel kan være dersom siktedypet økes i en så omfattende grad at *Planktothrix* kan leve uten påvirkning av chytrider på dypt kaldt vann (Rohrlack et al. 2015).

Sterkt modifiserte vannforekomster tildeles ingen referansetilstand (Vanndirektivet 2000). Derimot arbeides det etter økologiske og kjemiske potensialer (Poikane 2009). Dette kan resultere i at forvaltningen lar den unaturlig akselererte eutrofieringsprosessen utvikle seg, uten noen særlig grad av regulering. Dersom en slik innsjø ligger i et vassdrag innenfor 100 – 400 km avstand fra en annen innsjø, vil denne potensielt kunne opptre som et økologisk overskuddsområde mellom metapopulasjonene innenfor den gitte radiusen (Ptacnik et al. 2010).

Hålandsvatnet faller som sagt under vanndirektivets tilstandsklasse «svært dårlig». Det medfører at forvaltningen er pålagt å utføre vannkvalitetsforbedrende tiltak (2000/60/EF). Spørsmålet blir da; hvordan kan man iverksette tiltak uten å kjenne til hva som er utløsende faktor for algeoppblomstringene? Tidligere har man latt limiterende næringsstoffer få så godt som all skylden for algeoppblomstringer, etterfulgt av temperatur og lys (Vollenweider 1968). Nyere forskning har derimot vist at cyanobakterier som *Planktothrix* kan variere i kjemotyper relativt uavhengig av lys, temperatur og næringsstoffer (Rohrlack et al. 2008). Tidligere har innsjøer og vassdrag blitt sett på som et økosystem (Økland & Økland 1995), og eksempelvis omtalte Tollan (2002) nedbørsfeltet som «naturens ramme». Dette bør nå til dels revurderes. Genflyt mellom innsjøer fra ulike vassdrag spiller en stor rolle hva angår diversiteten av fytoplankton innad i en innsjø (Ptacnik et al. 2010; Tooming-Klunderud et al. 2013). Dette er viktig for forvaltningen å kjenne til, og kan potensielt utgjøre en stor drivkraft til variasjon. Det trengs mer forskning på *Planktothrix*-chytride interaksjoner, og tilgjengelig data er fremdeles begrenset (Kyle et al. 2015c). Det et vanskelig oppdrag forvaltningen i dag står overfor.

6 Veien videre

En videreutvikling av metodene for både DNA- og pigmentekstrahering er nødvendig for å øke tillitten til resultatene.

Hvorvidt begrepet økosystembaserts tilnærming burde gjøres om på kan kun vurderes på grunnlag av mer forskning. Det er viktig å finne ut hvordan regional genflyt blant fytoplankton forekommer, og i hvilken utstrekning det forekommer. Et mulig forskningsprosjekt kan være å undersøke tarminnholdet til migrerende fugler for cyanobakterier, eventuelt etterfulgt av cyanobakterienes overlevelsesgrad i tarmen. Dersom sterkt eutrofe vannforekomster kan fungere som genbanker for nærliggende innsjøer må det dokumenteres hvordan dette skjer for å eventuelt hindre spredning.

Hålandsvatnet har begrensede kontinuerlig data fra *in-situ* målinger. Det er ønskelig at den gode trenden fra 2010 fortsettes, og at målinger gjøres årlig. Lengre tidsserier viser variasjon i innsjøen, og hvordan dette forplantes til sedimentet. Dette er nyttig informasjon hva angår tolking av paleolimnologiske arkiv.

Tidsserien for denne undersøkelsen er for kort til å peke ut antropogen påvirkning i resultatene direkte. Sålede er det heller ikke mulig å peke på naturlig variasjon. En lengre tidsserie er nødvendig for å kunne peke på drivkrefter til variasjon med større sikkerhet.

Å kunne sammenligne flere paleolimnologiske studier både på regionalt og globalt nivå er svært hensiktsmessig. Da fordi lange tidsserier om vannforekomster er sjeldne, men også for å bedre vurdere trender og drivkrefter.

7 Konklusjon

Resultatene fra denne undersøkelsen tyder på at chytrider opptrer som en drivkraft til variasjon for *Planktothrix*-populasjonen i Hålandsvatnet, noe som forsterker oppgavens hypotese. Det ble gjort funn av tidligere forekomster av Kjemotype 1, og -7, mens Kjemotype 5 og -9 ikke ble oppdaget. Studiet tyder på at Kjemotypene 1 og -7, i samsvar med Red Queen hypotesen hvor coevolusjon mellom parasitt og vert forklares med et "kappløp" for å oppnå best fitness, har økende variasjon fra år til år. Tidligere studier har vist at oppblomstringene reduseres raskt med en positiv korrelasjon mellom diversitet i genotyper og varigheten av algeoppblomstringene.

Chytridene får først mulighet til å være en pådriver til variasjon da andre lokale og regionale drivkrefter legger til rette for det. Dersom *Planktothrix*-populasjonen reduseres av andre konkurrenter/ tilgang på lys til et slikt nivå at parasitten ikke lenger klarer å utnytte verten, vil ikke chytridene lenger utgjøre en drivkraft til økt diversitet. Hålandsvatnet er en innsjø hvor chytridene sjeldent reduseres av lave temperaturer, og tillater derfor sjeldent *Planktothrix* å komme i termiske refugier. For å unnslipe chytride-indusert stress blir *Planktothrix* nødt til å danne nye oligopeptider som soppen ikke tåler, altså å øke sin diversitet. Således driver chytridiomycosis på *Planktothrix*-populasjonen i Hålandsvatnet til økt diversitet på gennivå. Det antas også at DNA-sekvenser og eller hele filamenter av *Planktothrix* kan utveksles mellom innsjøer over større avstander. Kjemotyper oppdaget i Hålandsvatnet er tidligere påvist på Østlandet, over 300 kilometer unna.

Det har til nå vært relativt lite forskning basert på bruk av sediment for å analysere *Planktothrix* DNA. Offentlig forvaltning kan bruke sediment for å bestemme tilstedeværelsen av giftproduserende alger i tidligere uovervåkede innsjøer for å gjennomføre nødvendige tiltak. Mer forskning er nødvendig for å videreutvikle metoder for å øke forståelsen av *Planktothrix*-chytride interaksjoner. Dette er svært viktig for bærekraftig forvaltning av dagens vannressurser.

«The past is the key to the future».

8 Referanser

- 2000/60/EC. (2003). *Common implementation strategy for the water framework directive (2000/60/EC)*.
- 2000/60/EF. (2000). *Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for Community action in the field of water policy*.
- Agha, R. & Quesada, A. (2014). Oligopeptides as Biomarkers of Cyanobacterial Subpopulations. Toward an Understanding of Their Biological Role. *Toxins*, 6: 1929-1950.
- Allan, J. D. & Castillo, M. M. (2007). *Stream ecology: structure and function of running waters*: Springer Science & Business Media. 436 s.
- Appleby, P. (2002). Chronostratigraphic techniques in recent sediments. I: *Tracking environmental change using lake sediments*, s. 171-203: Springer.
- Barta, J. L., Monroe, C., Teisberg, J. E., Winters, M., Flanigan, K. & Kemp, B. M. (2014). One of the key characteristics of ancient DNA, low copy number, may be a product of its extraction. *Journal of Archaeological Science*, 46: 281-289.
- Berger, L., Hyatt, A. D., Speare, R. & Longcore, J. E. (2005). Life cycle stages of the amphibian chytrid *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Diseases of Aquatic Organisms*, 68 (1): 51-63.
- Bianchi, T. S., Johansson, B. & Elmgren, R. (2000). Breakdown of phytoplankton pigments in Baltic sediments: effects of anoxia and loss of deposit-feeding macrofauna. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 251 (2): 161-183.
- Billen, G., Servais, P. & Becquevort, S. (1990). Dynamics of bacterioplankton in oligotrophic and eutrophic aquatic environments: bottom-up or top-down control? *Hydrobiologia*, 207 (1): 37-42.
- Borgstrøm, R. (1995). Dynamiske endringer i ørretbestander. i: R. Borgstrøm, B. Jonsson og: 55-66.
- Borgstrøm, R. (2000). Ferskvannsfisk-en viktig ressurs i fortid og nåtid. *Fisk i Ferskvann: Et samspill mellom bestander, miljø og forvaltning*, 2: 11-20.
- Borgstrøm, R. & Hansen, L. P. (2000). *Fisk i ferskvann: et samspill mellom bestander, miljø og forvaltning*: Landbruksforlaget.
- Boyle, J. (2004). A comparison of two methods for estimating the organic matter content of sediments. *Journal of Paleolimnology*, 31 (1): 125-127.
- Bührer, H. (2016). *Tolerable Phosphorus Load for Lake Constance*. Tilgjengelig fra: <http://homepages.eawag.ch/~buehrer/LitBue.html> (lest 03.03.2016).
- Cohen, A. S. (2003). *Paleolimnology: the history and evolution of lake systems*: Oxford University Press, USA.
- Cronin, T. M. (2009). *Paleoclimates: understanding climate change past and present*: Columbia University Press.

