

Norges miljø- og
biovitenskapelige
universitet

Masteroppgave 2022 60 stp

Fakultetet for miljøvitenskap og naturforvaltning

Miksotrofi sin rolle for vekst av *Gonyostomum semen* og nitrogenlimitasjon i en humøs innsjø

The role of mixotrophy for growth of *Gonyostomum semen* and nitrogen limitation in a humus lake

Agnes Elise Flakke

Master i Miljø og naturressurser, Limnologi og vannressurser

Forord

Denne masteroppgaven ble skrevet som en del av min mastergrad i Miljø og naturressurser ved Fakultet for miljøvitenskap og naturforvaltning (MINA), Norges miljø- og biovitenskapelige universitet (NMBU). I løpet av det siste året på NMBU har jeg tilbrakt mye tid i felt med vannprøvetaking og analyser av vannprøver på laboratorium. Jeg har hatt stor bruk for kunnskapen tillært ved å gå en studieretning i Limnologi og vannressurser. Oppgaven ville likevel ikke vært den samme uten hjelp fra mine to veiledere, Thomas Rohrlack og Gunnhild Riise. Jeg vil takke dere for gode diskusjoner og veiledning gjennom prosessen. I tillegg vil jeg takke Eivind Molvermyr for hjelp med laboratoriearbeid og Ruben Alexander Pettersen for gjennomlesing av oppgaven.

Sist vil jeg takke min samboer, Pavel, og mine venner på lesesalen ved Jordfagsbygget for støtte og oppmuntring.

Sammendrag

Gonyostomum semen er en encellet nåleflagellat som oppleves som en «skadelig alge» i Norge. Algen har egenskaper som gjør at den ofte danner intensive algeoppblomstringer, deriblant vertikal vandring (DVM) og evnen til mikсотrofi. Selv med mye forskning på *G. semen*, har kartlegging av vekstfaktorer vist seg å være utfordrende. Dette har skapt usikkerhet knyttet til hva som fremmer algeoppblomstring og videre hva som kan være vekstbegrensende faktorer. I denne oppgaven studerer jeg hvilke faktorer som fremmer algeoppblomstring av *G. semen*, og tester hypotesen om at mikсотrofi kan være viktig for vekst og dominans. Jeg vil også se på hvilke faktorer som bidrar til en reduksjon av algekonsentrasjonen, og med det teste hypotesen; I humøse innsjøer kan dominans av *G. semen* føre til en nitrogenlimitasjon.

Masteroppgaven omfatter en feltstudie hvor mengden av *G. Semen* (estimert med pigmentet Heteroxanthin), og ulike parametere, som løst organisk karbon (DOC) og næringsstoffer, ble målt over en periode 27. mai til 19. august 2021. Prøvetakningen ble utført i Glennetjern i Nordre Follo kommune, som i tidligere år har hatt gjentakende oppblomstringer av *G. Semen*. Det ble observert en algeoppblomstring av *G. semen* i Glennetjern 1. juni 2021. Algeoppblomstringen fortsetter å øke frem til 8. juli, for deretter å stabilisere seg. Selv med signifikante sammenhenger mellom oksygen- og temperaturendringene og *G. semen*-konsentrasjonen, var endringer i sjikningsforholdet og temperaturen ikke hovedårsaken til verken vekst eller nedgang av *G. semen*. Ved å se på *G. semen* sin evne til mikсотrofi, kan man anta at denne egenskapen spiller en større rolle for vekst av *G. semen* enn tidligere antatt og mulig være årsaken til algeoppblomstring av *G. semen* i Glennetjern. Dette støttes av høye DOC-konsentrasjoner i Glennetjern og fordelene det gir for mikсотrofe alger. Resultatene for oksygenmetning bekrefter i tillegg at *G. semen* utøver heterotrof aktivitet i Glennetjern, da mest sannsynlig osmotrofisk assimilering av DOC.

Selv om resultatene for uorganisk nitrogen viser for lave verdier til å fremme vekst av alger, kan *G. semen* antagelig ha tilgang til nitrogen ved hjelp av osmotrofi eller fagotrofi. Algen kan likevel være nitrogenbegrenset, da det meste av nitrogen allerede kan være tatt opp av algene. Med mer kunnskap om *G. semen* sin evne til å ta opp nitrogen, og blant annet data på løst organisk nitrogen i Glennetjern, kunne det vært lettere å bekrefte eller avkrefte om nitrogentilgangen var årsaken til nedgangen i algekonsentrasjonen 8. juli.

Abstract

Gonyostomum semen is a unicellular Raphidophyte which is considered a "harmful algae" in Norway. Due to special properties of the algae it often form intensive algae blooms, including vertical migration (DVM) and mixotrophy. Even with a lot of research on *G. semen*, mapping growth factors has proven to be challenging. This has created uncertainty in relation to algae bloom growth factors and growth-limiting factors. In this thesis, I study the growth factors for *G. semen* blooms and test the hypothesis that mixotrophy can play a major role in growth and dominance. I also look at the factors that may contribute to a reduction in algae concentration, and test the hypothesis; In humic lakes, the dominance of *G. semen* can lead to a nitrogen limitation.

The study is a field study where *G. semen* concentration and various parameters, such as dissolved organic carbon (DOC) and nutrients, were measured over a period in the summer of 2021. Sampling was performed in Glennetjern in Nordre Follo municipality, which in previous years has had repeated blooms of *G. semen*. An algae bloom of *G. semen* was observed in Glennetjern on 1 June 2021. The algae bloom continues to increase until 8 July, but then we saw stabilization in *G. semen* growth. Even with significant correlations between the oxygen and temperature changes and the *G. semen* concentration, it turned out that the change in the thermal stratification and the temperature was not the main reason for the growth or decrease of the *G. semen* biomass. By looking at *G. semen*'s ability as a mixotroph, it can be assumed that this property plays a greater role in the growth of *G. semen* than first thought and may be the reason why *G. semen* had formed algae blooms in Glennetjern. This is based, among other factors, on the high DOC concentration and the benefits it provides for mixotrophic algae. The results for oxygen saturation also confirm that *G. semen* exerts heterotrophic activity in Glennetjern, most likely in the form of osmotrophic assimilation of DOC.

Although the results for inorganic nitrogen show too low values to promote the growth of algae, *G. semen* may have access to nitrogen by osmotrophy or phagotrophy. The algae may still be nitrogen-restricted, as most of the nitrogen may have already been taken up by the algae. With more knowledge about *G. semen*'s nitrogen uptake, and data on the dissolved organic nitrogen in Glennetjern, it could have been possible to confirm or deny whether the nitrogen limitation was the reason for the decrease in the algae concentration on 8 July.

Innholdsfortegnelse

1	INNLEDNING	7
1.1	<i>GONYOSTOMUM SEMEN</i> OG DENS UTBREDELSE	7
1.2	MULIGE DRIVERE FOR OPPBLOMSTRINGER AV <i>G. SEMEN</i>	8
1.3	POTENSIELLE VEKSTFAKTORER FOR OPPBLOMSTRING AV <i>GONYOSTOMUM SEMEN</i>	9
1.4	BEGRENSENDE FAKTOR FOR <i>G. SEMEN</i> VEKST	11
1.5	PROBLEMSTILLING OG HYPOTESE.....	12
2	MATERIAL OG METODE	13
2.1	OMRÅDEBESKRIVELSE	13
2.2	FELTARBEID	14
2.2.1	Vannprøvetaking.....	14
2.2.2	Temperatur og oksygen målinger	15
2.3	LABORATORIEARBEID.....	15
2.3.1	Pigmentanalyse.....	15
2.3.2	DOC	16
2.3.3	Næringsstoffer.....	16
2.4	STATISTISKE ANALYSER OG BEHANDLING AV DATA	17
2.4.1	Innsamling av værdata.....	18
3	RESULTATER	19
3.1	TEMPERATUR OG OKSYGEN OG OKSYGEN I GLENNETJERN.....	19
3.2	VÆRDATA FRA NEDBØRSFELT	21
3.3	LØST ORGANISK MATERIALE	22
3.4	PIGMENTANALYSE OG ALGESAMMENSETNING.....	22
3.5	NÆRINGSSTOFFER	24
3.6	STATISTISKE ANALYSER.....	27
4	DISKUSJON.....	29
4.1	<i>GONYOSTOMUM SEMEN</i>	29
4.2	SAMMENHENGER MELLOM VÆRDATA, TEMPERATUR OG MENGDE AV <i>GONYOSTOMUM SEMEN</i>	30
4.3	INNVIKKNING AV SJIKNINGSFORHOLDET PÅ VEKSTEN AV <i>GONYOSTOMUM SEMEN</i>	31
4.4	DOC SOM MULIG DRIVER AV <i>GONYOSTOMUM SEMEN</i> OPPBLOMSTRINGER.....	32
4.5	STYRES <i>GONYOSTOMUM SEMEN</i> AV TILGANG TIL UORGANISKE NÆRINGSSTOFFER?	33
4.6	BETYDNINGEN AV MIKSOTROFI FOR <i>GONYOSTOMUM SEMEN</i> OPPBLOMSTRINGER OG DOMINANS.....	36
4.7	NITROGEN SOM BEGRENSENDE FAKTOR FOR VEKST AV <i>GONYOSTOMUM SEMEN</i>	39
5	KONKLUSJON	41
6	REFERANSELISTE	42
7	VEDLEGG	46

1 Innledning

En algeoppblomstring er en spontan økning av alger i marine- og ferskvannsmiljøer. Alger forekommer helt naturlig i alle vannforekomster med tilgang på lys og næringsstoffer, men mengden av alger er vanligvis liten (Hallegraeff m. fl., 2003). Ved visse miljøforhold kan algene få en drastisk økning i konsentrasjon, noe som kan blir synlig ved en tydelig endring i vannfargen. Forvaltningsmessig er algeoppblomstring en stor utfordring, og store ressurser blir benyttet for å redusere forekomsten av oppblomstringer (Hallegraeff m. fl., 2003; Lebreton m. fl., 2012). En drastisk vekst hos en eller flere alger har ofte negative effekter på økosystemfunksjoner, da en økt algebiomasse kan hemme lystilgang og føre til oksygenreduksjon i vannsøylen (Landsberg, 2002). Mange alger har i tillegg egenskaper som gjør de mer skadelige enn andre. Algene kan blant annet være giftige, noe som i tillegg til å påvirke økosystemet kan gi konsekvenser for menneskers helse (Anderson m. fl., 2002).

Giftige eller skadelige algeoppblomstring er blitt mer vanlig i ferskvannsøkosystemer som elver, innsjøer, dammer og reservoarer, og forskning tyder på at de fortsetter å øke i antall (Burkholder m. fl., 2008). Skadelige alger kan ifølge Smayda, T.J (1997) være høybiomasseprodusenter og/eller toksinprodusenter, og direkte eller indirekte forårsake sykdom eller død hos mennesker eller forårsake skade på akvatiske økosystemer. Når plagsomme oppblomstringer oppstår, består de i næringsrike ferskvann typisk av cyanobakterier (O'Neil m. fl., 2012), mens i brunfargede innsjøer kan den store ferskvannsalgen *Gonyostomum semen* forårsake oppblomstring (C. H.C. Hagman m. fl., 2014; Rengefors m. fl., 2012)

1.1 *Gonyostomum semen* og dens utbredelse

Gonyostomum semen (Ehrb.) Diesing er en stor encellet nåleflagellat som de siste årene har blitt regnet som en «skadelig alge» på grunn av dens høye biomasse og evne til å dominere økosystem (Figueroa & Rengefors, 2006). Algen ble først oppdaget i 1852 i Tyskland og har deretter blitt observert i store deler av Nord-Europa, Asia, Nord-Amerika og Sør- Amerika (C. H.C. Hagman m. fl., 2014). De siste tiårene har man også sett en økning i nordiske land, inkludert Sverige, Finland og Norge (Hagman m. fl., 2014; Lepistö m. fl., 1994; Rengefors m. fl., 2012). *G. semen* ble først oppdaget i Norge i 1972, og har siden det økt betydelig, både geografisk og i konsentrasjon (Hagman m. fl., 2014; Rengefors m. fl., 2012).

Utviklingen av denne såkalte problemalgen bekymrer både vannforvaltere og økologer (Rohrlack, 2020a), blant annet på grunn av dens evne til å redusere verdien til rekreasjonsområder (Rengefors m. fl., 2012). *G. semen* er encellede organismer, hvor cellen har tynne og skjøre vegger som kan slippe ut lange slimtråder ved fysisk kontakt. Slimtrådene kommer fra organeller i cellen som kalles trichocyster, og kan ved sterk fysisk kontakt etterlate algen som en slimete masse (Cronberg m. fl., 1988). Denne slimete massen kan irritere huden til mennesker, og har derfor blitt registrert som et problem for flere badevann rundt om i Norge og Sverige (Bjørndalen, 1982; Cronberg m. fl., 1988; Hagman m. fl., 2014). Samtidig som algen kan forårsake kløe og ubehag på huden etter bading, vil en generell økning av algens biomasse stå for mye av reduksjonen i rekreasjonsverdien, da den forårsaker et slimete og grønn/brunt vann (Bjørndalen, 1982). Slimtrådene kan også være et problem ved prøvetaking med garn og tilstopping av filtre blant annet ved rensing av drikkevann (Bjørndalen, 1982; Hongve m. fl., 1988).

G. semen danner ofte intensive algeoppblomstringer og kan dominere planteplanktonsamfunnet med så mye som 98 % i lengre perioder (Figuerola & Rengefors, 2006; Hagman m. fl., 2014). En totaldominans av *G. semen* kan redusere økosystems stabilitet og dermed også påvirke næringskjeden i vannforekomsten (Johansson m. fl., 2013; Lebreton m. fl., 2012; Trigal m. fl., 2011). *G. semen* oppblomstring er også en utfordring når innsjøer skal klassifiseres. Oppblomstring av *G. semen* er vanligvis påvist i innsjøer med lavere fosfornivåer enn for eksempel oppblomstring av Cyanobakterier. Ettersom vanndirektivet forutsetter en sammenheng mellom høye klorofyll-a (chl-a) verdier og tilførsel av næringsstoffer, kan innsjøer med *G. semen* oppblomstring bli feilaktig klassifisert, ettersom innsjøen basert på algemengder ser ut til å ha store næringsstoffkonsentrasjoner (C. H.C. Hagman m. fl., 2014).

1.2 Mulige drivere for oppblomstringer av *G. semen*

G. semen har ulike egenskaper som kan være fordelaktig ved algeoppblomstring og dominans av algesamfunnet. *G. semen* har blant annet evnen til vertikal bevegelse (diel vertical migration-DVM), noe som kan være en stor fordel når innsjøer er temperatursjiktet (K. Salonen, 2000). Nyere studier har observert at *G. semen* sin vandring blir styrt av temperatur og en døgnklokke (Rohrlack, 2020b). Studien til Rohrlack (2020a) viste at *G. semen* oppholder seg i hypolimnion om natten, og i epilimnion om dagen for å drive fotosyntese. *G. semen* kan dermed bruke DVM til å ta opp ammonium og fosfat fra sedimentene, noe som viser å være en stor

konkurransfordel (K. Salonen, 2000; Rohrlack, 2020b). I tillegg til at *G. semen* består av en stor celle (50-100 mikrometer), vil evnen til å migrere trolig også være med på å hindre beiting fra ulike predatorer (K. Salonen, 2000; Pęczuła m. fl., 2018).

En annen viktig egenskap som har vist å være en konkurransefordel for *G. semen*, er at den er miksotrof. Miksotrofi er evnen til å kombinere fototrofi og heterotrofi. Fototrofi er den vanligste egenskapen hos alger, og er evnen til å drive fotosyntese for å binde uorganisk karbon og energi (Wetzel, 2001b). Heterotrofi, som inkluderer osmotrofi og fagotrofi, gjør at algen har evne til opptak av løste organiske substanser og karbon ved å utnytte humusstoffer eller ved å tære på bakterier og/eller andre alger (Pålsson & Granéli, 2004). I hvilken grad miksotrofi spiller en rolle for vekst av *G. semen* er lite studert, men har i nyere studier vist å være en mulig faktor for totaldominans av *G. semen* i humøse innsjøer (Rengefors m. fl., 2008).

På grunn av *G. semen* sin økende utbredelse i Norden, har det blitt gjort mange studier for å kartlegge algens potensielle vekstfaktorer (Cronberg m. fl., 1988; Findlay m. fl., 2005; C. H.C. Hagman m. fl., 2014; K. Salonen, 2000; Rengefors m. fl., 2012). Temperatur, pH, lystilgjengelighet og konsentrasjon av løst organisk materialet (DOM), samt sammenheng mellom *G. semen*-biomasse og næringsstoffer, er eksempler på slike vekstfaktorer (Findlay m. fl., 2005). *G. semen* antas opprinnelig å foretrekke små, grunne innsjøer med lave næringskonsentrasjoner og høyt hummusinnhold, men har seinere vist seg å være til stede i et bredt spekter av innsjøer med varierende innhold av næringsstoffer, vannfarge og innsjø morfologi (Cronberg m. fl., 1988; D. Hongve, 1988; C. H.C. Hagman m. fl., 2014).

1.3 Potensielle vekstfaktorer for oppblomstring av *Gonyostomum semen*

Ettersom *G. semen* som oftest danner algeoppblomstring i perioden mai- september (Hagman m. fl., 2014; Rengefors m. fl., 2012), har temperatur vist å være en viktig vekstfaktor. I et laboratorieforsøk av Rengefors m. fl. (2012) ble det studert hvilken temperatur som fremmer størst biomasser av *G. semen*; vekst av *G. semen* starter ved temperaturer over 6 °C, er optimal ved temperaturer mellom 9 og 12 °C og avtar raskt med økende temperaturer over 19 °C (Rengefors m. fl., 2012). Selv om Rengefors m. fl. (2012) viste at konsentrasjonene av *G. semen* raskt avtar ved 19 °C, viser andre studier i tropiske og subtropiske regioner at *G. semen* kan dominere innsjøer også i varmere klima (Karosienė m. fl., 2016; Pęczuła, 2013)

Sammen med temperatur, kan også innsjøens morfologi være av betydelig for vekst av *G. semen*. Et studie av Pęczuła (2013) i Polen viste at *G. semen* utviklet den høyeste biomassen i små og grunne innsjøer med temperatursjiktning, mens Trigal m. fl. (2013) viste at innsjømorfologi (størrelse, dybde og strandhelling) forklarte 90 % av dominansen til *G. semen* sammenlignet med andre faktorer. Hvorvidt *G. semen* kan bruke DVM til å utnytte næringsstoffene ved sedimentene, avhenger av om algen rekker å nå de nedre delene av vannsøylen før døgnkontrollen setter i gang oppadgående migrasjon (Rohrlack, 2020b). En grunn innsjø vil derfor medføre at algen bruker liten tid på å nå bunnen, slik at den rekker opp til overflaten i tide, og opptak av næringsstoffer ved sedimentene vil derfor ikke være et problem.

Innsjøens temperatur og morfologi vil i tillegg være med å styre om innsjøen er temperatursjiktet, og dermed også påvirke biologiske prosesser som kan være til fordel for *G. semen* vekst. I studiet til Rohrlack (2020a) viste blant annet temperatursjiktning å være en fordel, ved at anoksiske forhold i hypolimnion fører til en akkumulering av ammonium. *G. semen* fikk dermed mer tilgang på nitrogen, ved å migrere ned til bunnen for å ta opp næringsstoffer. Anoksiske forhold kan også føre til interngjødsling av fosfor, som også kan være en stor fordel for vekst *G. semen* (Cronberg m. fl., 1988; K. Salonen, 2000).

