



Norges miljø- og
biovitenskapelige
universitet

Masteroppgave 2023 60 stp

Fakultetet for miljøvitenskap og naturforvaltning

***Gonyostomum semen* – en autotrof eller miksotrof alge?**

Gonyostomum semen – a autotroph or mixotroph algae?

Siri Tollefsen

Master i Miljø og naturressurser, Limnologi og vannressurser

Forord

Denne masteroppgaven er skrevet som en del av min mastergrad i Miljø og naturressurser ved Fakultet for miljøvitenskap og naturforvaltning (MINA) ved Norges miljø- og biovitenskapelige universitet (NMBU). Det var interessen for terrestrisk økologi som etter hvert ledet meg til studieretningen limnologi og vannressurser, som har vist meg en verden jeg ser frem til å bruke resten av livet til å lære mer om. Biologi i ferskvann er, med unntak for fisk, tradisjonelt lite undersøkt i Norge og det har vært både vært utfordrende og en ære å få studere dette temaet nærmere.

Jeg vil takke Thomas Rohrlack for muligheten til å bidra i hans spennende arbeid med forskning på G. semen, en spennende problemstilling og god hjelp underveis. En takk rettes også til medveileder Gunnhild Riise. Jeg vil også få takke Espen Gevelt på Skrivesenteret ved NMBU for god veiledning i skriveprosessen.

Hunden min Saivu fortjener en stor takk for alle lufteturene i Oslomarka når jeg har stått fast. Til slutt vil jeg også benytte anledningen til å takke mine nærmeste venner gjennom livet; Tina, Ida, Susann, Monika og Sarita. Deres støtte og vennskap er uvurderlig.

Sammendrag

Gonyostomum semen er en encellet nåleflagellat som oppleves som «skadelig» i Norge, da den kan danne ekstreme algeoppblomstringer og fullstendig dominere fytoplanktonsamfunnet. Dominansen tilskrives blant annen egenskapen til å foreta vertikal vandring i vannsøylen (DVM) og i senere år, evnen til miksotrofi. Det er gjort mye forskning på kartlegging av mulige vekstfaktorer i Norge, men biologien til *G. semen* er lite undersøkt. I denne oppgaven vil jeg undersøke hvorvidt miksotrofi er viktig for vekst og dominans av *G. semen*.

Oppgaven er basert på en omfattende feltstudie hvor vi har målt mengden av *G. semen* (estimert med pigmentet heteroxanthin) og utført kontinuerlig vertikal profilering av løst O₂ og CO₂ i hele vannsøylen over en periode fra 23.mai til 16.september. Resultatene sammenlignes blant annet med tilgang til næringsstoffer, da miksotrofe arter kan regulere opptak av organisk materiale når uorganiske næringsstoffer ikke er tilgjengelige. Studiet ble gjennomført i Glennetjern i Nordre Follo kommune, hvor det er registrert gjentagende oppblomstringer av *G. semen*.

Heteroxanthin ble registrert i vannsøylen 10.juni, og indikerer oppstart av algeoppblomstringen. Algeoppblomstringen varierte gjennom juni og juli før den høyeste konsentrasjonen av heteroxanthin ble registrert 22.august. Nivåene av oksygen har variert i epilimnion gjennom prøveperioden, og som følge av en temperatursjiktning oppstår det oksygenmangel ved hypolimnion, som varer frem til høstsirkulasjonen i midten av september. *G. semen* foretar DVM i varierende grad gjennom vekstsesongen, og i perioder oppholder store deler av populasjonen seg i metalimnion og hypolimnion. Målinger av næringsstoffer viser en variasjon som vitner om at det foregår fotosyntetisk aktivitet, men resultatene tyder på at næringsstoffer totalt sett ikke har begrensende for vekst av *G. semen*. Målinger av oksygenkonsentrasjonen og utregning av nettoproduksjon av O₂ støtter dette funnet, og viser at det fotosyntetiske bidraget fra *G. semen* reduseres fra begynnelsen av juli. Antageligvis skyldes dette en kombinasjon av høye nivåer av DOC og en stigende vanntemperatur. Funnene tyder på at heterotrof aktivitet dominerer hos populasjonen av *G. semen* i Glennetjern, mest sannsynlig gjennom osmotrofisk assimilering av DOC. Gjennom prøveperioden har det forekommet både positiv og negativ nettoproduksjon av O₂ og CO₂ i Glennetjern, et av flere poeng som peker på at *Gonyostomum semen* er en miksotrof alge.