- Cuddington, K. & Leavitt, P. (1999). An individual-based model of pigment flux in lakes: Implications for organic biogeochemistry and paleoecology. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56 (10): 1964-1977.
- Davidson, T. A. & Jeppesen, E. (2013). The role of palaeolimnology in assessing eutrophication and its impact on lakes. *Journal of Paleolimnology*, 49 (3): 391-410.
- Davis, P. A., Dent, M., Parker, J., Reynolds, C. S. & Walsby, A. E. (2003). The annual cycle of growth rate and biomass change in *Planktothrix* spp. in Blelham Tarn, English Lake District. *Freshwater Biology*, 48 (5): 852-867.
- Dokulil, M. T. & Teubner, K. (2000). Cyanobacterial dominance in lakes. *Hydrobiologia*, 438 (1-3): 1-12.
- eKlima. (2016a). *Frekvensfordeling med vindrose, målestasjon Sola 44560, 1980-201*. Meteorologisk institutt: www.eKlima.no.
- eKlima. (2016b). *Månedsverdier, temperatur og nedbør, målestasjon Sola 44560, 1980-2014*. Meteorologisk institutt: www.eKlima.no.
- Ernst, B., Hitzfeld, B. & Dietrich, D. (2001). Presence of *Planktothrix* sp. and cyanobacterial toxins in Lake Ammersee, Germany and their impact on whitefish (*Coregonus lavaretus* L.). *Environmental Toxicology*, 16 (6): 483-488.
- Fastner, J., Erhard, M. & von Döhren, H. (2001). Determination of oligopeptide diversity within a natural population of *Microcystis* spp.(Cyanobacteria) by typing single colonies by matrix-assisted laser desorption ionization–time of flight mass spectrometry. *Applied and environmental microbiology*, 67 (11): 5069-5076.
- Feuillade, M. & Druart, J. (1994). The long-term effect of the sewage diversion on the phytoplankton composition and biomass. *Advances in limnology*[*ERGEB. LIMNOL./ADV. LIMNOL.*]. 1994.: 55-76.
- FOR-2006-12-15-1446. (2006a). *Forskrift om rammer for vannforvaltningen*: Klima- og miljødepartementet.
- FOR-2006-12-15-1446. (2006b). *Forskrift om rammer for vannforvaltningen*: Klima- og miljødepartementet.
- Free, E. G. & McCarty, P. L. (1970). Anaerobic decomposition of algae. *Environmental Science & Technology*, 4 (10): 842-849.
- Gerphagnon, M., Macarthur, D. J., Latour, D., Gachon, C. M. M., Van Ogtrop, F., Gleason, F. H. & Sime-Ngando, T. (2015). Microbial players involved in the decline of filamentous and colonial cyanobacterial blooms with a focus on fungal parasitism. *Environmental Microbiology*, 17 (8): 2573-2587.
- Gjedrem, O. & Husveg, O. (2014). Årsmelding for "frivillige tiltak i landbruket". *Frivillige tiltak i landbruket* (Jæren vannområde): 23.

- Guiry, M. D. (2002). *AlgaeBase*. World-wide electronic publication: National University of Ireland, Galway. Tilgjengelig fra: http://www.algaebase.org/search/genus/detail/?genus_id=Bc3a602ace2a09adc&-session=abv4:8027B2120786011269mNgD4D6CAA (lest 08.03.16).
- Haaland, S., Hongve, D., Laudon, H., Riise, G. & Vogt, R. (2010). Quantifying the drivers of the increasing colored organic matter in boreal surface waters. *Environmental Science & Technology*, 44 (8): 2975-2980.
- Haande, S. & Skogan, O. A. S. (2014). Overvåking av Gjersjøen og Kolbotnvannet med tilløpsbekker 1972-2013-med vekt på viktige resultater fra 2013 Datarapport. 16.
- Halstvedt, C. B., Rohrlack, T., Andersen, T., Skulberg, O. & Edvardsen, B. (2007). Seasonal dynamics and depth distribution of *Planktothrix* spp. in Lake Steinsfjorden (Norway) related to environmental factors. *Journal of plankton research*, 29 (5): 471-482.
- Hanssen, G. S., Hovik, S. & Hundere, G. C. (2014). Den nye vannforvaltningen-Nettverksstyring i skyggen av hierarki. *Norsk statsvitenskapelig tidsskrift* (03): 155-180.
- Harris, D. C. (2010). *Quantitative chemical analysis*: Macmillan. 146 s.
- Hendriks, M. (2010). *Introduction to physical hydrology*: Oxford University Press.
- Ibelings, B. W., De Bruin, A., Kagami, M., Rijkeboer, M., Brehm, M. & Donk, E. V. (2004). Host parasite interactions between freshwater phytoplankton and chytrid fungi (Chytridimycota). *Journal of Phycology*, 40 (3): 437-453.
- IPCC. (2015). *Climate Change 2014: Mitigation of Climate Change*, b. 3. Intergovernmental Panel on Climate Change: Cambridge University Press.
- IVAR. (2015). Årsrapport 2014. Interkommunalt vann, avløp og renovasjon. 43 s.
- Iversen, A. & Sandøy, S. (2013). Klassifisering av miljøtilstand i vann. *Økologisk og kjemisk klassifiseringssystem for kystvann, grunnvann, innsjøer og elver*, Veileder 02:2013 (vannportalen): 230.
- Jacquet, S., Briand, J.-F., Leboulanger, C., Avois-Jacquet, C., Oberhaus, L., Tassin, B., Vinçon-Leite, B., Paolini, G., Druart, J.-C. & Anneville, O. (2005). The proliferation of the toxic cyanobacterium *Planktothrix rubescens* following restoration of the largest natural French lake (Lac du Bourget). *Harmful algae*, 4 (4): 651-672.
- Jewell, W. J. & McCarty, P. L. (1971). Aerobic decomposition of algae. *Environmental Science & Technology*, 5 (10): 1023-1031.
- Jørgensen, P., Sørensen, R. & Haldorsen, S. (1997). *Kvartærgeologi*: Landbruksforlaget.
- Kennedy, M. & Fitzmaurice, P. (1974). Biology of the Rudd Scardinius erythrophthalmus (L) in Irish Waters. *Proceedings of the Royal Irish Academy. Section B: Biological, Geological, and Chemical Science*, 74: 245-303.
- Klug, W. S., Cummings, M. R., Spencer, C. A. & Palladino, M. A. (2010). Essentials of genetics. *Benjamin Cummings, Pearson Education*: 522.