Selv om temperatur ser ut til å være en nøkkelfaktor i tempererte områder (Rengefors m. fl. 2012), har en rekke andre faktorer også vist seg å korrelere med høye *G. semen*-konsentrasjoner. Høye konsentrasjoner av oppløst organisk karbon (DOC), som er en proxy for løst organisk materiale (DOM) (Wetzel, 2001a), har blant annet vist korrelasjoner med *G. semen*-biomassen i europeiske innsjøer (C. Hagman m. fl., 2020; Rengefors m. fl., 2012; Trigal m. fl., 2013). Laboratorieforsøk av Hagman m. fl. (2019) fant at DOC fremmer vekst av *G. semen*, samtidig som Trigal m. fl. (2013) fant økning i *G. semen* i innsjøer med konsentrasjon av DOC på 4 mg/l eller høyere. Cronberg m. fl. (1988) mener derimot at konsentrasjonen av DOC ikke er en faktor som begrenser forekomsten av *G. semen*, og påpeker at *G. semen* har en tendens til å invadere mindre fargede innsjøer med lave DOC-konsentrasjoner.

Da alle alger er avhengig av næringsstoffer, og algeoppblomstring ofte er en konsekvens av eutrofiering (Skulberg, 1979), kan man også forvente korrelasjoner mellom *G. semen*-biomasser og næringsstoffer. Selv om flere studier foreslår eutrofiering som en mulig årsak for oppblomstring også for *G. Semen* (Findlay m. fl., 2005; Hongve m. fl., 1988; Karosienė m. fl.,

2016), er det likevel kun noen få studier som har undersøkt betydningen av nitrogen som vekstfaktor (Burford m. fl., 2021). Pithart m. fl. (1997) viste blant annet at forholdene som var nødvendige for oppblomstring av *G. semen* var lav vannstand, lavt innhold av oksygen og nitrater, høyt innhold av fosfater og mørk farge på vannet. Andre studier viser derimot at nitrogen kanskje har en større betydning for *G. semen* sin biomassevekst enn først antatt, da både Rohrlack (2020) og Pęczuła m. fl. (2018) fant en sammenheng mellom ammonium og biomassevekst til *G. semen*. Burford m.fl. (2021) undersøkte også hvilke effekter nitrogen hadde på *G. semen*-konsentrasjonen, og resultatene viste at tilførselen av næringsstoffer, spesielt fosfat og nitrat + nitritt, stimulerte veksten av *G. semen* (Burford m. fl., 2021).

Studiene som sier at *G. semen* er miksotrof mener derimot at algen ikke er avhengig av de biotilgjengelige næringsstoffene, og dermed kan leve i miljøer som beskrives som næringsfattige (Burkholder m. fl., 2008). *G. semen* sin evne til å være miksotrof ble blant annet undersøkt av Rengefors m. fl. (2008), hvor de utforsket veksten til *G. semen* i kontrollerte laboriemiljøer. De foreslår at *G. semen* sin dominans i humøse innsjøer er påvirket av dens evne til å utnytte humusstoffer og konkurrerende alger som næringskilder. I eksperimentet ble veksten av *G. semen* positivt påvirket både av tilstedeværelsen av en annen liten alge og ved tilsetning av humusstoffer (Rengefors m. fl., 2008). Selv om flere studier nevner at *G. semen* har miksotrofe egenskaper (Olrik, 1998; Pålsson & Granéli, 2004; Rengefors m. fl., 2008), er det likevel mye usikkerhet når det gjelder *G. semen* sitt ernæringsbehov og adferdsmønster. Flere felt- og laboriestudier har i tillegg vist at adferden til miksotrofe flagellater er svært variert, og at organismene kan variere mye i deres fotosyntese- og inntaksevne og kan plasseres på et spekter av ernæringsstrategier fra absolutt autotrof til absolutt heterotrof (Olrik, 1998).

1.4 Begrensende faktor for *G. semen* vekst

Selv med mye forskning på *G. semen*, har kartlegging av vekstfaktorer vist seg å være utfordrende. Dette har skapt usikkerhet i forhold til hva som fremmer vekst og hvorfor algen sprer seg til nye innsjøer, og videre hva som kan være begrensende faktorer (Hongve m. fl., 1988). Det er flere faktorer som kan begrense algeveksten i en vannforekomst. Lite lystilgang, lave temperaturer, lave konsentrasjoner og nedsatt tilgjengelighet av biologisk viktige stoffer er noen eksempler på begrensende faktorer (Skulberg, 1979). Disse faktorene er ofte knyttet til algens ytre miljø, og påvirker den spesifikke veksthastigheten til algepopulasjonen, eller den enkelte algecelle (Skulberg, 1979). Ettersom algeoppblomstringen til *G. semen* kun

forekommer visse tider på året, må det finnes ulike faktorer som begrenser algeveksten. Da *G. semen* har vist seg å være et stort problem for vannforvaltning og bruken av rekreasjonsområder, er det viktig med mer kunnskap på hva som fremmer oppblomstring av alger, men også hva som kan være den begrensende faktoren til *G. semen*. Mer kunnskap om dette kan være med på å hindre eller stoppe fremtidige algeoppblomstringer.

1.5 Problemstilling og hypotese

I dette studiet undersøkes en liten grunn innsjø, ved navn Glennetjern, som tidligere har hatt gjentakende oppblomstringer av *G. semen* i perioden mai- august (vedlegg 1). Glennetjern har tilsynelatende optimale forhold for vekst av *G. semen*, da innsjøen ligger på et åpent område, omringet av jordbruksarealer med god tilgang til lys og næringsstoffer. Innsjøen er også veldig grunn (maks 2 m dyp), og vandringen til *G. semen* fra topp til bunn kan derfor skje på kun noen timer. Selv ved tilsynelatende optimale vekstforhold i Glennetjern er det likevel vist at konsentrasjonen av *G. semen* reduseres ved slutten av hver prøveperiode. Dette indikerer at det, ved en viss algekonsentrasjon, også må finnes en begrensende faktor for vekst av algen.

I denne oppgaven studerer jeg hvilke faktorer som fremmer algeoppblomstring og hvilken rolle miksotrofi har for vekst av *G. semen*. Jeg skal også studere om nitrogen kan være en begrensende faktor og med det spille en større rolle for vekst av *G. semen* enn tidligere antatt. I dette studiet testes følgende hypoteser:

1. *G. semen* sine miksotrofe egenskaper har en betydelig rolle for vekst og dominans i et algesamfunn.
2. I humøse innsjøer kan dominans av *G. semen* føre til nitrogenlimitasjon.

2 Material og metode

2.1 Områdebeskrivelse

Glennetjern (figur 1) er en liten og grunn innsjø, med et maksimaldyp på ca. 2 meter, som ligger i Nordre Follo kommune. Innsjøen er en del av Hølenvassdraget og ligger ca. 105 moh. Vannet faller under kategoriseringen «moderat kalkrik» og «svært humøs». Glennetjern ligger på et område med rikt kulturlandskap av regional verdi, og det er et artsrikt tjern med liten påvirkning av fysiske inngrep. Nedbørfeltet er på 1,4 km² og består av ca. 55 % dyrket mark og 40 % skog. Jordbruksarealet i nedbørsfeltet bidrar til avrenning av organisk materiale (OM) og næringsstoffer, noe som kan være med på å påvirke innsjøens kjemiske og fysiske miljø (Våge m. fl., 2021)



Figur 1 Glennetjern, med dybdekart. Lyseste blå er dybden 0,5 m, litt mørkere er 1, og mørkeste områdene er 2 m (Pettersen m. fl., 2020)

Glennetjern har vært undersøkt de siste årene (2017-2020) på grunn av en ny veiparsell som skal bygges mellom Retvet, Ski kommune og Vinterbro, Ås kommune (figur 2). Rapporten til Pettersen m. fl. (2020) viser at Glennetjern er av de innsjøene som kan bli påvirket av veiutbygging, blant annet på grunn av tilførsel av jordpartikler og næringsstoffer ved graving, søl av olje og drivstoff fra maskiner og endringer i pH på grunn av avrenningsvann fra betongarbeid. Formålet med miljøundersøkelsene i forkant av utbyggingen er å sikre et godt datagrunnlag i berørte vannforekomster slik at det kan gjøres gode vurderinger av eventuell påvirkning i resipienter fra veganlegget (Våge m. fl., 2021).



Figur 2 Flyfoto fra «Norge i bilder» med plassering av mulig Glenne-fjelltunnel (lyse blått)¹

Under overvåking av Glennetjern i sommerperioden årene 2018 til 2020 ble det funnet store mengder av nåleflagelaten *Gonyotomum semen*. Dette skapte en økende interesse for å finne hvilke faktorer som fremmer de gjentatte algeoppblomstringene. Glennetjern er derfor en utmerket innsjø for å øke kunnskapen om faktorer som styrer utbredelsen av *G. semen*.

2.2 Feltarbeid

Feltarbeidet startet 27. mai og ble ferdig 19 august. I feltperioden ble det tatt vannprøver og temperatur- og oksygenmålinger 7 ganger med 1-2 ukers mellomrom. På den første prøvetakingsdagen ble det brukt en dybdemåler for å finne det dypeste punktet i innsjøen. Deretter ble det satt ut en bøye ved dette punktet, slik at alle prøvetakingene skulle bli tatt ved samme sted hver gang.

2.2.1 Vannprøvetaking

Vannprøvene ble tatt ved 0,5 m dyp, 1 m dyp og 1,5 m dyp ved hjelp av en vannhenter. Ettersom det dypeste punktet i innsjøen ble målt til 2 m, ble det kun tatt prøver ned til 1,5 m dyp for å unngå å virvle opp sedimentene. Plastflasker (0,5 l) ble markert med de ulike dypene og skylt tre ganger med prøvevann før de ble fylt helt opp. Vannprøvene ble seinere fraktet direkte til

¹ Nettsiden til Glennetjerns venner forening: <http://glennetjern.no/kart.html>

Jordfagbygningen på Norges miljø- og biovitenskapelige universitet (NMBU, Ås) for videre analyser.

2.2.2 Temperatur og oksygen målinger

Det ble målt temperatur, oksygenkonsentrasjon og oksygenmetning *in situ* hver feltdag. Målingen ble tatt ved å senke en sensor ned til 0,5 m, 1 m og 1,5 m dyp. Instrumentet som ble brukt var en ProODO YSI (YSI ProQuatro Multiparameter). Målingene ved hvert dyp ble registrert og notert ned.

2.3 Laboratoriearbeid

Når vannprøvene fra felt ankom laboratoriet ble deler av de ufiltrerte prøvene tatt vare på til analyse av total nitrogen og total fosfor. Resten av vannprøvene ble filtrert for å fjerne partikler i de andre analysemålingene. Prøvene ble filtrert gjennom et 47 mm GF/C- og et 0,45 µm membran-filter. Første feltdag ble det filtrert 200 ml av vannprøvene, deretter så vi en økning i klorofyll-a og mengde filtrert prøvevann ble redusert ned til 100 ml og 50 ml for å unngå tetting av filtrene. De filtrerte vannprøvene ble overført i markerte plastrør og fryst ned til seinere analyser av løst organisk karbon (DOC) og næringsstoffer. GF/C-filtre med filtermateriale fra vannprøvene ble tatt vare på og fryst ned i markerte plastrør for senere analyser av pigmenter. Analysene gjort på laboratoriet fulgte norske standarder (NS) (vedlegg 6).

2.3.1 Pigmentanalyse

For å finne mengden av algen *G. semen* i Glennetjern, ble det brukt Heteroxanthin som en biomarkør. Selv om det er vist at heteroxanthin er et pigment som også kan finnes i andre alger enn Raphidophyceae, blir disse algene ofte funnet i veldig lave konsentrasjoner (C. Hagman m. fl., 2020; 2019). Ettersom det også er funnet en dominans av *G. semen* i Glennetjern i tidligere år (Greipsland m. fl., 2019; Våge m. fl., 2019, 2021), er det sannsynlig at den økende konsentrasjonen av Heteroxanthin indikerer en økning i *G. semen* og ikke andre heteroxanthinproduserende alger.

I tillegg til å måle pigmentet Heteroxanthin, ble det også målt konsentrasjoner av pigmentene Violaxanthin, Diadinoxanthin, Alloxanthin, Fucoxanthin og klorofyll-a. *G. semen* inneholder også pigmentene Violaxanthin, Diadinoxanthin og Alloxanthin, men disse pigmentene forekommer i mange planteplanktongrupper og er derfor ikke egnet som biomarkører for å

kvantifisere *G. semen* (Hagman m. fl., 2019). Pigmentet Fucoxanthin finnes ikke i *G. semen*, men i andre vanlige algegrupper, som kisealger og gullalger (Hagman, 2020; Reuss, 2005). Disse algegruppene har også tidligere år blitt funnet i store mengder i Glennetjern (vedlegg 1). Konsentrasjonen av Fucoxanthin vil derfor være en proxy på når andre alger, enn *G. semen*, er tilstede i Glennetjern. Klorofyll-a er et pigment som finnes i alle alger, og er derfor et estimat på den totale algebiomassen.

For å analysere pigmentene ble det brukt GF/C-filtrene som tidligere var fryst ned. Pigmentene ble ekstrahert fra GF/C filtrene ved å tilsette 3 ml aceton og sentrifugere plastrørene ved 3000 rpm i 10 minutter. Prøven ble deretter målt med Ultimate 3000 Ultra high performance liquid chromatography (HPLC), hvor pigmentene blir identifisert på grunnlag av retensjonstid og absorpsjonsspektre (350 – 700 nm). Måling med HPLC ble gjort av fakultetets teknikere ved jordfagslaboratoriet.

2.3.2 Løst organisk karbon (DOC)

Analyser av DOC ble gjennomført i henhold til NS-EN1484. Målingene ble gjort med filtrerte vannprøver på en Shimadzu organic carbon analyser TOC-VCPN. Dette gjøres ved at den uorganiske delen fjernes ved tilsetning av syre som omdanner det uorganiske karbonet til CO₂. CO₂ bobles ut ved tilsetning av syntetisk luft. Gjenværende prøve, som inneholder organisk karbon, sprøytes inn i en katalysator, hvor prøven forbrennes ved 680 °C. Karbonet blir omdannet til CO₂, hvilket blir målt av en IR-detektor, og gir DOC i mg/l. Deteksjonsgrensen for DOC er 0.2 mg/l.

2.3.3 Næringsstoffer

For analyse av total fosfor (TP) og total nitrogen (TN) ble 10 ml av ufiltrerte vannprøver tilsatt oksidasjonsmiddel. Kyvettene for analyse av TP ble tilsatt 2 ml av oksidasjonsmiddelet peroxodisulfat og kyvettene for analyse av TN ble tilsatt 5 ml av oksidasjonsmiddelet kaliumpersulfat. For at fosfor og nitrogen skal bli løst i vann ble prøven først ristet for så å autoklaveres. Autoklaveres ble gjort ved 1 atm trykk i 30 min på 121 °C, for så å bli avkjølt. Analyser av total fosfor ble deretter gjennomført i henhold til NS-EN1189. 5 ml av TP prøven ble pipettert i reagensrør før 0,25 ml ascorbinsyre 5% og 0,25 ml molybdat ble tilsatt. Ascorbinsyre fungerer som et reduksjonsmiddel og danner et surt miljø, mens molybdat ble tilsatt for å oppnå en blåfarge som kunne måles. Prøvene ble deretter avlest på spektrometeret

HITACHI UH5300 på 880 nm. Analyser av total nitrogen ble deretter gjennomført i henhold til NS-4743. For å beregne TN blir det brukt ionekromatografi (IC). De autoklaverte prøvene ble først fortynnet x10 og deretter kjørt igjennom en IC5000 Lachat, som deles inn i mobil og stasjonær fase. Avhengig av affiniteten til stoffene i prøvene vil de passere gjennom kolonnen med ulik hastighet. Basert på retensjonstiden blir stoffene i prøvene identifisert. Måling med ionekromatografi ble gjort av fakultetets teknikere ved jordfagslaboratoriet.

Ved analyser av de biotilgjengelige næringsstoffene fosfat-P, ammonium-N og nitrat-N ble det brukt filtrerte prøver. På samme måte som total fosfor, ble fosfat-P og ammonium-N målt ved bruk av spektrofotometer. Fosfat-P ble analysert i henhold til NS-EN1189. Filtrerte prøver ble tilsatt 0,25 ml askorbinsyre 5% og 0,25 ml molybdat, og deretter målt på spektrometeret HITACHI UH5300 ved bølgelengde 880 nm. Ammonium ble analysert i henhold til Norsk Standard NS-4746. 3 ml av filtrerte prøver ble tilsatt 0,5 ml salicylat og 0,5 ml hypoklorit, og deretter målt på spektrometeret HITACHI UH5300 ved bølgelengde 655nm. Analyser av nitrat-N ble gjennomført i henhold til Norsk Standard NS-EN ISO 10304-1 med en deteksjonsgrense på 0.02 mg/l. Analysene ble gjort på samme måte som total nitrogen ved hjelp av ionekromatografi.

2.4 Statistiske analyser og behandling av data

Ved bruk av resultatene fra pigmentanalysen og de ulike parameterne ble det gjort en Spearman korrelasjonsanalyse for å finne mulige korrelasjoner. I analysen ble det brukt konsentrasjonen av pigmentet Heteroxanthin som en proxy for konsentrasjonene til *G. semen* (Hagman m. fl., 2019). For å kunne finne korrelasjoner mellom *G. semen*-veksten og ulike parametere, ble den gjennomsnittlige konsentrasjonen av de tre dypene regnet ut både for pigmentet og de ulike brukte parameterne. Korrelasjonsanalysen ble kjørt med et 95% konfidensintervall, hvor en p-verdi på under 0,05 ble antatt som statistisk signifikant. Analysen ble utført ved bruk av digitale verktøy². For fremstilling av resultatene i grafer ble Microsoft Excel for Mac (versjon 16.54) benyttet.

² Spearman's Rho Calculator: <https://www.socscistatistics.com/tests/spearman/default2.aspx>

2.4.1 Innsamling av værdata

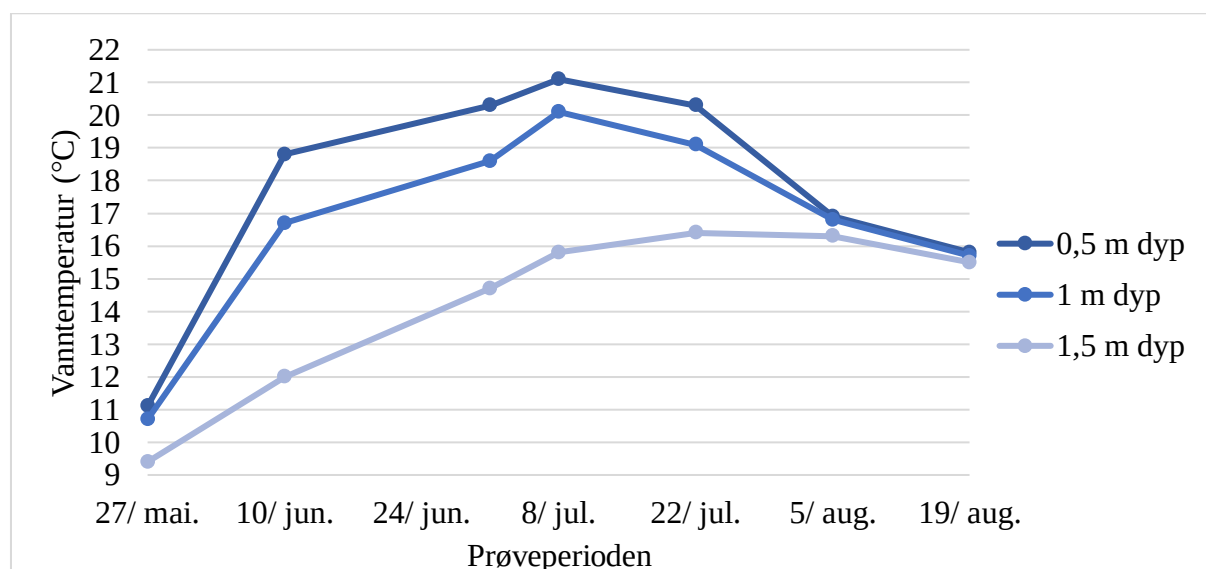
Værdata ble samlet inn ved bruk av klimastasjonen i Ås, som er den nærmeste stasjonen til Glennetjern. Temperatur og nedbør for perioden 27. mai til 19 august 2021 og normalnedbør- og -temperatur ble hentet ut fra klimadatabasen for Meteorologisk institutt (MET)³.