Abstract

Gonyostomum semen is a unicellular Raphidophyte that is considered to be a “harmful alga” in Norway, due to its ability to form extreme blooms and completely dominate the community of phytoplankton. The level of dominance has been explained by its ability to perform vertical migration (DVM) and in later years, its ability to perform mixotrophy. There has been a lot of research on possible factors that drive algae growth in Norway, but little attention has been paid to the biology of *G. semen*. In this thesis I will investigate if mixotrophy is important for the growth and dominance of *G. semen*.

The study is based on a comprehensive field study where we have measured the concentrations of *G. semen* (estimated with the pigment heteroxanthin) and performed continuous vertical profiling of dissolved O₂ and CO₂ in the water column from May 23rd to September 16th, 2022. The results were then compared with, among other parameters, access to essential nutrients, since mixotrophic species can regulate uptake of organic matter when inorganic nutrients are not available. Sampling was performed in Glennetjern in Nordre Follo municipality, which in previous years has had repeated blooms of *G. semen*.

Heteroxanthin was registered in the water column on June 10th, indicating the start of the algae bloom. Growth varied through June and July, the highest concentration of heteroxanthin was registered on August 22nd. Thermal stratification was registered from the beginning of the field study, which lasted until the temperature dropped and circulation began in the middle of September. DVM was observed in a varying degree, and for a period it seemed as if a large part of the population lingered in the metalimnion and hypolimnion. Measurements of nutrients also showed a variation, indicating that photosynthetic activity did occur, but also showed that nutrients was not a limiting factor for the growth of *G. semen*. Measurements of oxygen concentration and calculations of net production supports this find, indicating that the photosynthetic contribution from *G. semen* was reduced from the beginning of July. This is probably caused by a combination of high levels of dissolved organic carbon (DOC) and an increased water temperature. The results indicate that heterotrophic activity dominated in the population of *G. semen* in Glennetjern, probably through osmotrophic assimilation of DOC. I found positive and negative values for net production of O₂ and CO₂ throughout the study period, results that strongly indicates that *G. semen* is indeed a mixotrophic algae.

Innholdsfortegnelse

Forord	1
Sammendrag	2
Abstract	3
1 Innledning	6
1.1 Gunstige egenskaper hos <i>G. semen</i>	6
1.2 Drivende faktorer for utbredelsen av <i>G. semen</i>	7
1.3 Globale forandringer - økning i DOM og effekt på fyttoplankton.....	8
1.4 Miksotrofi.....	9
1.5 Forsknings spørsmål.....	10
2 Material og metode	12
2.1 Områdebeskrivelse.....	12
2.2.3 Fotosyntetisk fotonflukstetthet.....	14
2.3 Laboratoriearbeid.....	14
2.3.2 Næringsstoffer.....	15
2.4 Statistisk analyse og databehandling.....	16
Innsamling av data fra nedbørfeltet	16
2.4.2 Fotosyntetisk fotonflukstetthet.....	16
2.4.3 Næringsstoffer, klorofyll <i>a</i> og heteroxanthin.....	17
3 Resultater	18
3.1 Værdata fra nedbørsfelt.....	18
3.1.1 Lufttemperatur	18
3.1.2 Nedbør.....	18
3.2 Temperaturutvikling i Glennetjern	19
3.3 Lys.....	20
3.4 Næringsstoffer 3.4.1 Fosfat	21
3.4.2 Ammonium-N	22
3.4.3 Nitrat-N	23
3.5 Klorofyll <i>a</i> og <i>G. semen</i>	24
3.6 Klorofyll <i>a</i> , O ₂ -konsentrasjon og CO ₂ -konsentrasjon	25
3.6.1 Prøveperiode 1	25
3.6.2 Prøveperiode 2	25
3.6.3 Prøveperiode 3	26
3.6.4 Prøveperiode 4	27
3.6.5 Prøveperiode 5	27
3.6.6 Prøveperiode 6	28
3.6.7 Prøveperiode 7	28
3.6.8 Prøveperiode 8	29
3.6.9 Prøveperiode 9	30
3.7 Nettoproduksjon av O ₂ og CO ₂	30
4 Diskusjon	32
4.1 Algeoppblomstring av <i>Gonyostomum semen</i> i Glennetjern sommeren 2022	32
4.2 Temperatur og sjiktningforhold i Glennetjern	33