- Komárek, J. & Komárková, J. (2004). Taxonomic review of the cyanoprokaryotic genera *Planktothrix* and *Planktothricoides*. *Czech Phycology*, 4: 1-18.
- Kyle, M. (2015). *Learning from the past; using lake sediments as chemical and biological archives*: Norwegian University of Life Science. 169 s.
- Kyle, M., Andersen, T., Haande, S. & Rohrlack, T. (2015a). Historical *Planktothrix* diversity across seven Norwegian lakes implies environmentally driven niche differentiation. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3: 104.
- Kyle, M., Haande, S., Ostermaier, V. & Rohrlack, T. (2015b). The red queen race between parasitic chytrids and their host, *Planktothrix*: A test using a time series reconstructed from sediment DNA. *PloS one*, 10 (3): e0118738.
- Kyle, M., Haande, S., Sønstebo, J. & Rohrlack, T. (2015c). Amplification of DNA in sediment cores to detect historic *Planktothrix* occurrence in three Norwegian lakes. *Journal of Paleolimnology*, 53 (1): 61-72.
- Küpper, H., Spiller, M. & Küpper, F. C. (2000). Photometric method for the quantification of chlorophylls and their derivatives in complex mixtures: fitting with Gauss-peak spectra. *Analytical biochemistry*, 286 (2): 247-256.
- Langeland, A., L'Abbe, J. H., Jonsson, B. & Jonsson, N. (1991). Resource Partitioning and Niche Shift in Arctic Charr *Salvelinus alpinus* and Brown Trout *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology*, 60 (3): 895-912.
- Larsen, V. A. & Dybvig, S. (2006). *Friluftskart for Stavanger*: Park og idrett, Stavanger kommune.
- Lawrence, J. G. & Roth, J. R. (1996). Selfish Operons: Horizontal Transfer May Drive the Evolution of Gene Clusters. *Genetics*, 143 (4): 1843-1860.
- Leavitt, P. R. (1993). A review of factors that regulate carotenoid and chlorophyll deposition and fossil pigment abundance. *Journal of Paleolimnology*, 9 (2): 109-127.
- Leavitt, P. R. & Findlay, D. L. (1994). Comparison of Fossil Pigments with 20 Years of Phytoplankton Data from Eutrophic Lake 227, Experimental Lakes Area, Ontario. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51 (10): 2286-2299.
- Leavitt, P. R. & Hodgson, D. A. (2002). Sedimentary pigment. In: Smol, J. P., Last, W. M., Birks, H. J. B. (eds) *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 3: Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators*. 295-325.
- Lindanger, B. (1996). *Randaberg kultursoga frå 1945 - 1996*: Randaberg Kommune. 407 s.
- Lund, R. A. (2014). Kalking i laksevassdrag skadet av sur nedbør. Tiltaksovervåking i 2013. Miljødirektoratet. 390 s.
- Mathez, E. A. (2000). *Earth: inside and out*. The new press: American history og national history.
- MD. (2016). *Naturbase*. Miljødirektoratet. Tilgjengelig fra: <http://kart.naturbase.no/> (lest 05.04.2016).
- Molversmyr, Å. & Sanni, S. (1990). Hålandsvatnet. Resipientundersøkelse. I: Rogalandsforskning (red.). *RF- 28/90*. 59 s.

- Molversmyr, Å. (2002). Undersøkelse av miljøforholdene i Hålandsvatnet 2001. I: Rogalandsforskning (red.). *RF - 2002/53*.
- Molversmyr, Å. (2006a). Hålandsvatnet tilførselsberegninger. I: IRIS (red.). *2006/134*. 7 s.
- Molversmyr, Å. (2006b). Undersøkelser i Hålandsvatnet 2005. I: IRIS (red.). *2006/068*, IRIS 2010-114. 22 s.
- Molversmyr, Å. (2007). Overvåking av Jærvassdrag 2006, datarapport. I: IRIS (red.). *2007/035*. 39 s.
- Molversmyr, Å. (2009). Undersøkelser i Hålandsvatnet i 2008 og vinteren 2009. I: IRIS (red.). *2009/274*. 19 s.
- Molversmyr, Å. (2010). Undersøkelser av sedimentene i Hålandsvatnet. I: IRIS (red.). *2010/114*: . 22 s.
- Molversmyr, Å. (2011). Metoder for innsjøhistoriske undersøkelser for kartlegging av eutrofiutvikling. I: IRIS (red.). *2011/239*. 17 s.
- Molversmyr, Å. & Bergan, M. A. (2011). Overvåking Jærvassdrag 2010, datarapport. I: IRIS (red.). *2011/052*. 103 s.
- Molversmyr, Å., Schneider, S., Bergan, M. A., Edvardsen, H. & Mjelde, M. (2012). Overvåking Jærvassdrag 2011, datarapport. I: IRIS (red.). *2012/023*. 135 s.
- Molversmyr, Å., Schneider, S., Edvardsen, H., Berger, H. M. & Bergan, M. A. (2013). Overvåking Jærvassdrag 2012, datarapport. I: IRIS (red.). *2013/030*. 131 s.
- Molversmyr, Å., Schneider, S., Edvardsen, H. & Bergan, M. A. (2014). Overvåking av Jærvassdrag 2013, datarapport. I: IRIS (red.). *2014/025*. 117 s.
- Molversmyr, Å., Schneider, S., Edvardsen, H., Bergan, M. A. & Aanes, K. J. (2015). Overvåking av Jærvassdrag 2014, datarapport. I: IRIS (red.). *2015/028*. 161 s.
- Naqvi, K. R., Hassan, T. H. & Naqvi, Y. A. (2004). Expeditious implementation of two new methods for analysing the pigment composition of photosynthetic specimens. *Spectrochimica Acta Part A: Molecular and Biomolecular Spectroscopy*, 60 (12): 2783-2791.
- Nedreaas, Hesthagen, Wienerroither, Brabrand, Bergstad, Bjelland, Byrkjedal, Christiansen, Fiske, Jonsson, et al. (2015). Norsk rødliste for fisker. *Artsdatabanken*
- NGU. (2016). *Løsmassekart N50/N250*. Norges Geologiske Undersøkelse. Tilgjengelig fra: <http://geo.ngu.no/kart/minkommune/?kommunenr=1103> (lest 10.04.2016).
- NVE. (2015). *Atlas*. Dybdekart: Norges vassdrags- og energi direktorat. Tilgjengelig fra: <http://gis3.nve.no/dybdekart/dk1554.pd> (lest 06.08.2015).
- NVE. (2016). *Atlas*: Norges vassdrags- og energi direktorat. Tilgjengelig fra: <http://gis3.nve.no/link/?link=elvenett> (lest 06.03.2016).
- Oberhaus, L., Briand, J. F., Leboulanger, C., Jacquet, S. & Humbert, J. F. (2007). Comparative effects of the quality and quantity of light and temperature on the growth of *Planktothrix agardhii* and *P. rubescens*1. *Journal of Phycology*, 43 (6): 1191-1199.
- Paerl, H. W. & Huisman, J. (2009). Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms. *Environmental Microbiology Reports*, 1 (1): 27-37.

- Paerl, H. W., Hall, N. S. & Calandrino, E. S. (2011). Controlling harmful cyanobacterial blooms in a world experiencing anthropogenic and climatic-induced change. *Science of The Total Environment*, 409 (10): 1739-1745.
- Paerl, H. W. & Otten, T. G. (2013). Harmful Cyanobacterial Blooms: Causes, Consequences, and Controls. *Microbial Ecology*, 65 (4): 995-1010.
- Poikane, S. (2009). Water framework directive intercalibration technical report: Part 2: Lakes. *JRC Scientific and Technical Reports, EUR*, 23838: 174.
- Ptácník, R., Andersen, T., Brettum, P., Lepistö, L. & Willén, E. (2010). Regional species pools control community saturation in lake phytoplankton. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277 (1701): 3755-3764.
- Randaberg. (2009-2022). *Kommuneplan 2009-2022 for Randaberg kommune*. 121 s.
- Reuss, N. (2005). *Sediment pigments as biomarkers of environmental change*. Ministry of the Environment, Denmark: Aarhus universitet, National Environmental Research Institute. 33 s.
- Reuss, N. & Conley, D. J. (2005). Effects of sediment storage conditions on pigment analyses. *Limnol. Oceanogr.: Methods*, 3: 477-487.
- Reynolds, C. S. (1987). Cyanobacterial water-blooms. *Advances in botanical research*, 13: 67-143.
- Riley, H., Stubhaug, E., Kristoffersen, A. Ø., Krogstad, T., Guren, G. & Tajet, T. (2012). P-gjødsling til grønnsaker - evaluering og nye anbefalinger. *vol. 7 nr. 68 2012*. Bioforsk. 44 s.
- Ritchie, R. J. (2006). Consistent sets of spectrophotometric chlorophyll equations for acetone, methanol and ethanol solvents. *Photosynthesis Research*, 89 (1): 27-41.
- Rogaland. (2013-2040). *Regionalplan 2013 - 2040 for Jæren* 69 s.
- Rohrlack, T., Dittmann, E., Börner, T. & Christoffersen, K. (2001). Effects of cell-bound microcystins on survival and feeding of *Daphnia* spp. *Applied and environmental microbiology*, 67 (8): 3523-3529.
- Rohrlack, T., Edvardsen, B., Skulberg, R., Halstvedt, C. B., Utkilen, H. C., Ptácník, R. & Skulberg, O. M. (2008). Oligopeptide chemotypes of the toxic freshwater cyanobacterium *Planktothrix* can form subpopulations with dissimilar ecological traits. *Limnology and Oceanography*, 53 (4): 1279.
- Rohrlack, T., Haande, S., Molversmyr, Å. & Kyle, M. (2015). Environmental Conditions Determine the Course and Outcome of Phytoplankton Chytridiomycosis. *PLoS ONE*, 10 (12): e0145559.
- Sadava, D., Hills, D., Heller, C. & Berenbaum, M. (2011). *Life: The science of biology, Vol I*, b. 9th edition. Sinauer Associates Inc.
- Sime-Ngando, T. (2012). Phytoplankton chytridiomycosis: fungal parasites of phytoplankton and their imprints on the food web dynamics. *Front. Microbiol.*, 3 (361): 10.3389.
- Simonsen, Ø. C. (2015a). *Faktaark: Bekk til Hålandsvatnet*. Vann-Nett. Tilgjengelig fra: <http://vann-nett.no/portal/Water?WaterbodyID=028-29-R> (lest 11.03.2016).