³ Data og produkter fra MET: <https://www.met.no/frie-meteorologiske-data/frie-meteorologiske-data>

3 Resultater

3.1 Temperatur og oksygen i Glennetjern

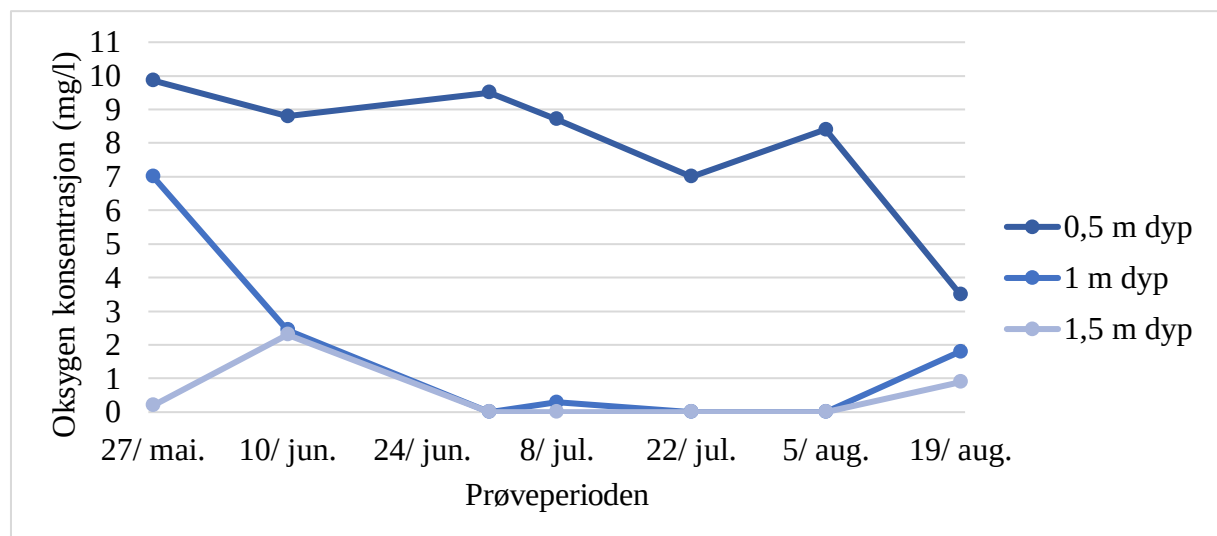
Temperaturresultatene viste en periode med både vår/høstsirkulasjon og termisk sjiktning. Første prøvetakning (27.mai) var temperaturen relativ lik (ca. 10 °C) i hele vannsøylen, med en temperaturdifferanse mellom topp og bunn på 1,7 °C. Neste prøvetaking (10.juni) var det en endring i temperaturen i vannsøylen hvor det nå er en temperaturdifferanse på 6,8 °C. Dette indikerer at det er blitt en temperatursjiktning i innsjøen hvor hele vannsøylen ikke lenger er i sirkulasjon. Denne temperatursjiktningen varte frem til de siste to prøvetakningene (5.juli og 19.juli) hvor temperaturdifferansen var på under 1 °C. Disse resultatene indikerer at det var full sirkulasjon i vannsøylen igjen i august. Den høyeste temperaturen i prøvetakningsperioden ble målt 8.jul., hvor det var en overflatetemperatur på 21,1 °C.



Figur 3 Temperaturmålinger (°C) i Glennetjern perioden sommeren 2021 fordelt på tre ulike dyp (0,5m, 1m, 1,5m).

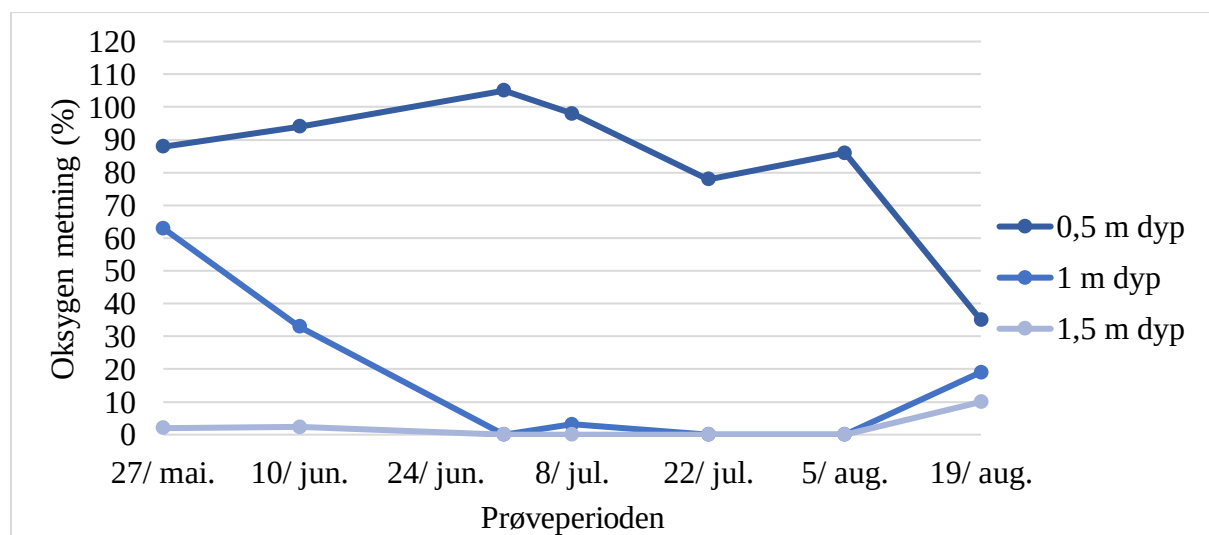
Første prøvetakningsdag (27.mai) viste oksygenmålingene ulik konsentrasjon med dypet, hvor anaerobe forhold ble observert på 1,5 m dyp, som vil si rett over sedimentene. Ved neste prøvetakning endret konsentrasjonen i vannsøylen seg, og oksygenkonsentrasjonen ved 1 m sank til 2,4 mg/l. Konsentrasjonen var da lik konsentrasjonen på 0,5 m dyp, som var på 2,3 mg/l, selv om konsentrasjonen på 0,5 m holdt seg relativt stabil fra forrige prøvetakning på ca. 9 mg/l. Ved de fire neste prøvetakningene var det fortsatt stabile oksygenkonsentrasjoner i overflaten, samtidig som oksygenkonsentrasjonen på 1 m og 1,5 m er tilnærmet lik 0 mg/l, som indikerer anaerobe forhold i store deler av vannsøylen. Ved siste prøvetakning skjedde det

endringer i oksygenkonsentrasjonen i vannsøylen, hvor konsentrasjonen i overflaten sank, samtidig som den økte ved både 1 m og 1,5 m.



Figur 4 Oksygenkonsentrasjon (mg/l) i Glennetjern sommeren 2021 fordelt på tre ulike dyp (0,5m, 1m, 1,5m).

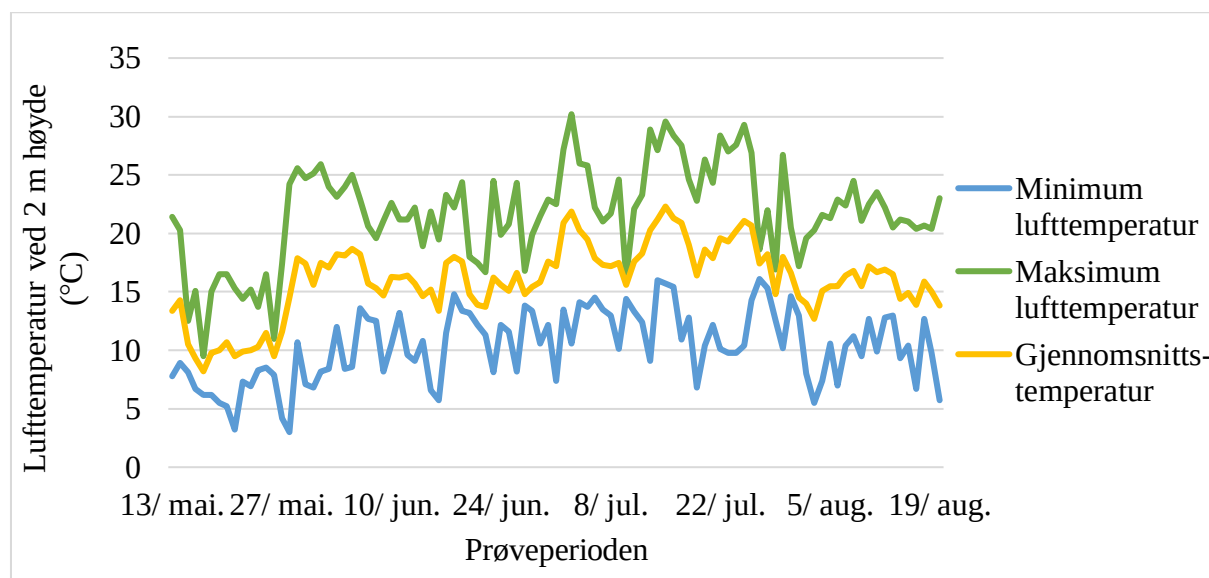
Resultatene for oksygenmetning fulgte i stor grad kurvene for oksygenkonsentrasjonen. I starten av prøveperioden (27. mai og 10. juni) var oksygenmetningen ulik nedover i vannsøylen, hvor det var et gjennomsnitt på 91% metning på 0,5 m dyp, 48% metning på 1 m dyp og 2,1% metning på 1,5 m dyp. De neste fire prøvetakningen var det er mye høyere oksygenmetning ved 0,5 m, enn 1 m og 1,5 m, hvor det var metning på tilnærmet lik 0%. Den eneste prøvetakningen med overmetning (>100%) var 1.juli, hvor det var 105% metning ved 0,5 m dyp. Siste prøvetakning ble det igjen en stor endring i oksygenmetning i overflaten, hvor den sank fra 86% til 35% metning. Her økte også oksygenmetning ved 1 m og 1,5 m, til 19% og 10%.



Figur 5 Oksygenmetning (%) i Glennetjern sommeren 2021 fordelt på tre ulike dyp (0,5m, 1m, 1,5m).

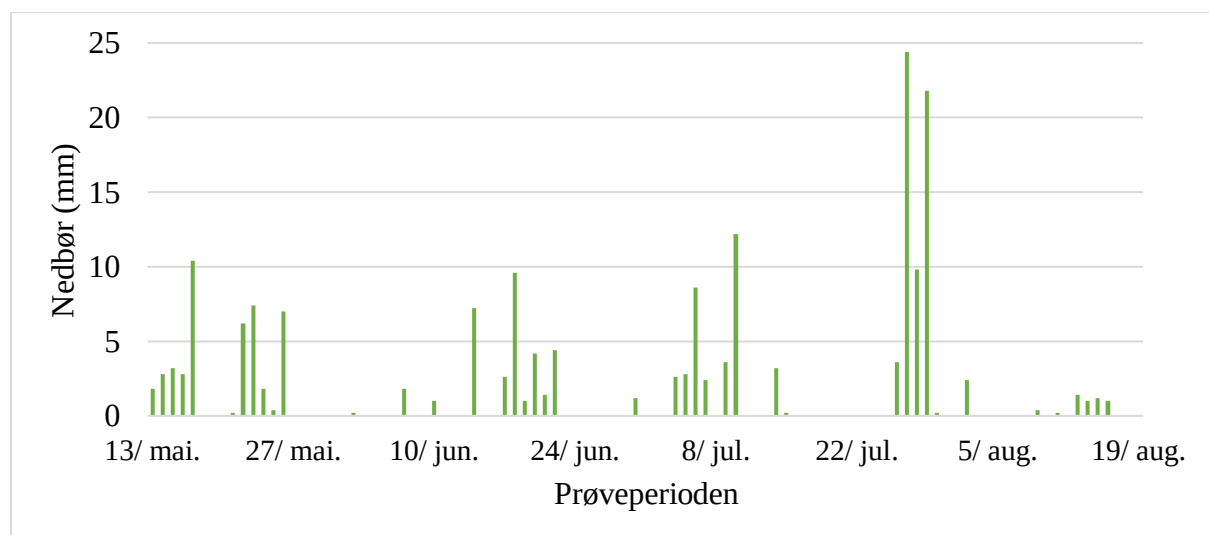
3.2 Værdata fra nedbørsfelt

Lufttemperaturen hadde en svak økning i starten av prøveperioden hvor gjennomsnittstemperaturen økte fra rundt 10 °C til 15-20 °C. Gjennomsnittstemperaturen holdt seg på rundt 15- 20 °C frem til slutten av prøveperioden, hvor temperaturen ser ut til å ha en svak nedgang.



Figur 6 Målinger av lufttemperatur ved 2 meter høyde (°C) fra klimastasjonen i Ås, perioden 13.mai- 19 august 2021. Målingene er fordelt på minimum-, maksimum- og gjennomsnittstemperatur.

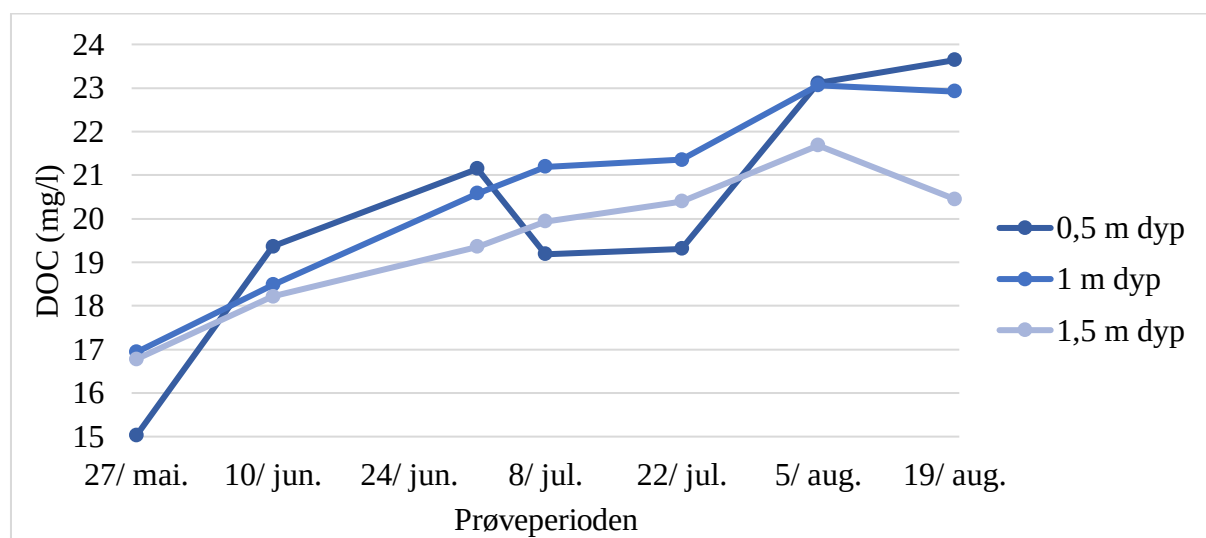
I prøveperioden fra 27. mai til 19. august ble det registrert flere perioder med både regn og opphold. Før prøveperioden, ble det registrert flere dager med regn. Før prøvetakingen 5. august ble det registrert 3 dager med mye nedbør.



Figur 7 Målinger av nedbør (mm) fra klimastasjonen i Ås perioden 13.mai- 19 august 2021.

3.3 Løst organisk materiale

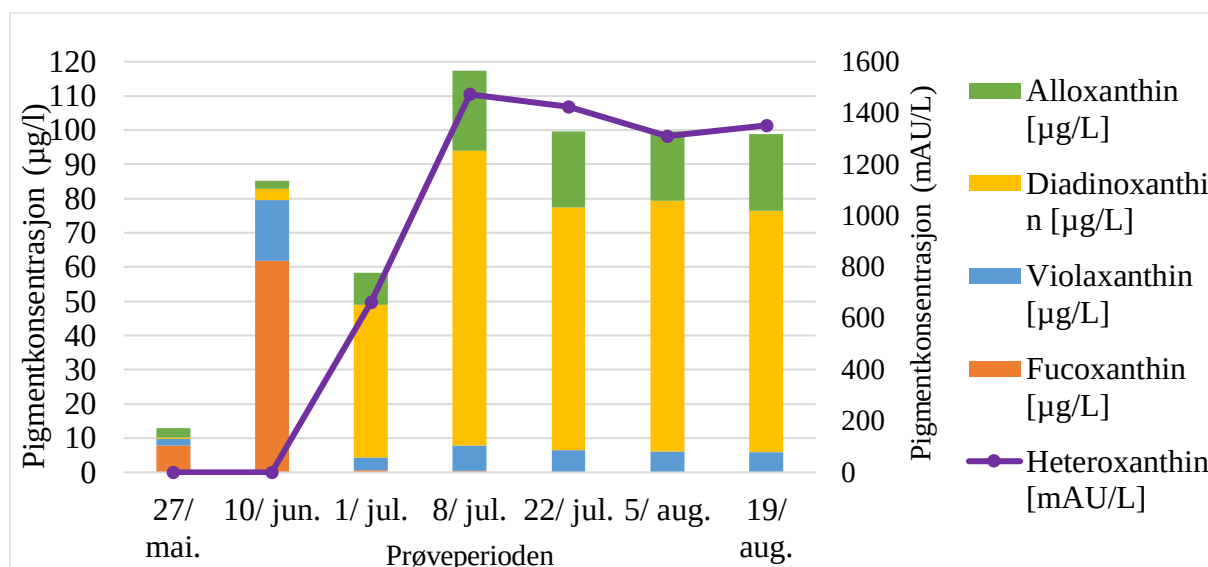
Resultatene viste at konsentrasjonen av DOC var litt lavere i overflaten enn lengre ned i vannsøylen ved første prøvetakning. Da lå konsentrasjonen på ca. 17 mg/l ved 1 og 1,5 m dyp, og ca. 15 mg/l ved 0,5 m dyp. Konsentrasjonen av DOC ved 1 m og 1,5 m dyp hadde en stabil økning til 5. august, hvor konsentrasjonen lå på 23,1 mg/l ved 1m dyp og 21,7 mg/l ved 1,5 m dyp. Konsentrasjonen av DOC ved overflaten (0,5 m dyp) varierte mer utover prøveperioden. Her økte konsentrasjonen relativt mye fra 27. mai til 10. juni og 1. juli, hvor konsentrasjonen nådde på 21,1 mg/l. Deretter sank konsentrasjonen igjen 8. juli, og holdt seg på 19,2 mg/l fram til 22. juli. Resten av prøveperioden økte konsentrasjonen ved overflaten igjen, og endte på en konsentrasjon på 23,6 mg/l 19. august. Konsentrasjonen ved både 1 m og 1,5 m dyp sank eller holdt seg relativt stabil etter 5. august til 19 august.



Figur 8 Målinger av dissolved organic carbon (DOC) (mg/l) i Glennetjern sommeren 2021 fordelt på tre ulike dyp (0,5m, 1m, 1,5m).