4.3 Sammenhenger mellom værdata fra nedbørfelt, temperatur og biomasse av <i>Gonyostomum semen</i>	35
4.4 Vertikal migrering (DVM)	35
4.5 Miksotrofi.....	36
4.5.1 Tilgang til uorganiske næringsstoffer.....	36
4.5.2 Er <i>Gonyostomum semen</i> en miksotrof alge?.....	38
Referanser	44
Vedlegg.....	52
Vedlegg 1 Nettoproduksjon av O ₂ og CO ₂ i Glennetjern i perioden 23.mai til 16.september.....	52
Vedlegg 2 Samletabell næringsstoffer	55
Vedlegg 3 Fotosyntetisk fotonflukstetthet i Glennetjern kl 12:00 i perioden 23.mai-31.juli.....	56

1 Innledning

Gonyostomum er en ferskvannslekt av grønne nålflagellater (Raphidophyceae) som er vanlig i skogstjern i Sør-Norge (Thronsen, 2009). *Gonyostomum semen* (Ehrb.) *Diesing* kan nå ekstreme tettheter, spesielt i humøse innsjøer. Mye tyder på at *G.semen* er en alge som kan bli en av hovedutfordringene for fremtidens vannforvaltning. *G.semen* danner oppblomstringer i et stadig økende antall innsjøer i Fennoskandia og Øst-Europa (Pithart et al., 1997; Willén, 2003). Algen har nesleorganeller som skyter ut ved berøring, som kan irritere huden og redusere innsjøers verdi for rekreasjon samt drikkevannsproduksjon, ved at filtrene blir tettet ved rensing av vann (Bjørndalen, 1982; Cronberg et al., 1988). Algens raske utbredelse og dominans i nordiske innsjøer bekymrer økologer og vannforvaltere, og det har blitt gjort mye forskning for å finne ut hva som forårsaker oppblomstringene, hvordan arten spres og hvilken effekt oppblomstringene har på innsjøene de oppstår i.

1.1 Gunstige egenskaper hos *G. semen*

G. semen har evnen til å oppnå fullstendig dominans i biomassen av fytoplankton med så mye som 95% over lengre perioder (Cronberg et al., 1988; Figueroa & Rengefors, 2006; Findlay et al., 2005; Havens, 1989; Hongve et al., 1988; Le Cohu et al., 1989; Pithart et al., 1997; Salonen et al., 2002; Willén, 2003). Når en oppblomstring når slike tettheter kan *G. semen* undertrykke andre arter, og oppblomstringen kan føre til omfattende endringer i det akvatiske næringsnettet. Algeoppblomstringer har eksempelvis vist å redusere forekomsten av store, beitende zooplankton, som kan føre til endringer i artssammensetning av fisk og en økning i mengden heterotrofe organismer på bunnen av det akvatiske næringsnettet (Johansson et al., 2016; K. S. L. Johansson et al., 2013; Trigal et al., 2011).