- Simonsen, Ø. C. (2015b). *Faktaark: Hålandsvatnet*. Vann-Nett. Tilgjengelig fra: <http://vann-nett.no/portal/Water?WaterbodyID=028-1554-L> (lest 10.03.2016).
- Simonsen, Ø. C. (2015c). *Hålandsvatnet*. Vann-Nett. Tilgjengelig fra: <http://vann-nett.no/portal/Water?WaterbodyID=028-1554-L> (lest 24.10.2015).
- Smith, R. L., Smith, T. M., Hickman, G. C. & Hickman, S. M. (2006). *Elements of ecology*: Benjamin Cummings.
- Solberg, B. (2012). Salinity tolerance of rudd (*Scardinius erythrophthalmus*) and risk for range expansion via brackish water. 39.
- Solheim, A. & Schartau, A. (2004). Revidert typologi for norske elver og innsjøer. 17.
- SSB. (2015a). *Folkemengde 1. januar og endringer i kalenderåret*. Tabellid: 05803 utg. Statistikkbanken: Statistisk sentralbyrå. Tilgjengelig fra: <https://www.ssb.no/statistikkbanken/SelectVarVal/Define.asp?MainTable=JordAarsverk&KortNavnWeb=landt&PLanguage=0> (lest 16.01.2016).
- SSB. (2015b). *Jordbruksbedrifter, etter talet på årsverk i jord- og hagebruk (K) Stavanger og Randaberg*. Tabellid: 08832 utg. Statistikkbanken. Statistisk sentralbyrå. Tilgjengelig fra: <https://www.ssb.no/statistikkbanken/SelectVarVal/Define.asp?MainTable=JordAarsverk&KortNavnWeb=landt&PLanguage=0> (lest 21.01.2016).
- Stavanger. (2014-2029). *Kommuneplan 2014-2029 for Stavanger kommune*. 42 s.
- Strand, K. T. (2007). Hålandsvatnet - detaljprosjektering avløpsanlegg. *Randaberg Kommune*. 17 s.
- Svensson, L., Grant, P. J., Mullarney, K., Zetterström, D., Sandvik, J., Syvertsen, P. O. & Ree, V. (2004). *Gylendals store fugleguide: Europas og middelhavsområdets fugler i felt*: Gyldendal fakta.
- Sønstebo, J. H. & Rohrlack, T. (2011). Possible implications of chytrid parasitism for population subdivision in freshwater cyanobacteria of the genus *Planktothrix*. *Applied and environmental microbiology*, 77 (4): 1344-1351.
- Thorstad, E. B., Larsen, B. M., Finstad, B., Hesthagen, T., Hvidsten, N. A., Johnsen, B. O., Næsje, T. F. & Sandlund, O. T. (2011). Kunnskapsoppsummering om ål og forslag til overvåkingssystem i norske vassdrag. *NINA Rapport*, 661: 69.
- Thrane, J.-E., Kyle, M., Striebel, M., Haande, S., Grung, M., Rohrlack, T. & Andersen, T. (2015). Spectrophotometric Analysis of Pigments: A Critical Assessment of a High-Throughput Method for Analysis of Algal Pigment Mixtures by Spectral Deconvolution. *PloS one*, 10 (9): e0137645.
- Tollan, A. (2002). *Vannressurser*: Universitetsforlaget.
- Tooming-Klunderud, A., Sogge, H., Rounge, T. B., Nederbragt, A. J., Lagesen, K., Glöckner, G., Hayes, P. K., Rohrlack, T. & Jakobsen, K. S. (2013). From green to red: Horizontal gene transfer of the phycoerythrin gene cluster between *Planktothrix* strains. *Applied and environmental microbiology*, 79 (21): 6803-6812.

- van De Bund, W. (2009). Water Framework Directive intercalibration technical report-Part 1: Rivers. *JRC Scientific and Technical Reports*: 134.
- Van Valen, L. (1973). A new evolutionary law. *Evolutionary theory*, 1: 1-30.
- Vanndirektivet. (2000). *EUROPAPARLAMENTS- OG RÅDSDIREKTIV 2000/60/EF av 23. oktober 2000 om fastsettelse av rammer for fellesskapstiltak for vannpolitikk*, Vanndirektivet: European Parliament Council.
- Vogwill, T., Fenton, A. & Brockhurst, M. A. (2008). The impact of parasite dispersal on antagonistic host–parasite coevolution. *Journal of Evolutionary Biology*, 21 (5): 1252-1258.
- Vollenweider, R. A. (1968). The scientific basis of lake and stream eutrophication, with particular reference to phosphorus and nitrogen as eutrophication factors. *Organisation for Economic Cooperation and Development, Paris*, 159.
- von Liebig, J. F. (1855). *Principles of agricultural chemistry: With special reference to the late researches made in England*: Walton & Maberly.
- Walsby, A. E. & Schanz, F. (2002). Light-dependent growth rate determines changes in the population of *Planktothrix rubescens* over the annual cycle in Lake Zürich, Switzerland. *New Phytologist*, 154 (3): 671-687.
- Walsby, A. E. (2005). Stratification by cyanobacteria in lakes: a dynamic buoyancy model indicates size limitations met by *Planktothrix rubescens* filaments. *New Phytologist*, 168 (2): 365-376.
- Welker, M., Christiansen, G. & von Döhren, H. (2004). Diversity of coexisting *Planktothrix* (Cyanobacteria) chemotypes deduced by mass spectral analysis of microcystins and other oligopeptides. *Archives of microbiology*, 182 (4): 288-298.
- Welker, M. & Von Döhren, H. (2006). Cyanobacterial peptides — Nature's own combinatorial biosynthesis. *FEMS Microbiology Reviews*, 30 (4): 530-563.
- Wetzel, R. G. (2001). Limnology: Lake and River Ecosystems. *Elsevier academic press* (Third edition): 1006.
- Wiedenbeck, J. & Cohan, F. M. (2011). Origins of bacterial diversity through horizontal genetic transfer and adaptation to new ecological niches. *FEMS Microbiol Rev*, 35 (5): 957-76.
- Zotina, T., Köster, O. & Jüttner, F. (2003). Photoheterotrophy and light-dependent uptake of organic and organic nitrogenous compounds by *Planktothrix rubescens* under low irradiance. *Freshwater Biology*, 48 (10): 1859-1872.
- Ødegaard, H., Thorolfsson, S., Lindholm, O., Østerhus, S., Mosevoll, G., Sægrov, S. & Heistad, A. (2012). Vann-og avløpsteknikk. *Norsk Vann*: 704.
- Økland, J. & Økland, K. (1995). *Vann og vassdrag. 1, Ressurser og problemer*: Vett & Viten.
- Økland, J. & Økland, K. A. (1998). *Vann og vassdrag. 3, Kjemi, fysikk og miljø*: Vett & Viten.
- Øygarden, L., Lundekvam, H., Arnoldussen, A. H. & Børresen, T. (2006). Norway. I: *Soil Erosion in Europe*, s. 1-15: John Wiley & Sons, Ltd.