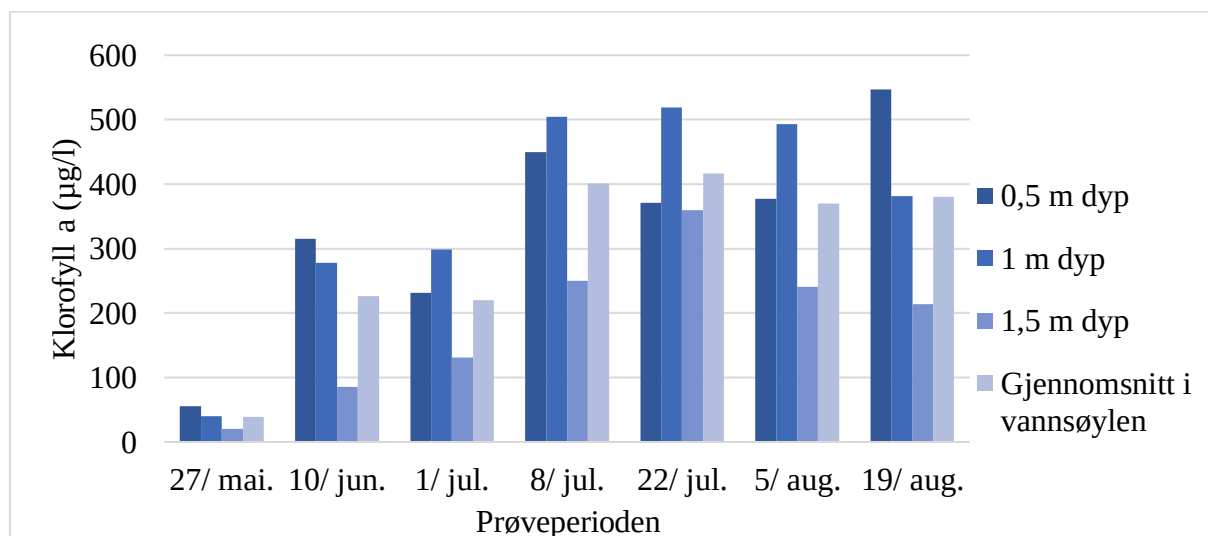
3.4 Pigmentanalyse og algesammensetning

Følgende pigmenter ble funnet i Glennetjern: Heteroxanthin, Violaxanthin, Diadinoxanthin, Alloxanthin, Fucoxanthin og klorofyll-a. I starten av prøveperioden dominerte pigmentet Fucoxanthin. Vi så også lave konsentrasjoner av pigmentene Violaxanthin, Diadinoxanthin, Alloxanthin, men ingen konsentrasjon av pigmentet Heteroxanthin (målt i mAU/l). Ved prøvetakingen 1. juli, var det lite til ingen målbare konsentrasjoner av pigmentet Fucoxanthin, mens konsentrasjonen av de andre pigmentene, samt Heteroxanthin, hadde økt til et mye høyere nivå enn tidligere. Resten av prøveperioden viste relativt stabile konsentrasjoner av alle pigmentene.



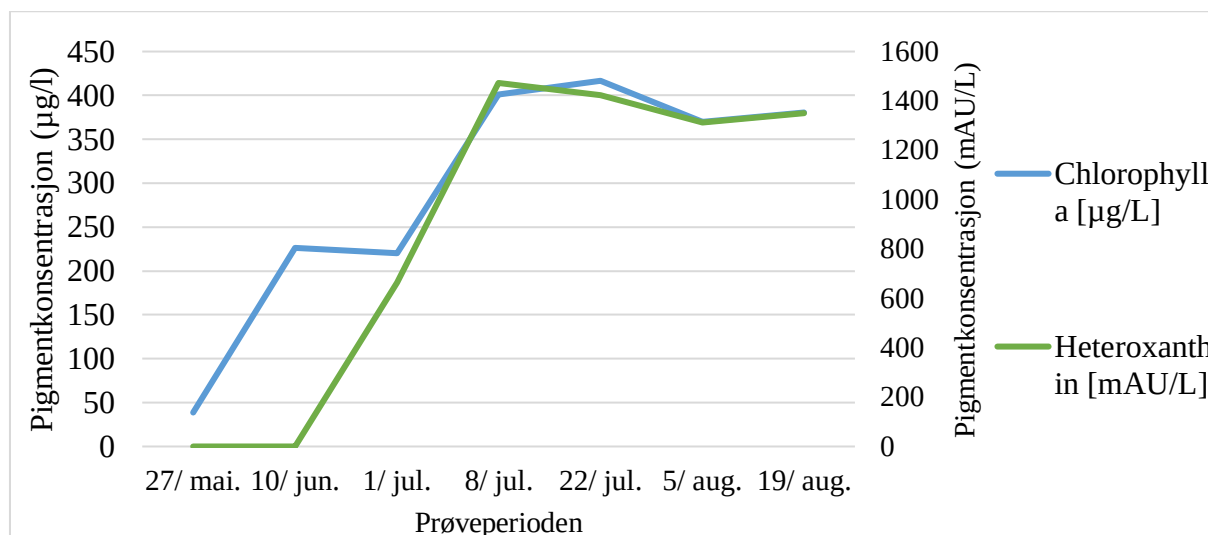
Figur 9 Gjennomsnittskonsentrasjon av pigmenter funnet ved HPLC i Glennetjern sommeren 2021. Pigmentet Heteroxanthin måles i mAU/L, mens pigmentene Violaxanthin, Diadinoxanthin, Alloxanthin og Fucoxanthin måles i µg/l.

Ettersom klorofyll-a finnes i alle alger, er det et estimat på algebiomassen. I grafen under vises klorofyll-a-konsentrasjonen ved alle dyp, samt gjennomsnittlig konsentrasjon i hele vannsøylen. Den første prøvetakningen 27. mai hadde den laveste klorofyll-a-konsentrasjonen i hele prøveperioden. Her ligger gjennomsnittskonsentrasjonen på 39 µg/l. Deretter økte algebiomassen til konsentrasjoner på ca. 220 µg/l både 10. og 1 juli. Klorofyll-a-konsentrasjonen var på sitt høyeste 8. og 11 juli, hvor gjennomsnittet lå på ca. 409 µg/l. Deretter sank konsentrasjonen noe 5. og 19. august, til ca. 375 µg/l. Hvilket dyp som hadde den høyeste konsentrasjonen av klorofyll-a varierte gjennom prøveperioden. Ved noen prøvetakninger ble det vist høyest konsentrasjon ved 0,5 m og ved noen er det vist høyest konsentrasjon ved 1 m dyp. Det var derimot lavest konsentrasjon ved 1,5 m dyp ved alle prøvetakningene.



Figur 10 Klorofyll-a konsentrasjonen (µg/l) i Glennetjern sommeren 2021 fordelt på tre ulike dyp (0,5m, 1m, 1,5m), samt gjennomsnittskonsentrasjon.

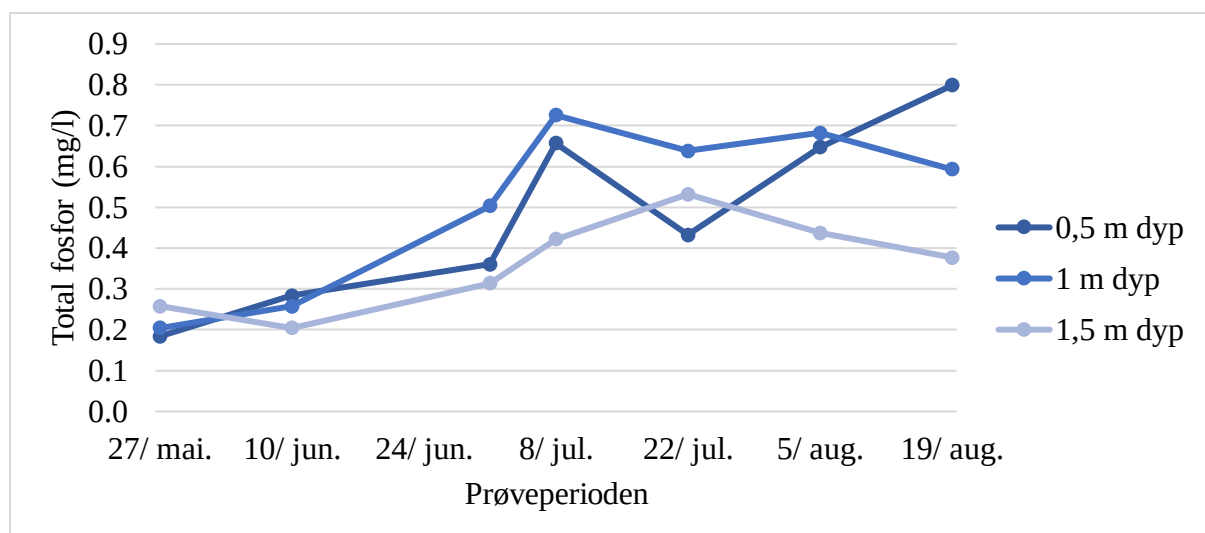
Figur 11 viser en sammenligning av konsentrasjonen til klorofyll-a og konsentrasjonen til pigmentet Heteroxanthin. Mellom 27. mai og 10. juni vises ingen konsentrasjone av pigmentet Heteroxanthin. Ettersom Heteroxanthin er et pigment som finnes i *G. semen*, viser grafen at det i denne perioden fantes andre alger i innsjøen. Etter 1. juli ser vi store likheter i veksthastigheten til klorofyll-a og pigmentet Heteroxanthin, noe som indikerer at algesammensetningen etter 1. juli var dominert av *G. semen*.



Figur 11 Sammenligning av klorofyll-a ($\mu\text{g/l}$) og pigmentet Heteroxanthin (mAU/L), som brukes som en proxy for vekst av *G. semen*.

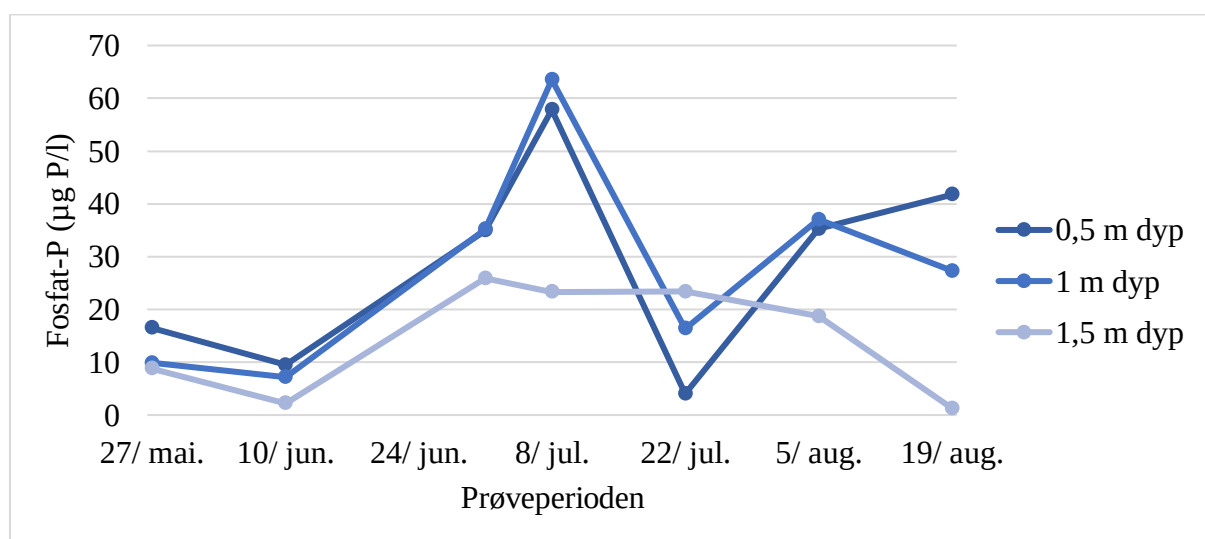
3.5 Næringsstoffer

Konsentrasjonene av total fosfor økte i perioden 27. mai til 8. juli. Konsentrasjonene er relativt like i hele vannsøylen ved den første prøvetakningen, men forskjellene øker utover juni og juli. Etter prøvetakningen 8. juli holder konsentrasjonen seg stabil resten av perioden. Ved prøvetakning 22. juli var konsentrasjon av total fosfor høyere ved 1,5 m enn ved 1 m.



Figur 12 Målinger av total fosfor (mg/l) i Glennetjern sommeren 2021 fordelt på tre ulike dyp (0,5m, 1m, 1,5m).

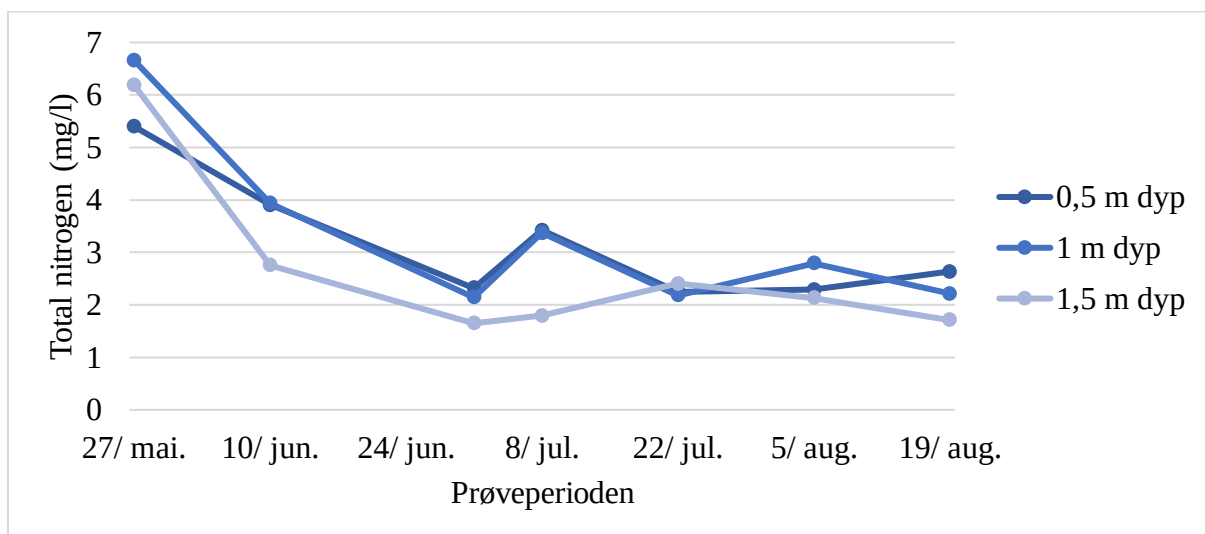
Resultatene for fosfat-P viste en lav konsentrasjon i starten av prøveperioden, men har en økende konsentrasjon utover juni og juli. Konsentrasjonen er høyest ved prøvetakning 8. juli, hvor konsentrasjonen i øvre sikte ligger på rundt 60 µg P/l. Fra 8. juli til 22. juli synker fosfatkonsentrasjonen betraktelig i målingene gjort ved 0,5 og 1 m dyp. Deretter økte konsentrasjonen i øvre sikt igjen til omtrent 35 µg P/l. Målingene ved 1,5 m dyp viste en mer stabil konsentrasjon fra 1. juli, og hadde 22.juli en høyere konsentrasjon enn ved 0,5 m og 1 m dyp.



Figur 13 Målinger av fosfat (µg/l) i Glennetjern sommeren 2021 fordelt på tre ulike dyp (0,5m, 1m, 1,5m).

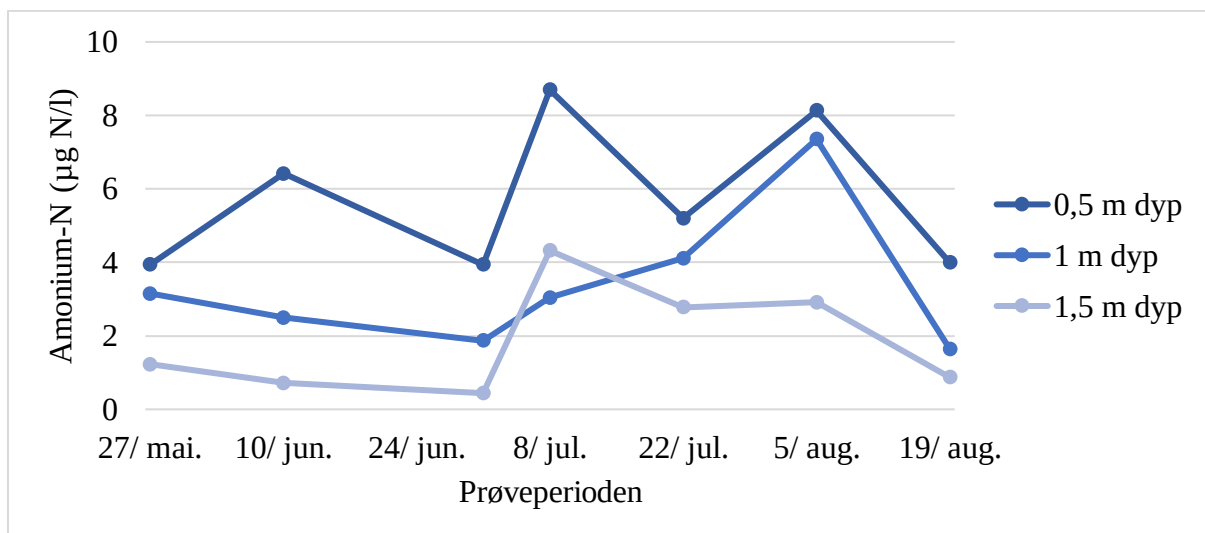
Total nitrogen viste en konsentrasjon i starten av prøveperioden (27. mai) på rundt 6 mg/l i hele vannsøylen. Konsentrasjonen sank en del frem til 1. juli, hvor konsentrasjonen deretter stabiliserte seg og lå på et gjennomsnitt på ca. 2,5 mg/l i hele vannsøylen frem til slutten av

prøveperioden. Eneste punktet som skiller seg ut er en liten topp ved prøvetakningen 8.juli, hvor total nitrogen ved 0,5 m og 1 m dyp har en økning på omtrent 1 mg/l.



Figur 14 Målinger av total nitrogen (mg/l) i Glennetjern sommeren 2021 fordelt på tre ulike dyp (0,5m, 1m, 1,5m).