G. semen har flere egenskaper som kan være med på å gi en fordel ovenfor andre arter den er i konkurranse med, og som er fordelaktige når det gjelder å tilpasse seg endringer og variasjoner i det akvatiske miljøet. *G. semen* har evnen til å migrere vertikalt i vannsøylen (diel vertical migration-DVM) og oppholde seg i pelagisk sone på dagtid, og migrere til de dypere vannmassene om natten. DVM synes å være styrt av en døgnklokke som sørger for at migrasjon i vannsøylen blir synkronisert med dag og natt (Rohrlack, 2020a). Evnen til å bevege seg i vannsøylen kan være en stor fordel i innsjøer hvor det forekommer temperatursjiktning (Salonen & Rosenberg, 2000). Rohrlack (2020a) dokumenterte at *G. semen* oppholdte seg i hypolimnion om natten, og migrerte opp til epilimnion for å drive

fotosyntese om dagen. Funnene indikerer at *G. semen* benytter DVM for å kunne ta opp fosfat og ammonium fra sedimentene, en egenskap som sannsynligvis er en stor fordel for å kunne opprettholde en stor populasjon i vann med høyt farge tall hvor lys kan bli begrensende for videre vekst av fullkomment autotrofe arter.

G. semen har store celler og kan skyte ut slimtråder i forsvar mot å bli beitet, og det finnes få naturlige predatorer på arten (Pęczuła, 2013; Salonen & Rosenberg, 2000). Sammen med evnen til å migrere i vannsøylen synes dette å være en effektiv strategi for å hindre beiting fra predatorer.

1.2 Drivende faktorer for utbredelsen av *G. semen*

Det er gjort mange undersøkelser av hva som er den drivende faktoren bak *G. semens* stadig økende suksess, hvor mange mulige vekstfaktorer er blitt kartlagt. Temperatur, pH, lystilgjengelighet, konsentrasjon av løst organisk materiale (DOM) og sammenheng mellom biomasse av *G. semen* og næringsstoffer er eksempler på vekstfaktorer som er blitt undersøkt (Cronberg et al., 1988; Findlay et al., 2005; Hagman et al., 2014; Rengefors et al., 2012; Salonen & Rosenberg, 2000).

Algeoppblomstringer av *G. semen* dannes som regel i perioden mai-september (Hagman et al., 2014; Salonen & Rosenberg, 2000), og temperatur har vist å være en viktig vekstfaktor. Rengefors et al. (2012) utførte et laboratorieforsøk hvor de blant annet studerte hvilken temperatur som fremmer størst biomasse av *G. semen*. Forsøket viste at vekst av *G. semen* begynner ved 6°C, den optimale veksten er ved temperaturer mellom 9°C og 12°C og avtar raskt med temperaturer over 19°C. Studier fra tropiske og subtropiske regioner har dog vist at *G. semen* kan oppnå dominans også i innsjøer i varmere klima (Karosiené et al., 2016; Pęczuła, 2013). Innsjøens morfologi kan også være en betydelig faktor for vekst av *G. semen*. Pęczuła (2013) fant høyest biomasse av *G. semen* i små, grunne innsjøer med temperatursjiktning, og Trigo et al. (2013) fant at morfometri kunne forklare 90% av *G. semen* dominans.

Andre drivende faktorer til ekspansjonen av *G. semen* er global oppvarming, økt avrenning av næringsstoffer til vannmiljøet og økte nivåer av løst jern (Hagman et al., 2020; Lebreton et al., 2018; Münzner et al., 2021; Rengefors et al., 2012).

1.3 Globale forandringer - økning i DOM og effekt på fytoplankton

Det er konsensus blant forskere om at *G. semens* økte utbredelse er delvis drevet av den økningen i DOM som pågår i mange innsjøer i Nord- og Øst Europa i dag (Monteith et al., 2007). I flere land er det funnet en korrelasjon mellom tettheten av *G. semen* og konsentrasjonen av DOM (Hagman et al., 2014; K. S. Johansson et al., 2013; Karosienė et al., 2014; Lepistö et al., 1994; Pećzuła, 2013; Rengefors et al., 2012).