8.1 Personlige meddelelser

Bringedal, Kristin (2016). Rådgiver, Vann og avløp, Stavanger Kommune.

Telefon: 51 50 77 07/ 975 69 476

Epost: kristin.bringedal@stavanger.kommune.no

Cazon, Anne Grethe Bø (2016). Avdelingsleder landbruk, Plan- og forvaltning, Randaberg kommune.

Telefon: 51 41 41 95/ 920 98 608

Epost: anne.grethe.bo.cazon@randaberg.kommune.no

Egelandsaa, Åsta (2016). Ingeniør, Vann og avløp, Randaberg Kommune.

Telefon: 41 50 84 88

Epost: Asta.Egelandsaa@randaberg.kommune.no

Landsnes, Asbjørn (2016). Leder, Grunneierlaget Hålandsvatnet.

Telefon: 91647556

Epost: alandsne@gmail.com

Molversmyr, Åge (2016). Seniorforsker. International Research Institute of Stavanger (IRIS).

Telefon: 51 87 53 21

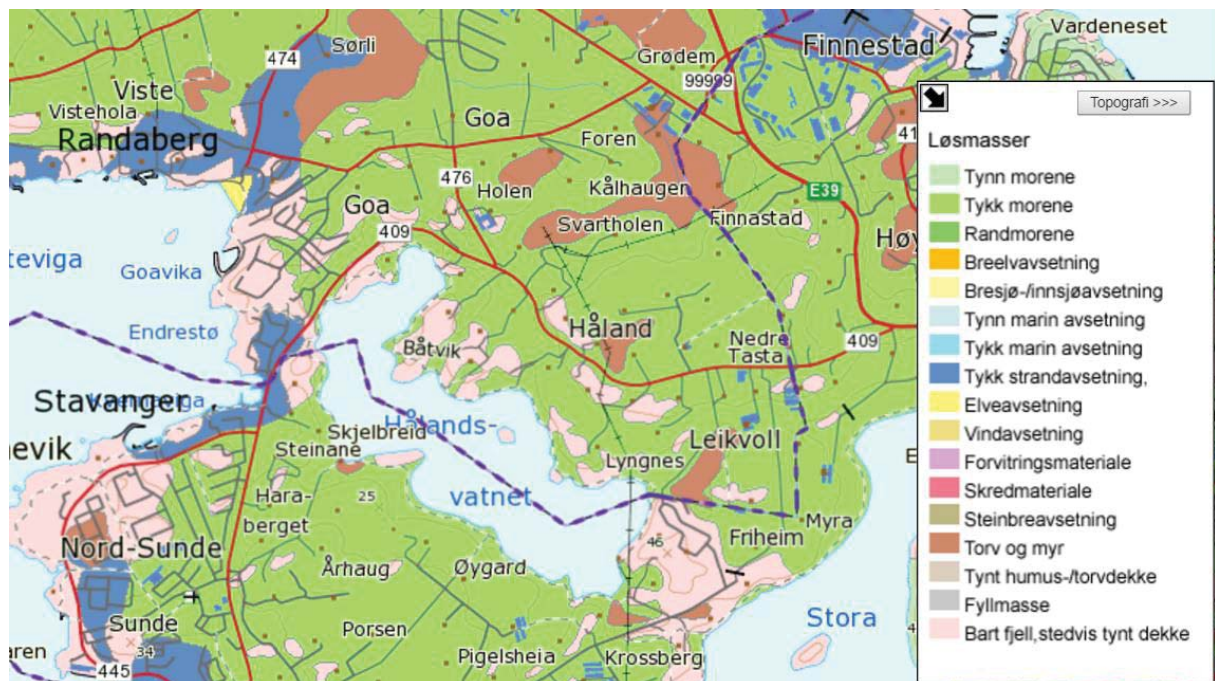
Epost: aage.molversmyr@iris.no

9 Vedlegg

Vedlegg A. Fordeling av pigmenter i forskjellige organismer, samt pigmentets stabilitet. Den kjemiske stabiliteten er gradert fra høyest stabilitet (1) til lavest stabilitet (4). Pigmenter av lavest stabilitet er sjelden funnet i bunnsedimenter da de vil være brutt ned. Vedlegget er basert på henholdsvis Wetzel (2001) og (Leavitt & Hodgson 2002).

Pigment	Cyanobakterier (Myxo phyceae)	Chlorophyta	Xanthophyceae	Chrysophyceae	Bacillariophyceae	Cryptophyceae	Dinophyceae (Pyro phyta)	Euglenophyceae	Phaeophyceae	Rhodophyceae	Stabilitet
Klorofyll:											
Klorofyll a	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	3
Klorofyll b	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	2
Klorofyll c _{familien}	-	-	+	+	+	+	+	-	+	-	4
Klorofyll derivater:											
Pheophytin a	Klorofyll a derivat										1
Pheophytin b	Klorofyll b derivat										2
Carotenoider:											
Carotener											
β - carotene	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	2
Xanthophyller:											
Alloxanthin	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	1
Cantaxanthin	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	1
Lutein	+	+	-	+	-	-	-	-	+	+	1
Violaxanthin	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	4
Fucoxanthin	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	2
Neoxanthin	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	4
Diatoxanthin	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	2
Diadinoxanthin	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	3
Peridinin	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	4
Dinoxanthin	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	2
Myxoxanthophyll	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Echinenone	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	1

Vedlegg B. Løsmassekart. I hovedsak består Hålandsvatnets nedbørsfelt av moreneavsetninger, med noen torv- og myrpartier samt litt bart fjell. Kart fra (NGU 2016)



Vedlegg C. Jordbruksareal (dekar), etter region, vekst, tid og statistikkvariabel.
(<https://www.ssb.no/statistikkbanken/SelectVarVal/saveelections.asp>)

		1969	1979	1989	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013
1103 Stavanger	Jordbruksareal i drift	22509	19211	15053	14349	14291	14289	13964	13269	13056	13056	12975	12934	12883	12555	12254	12182	11715	11378
	Fulldyrka jord	18415	15499	13397	12356	12346	12375	12012	11586	11164	11193	11109	10973	10805	10574	10108	10006	9766	9472
	Åker og hage	6495	5831	7027	4885	5016	5051	5014	4510	4407	4011	3927	3795	3597	3438	3191	2819	2277	1334
	Korn og oljevekstar til mogning	1886	2435	3745	2510	2824	3053	3131	2937	3025	2733	2534	2205	2303	2021	2024	1932	1471	664
	Kveite	74	125	..	374	608	488	311	501	..	..	..	..	..	..	..	..	..	0
	Bygg	984	337	1522	1826	1650	2077	2420	1959	2256	2031	1916	1629	2101	1835	1791	1771	1107	526
	Havre	808	1960	1994	280	406	472	400	473	353	262	256	228	157	182	221	148	359	138
	Potet	1532	862	1011	614	794	761	941	816	783	811	695	909	647	711	691	524	401	338
	Grønfor- og silovekstar	1845	972	1203	1164	801	779	455	329	252	143	279	286	268	329	204	160	195	..
	Grønsaker på friland	472	491	315	130	171	155	101	113	97	107	111	..	..	75	114	100	103	100
	Eng til slått og beite	16014	13379	8026	9464	9275	9238	8950	8759	8649	9045	9048	9139	9286	9117	9063	9363	9438	10044
	Fulldyrka eng	11920	9667	6370	7471	7330	7324	6998	7076	6757	7182	7182	7178	7208	7136	6917	7187	7489	8138
	Anna eng og beite	4094	3712	1656	199	1945	1914	1952	1683	1892	1863	1866	1961	2078	1981	2146	2176	1949	1906
1127 Randaberg	Jordbruksareal i drift	15429	15444	15335	15883	15735	15715	15668	15072	15043	14940	14662	14300	14429	14394	14094	14112	14310	13899
	Fulldyrka jord	13830	13843	13958	14146	13953	14012	13988	13348	13349	13279	13027	12671	12731	12669	12466	12413	12551	12205
	Åker og hage	4964	6250	6919	5567	5960	6346	6050	5290	5285	5353	4949	4656	4954	4959	4873	4556	4300	3920
	Korn og oljevekstar til mogning	1510	2189	2560	2315	2616	2946	2835	2207	2083	2245	1661	1547	1706	1619	1495	1219	1034	726
	Kveite	0	..	..	..	193	347	152	193	..	0	..	..	0	0	0	..	0	0
	Bygg	746	166	880	1831	1705	2013	2129	1701	1699	2091	1433	1499	1654	1601	1474	1121	885	671
	Havre	754	1988	1667	404	639	480	514	313	221	154	145	24	52	18	20	60	149	..
	Potet	1841	1554	1490	800	933	1056	1090	1152	1196	1017	1148	1022	1121	1129	1171	1159	1075	981
	Grønfor- og silovekstar	1063	1559	1872	1293	935	924	580	300	255	180	155	144	78	70	52	124	173	223
	Grønsaker på friland	333	585	638	1087	1406	1339	1473	1579	1716	1845	1919	1892	1959	2080	2085	1989	1946	1967
	Eng til slått og beite	10465	9194	8417	10316	9775	9369	9618	9782	9758	9587	9713	9644	9475	9435	9221	9556	10010	9979
	Fulldyrka eng	8866	7592	7040	8579	7993	7666	7938	8058	8064	7926	8078	8015	7777	7710	7593	7857	8251	8285
	Anna eng og beite	1599	1602	1377	1737	1782	1703	1680	1724	1694	1661	1635	1629	1698	1725	1628	1699	1759	1694