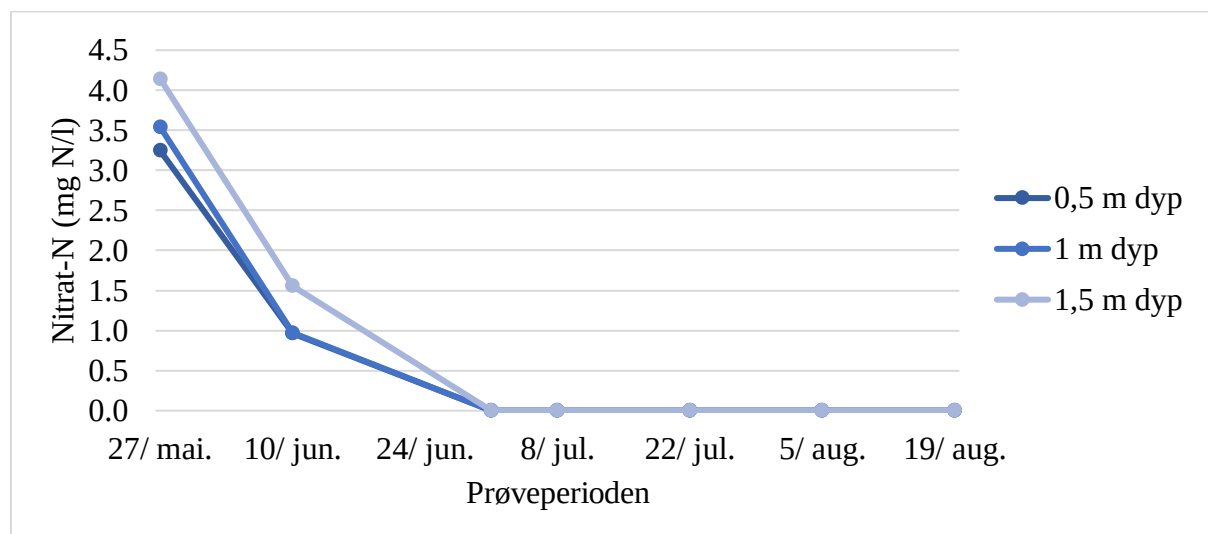
Resultatene fra ammonium-N-konsentrasjonen viste lave verdier hele prøveperioden. Konsentrasjonen første prøvetakning har et gjennomsnitt på 2,8 $\mu\text{g N/l}$, noe som tyder på at ammonium er lite tilgjengelig for algene i vannet. Konsentrasjonen av ammonium varierer litt i løpet av prøveperioden, men den gjennomsnittlige konsentrasjonen stiger aldri over 6,1 $\mu\text{g N/l}$. Ammoniumkonsentrasjonen viser alltid å være høyest i overflaten og minst i bunnen, med et unntak 8. juli, hvor konsentrasjonen ved 1,5 m dyp var høyere enn konsentrasjonen ved 1 m dyp.



Figur 15 Målinger av ammonium ($\mu\text{g/l}$) i Glennetjern sommeren 2021 fordelt på tre ulike dyp (0,5m, 1m, 1,5m).

Nitrat-N-konsentrasjonen hadde et gjennomsnitt på 3,6 mg N/l i hele vannsøylen ved første prøvetakning (27.mai), før den deretter sankt til 1,2 mg N/l i gjennomsnitt i hele vannsøylen.

Ved prøvetakning 1.juli var konsentrasjonen for nitrat registret under deteksjonsgrensen på 0,02 mg N/l, noe den fortsatte å være resten av prøveperioden ved alle dyp.



Figur 16 Målinger av nitrat (mg/l) i Glennetjern sommeren 2021 fordelt på tre ulike dyp (0,5m, 1m, 1,5m).

Når forholdet mellom total nitrogen og total fosfor i vannmassene er >17 , så kan algeveksten være begrenset av fosfor. Er forholdet mellom total nitrogen og total fosfor <10 , kan nitrogen være det næringsstoffet som er vekstbegrensende for algene (Skulberg, 1979). Ved utregning av forholdet mellom total nitrogen og total fosfor (tabell i vedlegg) kan vi se at ved de to første prøvetakningene (27. mai og 10. juni), så var forholdet >17 , og det begrensende næringsstoffet ville vært fosfor. Resultatene fra fosfat viser likevel høye verdier, som indikerer at *G. semen* ikke var begrenset av verken fosfor eller nitrogen i starten av prøveperioden. Fra 1. juli viser resultatene at N:P forholdet <10 og at nitrat og ammonium har lave verdier, så den begrensende faktoren tilsies da å være nitrogen, så framtidig andre forhold er optimale.

3.6 Statistiske analyser

Tabell 1 viser resultatene fra korrelasjonsanalysen mellom pigmentet Heteroxanthin og de ulike målte parametre. Korrelasjonsanalysen viser at klorofyll-a, total fosfor, nitrat-N, gjennomsnittlig temperatur og gjennomsnittlig oksygenkonsentrasjon har en signifikant sammenheng med konsentrasjonen av pigmentet Heteroxanthin.

Tabell 1. Spearman korrelasjonsanalyse ved bruk av G. semen-konsentrasjon (Heteroxanthin-konsentrasjon) som x- variabel.

Parametere (y-variabel)	R ²	P-verdi	Resultat
Klorofyll-a	0.901	0.006	Signifikant sammenheng Sterk positiv korrelasjon
Total fosfor	0.883	0.009	Signifikant sammenheng Sterk positiv korrelasjon
Fosfat-P	0.631	0.129	Ingen signifikant sammenheng Moderat positiv korrelasjon
Total nitrogen	-0.378	0.403	Ingen signifikant sammenheng Svak negativ korrelasjon
Ammonium-N	0.385	0.393	Ingen signifikant sammenheng Svak positiv korrelasjon
Nitrat-N	-0.787	0.036	Signifikant sammenheng Sterk negativ korrelasjon
DOC	0.542	0.209	Ingen signifikant sammenheng Moderat positiv korrelasjon
Temperatur (totalt i vannsøylen)	0.780	0.039	Signifikant sammenheng Sterk positiv korrelasjon
Oksygenkonsentrasjon (totalt i vannsøylen)	-0.755	0.050	Signifikant sammenheng Sterk negativ korrelasjon

4 Diskusjon

4.1 Utvikling av *Gonyostomum semen* i vekstsesongen 2021

Konsentrasjonen av pigmentet Heteroxanthin, brukt som en proxy for *G. semen* (Hagman m. fl., 2019), viser at *G. semen* får en oppblomstring 1. juli. *G. semen* konsentrasjonen økte frem til 8. juli og holder seg deretter relativt stabil frem til slutten av prøveperioden 19. august. Resultatene fra pigmentanalysene viser også lite variasjon over tid i forholdet mellom heteroxanthin og total klorofyll-a, samt en signifikant positiv korrelasjon ($p=0,006$) mellom heteroxanthin-konsentrasjonen og klorofyll-a-konsentrasjonen. Dette indikerer at den totale algesammensetningen i Glennetjern stort sett besto av *G. semen* i prøveperioden.

Ved de første prøvetakningene, som ble utført 27. mai og 10. juni, ble det ikke påvist noe *G. semen* i Glennetjern. Ved disse datoene var det målt høye verdier av pigmentet Fucoxanthin, som blant annet finnes i gullalger (*Chrysophyceae*) (Hagman, 2020; Reuss, 2005). Ved å se på vannprøvene i mikroskop, ble det oppdaget at vannprøvene tatt 27. mai og 10. juni var for det meste dominert av gullalgen *Synura uvella*.

Resultatene fra 2021 viser flere likheter med tidligere feltstudier utført i Glennetjern. I feltrapportene skrevet av Greipsland m. fl. (2019) og Våge m. fl. (2019, 2021) fra årene 2018-2020, var det flere år ikke påvist *G. semen* i maiprøvene, men en økende dominans av *G. semen* i juni. Resultatene fra disse rapportene viste også at algeoppblomstringen av *G. semen* strekte seg ofte fra juni til august eller september, slik som tilfellet også var i 2021. I år 2020 ble det også funnet dominans av andre alger i maiprøvene, hvor det dette året ble funnet dominans av svelgflagellater og arter innenfor slekten *Cryptomonas* (Våge m. fl., 2021).

Resultatene viste at alle vannprøvene hadde høyest algekonsentrasjon i overflaten (0,5 m og 1 m dyp) (figur 10). Dette stemmer overens med Rohrlack sin teori om at *G. semen* styres av en døgnklokke (Rohrlack, 2020b). Studiene viste at *G. semen* oppholder seg i overflaten om dagen for å drive fotosyntese og beveger seg ned til bunnen for å unngå predatorer på kvelden. Prøvetakningen i dette forsøket ble gjort rundt kl.10 på dagen og *G. semen*-konsentrasjonen vil derfor være høyere i overflaten på grunn av lystilgang.

Klorofyll-a, som er et mål på den totale algebiomassen, viser relativt høye verdier hele prøveperioden. Dette indikerer at Glennetjern har gode fysiske og kjemiske forhold for

algevekst. For å finne ut hvorfor det var akkurat *G. semen* som dominerte i prøveperioden fra 1. juni, er variasjonen i viktige vekstvariabler vurdert.

4.2 Sammenhenger mellom værdata, temperatur og mengden av *Gonyostomum semen*

Ettersom Glennetjern har et nedbørsfelt med store jordbruksarealer, vil store regnmengder føre til avrenning av både næringsstoffer og organisk materiale. I tidligere studier er det vist at et nedbørsfelt med menneskelig aktivitet, slik som jordbruksområder, kan ha en stor innvirkning på oppblomstring av *G. semen* (C. Hagman m. fl., 2020). Selv om værdata viste flere dager med regn, er regnmengden relativ lav sammenlignet med normal nedbørsmengde (vedlegg 3). Vi ser derfor ingen sammenheng med regndager og økninger i næringsstoffer eller DOC. I dette tilfellet vil blant annet avrenning av næringsstoffer fra nedbørsfeltet bli så raskt tatt opp av algene, at resultatene ikke viser økning i næringsstoffer ved regndager. Resultatene fra lufttemperatur viser en svak økning i temperaturen i starten av prøveperioden hvor middstemperaturen økte fra rundt 10 °C til 15-20 °C. Lufttemperaturen påvirker temperaturen i vannet, og vi vil seinere se at økningen i temperatur i luften førte til endringer i temperatur og sjiktning i vannet.

Resultatene fra temperaturen i vannfasen viser en signifikant sammenheng med *G. semen* - konsentrasjonen (tabell 1). Korrelasjonsanalysen viser en sterk positiv korrelasjon ($p=0,039$) mellom temperatur og *G. semen*, noe som indikerer at *G. semen*-konsentrasjonen øker når den gjennomsnittlige temperaturen i vannsøylen øker. Da *G. semen* konsentrasjonen i tillegg nådde sitt høyeste biovolum da vanntemperaturen steg fra 10,1 til 23,9 °C (figur 3), viser resultatene at temperatur kan være en viktig vekstfaktor for *G. semen* i Glennetjern.

Temperatur har også blitt beskrevet som en viktig driver for vekst av *G. semen* i flere andre studier, men det er likevel vist ulike resultater for hva som er *G. semen* sin optimale vanntemperatur. I et laboratoriestudie viste Rengefors, m. fl. (2012) at *G. semen* har en optimal temperatur på 9-12°C, men fortsetter å øke i biomasse frem til 19°C. Med en optimal temperatur på 9-12°C forventet Rengefors, m. fl. (2012) at oppblomstring av *G. semen* som regel vil forekomme på våren og høsten, men andre observasjoner, deriblant dette studiet i Glennetjern, viser at *G. semen* oppblomstringer forekommer som regel fra juni til september (Findlay, m. fl., 2005).

Resultatene fra Glennetjern viser dermed at *G. semen* kan utvikle seg ved et bredere temperaturområde enn tidligere vist (Rengefors m. fl., 2012). Det virker derfor sannsynlig at arten i tempererte innsjøer er tilpasset til vekst ved høyere temperaturer, mens i kaldere innsjøer i Norden er *G. semen* tilpasset seg kaldere temperaturer (Karosiené m. fl., 2016).

Resultatene fra Glennetjern viser også en stabilisering av *G. semen*-konsentrasjonen i slutten av prøveperioden hvor temperaturen i vannet har en nedgang. Ettersom temperatur er en viktig vekstfaktor, kan det se ut som en nedgang i temperaturen også kan være en vekstbegrensende faktor. Temperaturnedgangen vil likevel ikke være hovedfaktoren som stopper og reduserer algeveksten i slutten av prøveperioden, da *G. semen* oppblomstringer er blitt funnet i kaldere temperaturer enn i Glennetjern (Rengefors m. fl., 2012).

4.3 Innvirkning av sjikningsforholdet på veksten av *Gonyostomum semen*

I en så grunn innsjø, hvor maks dybde er på rundt 2 meter, vil vi vanligvis kunne forvente oss full sirkulasjon i vannsøylen om sommeren. Glennetjern viste likevel å ha en stabil temperatursjikting mesteparten av prøveperioden. For at det skal oppstå en stabil sjikting i vannsøylen, må det være en temperaturdifferanse mellom topp og bunn på rundt 2 °C (Rohrlack, 2019). Fra 10. mai til 22. juli var temperaturdifferansen mellom topp og bunn i Glennetjern på >2 °C, som vil si at det var en stabil temperatursjikting i denne tidsperioden. Sjiktningen som dannes i år oppsto mest sannsynlig på grunn av en økning i lufttemperaturen og at innsjøen er vind beskyttet (Pithart m. fl., 1997). Glennetjern har i tillegg en høy konsentrasjon av DOC, noe som også er med på å fremme temperatursjikting (Hagman, 2020).

Resultatene for oksygenmålingene viser at oksygenkonsentrasjonen har en signifikant sammenheng med *G. semen*-konsentrasjonen (tabell 1). Korrelasjonsanalysen viser en sterk negativ korrelasjon ($p=0,050$), noe som indikerer at *G. semen*-konsentrasjonen øker når den gjennomsnittlige oksygenkonsentrasjonen i vannsøylen synker. Den gjennomsnittlige oksygenkonsentrasjonen vil synke i perioder med temperatursjikting, ettersom hypolimnion får anoksiske forhold, så disse resultatene tilsier at temperatursjikting kan gi fordeler ved vekst av *G. semen*.

Sjikningsforhold har også i tidligere studier blitt bekreftet å ha stor påvirkning på *G. semen* konsentrasjonen (Karosiené m. fl., 2016; Pęczuła, 2013). En temperatursjiktning har blant annet vist å gi fordeler ved vekst på grunn av sirkulasjonen av næringsstoffer og oksygen stopper opp (K. Salonen, 2000; Wetzel, 2001c). Ettersom *G. semen* kan bevege seg fritt i vannsøylen etter behov, vil en temperatursjiktning være en konkurransefordel, da mange alger ikke har den samme egenskapen (K. Salonen, 2000). En stabil temperatursjiktning vil samtidig være en fordel for *G. semen*, ettersom en sirkulasjon kan vanskeliggjøre vertikal vandring (Rengefors m. fl., 2012; Rohrlack, 2020b). Et av studiene som viser at en sjiktning gir fordeler for vekst av *G. semen*, er studiet til Karosiené m. fl. (2016). I dette studiet til ble *G. semen* konsentrasjonen målt i to grunne innsjøer hvor den ene hadde en stabil temperatursjiktning og den andre hadde sirkulasjon. Resultatene viste her en høyere algebiomasse i innsjøen som var sjiktet. Ettersom en temperatursjiktning kan føre til intern gjødsling, viste innsjøen med sjiktning å ha opp til dobbelt så mye fosfor som innsjøen med sirkulasjon. Dette ble antatt å være hovedårsaken til de høye konsentrasjonene av *G. semen* (D. Hongve, 1988; Findlay m. fl., 2005). Studiet til Pęczuła (2013) viste også at *G. semen* var mer utbredt i små innsjøer med høyere stabilitet i temperatursjiktningen, og støtter derfor også teorien om at sjiktninger fremmer oppblomstring av *G. semen*.

Selv om korrelasjonsanalysen indikerer at temperatursjiktningen påvirker *G. semen*-konsentrasjonen, har Glennetjern tidligere år hatt en dominans av *G. semen* selv uten en sjiktning (vedlegg 2, Våge m. fl., 2021). Dette betyr at sjikningsforholdet i Glennetjern ikke er hovedårsaken til verken vekst eller reduksjon av *G. semen* konsentrasjonen i prøveperioden. Resultatene viser likevel en reduksjon i algekonsentrasjonen på slutten av prøveperioden, hvor vi også ser en stopper i temperatursjiktningen. Da en full sirkulasjon i vannsøylen fører til at *G. semen* får mer konkurranse om blant annet næringsstoffer (K. Salonen, 2000), kan en endring i sjikningsforholdet være med på å påvirke *G. semen* konsentrasjonen. I tillegg til dette, vil en sirkulasjon gjøre *G. semen* potensielt mer utsatt for predatorer, da migrering i sjiktet vann har tidligere vært en mekanisme for å unngå å bli beitet på (Pęczuła m. fl., 2018).

4.4 DOC som mulig driver av *Gonyostomum semen* oppblomstringer

Resultatene viser at DOC-konsentrasjonen har en nokså jevn økning gjennom hele prøveperioden. Ved å regne ut gjennomsnittet i vannsøylen ser vi at DOC-konsentrasjonen øker fra 16 mg/l til 22 mg/l fra 27.mai til 19. august. Dette vil klassifisere Glennetjern som en svært

humøs innsjø (Wetzel, 2001c; Vannforskriften, 2018). Korrelasjonsanalysen viser samtidig at konsentrasjonen til DOC ikke har en signifikant sammenheng med konsentrasjonen til *G. semen* (Tabell 1). Selv om korrelasjonsanalysen avkrefter en sammenheng mellom den høye DOC-konsentrasjonen og algeoppblomstring av *G. semen*, vil en økning i DOC-konsentrasjonen likevel kan være en viktig faktor for vekst av algen.

En økning i DOC påvirker de kjemiske, fysiske og biologiske prosessene i akvatiske systemer (Hagman, 2020) og har tidligere vist å være en fordel for *G. semen*-veksten (Deininger m. fl., 2017; Findlay m. fl., 2005; C. H.C. Hagman m. fl., 2014; Rengefors m. fl., 2008, 2012). En økt DOC-konsentrasjon vil blant annet føre til en mer farget innsjø og at eufotisk sone, som er område mulig å drive fotosyntese, blir begrenset (Hagman, 2020). Når den eufotiske sone kommer tettere på overflaten kan det føre til at alger, som ikke har evnen til å bevege seg i vannsøylen, blir lysbegrenset. Da en innsjø med DOC-konsentrasjon $> 10 \text{ mg C L}^{-1}$ har vist å være begrenset av redusert lystilgjengelighet (Camilla H.C. Hagman, 2020), vil dette også være tilfellet i Glennetjern, da den gjennomsnittlige konsentrasjonen over prøveperioden ligger på $> 16 \text{ mg/l}$.

I tillegg vil en økt konsentrasjon av DOC danne en skarpere temperaturgradient og tidligere forekomst av temperatursjiktning, som tidligere har vist å være til fordel for *G. semen* vekst (Karosienė m. fl., 2016; Pęczuła, 2013). Til tross for at en økt DOC-konsentrasjon fører til mindre lystilgang og sirkulasjon i vannsøylen, kan *G. semen* sin evne til å migrere i vannsøylen være årsaken til at flere studier finner *G. semen* oppblomstringer i humus og sterkt fargede innsjøer (Cronberg m. fl., 1988; Hongve m. fl., 1988).

4.5 Styres *Gonyostomum semen* av tilgang til uorganiske næringsstoffer?

Total nitrogen og total fosfor er noen av de fysisk-kjemiske støtteparameterne som måler eutrofiering i en innsjø (Våge m. fl., 2021). Resultatene viser en veldig høy konsentrasjon av fosfor, hvor den gjennomsnittlige konsentrasjonen av total fosfor i vannsøylen i tillegg stiger fra $215 \text{ } \mu\text{g/l}$ til $590 \text{ } \mu\text{g/l}$ i løpet av prøveperioden (Figur 12). Resultatene fra nitrogen viser også høye verdier, men her synker den gjennomsnittlige konsentrasjonen av total nitrogen fra $6080 \text{ } \mu\text{g/l}$ til $2188 \text{ } \mu\text{g/l}$ i løpet av prøveperioden (Figur 14). Selv om nitrogenkonsentrasjonene synker i løpet av prøveperioden, er konsentrasjonene av nitrogen og fosfor så høye at Glennetjern kan identifiseres som en eutrof innsjø.

Sammenligner vi resultatene i Glennetjern fra 2020 med 2021, ser vi en øking i næringsstoffer i denne prøveperioden (Våge m. fl., 2021). Årsaken til økningen er uvisst, da værdata til og med viser større regnmengder i perioden mai- august i 2020 enn i 2021 (vedlegg 3). Selv om resultatene viser omtrent dobbelt så mye næringsstoffer i 2021 enn i 2020 (vedlegg 2), er algekonsentrasjonen (klorofyll-a) like høy begge årene (Vedlegg 2). Økningen i næringsstoffer denne prøveperioden, vil derfor ikke være årsaken til den høye *G. semen*-konsentrasjonen i Glennetjern.