I korte trekk fører en økning av atmosfærisk karbon, lufttemperatur og lengde på vekstsesongen til en økt nettoprimærproduksjon i skogen, som gir et større karbonbasseng i jorda. Sammen med andre effekter av klimaendringer og tilhørende endringer i hydrologi (Creed et al., 2015; de Wit et al., 2016; Huntington, 2006; Senar et al., 2018), en reduksjon av sur nedbør som reduserer jordens evne til å adsorbere karbon (Kalbitz et al., 2000; SanClements et al., 2012; Stoddard et al., 1999) og arealendringer (Kritzberg, 2017) er resultatet en økt transport av karbon fra jord til innsjøer som DOM. Brunere vann som følge av økt DOM er også assosiert med et skifte i den kjemiske komposisjonen av DOM. DOM fra alloktont organisk materiale er mer motstandsdyktig mot nedbrytning (McKnight et al., 2003) sammenlignet med autoktont organisk materiale som stammer fra nedbrytning av akvatisk biomasse (Bertilsson & Jones, 2003).

Økningen av alloktont DOM fører også til endringer i den totale, biotilgjengelige tilgangen på næringsstoffer (Findlay, 2003). Alloktont DOM gir en tilførsel av karbon, som er en energikilde for mikсотrofiske og heterotrofe organismer (Battin et al., 2008), til det akvatiske miljøet og fungerer som en vektor for makronæringsstoffer (nitrogen (N) og fosfor (P)) og mikronæringsstoffer som jern (Fe) (Ged & Boyer, 2013; Maranger & Pullin, 2003; Qualls & Richardsson, 2003; Sorichetti et al., 2014) som kan brukes av autotrofe organismer. Til tross for at DOM kan fungere som en vektor for næringsstoffer, fører ikke dette nødvendigvis til en økning i fraksjonen av biologisk tilgjengelige næringsstoffer fordi alloktont DOM bindes sterkere til næringsstoffene (Du et al., 2019; Findlay, 2003; Sorichetti et al., 2014) som gjør de mindre tilgjengelige for visse fytoplankton.

I Norge opptrer *G. semen* i innsjøer hvor DOC-innholdet er mellom 5 og 21 mg/l, som kan tyde på at algen har en preferanse for dette intervallet (Hagman, Skjelbred, et al., 2019). DOM påvirker kjemiske, fysiske og biologiske prosesser i akvatiske systemer, blant annet ved at fargen på vannet endres og blir mørkere. Økt fargetall endrer lysforholdene under vann og reduserer sonen hvor det er mulig for akvatiske organismer å bedrive fotosyntese, og

vanntemperaturen øker fordi DOM absorberer UV-stråling (Jones, 1998). Dette betyr at innsjøer med høye konsentrasjoner av DOM varmes raskere opp, som kan føre til tidligere termisk stratifisering i sommerhalvåret enn innsjøer med lavere innhold av DOM (Rohrlack & Haaland, 2019). Med skarpere temperaturgradienter i vannsøylen bringes også epilimnion nærmere det næringsrike hypolimnion (Williamson et al., 2015).

Forandringer i det fysiske og kjemiske miljøet i vann drevet av «browning» har blitt koblet til en reduksjon i det biologiske mangfoldet av fytoplankton (Urrutia-Cordero et al., 2017).

Økt tilførsel av DOM vil ha ulik effekt på ulike vann. I et tidlig stadiet av «browning» kan økt tilførsel av DOM i en oligotrof innsjø føre til en økning av primærproduksjonen (Seekell et al., 2015). Innsjøer med en høy økning i tilførsel av DOM vil kunne redusere lysinnstrålingen til den grad at primærproduksjonen begrenses i grunne og dypere innsjøer (Brothers et al., 2014; Seekell et al., 2015) og dermed selektere for gullalger, kryptomonader, nålflagellater og dinoflagellater med aksessoriske pigmenter, mikсотrofisk kapasitet og mobilitet som gjør det mulig å overleve under forhold med lite lys (Deininger et al., 2017; Mitra et al., 2016; Subashchandrabose et al., 2013).