Vedlegg D. Årlige middelerverdier for total fosfor (µg/l), total nitrogen (mg/l) gjennom vekstsesongene i 2001 og 2005 til 2014. Middelerverdier for algebiomasse (mg/l) er også inkludert. Tall pers. med. Molversmyr (2016).

<i>År</i>	<i>Tot- P. µg/l</i>	<i>Tot- N mg/l</i>	<i>Algebiomasse mg/l</i>
<i>2001</i>	15,6	1,572	1,72
<i>2005</i>	41,1	1,804	4,51
<i>2006</i>	17	1,645	1,42
<i>2007</i>	16,4	2,059	1,12
<i>2008</i>	21,3	1,5	1,42
<i>2009</i>	25,3	1,221	1,57
<i>2010</i>	41,8	0,906	10,1
<i>2011</i>	21,4	1,363	1,62
<i>2012</i>	52,3	1,305	19,61
<i>2013</i>	20	1,129	2,47
<i>2014</i>	28,8	1,138	4,42

<i>cm</i>	<i>DPM.per.g</i>	<i>år</i>
1	16,8	2014
2	23,2	2013
3	22,8	2012
4	25,8	2011
5	27,0	2010
6	19,1	2009
7	17,9	2008
8	9,0	2007
9	10,4	2006
10	19,6	2005
11	17,5	2004
12	14,3	2003
13	17,6	2002
14	11,9	2001
15	16,2	2000
16	18,6	1999
17	15,1	1998
18	16,5	1997
19	14,7	1996
20	11,8	1995
21	16,3	1994
22	17,4	1993
23	17,1	1992
24	14,9	1991
25	17,4	1990
26	17,4	1989
27	10,1	1988
28	7,0	1987
29	9,4	1986
30	7,7	1985
31	6,0	1984
32	7,2	1983
33	7,1	1982
34	5,7	1981
35	7,3	1980

år	digel.g	digel.sx.g	tørr.sx.g	digel.forbrenning.g	LOI.g	%OM
2014	14,8546	15,1649	0,3103	15,0404	0,1245	40,1225
2013	18,2983	18,5040	0,2057	18,4261	0,0779	37,8707
2012	17,1614	17,5259	0,3645	17,3973	0,1286	35,2812
2011	15,9451	16,2888	0,3437	16,1766	0,1122	32,6447
2010	15,2409	15,6789	0,438	15,5348	0,1441	32,8995
2009	17,8596	18,1961	0,3365	18,0854	0,1107	32,8975
2008	14,8381	15,3380	0,4999	15,1812	0,1568	31,3663
2007	16,981	17,4033	0,4223	17,2647	0,1386	32,8203
2006	18,3761	18,7801	0,404	18,6632	0,1169	28,9356
2005	13,2698	13,8137	0,5439	13,6721	0,1416	26,0342
2004	16,9593	17,6227	0,6634	17,4591	0,1636	24,6608
2003	14,0652	14,6161	0,5509	14,4815	0,1346	24,4327
2002	13,9176	14,7521	0,8345	14,5573	0,1948	23,3433
2001	15,1316	16,3315	1,1999	16,0256	0,3059	25,4938
2000	12,0192	12,8046	0,7854	12,6249	0,1797	22,8801
1999	16,8639	17,294	0,4301	17,1989	0,0951	22,1111
1998	16,6969	17,6357	0,9388	17,4318	0,2039	21,7192
1997	16,3863	17,358	0,9717	17,1318	0,2262	23,2788
1996	16,0455	17,0451	0,9996	16,8144	0,2307	23,0792
1995	17,1565	18,1960	1,0395	17,9605	0,2355	22,6551
1994	14,6863	15,6804	0,9941	15,4531	0,2273	22,8649
1993	17,0648	18,2469	1,1821	17,9655	0,2814	23,8051
1992	17,0499	18,1497	1,0998	17,8875	0,2622	23,8407
1991	15,9119	16,6153	0,7034	16,4576	0,1577	22,4197
1990	16,0346	17,2127	1,1781	16,9608	0,2519	21,3819
1989	16,9892	17,8425	0,8533	17,661	0,1815	21,2704
1988	16,3898	17,9758	1,586	17,3050	0,6708	42,2951
1987	13,1322	14,2309	1,0987	14,0175	0,2134	19,4230
1986	16,0481	17,2016	1,1535	17,0026	0,199	17,2518
1985	15,6872	16,9164	1,2292	16,6913	0,2251	18,3127
1984	18,2005	19,4353	1,2348	19,2475	0,1878	15,2089
1983	18,261	20,3966	2,1356	20,0371	0,3595	16,8337
1982	17,573	19,1706	1,5976	18,9180	0,2526	15,8112
1981	16,8267	17,8925	1,0658	17,6953	0,1972	18,5025
1980	16,5568	17,475	0,9182	17,3051	0,1699	18,5036

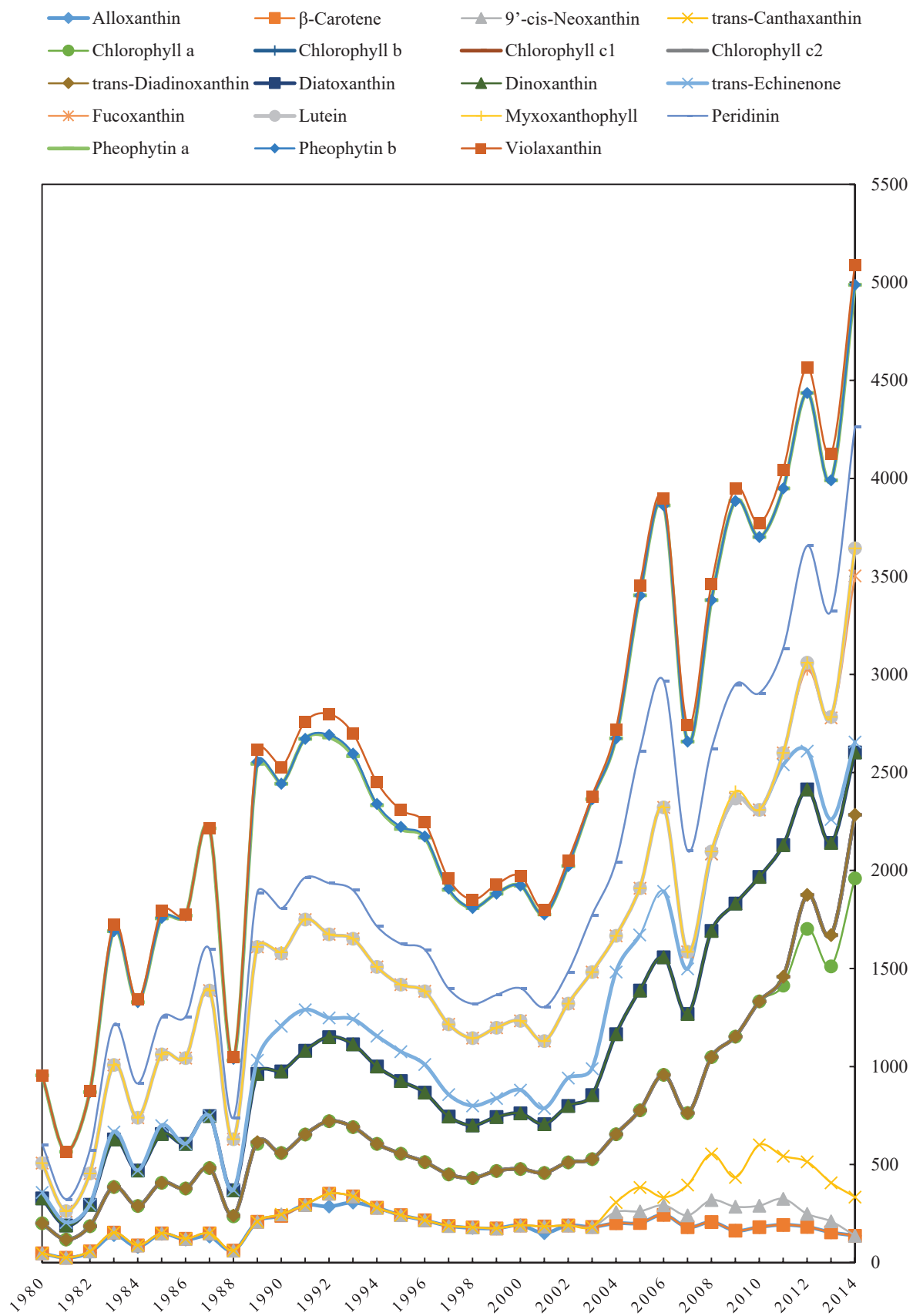
Vedlegg G. Rådata fra DNA-analysene. Kjemotype 1, -5, -7, -9 og chytrider er inkludert.