En relativ stor andel av det totale fosforet i Glennetjern foreligger som uorganisk fosfat. Da fosfationer (PO_4^{3-}) er lett tilgjengelig for alger, er de høye konsentrasjonene av fosfat-P med på å forklare hvorfor algebiomassen i innsjøen holder seg såpass høy gjennom prøveperioden (Våge m. fl., 2021). Ofte vil innsjøer med så store fosforkonsentrasjoner som Glennetjern, vært dominert av cyanobakterier (Hongve m. fl. 1988). Selv om høye bakterietettheter kunne vært en hindring for vekst av *G. semen*, ser vi likevel en oppblomstring. De høye fosforkonsentrasjonene i Glennetjern er da ikke årsaken til vekst av *G. semen*, ettersom oppblomstringer av *G. semen* også finnes i oligotrofe innsjøer (Hagman m. fl., 2014; Hongve m. fl., 1988; Rengefors m. fl., 2008b). Selv om det ofte er funnet korrelasjoner mellom *G. semen*-biomassen og fosfat, er det få studier på *G. semen* sin evne til å utnytte uorganisk nitrogen (Burford m. fl., 2021). Resultatene fra dette studiet viser derimot at nitrogen kan ha en større betydning for *G. semen* sin vekst enn først antatt.

Resultatene fra Glennetjern viser lite sammenhenger mellom ammonium og konsentrasjonen til *G. semen*, da ammoniumkonsentrasjonen holder seg relativt stabil i løpet av prøveperioden (Figur 15). Variasjonene i ammoniumkonsentrasjonen skyldes biologiske prosesser, som nedbrytning og utlekking fra sedimentene (Rohrlack, 2020a), og endringene er såpass små at det ikke ser ut til å påvirke algekonsentrasjonen. Samtidig som variasjonene er små, viser den gjennomsnittlige ammoniumkonsentrasjonen svært lave verdier gjennom hele prøveperioden. Dette tyder på at all tilgjengelig ammonium bli tatt opp med en gang, og at ammoniumkonsentrasjonen er for lav til å fremme ytterligere vekst av *G. semen*.

Resultatene for nitrat viser en markant nedgang i konsentrasjonen fra 27. mai til 1. juni. Deretter ble nitratkonsentrasjonen registrert under deteksjonsgrensen ($<0,02 \text{ mg/l}$). Korrelasjonsanalysen viser i tillegg en signifikant sammenheng ($p= 0,036$) mellom

nitratkonsentrasjonen og *G. semen*-veksten. I dette tilfellet kan det se ut som det er *G. semen* som er ansvarlig for de lave nitratkonsentrasjonene. Dette er ikke nødvendigvis årsaken, ettersom det på samme tidspunkt blir dannet en temperatursjiktning i innsjøen. Nitrater er svært følsomme i temperatursjiktete innsjøer, da anoksiske forhold omdanner nitrat til gassformig nitrogen (denitrifikasjon) (Pęczyła m. fl., 2018; Rohrlack, 2020a). Den markante nedgangen i nitrat kan derfor være forårsaket av de anoksiske forholdene i bunnen og ikke opptak av *G. semen*.

De viktigste formene for nitrogen tilgjengelig for alger er nitrat-, nitritt- og ammoniumioner. Populasjoner av fytoplankton ser likevel ut til å foretrekke opptak av ammonium (NH_4^+) fremfor nitrat (NO_3^-) (Pęczyła m. fl., 2018; Rohrlack, 2020a). Det er svært begrenset informasjon om *G. semen* sin utnyttelse av uorganisk nitrogen, men studiet til Burford m. fl. (2021) viste en signifikant sammenheng mellom *G. semen* biomassen og tilsetning av nitrat og nitritt. Samtidig argumenterer Rohrlack (2020a) for at *G. semen* har en ammoniumpreferanse, ettersom *G. semen*, ved bruk av DVM, vil ha en større tilgang til ammonium fremfor nitrat. Ettersom *G. semen* ofte befinner seg i innsjøer med anoksiske forhold i hypolimnion, vil *G. semen* ha tilgang på ammonium på grunn av akkumulasjon, men ikke tilgang på nitrat på grunn av denitrifikasjon. Selv om Burford m. fl. (2021) viser en sammenheng mellom nitrat og *G. semen* veksten, tyder studiet til Rohrlack (2020a) på at *G. semen*, som de fleste andre alger, har en ammoniumpreferanse.

Selv om algeoppblomstringer ofte er koblet til næringsrike vann, har algeoppblomstringer av *G. semen* også blitt funnet i mesotrofe til oligotrofe innsjøer (Bjørndalen, 1982; Cronberg m. fl., 1988; Hagman m. fl., 2014). *G. semen* sin evne til å migrere til bunnen for å ta opp næringsstoffer har dermed blitt sett på som en stor konkurransefordel og en mulig årsak til dominans (K. Salonen, 2000; Rohrlack, 2020a). Selv om Glennetjern er sjiktet store deler av prøveperioden, viser resultatene likevel høye fosfatkonsentrasjoner i hele vannsøylen. At *G. semen* skal ha store fordeler ved å være den eneste algen med næringsstofftilgang i hypolimnion, vil ikke være tilfellet i dette studiet. Resultatene viser også at konsentrasjonene av ammonium og nitrat er for lave, også i hypolimnion, til å fremme vekst for både *G. semen* og andre fytoplankton.

Hvis alger som *G. semen* først er til stede i en innsjø, kan algebiomassen fortsette å vokse frem til de har utnyttet alt av enten fosfor eller nitrogen i vannmassen. Til slutt vil praktisk talt alt av

de uorganiske næringsstoffene være bygget inn i algecellene, og svært lite er tilgjengelig for ytterligere vekst. På et tidspunkt vil det ikke være nok næringssalter til en ytterligere deling, og hele populasjonen vil kunne kollapse (Våge m. fl., 2021). Selv om resultatene fra nitrogenkonsentrasjonen i Glennetjern viser for lave verdier til å fremme ytterligere vekst for algen, ser vi ingen tegn til at *G. semen* populasjonen kollapse. Dette er med på å støtte teorien om at *G. semen* kan ha tilgang til nitrogen utenom de vanligste biotilgjengelige formene nitrat (NO_3^-) og ammonium (NH_4^+). Jeg ser derfor nærmere på hvilken betydning miksotrofi har for vekst av *G. semen*.

4.6 Betydningen av miksotrofi for *Gonyostomum semen* oppblomstringer og dominans

Selv om flere felt- og laboratoriestudier har vist at adferden til miksotrofe flagellater er svært variert, nevner likevel noen studier spesifikke miljøforhold som ofte fremmer vekst av miksotrofe arter (Burkholder m. fl., 2008; Jones, 1992). Noen studier nevner blant annet at utbredelsen av miksotrofe arter er vanlig i miljøer med lite lys og/eller mangel på en eller flere næringsstoffer (Burkholder m. fl., 2008; Jansson m. fl., 2001; Jones, 1992). I slike miljøer kan blant annet fagotrofi være en fordel da begrensende næringsstoffer som nitrogen og fosfor er mye mer konsentrert i mikrobielle byttedyr enn i vannsøylen, og er derfor en strategi for å supplere næringstilførselen (Burkholder m. fl., 2008; Jansson m. fl., 2001). Ettersom miljøforholdene som lite lys og mangle på næringsstoffer, forekommer spesielt ofte på grunt vann og under algeoppblomstring (Burkholder m. fl., 2008), kan Glennetjern være en innsjø spesielt tilpasset miksotrofe arter.

Miksotrofi har også blitt foreslått å være en spesielt vellykket strategi i humussjøer (Jones, 1992; Pålsson & Granéli, 2004). Denne hypotesen er basert på den svekkede lystilgjengeligheten og det høye biomasseforholdet mellom bakterier og fyttoplankton som er karakteristiske for disse miljøene (Pålsson & Granéli, 2004). Ettersom en høy konsentrasjon av organisk materiale hemmer lystilgang og dermed fører til mindre muligheter for å drive fotosyntese, vil de høye DOC-konsentrasjonen i Glennetjern være med på å fremme heterotrof aktivitet. Da miksotrofi er en egenskap hvor alger får karbontilgang når lystilgjengeligheten er for lav til å drive fotosyntese, vil *G. semen* sine heterotrofe egenskaper gi fordeler ved høy DOC-konsentrasjon (Deininger m. fl., 2017; C. Hagman m. fl., 2020). Selv om det er lite forskning på *G. semen* sine miksotrofe egenskaper, ble *G. semen* sin evne som heterotrof

undersøkt i et laboratorieforsøk utført av Rengefors, m. fl (2018). Forsøket ble utført under kontrollerte miljøforhold med fast temperatur og lite lys, ved bruk av et kulturmedium med høye næringskonsentrasjoner. Resultatene viste at *G. semen* sin vekst økte ved tilsetninger av humusstoffer og en annen alge, og vekstforbedringen ble foreslått å være et resultat av heterotrofisk ernæring, da spesielt osmotrofisk assimilering av DOC.

Ettersom fotosyntese er en prosess som produserer oksygen, vil en innsjø med oppblomstring av fototrofe alger danne en overmetning av oksygen i overflaten (Wetzel, 2001d). Resultatene for oksygenmetningen (Figur 5) i Glennetjern viser derimot ikke noen betydelig overmetning i overflaten. Ettersom *G. semen* er miksotrof, og ikke avhengig av å drive fotosyntese, vil algen forbruke oksygen ved nedbrytning av organisk materiale og organismer, fremfor å produsere oksygen ved fotosyntese (Wetzel, 2001d). Da DOC-konsentrasjonen i overflaten (0,5 m dyp) i tillegg viser en nedgang ved oppblomstring av *G. semen*, kan det se ut til at *G. semen* tar opp organisk materiale i overflatevannet. Resultatene tyder derfor på at *G. semen* bruker osmotrofisk assimilering av DOC som en strategi for å få karbontilgang i Glennetjern, og årsaken til dette vil være den høye DOC-konsentrasjonen og en begrenset eufotisk sone.

I tillegg til at løst organisk materiale (DOM) kan være en karbonkilde ved lysbegrensning, kan det også være en potensiell kilde for nitrogen og fosfor. Da løst organisk materiale, som for eksempel humus, også inneholder fraksjoner av løst organisk nitrogen (DON) og løst organisk fosfor (DOP), kan det være en kilde til næringsstoffer dersom konsentrasjonene av uorganisk nitrogen og fosfor er lave (Burford m. fl., 2021; Deininger m. fl., 2017). DON og DOP ble ikke målt i dette studiet, men ettersom DOC-konsentrasjonene er såpass høye, er trolig en viss andel av nitrogen og fosfor bundet til organisk materiale (Hagman, 2020). Prosessen hvor alger kan ha tilgang til næringsstoffer ved opptak av DOM kalles mineralisering, og fungerer ved at algene omdanner de organiske næringsstoffene til uorganiske biotilgjengelige stoffer (Camilla H.C. Hagman, 2020; Mostofa m. fl., 2013). Dette er en egenskap som har blitt avkreftet hos *G. semen* i tidligere studier (Nymann, 2021; Storrønning, 2020), men med den store utbredelsen av *G. semen* i humøse innsjøer, er det likevel viktig med mer forskning på *G. semen* og dens evne til opptak av DOM.

I tillegg til å teste *G. semen* sin evne til osmotrofi, forsøkte Rengefors m. fl (2008) å mate *G. semen* med fluorescerende merkede bakterier for å bekrefte at *G. semen* var fagotrof. Selv om forsøket til slutt hevdet at de observerte vekstforbedringer til *G. semen* skyldes assimilering av

DOC, kunne de ikke utelukke at *G. semen* var i stand til bakteriell inntak. Ettersom resultatene var vanskelig å lese og de verken kunne påvise eller utelukke at bakteriene var inkludert i matvakuolen. I et annet studiet av Heywood (1978) ble det derimot funnet bakterier i 5-10% av *G. semen* cellene. Selv om ikke studiet bruker fagotrofi som en mulig årsak til dette, er det et bevis på at *G. semen* muligens har egenskapen for opptak av bakterier.

Selv om det ikke er bekreftet at *G. semen* er fagotrof, vil egenskapen være en stor konkurransefordel og en mulig årsak til at *G. semen* ofte dominerer humøse innsjøer. Andre studier på mikсотrofe organismer viser at biomassen på mikсотrofe alger øker med DOC-konsentrasjonen og økt tilgjengeligheten av bakterielle byttedyr (Deininger m. fl., 2017, Rengefors m. fl., 2008, Jansson m. fl., 2001). Da Glennetjern en er innsjø som burde vært dominert av cyanobakterier, fremfor *G. semen* (Hagman m. fl., 2014), kan det tyde på *G. semen* har evnen til å beite på bakterien og dermed ikke bli hemmet av høye bakteriekonsentrasjoner.

Da resultatene for DOC i Glennetjern ikke viste signifikante sammenhenger med *G. semen*-konsentrasjonene, har jeg tidligere fraskrevet DOC som hovedårsaken til *G. semen* oppblomstring. Ved å se på *G. semen* sin evne til å være mikсотrof ser man likevel at en økning i DOC vil være en viktig driver. Årsaken til dette er blant annet at *G. semen* favoriserer økosystemer hvor planteplanktonsamfunnet er dominert av bakterier, noe som er typisk i innsjøer med høy tilførsel av allohton DOC (Camilla H.C. Hagman, 2020; Jansson m. fl., 2001). Selv uten bekreftelse på at *G. semen* utnytter bakterier og/eller andre byttedyr som energi- og næringskilde, vil miljøet i Glennetjern være optimal for fremme en slik strategi, da innsjøen har lite uorganisk nitrogen og høy DOC-konsentrasjon.

Etter å ha sett på *G. semen* sine egenskaper som mikсотrof, kan jeg bekrefte hypotesen om at mikсотrofi er viktig for vekst av algen, og kan være årsaken til dominans av algesamfunnet i Glennetjern. Resultatene kan blant annet bekrefte at *G. semen* får karbontilgang ved assimilering av DOC, og selv uten bekreftelse på at *G. semen* får næringsstofftilgang ved mineralisering eller fagotrofi, vil miljøet i Glennetjern være optimalt for å fremme en slik strategi. Selv om mikсотrofi har vist å være en egenskap som gir stor fordeler ved blant annet opptak av karbon og muligens næringsstoffer, viser resultatene likevel at algekonsentrasjonen stabiliseres. Jeg vil derfor se nærmere på hva som kan være den begrensende faktoren og årsaken til at algekonsentrasjonen slutter å øke 8.juli.

4.7 Nitrogen som begrensende faktor for vekst av *Gonyostomum semen*

Alger er avhengige av ulike næringsstoffer for vekst, utvikling og reproduksjon. Blant disse stoffene gjelder både makronæringsstoffer, som nitrogen og fosfor, men også mikronæringsstoffer som jern og sink. Dersom en eller flere av disse stoffene blir utilgjengelig for alge, vil det kunne være en faktor som begrenser veksten (Skulberg, 1979). Blant disse viktige næringsstoffene ble det blant annet målt konsentrasjonene til nitrat og ammonium. Ettersom resultatene viste svært lave konsentrasjoner av disse stoffene etter at det ble en algeoppblomstring av *G. semen*, er det mulig at tilgangen på nitrogen er årsaken til at *G. semen*-konsentrasjonen reduseres.

Når nitrogen blir tilført en vannforekomst, enten fra ytre kilder (allokton) eller ved andre nitrogenbindinger i vannsystemet (autokton), blir næringsstoffet brakt inn i et kretsløp. Nitrogenkretsløpet blir styrt av assimilasjon og dissimilasjon (oppbygging og nedbrytning av organisk materiale), og styrer mengden uorganiske og organiske nitrogenforbindelser i vannmassene (Skulberg, 1979). Selv om de uorganiske nitrogenforbindelsene viser lave verdier i Glennetjern, ser vi likevel at den totale nitrogenkonsentrasjonen er relativt høy. Det vil si at mesteparten av nitrogenet i vannfasen er bundet til organisk materiale eller allerede tatt opp av alger eller bakterier.

Vanligvis kan man forvente at fosfor er det begrensende næringsstoffet for alger i innsjøer, da konsentrasjonen av fosfor ofte forekommer i lave konsentrasjoner (Sternner, 2008). Innsjøer med høy DOC-konsentrasjonen vil i tillegg kunne gjøre fosfat utilgjengelig for alger, da DOC ofte binder seg til fosfater og dermed redusere fosfortilgjengeligheten enda mer (Jones, 1992). I starten av prøveperioden viste resultatene at fosfor var regnet som det begrensende næringsstoffet, men de høye konsentrasjonene av fosfat i vannsøylen viser likevel at tilgang på fosfor ikke er en begrensende algevekst faktor. Etter oppblomstringen av *G. semen* 1. juli viste resultatene at innsjøen hadde skiftet til å være nitrogen begrenset. Ved dette tidspunktet var også konsentrasjonene av uorganisk nitrogen såpass lave at nitrogentilgjengeligheten potensielt kunne bli regnet som en algevekstbegrensende faktoren.

En mulig forklaring på at det oppstod en nitrogenlimitasjon etter oppblomstringen av *G. semen* ble foreslått av Jansson m. fl. (1996, 2001), som hevdet at en nitrogenlimitasjon kan oppstå dersom algesamfunnet består av høye tettheter av mikсотrofe alger som beiter på fosforrike bakterier. I studiet ble fagotrofi foreslått å være årsaken til at innsjøen var nitrogenbegrenset,

ettersom bakteriene i innsjøen var en stor fosforkilde og fosfatet i vannsøylen ble dermed ikke brukt opp (Jansson m. fl., 1996). Dersom *G. semen* bruker fagotrofi som er strategi for tilgang på viktige stoffer, kan det være med på å forklare den høye konsentrasjonen av fosfat i vannsøylen.

Nitrogen er i tillegg foreslått som algevekstbegrensende faktor for miksotrofer i innsjøer med høyt innhold av humusstoffer av Jansson m. fl. (2001) og Pålson og Granéli (2004). Årsaken til dette ville være en høy konsentrasjon av DOP i humus, og dermed en tilgang til næringsstoffer for alger med evnen til mineralisering. I studiet til Pålson og Granéli (2004) fant de ekstremt høye planteplanktonbiomasser i innsjøene med middels til høyt humusinnhold, og de høye algebiomassene var hovedsakelig et resultat av *G. semen* oppblomstring.

Selv om miksotrofe alger har tilgang til nitrogen bundet til OM og bakterier, består likevel disse fraksjonene av mest DOP. Nitrogentilgangen kan derfor fortsatt være lav, og det meste av tilgjengelig nitrogen allerede tatt opp av algene. Nitrogen kan derfor fortsatt være en algevekstbegrensende faktor, selv om algen har miksotrofe egenskaper. Resultatene i Glennetjern viser at nitrogen er det begrensende næringsstoffet i Glennetjern, støttet av det høye humusinnholdet i innsjøen. Det finnes likevel ikke nok data på nitrogentilgjengelighet i Glennetjern, eller kunnskap om *G. semen* sin evne til å ta opp nitrogen, til å bekrefte at nitrogen er årsaken til at algekonsentrasjonen reduseres 8. juli. Dersom det fantes data på blant annet DON-konsentrasjonen i Glennetjern, ville det vært lettere å bekrefte eller avkrefte om algen var begrenset av nitrogen og at det var nitrogentilgjengeligheten som stoppet algeveksten.