År	Cht1.ng.gOM	Cht5.ng.gOM	Cht7.ng.gOM	Cht9.ng.gOM	Chyt
2014	1,127	0,000	2,684	0,000	0,257
2013	0,865	0,000	0,877	0,000	0,088
2012	0,189	0,000	0,415	0,000	0,071
2011	0,595	0,000	0,769	0,000	0,067
2010	0,679	0,000	1,311	0,000	0,071
2009	0,110	0,000	0,919	0,000	0,032
2008	0,158	0,000	2,552	0,000	0,036
2007	0,000	0,000	0,941	0,000	0,012
2006	0,363	0,000	0,599	0,000	0,008
2005	0,000	0,000	0,776	0,000	0,005
2004	0,174	0,000	1,030	0,000	0,007
2003	0,000	0,000	0,191	0,000	0,002
2002	0,000	0,000	0,185	0,000	0,005
2001	0,000	0,000	0,069	0,000	0,002
2000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,003
1999	0,000	0,000	0,070	0,000	0,001
1998	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001
1997	0,000	0,000	0,074	0,000	0,001
1996	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001
1995	0,000	0,000	0,060	0,000	0,001
1994	0,122	0,000	0,000	0,000	0,001
1993	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001
1992	0,142	0,000	0,088	0,000	0,001
1991	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001
1990	0,000	0,000	0,085	0,000	0,000
1989	0,061	0,000	0,000	0,000	0,001
1988	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001
1987	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
1986	0,000	0,000	0,000	0,000	0,002
1985	0,000	0,000	0,186	0,000	0,001
1984	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001
1983	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001
1982	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
1981	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
1980	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000

Vedlegg H. Rådata for beregning av Shannon-Wiener indeksen.

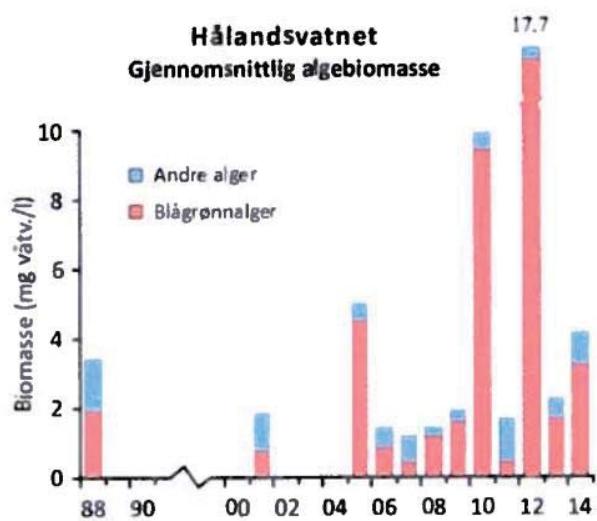
År	Cht1	Pi (sample/sum)	LN Pi	Pi*LN(Pi)	Cht7	Pi (sample/sum)	LN Pi	Pi*Ln(Pi)	SW index
2014	1,127	0,245750508	-1,40343845	-0,344896	2,684	0,704255733	-0,3506137	-0,2469217	0,591817
2013	0,865	0,188624960	-1,66799457	-0,314625	0,877	0,503422092	-0,6863263	-0,3455118	0,660137
2012	0,189	0,041140067	-3,19077276	-0,131269	0,415	0,687452967	-0,3747619	-0,2576312	0,388900
2011	0,595	0,129850868	-2,04136866	-0,265073	0,769	0,563636491	-0,5733458	-0,3231586	0,588232
2010	0,679	0,148159352	-1,90946688	-0,282905	1,311	0,65859539	-0,4176459	-0,2750597	0,557965
2009	0,110	0,023950998	-3,73174530	-0,089379	0,919	0,893287498	-0,1128468	-0,1008046	0,190184
2008	0,158	0,034544475	-3,36550766	-0,116260	2,552	0,941545631	-0,0602325	-0,0567116	0,172971
2007	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,941	1	0	0	0,000000
2006	0,363	0,079142941	-2,53649969	-0,200746	0,599	0,622531138	-0,4739616	-0,2950559	0,495802
2005	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,776	1	0	0	0,000000
2004	0,174	0,037860305	-3,27385207	-0,123949	1,030	0,855758889	-0,1557666	-0,1332987	0,257248
2003	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,191	1	0	0	0,000000
2002	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,185	1	0	0	0,000000
2001	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,069	1	0	0	0,000000
2000	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,000	0	0	0	0,000000
1999	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,070	1	0	0	0,000000
1998	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,000	0	0	0	0,000000
1997	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,074	1	0	0	0,000000
1996	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,000	0	0	0	0,000000
1995	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,060	1	0	0	0,000000
1994	0,122	0,026713425	-3,62258904	-0,096772	0,000	0	0	0	0,096772
1993	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,000	0	0	0	0,000000
1992	0,142	0,030969611	-3,47474886	-0,107612	0,088	0,381457025	-0,9637571	-0,3676319	0,475244
1991	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,000	0	0	0	0,000000
1990	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,085	1	0	0	0,000000
1989	0,061	0,013292491	-4,32055596	-0,057431	0,000	0	0	0	0,057431
1988	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,000	0	0	0	0,000000
1987	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,000	0	0	0	0,000000
1986	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,000	0	0	0	0,000000
1985	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,186	1	0	0	0,000000
1984	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,000	0	0	0	0,000000
1983	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,000	0	0	0	0,000000
1982	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,000	0	0	0	0,000000
1981	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,000	0	0	0	0,000000
1980	0,000	0,000000000	0,00000000	0,000000	0,000	0	0	0	0,000000

Vedlegg I. Alle pigmenter analysert for i denne oppgaven [$\mu\text{g pig./g org. mat.}$]. Grafisk fremstilt øverst, med tilhørende rådata under.



Allo. ug-g. Org	bb.Ca r.ug-g. Org	c.Neo .ug-g. Org	Canth a.ug-g. Org	Chl.a. ug-g. Org	Chl.b .ug-g. Org	Chl.c1 .ug-g. Org	Chl.c2 .ug-g. Org	Diadin o.ug-g. Org	Diato .ug-g. Org	Dino. ug-g. Org	Echin .ug-g. Org	Fuco. ug-g. Org	Lut. ug-g. Org	Myxo .ug-g. Org	Peri. ug-g. Org	Phe.a .ug-g. Org	Phe.b .ug-g. Org	Viola. ug-g. Org
137,3	0	0		1624,	324,7	0	0	0	318,4	0	52,87	846,6	141,1	0	621,3	723,4	0	101,4
8923				197,18	86151				82468		89816	9238	9954		9815	98325		88622
69				37757	4				5		6	37	41		53	7		3
154,1	0	56,38	196,77	1104,	159,3	0	0	0	470,1	0	119,6	517,8	5,729	0	540,1	666,2	0	133,1
6376		51305	58522	09100	04847				09397		11604	8112	3353		7551	08424	0	88495
9				2	8				4		6	4	51		68	1		4
182,5	0	65,84	265,38	1188,	173,3	0	0	0	537,8	0	195,3	417,2	33,79	0	595,7	780,2	0	129,2
6510		09268	15837	40023	86886				88664		22497	4543	8196		9494	71771	0	51858
36		6			8				5		2	84	33		65	5		4
192,8	0	132,5	217,74	869,8	44,83	0	0	0	671,4	0	410,4	60,47	0	0	532,4	816,8	0	94,56
0111		75166	97971	89831	65891				97256		54155	6213			9145	48270		64940
35		3		9	1				8		3	84			36	2		8
181,3	0	109,0	309,87	732,6	0	0	0	0	634,1	0	342,4	0	0	0	595,1	796,2	0	70,03
5362		13333	83818	46273					63686		2345				0201	86517	0	79689
04		7		8					8						74	7		5
162,9	0	122,2	149,52	718,6	0	0	0	0	678,1	0	535,8	0	0	35,03	546,4	936,6	0	64,28
1807		43707	56479	07867					54092		29427			52074	4125	23203		35230
96		1		4					3		7			8	02	7		3
207,0	0	112,0	234,75	494,5	0	0	0	0	644,3	0	391,6	0	12,77	0	521,7	761,0	0	81,33
1786		84202	50066	10165					68428		10936		5209		6393	48776		10430
94		1		6					8		9		84		54	8		3
180,3	0	60,62	154,29	367,6	0	0	0	0	505,5	0	229,6	87,10	0	0	515,6	556,5	0	86,08
9153		52450	08203	50263					13684		78358	2543			1015	01763		71579
26		1		4					5		1	56			46	8		8
244,1	0	48,38	40,133	625,3	0	0	0	0	599,9	0	335,2	428,4	0	0	645,7	895,3	0	35,77
5342		50882	74201	30527					53058		31535	9079			0043	29384	0	09751
32		8		7							3	37			43	2		3
201,7	0	59,78	121,98	393,1	0	0	0	0	611,5	0	281,6	240,3	0	0	700,2	793,5	0	50,12
0938		96961	05766	61902					23874		68192	8218			3336	05448		68481
52		9		4					5		2	19			65	2		5
200,9	0	57,04	48,345	348,5	0	0	0	0	510,1	0	316,9	184,5	0	0	376,9	631,2	0	45,19
3570		89691	34895	42907					90571		73496	7297			3062	98718		58268
47		8		3					1		1	02			24	9		5
181,9	0	0	0	346,3	0	0	0	0	326,7	0	134,8	493,0	0	0	287,8	593,0	0	14,93
2113				21348					24453		41731	4574			2946	96555		02079
38				8					9		1	15			69			7
189,5	0	0	0	322,3	0	0	0	0	287,8	0	141,7	379,5	0	0	160,3	540,8	0	28,60
9103				49674					63427		44706	7976			8770	81208		41484
43				5					9		1	8			8	1		8
150,8	33,169	0	0	273,5	0	0	0	0	249,1	0	79,76	343,7	0	0	173,1	472,6	0	24,71
9313	8723			47368					85604		34913	3241			5957	84444		4792
53				6					4		8	54			08			
190,2	0	0	0	287,0	0	0	0	0	283,8	0	119,3	352,2	0	0	167,1	524,0	0	49,80
5260				35410					76306		09557	0128			1889	01094		82401
7				4					7			73			35	8		7
174,7	0	0	0	292,8	0	0	0	0	275,2	0	94,39	360,9	0	0	166,7	517,6	0	45,32
3815				49116					27265		83148	1491			1642	00387		09092
49				7					6		9	54			72	8		9
176,5	3,4077	0	0	250,7	0	0	0	0	269,5	0	99,42	344,9	0	0	175,7	489,0	0	42,28
7662	44638			78493					98872		26664	5929			6237	61653		85295
83				8					6		5	84			91	8		3
187,3	0	0	0	263,0	0	0	0	0	295,6	0	111,6	358,5	0	0	181,3	504,8	5,795	50,15
5479				80333					11912		07742	2421			5409	94882	24365	15925
61				6					6		9	63			07	6	9	4
216,1	0	0	0	296,9	0	0	0	0	353,9	0	143,4	373,2	0	0	213,4	571,6	5,378	70,91
9219				19939					48689		14800	7239			6561	35014	75650	74745
62				9					7		4	68			08	8	2	8
242,1	0	0	0	312,9	0	0	0	0	371,8	0	149,3	341,4	0	0	208,4	586,0	10,47	85,75
1950				04627					53833		21086	5340			7981	25279	27273	04275
27				6					9		3	97			97	3	5	6
279,7	0	0	0	326,0	0	0	0	0	395,1	0	154,2	352,7	0	0	208,3	616,5	6,709	111,6
7176				91968					39986		99809	4378			1958	60894	59880	39548
88				2					1		8	73			47	4	7	6
306,6	31,035	0	0	353,9	0	0	0	0	422,6	0	126,9	410,3	0	0	248,3	683,6	13,16	103,1
8874	13843			05177					50189		77065	8063			4563	52739	99238	24220
5											1	4			31	5	9	1
285,9	65,343	0	0	369,7	0	0	0	0	429,9	0	97,14	426,5	0	0	260,9	744,0	12,28	106,5
3328	30832			14608					16578		45930	5881			7213	08633	94306	76307
65				6					1		2	93			48	6	9	2
293,9	0	0	0	359,6	0	0	0	0	427,5	0	208,3	460,8	0	0	213,2	707,6	0	86,62
9000				10397					53198		44067	5913			4643	96969	59880	04769
98				1					5		5	31			15	4		8
238,5	0	7,715	0	312,9	0	0	0	0	416,7	0	229,6	371,5	0	5,613	222,9	636,8	0,586	84,52
3345		02656		38584					32455		35982	4679		54003	2883	66791	61956	35898
88		7		6					6		6	75			5	78	4	5
209,1	0	0	0	397,3	8,315	0	0	0	348,0	0	69,11	578,1	0	0	276,9	657,6	10,01	60,32
4321				32389	13347				58788		71168	9730			3318	75475	22269	18583
89				5	6				7		6	4			96	3	9	
61,06	0	0	0	175,1	4,229	0	0	0	128,6	0	1,052	259,7	0	0	108,0	294,3	6,890	8,369
4469				93938	30715				43771		03201	5506			7634	39275	44136	35389
28				9	7				4		2	18			62	2	6	
133,5	15,375	0	0	333,7	0	0	0	0	265,1	0	0	640,5	0	0	210,9	616,3	0	1,112
3606	76957			44696					80583			9258			5340	40522		20879
11				4					2			99			2	7		2
117,4	4,2263	0	0	256,1	0	0	0	0	228,4	0	0	437,5	0	0	209,7	516,4	0,522	4,082
8712	7415			62637					58818			7456			0608	74141	75431	68372
95									1			5			77		1	3
146,3	2,7364	0	0	258,4	0	0	0	0	248,4	0	43,42	362,2	0	0	189,6	504,4	3,472	36,20
8212	25507			95893					08923		82054	7827			1933	80103	30426	56754
09				6					8		8	51			68		2	
80,53	7,0522	0	0	201,3	0	0	0	0	180,9	0	0	269,4	0	0	174,2	415,0	0	12,64
0643	76435			65103					76015			8030						

Vedlegg J. Årlig gjennomsnitt av alge-biomasse i Hålandsvatnet. Figur fra Molversmyr et al. (2015).





Norges miljø- og biovitenskapelig universitet
Noregs miljø- og biovitenskapelige universitet
Norwegian University of Life Sciences

Postboks 5003
NO-1432 Ås
Norway