5 Konklusjon

Ved bruk av pigmentet Heteroxanthin, som en proxy for *G. semen*, ble det observert en oppblomstring av algen i Glennetjern 1. juni 2021. Algeoppblomstringen fortsetter å øke frem til 8. juli, for deretter å stabilisere seg. Selv med signifikante sammenheng mellom oksygen- og temperaturendringene og *G. semen*-konsentrasjonen, viste det seg at endringen i sjikningsforholdet og temperaturen ikke var hovedårsaken til verken vekst eller nedgang av *G. semen*-konsentrasjonen i Glennetjern. Da *G. semen*-oppblomstring ofte forekommer i mesotrofe til oligotrofe innsjøer, er evnen til å migrere til bunnen for å ta opp næringsstoffer, blitt foreslått som *G. semen* sin største fordel. Resultatene fra Glennetjern viser derimot at denne egenskapen ikke er nødvendig, ettersom fosfor er tilgjengelig i hele vannsøylen, og nitrogen er utilgjengelig, selv i hypolimnion. Ved å se på *G. semen* sin evne til miksotrofi, kan man derfor anta at denne egenskapen spiller en større rolle for vekst av *G. semen* enn tidligere antatt og mulig være årsaken til at *G. semen* dannet algeoppblomstring i Glennetjern. Dette er blant annet basert på den høye DOC-konsentrasjonen og fordelene det gir for miksotrofe alger. Resultatene for oksygenmetning bekrefter i tillegg at *G. semen* utøver heterotrof aktivitet i Glennetjern, da mest sannsynlig osmotrofisk assimilering av DOC.

Selv om miksotrofi viser å gi flere fordeler for *G. semen*-oppblomstring, ser vi likevel at veksten av algekonsentrasjonen stopper 8. juli. Ettersom nitrogenkonsentrasjonen reduseres kraftig ved oppblomstring av *G. semen*, har jeg sett på om tilgang på nitrogen er årsaken til at algebiomassen reduseres. Selv om resultatene for uorganisk nitrogen viser for lave verdier for vekst av alger, kan *G. semen* likevel ha tilgang til nitrogen ved opptak av organiske substanser eller bakterier. Algen kan likevel være nitrogenbegrenset, da det meste av nitrogen allerede kan være tatt opp av algene. Med mer kunnskap om *G. semen* sin evne til å ta opp nitrogen, og blant annet data på DON-konsentrasjonen i Glennetjern, kunne det være lettere å bekrefte eller avkrefte om nitrogentilgangen var årsaken til nedgangen i algekonsentrasjonen 8. juli.

Med mer forskning på *G. semen* sine miksotrofe egenskaper og blant annet evnen til opptak av organisk nitrogen, vil vi få en bedre forståelse for hvorfor algen er så utbredt i store deler av verden. Mer kunnskap vil i tillegg kunne hindre eller stoppe fremtidige algeoppblomstringer, og dermed løse problemene som *G. semen* forårsaker på blant annet rekreasjonsområder og badeplasser.

6 Referanseliste

- Anderson, D. M., Glibert, P. M. & Burkholder, J. M. (2002). Harmful algal blooms and eutrophication: Nutrient sources, composition, and consequences. *Estuaries*, 25(4), 704–726. <https://doi.org/10.1007/BF02804901>
- Bjørndalen, K. (1982). Gonyostomum semen – en ny problem- alge? (Gonyostomum semen – a new nuisance alga?). *Limnos* 2: 4.
- Burford, M., Faggotter, S., Gibbes, B., Neilen, A. & Bartkow, M. (2021). The role of nutrients in promoting a bloom of the nuisance raphidophyte species Gonyostomum semen in a subtropical reservoir. *Aquatic Microbial Ecology*, 86, 47–62. <https://doi.org/10.3354/AME01953>
- Burkholder, J. A. M., Glibert, P. M. & Skelton, H. M. (2008). Mixotrophy, a major mode of nutrition for harmful algal species in eutrophic waters. *Harmful Algae*, 8(1), 77–93. <https://doi.org/10.1016/J.HAL.2008.08.010>
- Cronberg, G., Lindmark, G. & Björk, S. (1988). Mass development of the flagellate Gonyostomum semen (Raphidophyta) in Swedish forest lakes - an effect of acidification? *Hydrobiologia*, 161(1), 217–236. <https://doi.org/10.1007/BF00044113>
- Deininger, A., Faithfull, C. L. & Bergström, A. K. (2017). Phytoplankton response to whole lake inorganic N fertilization along a gradient in dissolved organic carbon. *Ecology*, 98(4), 982–994. <https://doi.org/10.1002/ECY.1758>
- Figueroa, R. I. & Rengefors, K. (2006). LIFE CYCLE AND SEXUALITY OF THE FRESHWATER RAPHDOPHYTE GONYOSTOMUM SEMEN (RAPHDOPHYCEAE). *Journal of Phycology*, 42(4), 859–871. <https://doi.org/10.1111/J.1529-8817.2006.00240.X>
- Findlay, D. L., Paterson, J. J., Hendzel, L. L. & Kling, H. J. (2005). Factors influencing Gonyostomum semen blooms in a small boreal reservoir lake. *Hydrobiologia* 2005, 533(1), 243–252. <https://doi.org/10.1007/S10750-004-2962-Z>
- Greipsland, I., Pettersen, R. A., Reinemo, J., Skrutvold, J., Roseth, R., Stabell, T., Saltveit, S., Bremnes, T. & Pavels, H. (2019). *E-18 Retvet-Vinterbro* (Bd. 5, Nummer 73).
- Hagman, C. H. C. (2020). *Phytoplankton in humic and colored Nordic lakes*. https://www.researchgate.net/publication/346624608_Phytoplankton_in_humic_and_colored_Nordic_lakes_-MINA_fagrapport_66
- Hagman, C. H. C., Ballot, A., Hjermann, D., Skjelbred, B., Brettum, P. & Ptacnik, R. (2014). The occurrence and spread of Gonyostomum semen (Ehr.) Diesing (Raphidophyceae) in Norwegian lakes. *Hydrobiologia*, 744(1), 1–14. <https://doi.org/10.1007/S10750-014-2050-Y>
- Hagman, C. H. C., Rohrlack, T. & Riise, G. (2020). The success of Gonyostomum semen (Raphidophyceae) in a boreal lake is due to environmental changes rather than a recent invasion. *Limnologica*, 84. <https://doi.org/10.1016/J.LIMNO.2020.125818>
- Hagman, C. H. C., Rohrlack, T., Uhlig, S. & Hostyeva, V. (2019). Heteroxanthin as a pigment biomarker for Gonyostomum semen (Raphidophyceae). *PLOS ONE*, 14(12), e0226650. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0226650>
- Hallegraeff, G., Cembella, A. & Wegener, A. (2003). Manual on harmful marine microalgae. I

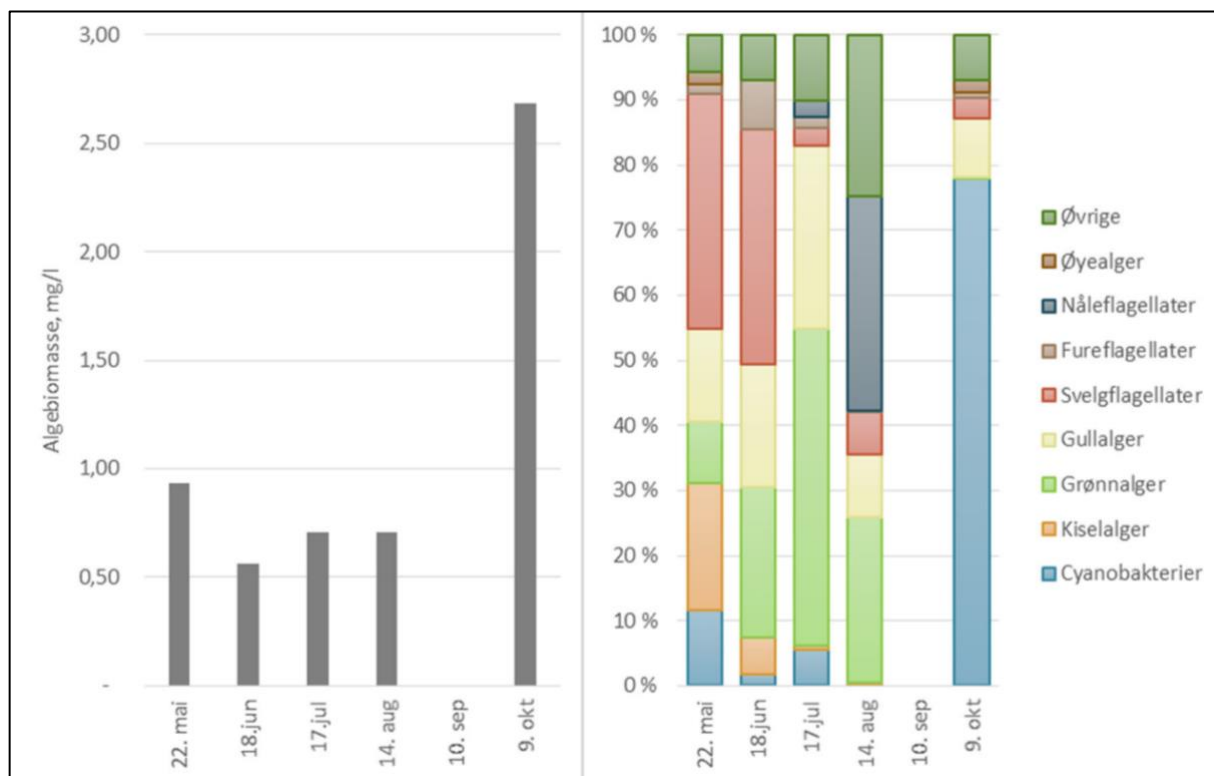
- United Nations Educational (Second rev). United Nations Educational.
<https://www.researchgate.net/publication/290125074>
- Heywood, P. (1978). Intracellular bacteria in gonyostomum semen (chloromonadophyceae). *Journal of Phycology*, 14(1). <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1978.tb00644.x>
- Hongve, D., Loevstad, O. & Bjoerndalen, K. (1988). Gonyostomum semen—a new nuisance to bathers in Norwegian lakes. *International Association for Theoretical and Applied Limnology: Negotiations*, 23, 430–434.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1080/03680770.1987.11897957>
- Jansson, M., Bergström, A. K., Drakare, S. & Blomqvist, P. (2001). Nutrient limitation of bacterioplankton and phytoplankton in humic lakes in northern Sweden. *Freshwater Biology*, 46(5), 653–666. <https://doi.org/10.1046/J.1365-2427.2001.00703.X>
- Jansson, M., Jonsson, A. & Bergström, A.-K. (1996). Nutrient limitation of bacterioplankton, autotrophic and mixotrophic phytoplankton, and heterotrophic nanoflagellates in Lake Öträsket. *Limnology and Oceanography*, 41(7), 1552–1559.
<https://doi.org/10.4319/LO.1996.41.7.1552>
- Johansson, K. S. L., Trigel, C., Vrede, T. & Johnson, R. K. (2013). Community structure in boreal lakes with recurring blooms of the nuisance flagellate Gonyostomum semen. *Aquatic Sciences*, 75(3), 447–455. <https://doi.org/10.1007/S00027-013-0291-X>
- Jones, R. I. (1992). The influence of humic substances on lacustrine planktonic food chains. *Hydrobiologia*, 229(1), 73–91. <https://doi.org/10.1007/BF00006992>
- K. Salonen, M. R. (2000). Advantages from diel vertical migration can explain the dominance of Gonyostomum semen (Raphidophyceae) in a small, steeply-stratified humic lake. *Journal of Plankton Research*, 22(10), 1841–1853.
<https://doi.org/10.1093/plankt/22.10.1841>
- Karosienė, J., Kasperovičienė, J., Koreivienė, J., Savadova, K. & Vitonytė, I. (2016). Factors promoting persistence of the bloom-forming Gonyostomum semen in temperate lakes. *Limnologica*, 60, 51–58. <https://doi.org/10.1016/J.LIMNO.2016.05.009>
- Landsberg, J. H. (2002). The Effects of Harmful Algal Blooms on Aquatic Organisms. *Reviews in Fisheries Science*, 10(2), 113–390. <https://doi.org/10.1080/20026491051695>
- Lebret, K., Fernández, M. F., Hagman, C. H. C., Rengefors, K. & Hansson, L. A. (2012). Grazing resistance allows bloom formation and may explain invasion success of Gonyostomum semen. *Limnology and Oceanography*, 57(3), 727–734.
<https://doi.org/10.4319/LO.2012.57.3.0727>
- Lepistö, L., Antikainen, S. & Kivinen, J. (1994). The occurrence of Gonyostomum semen (Ehr.) Diesing in Finnish lakes. I *Hydrobiologia* (Bd. 273).
- Mostofa, K. M. G., Liu, C. qiang, Mottaleb, M. A., Wan, G., Ogawa, H., Vione, D., Yoshioka, T. & Wu, F. (2013). Dissolved Organic Matter in Natural Waters. *Environmental Science and Engineering*, 1–137. https://doi.org/10.1007/978-3-642-32223-5_1
- Nymann, B. M. L. (2021). *Masteroppgve: Omsetning av næringsstoffer i en humøs innsjø (Lundebyvannet) dominert av algen Gonyostomum semen* [Norwegian University of Life Sciences, Ås]. <https://nmbu.brage.unit.no/nmbu-xmlui/handle/11250/2772693>
- O’Neil, J. M., Davis, T. W., Burford, M. A. & Gobler, C. J. (2012). The rise of harmful cyanobacteria blooms: The potential roles of eutrophication and climate change. *Harmful Algae*, 14, 313–334. <https://doi.org/10.1016/J.HAL.2011.10.027>

- Olrik, K. (1998). Ecology of mixotrophic flagellates with special reference in Chrysophyceae in Danish Lake. *Hydrobiologia*, 329–337. <https://doi.org/10.1023/A:1017045809572>
- Pålsson, C. & Granéli, W. (2004). Nutrient limitation of autotrophic and mixotrophic phytoplankton in a temperate and tropical humic lake gradient. *Journal of Plankton Research*, 26(9), 1005–1014. <https://doi.org/10.1093/PLANKT/FBH089>
- Pęczuła, W. (2013). Habitat factors accompanying the mass appearances of nuisance, invasive and alien algal species *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diensig in humic lakes of Eastern Poland. *Polish Journal of Ecology*. https://www.researchgate.net/publication/256701230_Habitat_factors_accompanying_the_mass_appearances_of_nuisance_invasive_and_alien_algal_species_Gonyostomum_semen_Ehr_Diensig_in_humic_lakes_of_Eastern_Poland
- Pęczuła, W., Grabowska, M., Zieliński, P., Karpowicz, M. & Danilczyk, M. (2018). Vertical distribution of expansive, bloom-forming algae *Gonyostomum semen* vs. plankton community and water chemistry in four small humic lakes. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, 2018(419), 28. <https://doi.org/10.1051/KMAE/2018017>
- Pettersen, R. A., Våge, K., Skrutvold, J., Roseth, R., Skautvedt, E., Hereid, S. & Stabell, T. (2020). *E-18 Retvet-Vinterbro Forundersøkelser av vannkjemi og biologiske kvalitetselementer i 2019*. https://nibio.brage.unit.no/nibio-xmlui/bitstream/handle/11250/2677209/NIBIO_RAPPORT_2020_6_110.pdf?sequence=1&isAllowed=y
- Pithart, D., Pechar, L. & Mattisson, G. (1997). Summer blooms of raphidophyte *Gonyostomum semen* and its diurnal vertical migration in a floodplain pool. *Algological Studies/Archiv für Hydrobiologie, Supplement Volumes*, 85, 119–133. https://doi.org/10.1127/ALGOL_STUD/85/1997/119
- Rengefors, K., Pålsson, C., Hansson, L. A. & Heiberg, L. (2008a). Cell lysis of competitors and osmotrophy enhance growth of the bloom-forming alga *Gonyostomum semen*. *Aquatic Microbial Ecology*, 51(1), 87–96. <https://doi.org/10.3354/AME01176>
- Rengefors, K., Pålsson, C., Hansson, L. A. & Heiberg, L. (2008b). Cell lysis of competitors and osmotrophy enhance growth of the bloom-forming alga *Gonyostomum semen*. *Aquatic Microbial Ecology*, 51(1), 87–96. <https://doi.org/10.3354/AME01176>
- Rengefors, K., Weyhenmeyer, G. A. & Bloch, I. (2012). Temperature as a driver for the expansion of the microalga *Gonyostomum semen* in Swedish lakes. *Harmful Algae*, 18, 65–73. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2012.04.005>
- Reuss, N. (2005). *Sediment pigments as biomarkers of environmental change*. National Environmental Research Institute. Denmark.
- Rohrlack, T. (2020a). Hypolimnetic assimilation of ammonium by the nuisance alga *Gonyostomum semen*. *AIMS Microbiology*, 6(2), 92–105. <https://doi.org/10.3934/MICROBIOL.2020006>
- Rohrlack, T. (2020b). The diel vertical migration of the nuisance alga *Gonyostomum semen* is controlled by temperature and by a circadian clock. *Limnologica*, 80. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2019.125746>
- Skulberg, O. M. (1979). Nitrogen som begrensende faktor i ferskvann og saltvann. *Norsk vannforening*. https://vannforeningen.no/wp-content/uploads/2015/06/1980_32085.pdf
- Smayda, T. J. (1997). Harmful algal blooms: Their ecophysiology and general relevance to

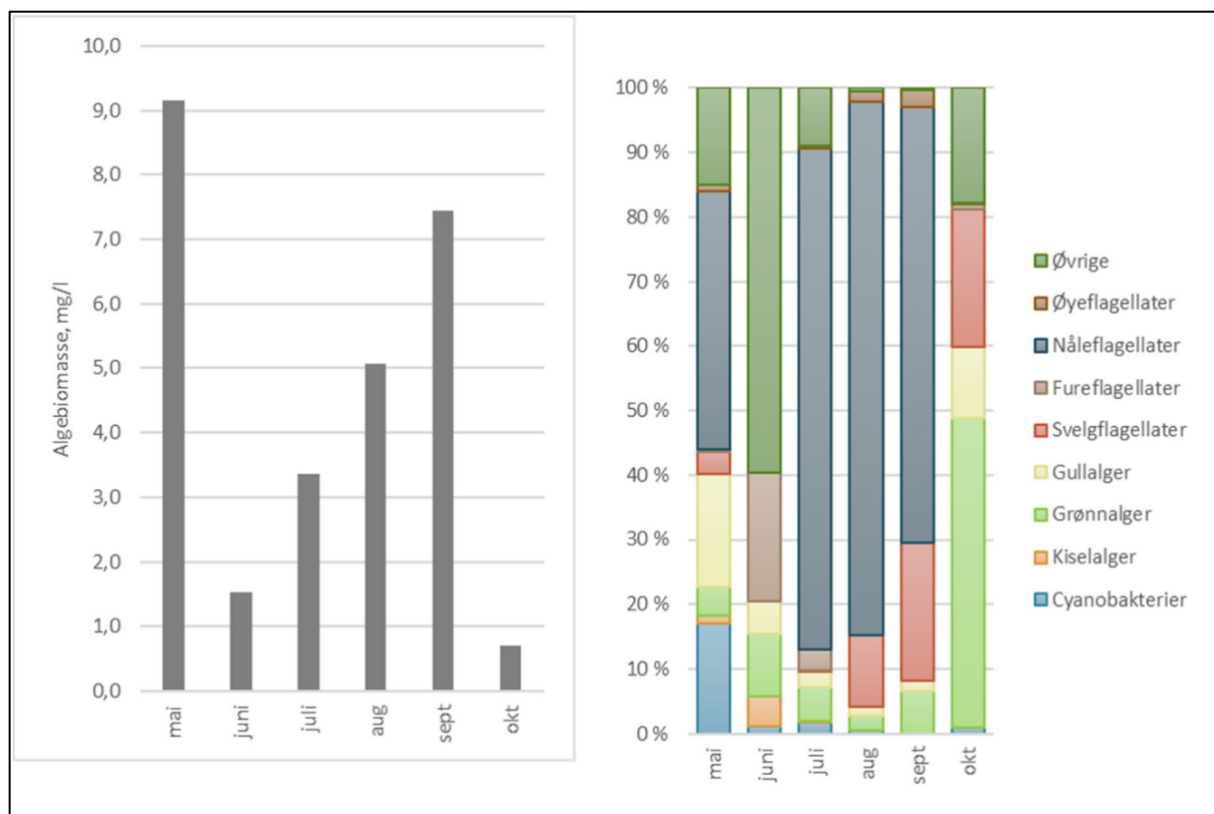
- phytoplankton blooms in the sea. *Limnology and Oceanography*, 42(5 II), 1137–1153. https://doi.org/10.4319/LO.1997.42.5_PART_2.1137
- Sterner, R. W. (2008). On the phosphorus limitation paradigm for lakes. *International Review of Hydrobiology*, 93(4–5), 433–445. <https://doi.org/10.1002/IROH.200811068>
- Storrønning, I. C. (2020). *B Masteroppgave: Omsetning av løst organisk materiale (DOM) for vekst av problemalgen Gonyostomum semen* [Norges miljø- og biovitenskapelige universitet (NMBU)]. https://nmbu.brage.unit.no/nmbu-xmloi/bitstream/handle/11250/2671213/Storrønning_2020.pdf?sequence=1&isAllowed=y
- Trigal, C., Goedkoop, W. & Johnson, R. K. (2011). Changes in phytoplankton, benthic invertebrate and fish assemblages of boreal lakes following invasion by *Gonyostomum semen*. *Freshwater Biology*, 56(10). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02615.x>
- Trigal, C., Hallstan, S., Johansson, K. S. L. & Johnson, R. K. (2013). Factors affecting occurrence and bloom formation of the nuisance flagellate *Gonyostomum semen* in boreal lakes. *Harmful Algae*, 27, 60–67. <https://doi.org/10.1016/J.HAL.2013.04.008>
- Våge, K., Skrutvold, J. & Skautvedt, E. (2021). *E18 Retvedt – Vinterbro. Biologiske analyser i Glennetjernet 2020*.
- Våge, K., Skrutvold, J., Skautvedt, E. & Hereid, S. (2019). *E18 Retvedt – Vinterbro. Biologiske analyser i Glennetjernet 2019*.
- Vannforskriften. (2018). *Klassifisering av miljøtilstand i vann*. <https://www.vannportalen.no/veiledere/klassifiseringsveileder/>
- Wetzel, R. G. (2001a). Chapter 23. Organic carbon cycling and ecosystem metabolism. I *Limnology: Lake and River Ecosystems* (Vol. 3, s. 731–738). Elsevier.
- Wetzel, R. G. (2001b). Chapter 5. Light in inland waters. I *Limnology: Lake and River Ecosystems* (Vol. 3, s. 49–69). Elsevier.
- Wetzel, R. G. (2001c). Chapter 6. Fate of heat. I *Limnology: Lake and River Ecosystems* (Vol. 3, s. 71–92). Elsevier.
- Wetzel, R. G. (2001d). Chapter 8. Structure and productivity og aquatic ecosystems. I *Limnology: Lake and River Ecosystems* (Vol. 3, s. 129–150). Elsevier.

7 Vedlegg

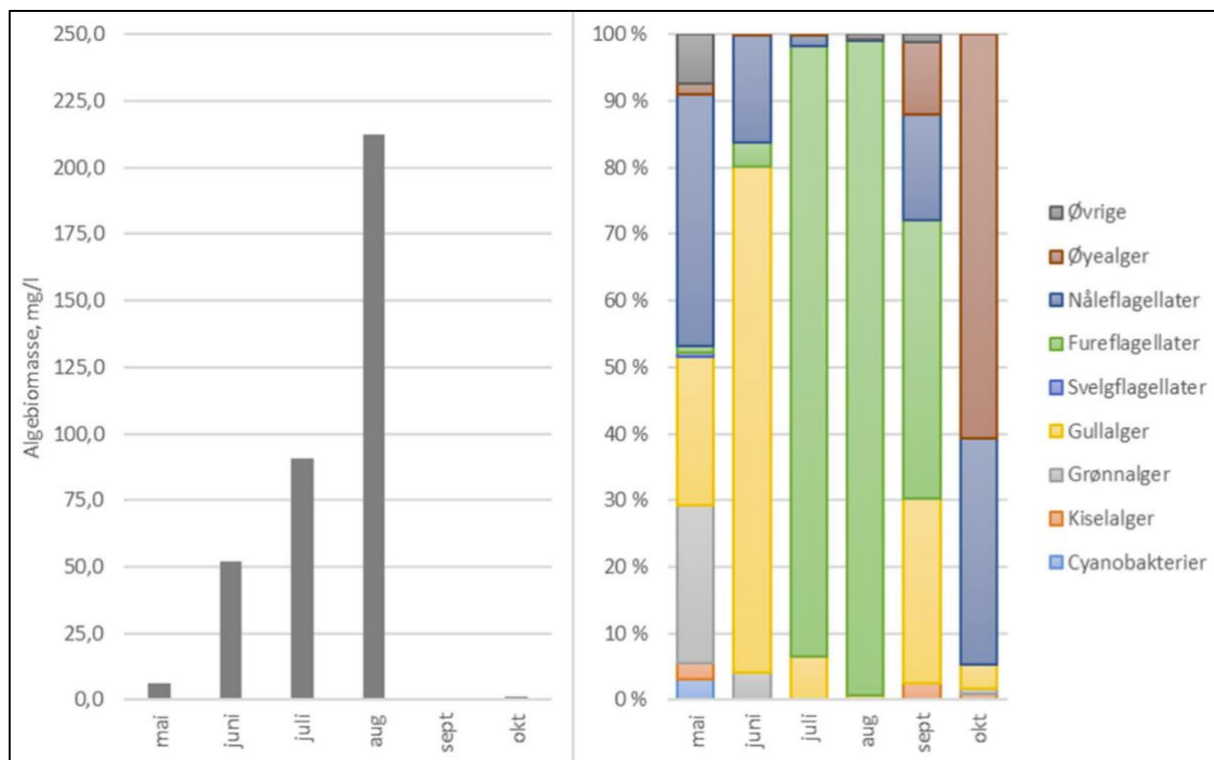
Vedlegg 1 Total biomasse og artssammensetning i Glennetjern år 2017-2020.



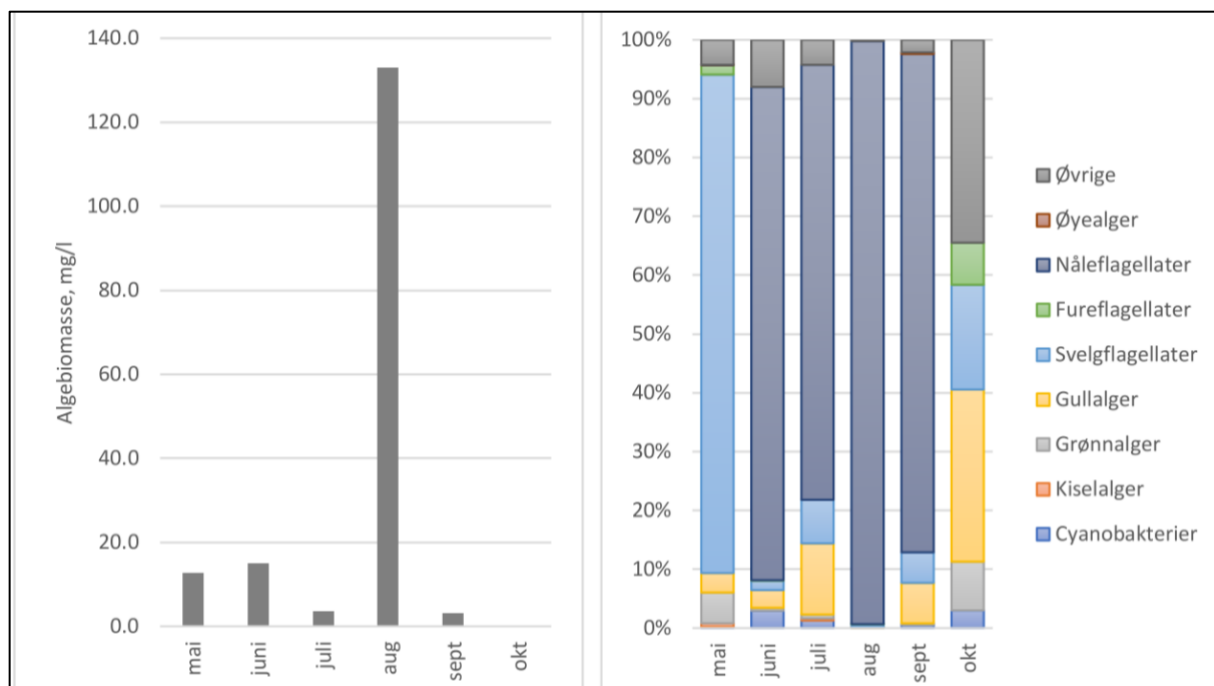
Figur 17 Total biomasse (venstre del) og sammensetning (høyre del) av planteplankton i Glennetjern, 2017.



Figur 18 Total biomasse (venstre del) og sammensetning (høyre del) av planteplankton i Glennetjern, 2018.



Figur 19 Total biomasse (venstre del) og sammensetning (høyre del) av planteplankton i Glennetjern, 2019.



Figur 20 Total biomasse (venstre del) og sammensetning (høyre del) av planteplankton i Glennefjern, 2020.

Vedlegg 2 Målinger av ulike parametere i Glennetjern tidligere år

Tabell 1 Målinger av temperatur, konduktivitet, pH, turbiditet og oksygen ved forskjellige dyp i Glennetjern 2019

	Dybde m	Temperatur C°	Konduktivitet mS/cm	pH	Turbiditet NTU	O ₂ mg/L
26 juni	0,3	18,8	0,1	6,5	5,3	10,2
27 august	0,3	17,3	0,14	7,1	73,2	9,3
27 august	1	15,3	0,19	7,7	26,0	8,6
27 august	2	12,6	0,38	7,5	7,3	2,4
25 september	0,3	10,6	0,12	6,6	8,2	2,7
25 september	1	10,3	0,12	6,6	10,4	2,0
25 september	2	10,1	0,12	6,5	17,3	0,6
3 oktober	0,3	12,3	37,12	7,1	51,1	10,9
3 oktober	1	12,8	38,01	7,7	4,7	6,1
3 oktober	2	12,9	39,54	7,6	6,27	7,0
24 oktober	0,3	6,7	0,09	6,9	45,6	8,2
24 oktober	1	6,5	0,09	6,6	47,0	6,7
24 oktober	2	6,6	0,10	6,5	100,5	6,2

Tabell 2 Sammenstilling av verdiene for kvalitetselementet «planteplankton», samt klorofyll-a, totalfosfor og totalnitrogen i Glennetjern, år 2017-2021. n = antall målinger, $\bar{x}$ = gjennomsnitt.

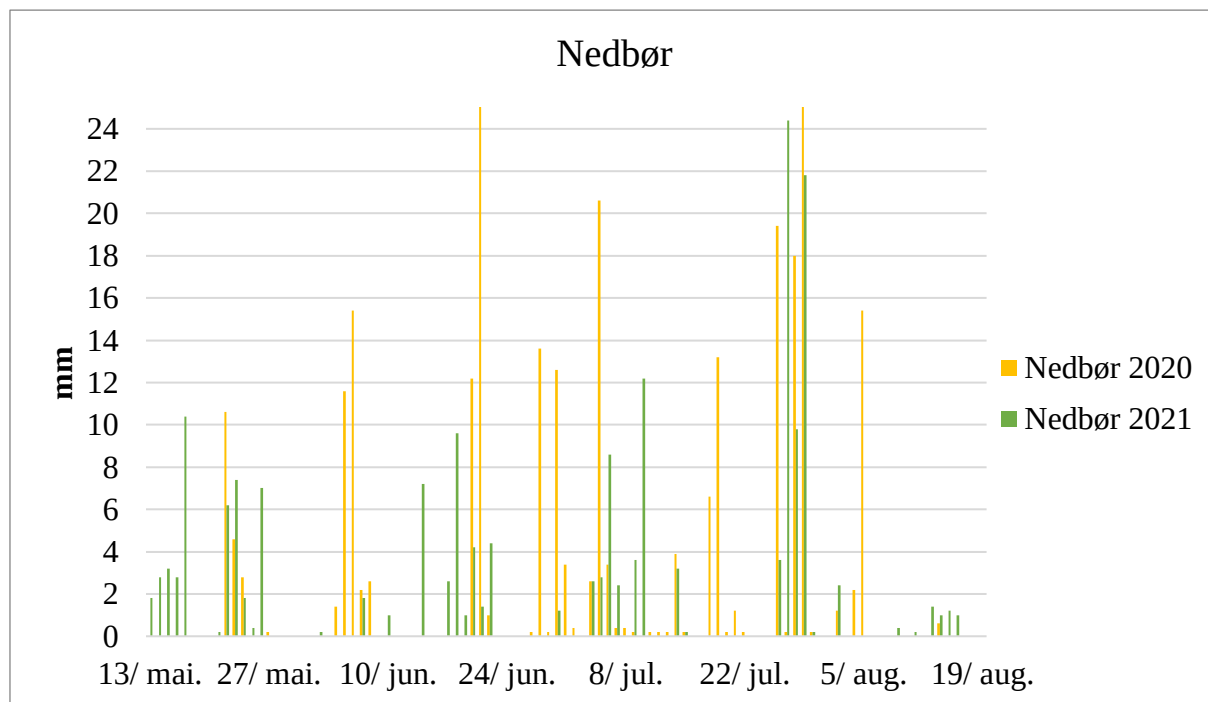
	2017		2018		2019		2020		2021	
Parameter	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$
Klorofyll a (µg/l)	6	2,10	6	131	6	545,1	6	281,3	7	293
Total fosfor (µg/l)	-	-	6	97	6	163,5	6	285	7	453
Total nitrogen (µg/l)	-	-	-	-	6	2250	6	1917	7	3054

Vedlegg 3 Data på normalnedbør- og temperatur

Tabell 3 Normal temperatur og normal nedbør for perioden mai 2021 til august 2021

Måned	Temperatur gjennomsnitt	Normal temperatur	Avvik temperatur	Nedbør total (mm)	Normal nedbør (mm)	Avvik nedbør
Mai 2021	9,9°	10,7°	0,8°	85,8	62,0	23,8

Juni 2021	16,2°	14,5°	1,7°	31,7	77,0	45,3
Juli 2021	18,9°	16,7°	2,2°	88,4	82,0	6,4
August 2021	15,5°	15,7°	0,2°	6,6	96,0	89,4



Figur 21 Sammenligning av nedbør perioden 13. mai - 19 august 2020 med 2021

Vedlegg 4 N:P forhold

Tabell 4 Tabell over N:P forhold i Glennetjern perioden 27.mai- 19. august.

Dato	TN : TP
27.05.2021	159,2
10.06.2021	95,3
01.07.2021	0,4
08.07.2021	0,4
22.07.2021	1,2
05.08.2021	0,7
19.08.2021	0,6

Vedlegg 5 Samletabell

Tabell 5 Tabell over temperatur, oksygenkonsentrasjon, oksygenmetning og DOC i Glennetjern perioden 27.mai – 19. august.

Dato	Dyp	Temperatur	Oksygenkonsentrasjon	Oksygen metning	DOC
	m	C	mg/l	%	mg/l
27.05.2021	0,5	11,1	9,9	87,9	15,0
27.05.2021	1,0	10,7	7,0	63,0	16,9
27.05.2021	1,5	9,4	0,2	2,0	16,8
10.06.2021	0,5	18,8	8,8	94,0	19,4
10.06.2021	1,0	16,7	2,4	33,0	18,5
10.06.2021	1,5	12,0	2,3	2,3	18,2
01.07.2021	0,5	20,3	9,5	105,0	21,1
01.07.2021	1,0	18,6	0,0	0,0	20,6
01.07.2021	1,5	14,7	0,0	0,0	19,4
08.07.2021	0,5	21,1	8,7	98,0	19,2
08.07.2021	1,0	20,1	0,3	3,2	21,2
08.07.2021	1,5	15,8	0,0	0,0	19,9
22.07.2021	0,5	20,3	7,0	78,0	19,3
22.07.2021	1,0	19,1	0,0	0,0	21,3
22.07.2021	1,5	16,4	0,0	0,0	20,4
05.08.2021	0,5	16,9	8,4	86,0	23,1
05.08.2021	1,0	16,8	0,0	0,0	23,1
05.08.2021	1,5	16,3	0,0	0,0	21,7
19.08.2021	0,5	15,8	3,5	35,0	23,6
19.08.2021	1,0	15,7	1,8	19,0	22,9
19.08.2021	1,5	15,5	0,9	10,0	20,4

Tabell 6 Tabell over total fosfor, total nitrogen, klorofyll-a, fosfat-P, nitrat-P og ammonium-P i Glennetjern perioden 27. mai-19. august.

Dato	Dyp	Tot. P	Tot. N	klorofyll-a	PO4-P	NO3-N	NH4-N
	m	mg/l	mg/l	µg/l	µg/l	mg/l	µg/l
27.05.2021	0,5	0,2	5,4	55,2	16,5	3,25	3,9

27.05.2021	1,0	0,2	6,7	40,4	9,9	3,54	3,1
27.05.2021	1,5	0,3	6,2	20,5	8,8	4,14	1,2
10.06.2021	0,5	0,3	3,9	315,5	9,5	0,97	6,4
10.06.2021	1,0	0,3	3,9	278,3	7,2	0,97	2,5
10.06.2021	1,5	0,2	2,8	85,4	2,2	1,56	0,7
01.07.2021	0,5	0,4	2,3	230,9	34,9	<0,02	3,9
01.07.2021	1,0	0,5	2,1	298,3	35,2	<0,02	1,9
01.07.2021	1,5	0,3	1,6	131,2	25,9	<0,02	0,4
08.07.2021	0,5	0,7	3,4	449,6	57,8	<0,02	8,7
08.07.2021	1,0	0,7	3,4	504,6	63,5	<0,02	3,0
08.07.2021	1,5	0,4	1,8	250,0	23,3	<0,02	4,3
22.07.2021	0,5	0,4	2,2	371,0	4,0	<0,02	5,2
22.07.2021	1,0	0,6	2,2	519,0	16,4	<0,02	4,1
22.07.2021	1,5	0,5	2,4	360,0	23,4	<0,02	2,8
05.08.2021	0,5	0,6	2,3	377,1	35,3	<0,02	8,1
05.08.2021	1,0	0,7	2,8	493,2	37,1	<0,02	7,4
05.08.2021	1,5	0,4	2,1	240,4	18,7	<0,02	2,9
19.08.2021	0,5	0,8	2,6	547,2	41,8	<0,02	4,0
19.08.2021	1,0	0,6	2,2	381,1	27,3	<0,02	1,6
19.08.2021	1,5	0,4	1,7	213,6	1,3	<0,02	0,9

Vedlegg 6 Tabell over Norsk standarder

Tabell 7 Oversikt over analyser gjort og brukte Norske standarder.

Analyser	Norsk standard
DOC	NS-EN 1484 (1997)
Total fosfor	NS-EN 1189 (1997)
Total nitrogen	NS-4743 (1975)
Fosfat-P	NS-EN 1189 (1997)
Ammonium-N	NS 4746 modifisert (1975)
Nitrat-N	NS-EN ISO 10204-1 (1995)



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

Postboks 5003
NO-1432 Ås
Norway