Økningen i DOM og de assosierte endringene i fysiske og kjemiske miljøet synes altså å gi gode vekstforhold for *G. semen*. Dens evne til å foreta vertikal migrering er spesielt en fordel i temperatursjiktete innsjøer hvor lysforholdene er begrenset, som henger tett sammen med en annen mulig forklaring på *G. semens* økende utbredelse, at den unngår begrensninger i vekst gjennom å kombinere fotosyntese i epilimnion om dagen med assimilering av næringsstoffer i det næringsrike hypolimnion om natten (Rohrlack, 2020b; Salonen & Rosenberg, 2000).

1.4 Mikсотrofi

Visse alger har utviklet mekanismer for å kunne overleve i perioder hvor nitrogen og fosfor er begrenset. Et eksempel på dette er mikсотrofi (Jansson, 1998). Mikсотrofi er betegnelsen på organismer som har evnen til å kombinere fototrofi og heterotrofi. De fleste alger og cyanobakterier er fototrofe, og driver fotosyntese for å binde uorganisk karbon og energi (Wetzel, 2001b). Dersom lysinnstrålingen blir begrenset eller utilgjengelig vil cellene til fototrofe organismer dø eller gå i dvale frem til lys blir tilgjengelig igjen. Heterotrofe organismer kan opprettholde vekst uten lys ved å benytte karbon fra organisk materiale som næring. Evnen til å oppta næring fra både fotosyntese og organiske stoffer gjennom mikсотrofi er sannsynligvis en stor fordel i miljøer hvor lys blir en begrensende faktor gjennom vekstsesongen.

Mikсотrofe organismer kan fylle rollen som både primærprodusenter og konsumenter, og har på denne måten en direkte effekt på næringsstrukturen og karbonbindingen i en innsjø (Mitra et al., 2016; Wilken et al., 2013). Hvor stor effekten er avhenger av deres strategi for å ta til seg næring. Blant mikсотrofe flagellater er det gjort undersøkelser som finner at de har en svært variert adferd, og at fotosyntese- og inntaksevne varierer mye. Mikсотrofe flagellater kan plasseres på et spekter av ernæringsstrategier; fra absolutt autotrofe til absolutt heterotrofe (Olrik, 1998a). Hvilken rolle mikсотrofi spiller i det mikrobielle næringsnett er derfor vanskelig å forutse langs gradienten av ulike ernæringsstrategier. I hvilken grad mikсотrofi påvirker vekst av *G. semen* er lite undersøkt, men undersøkelser tyder på mikсотrofi er en mulig faktor for totaldominans av *G. semen* i humøse innsjøer (Rengefors et al., 2008).

1.5 Forsknings spørsmål

Flere hypoteser har forsøkt å forklare den stimulerende effekten som «browning» har på populasjoner av *G. semen*. *G. semen* har fotosyntetiske pigmenter, som vil si at den i teorien er avhengig av lys for å vokse og er i stand til å utføre fotosyntese. På en annen side har laboratorieeksperimenter vist at vekst ble signifikant stimulert av DOM (Hagman, Skjelbred, et al., 2019; Rengefors et al., 2008).

I denne masteroppgaven skal hypotesen om hvorvidt *G. semen* er mikсотrof testes med hjelp av kontinuerlig vertikal profilering av løst O₂ og CO₂ i hele vannsøylen i perioden mai-august i 2022. Resultatene sammenlignes med tilgang til næringsstoffer, da mikсотrofe arter kan regulere opptak av organisk materiale når uorganiske næringsstoffer eller lys ikke er tilgjengelig.

For å undersøke hypotesen om at *G. semen* er en mikсотrof alge vil det først være sentralt å stadfeste en dominans av algen i innsjøen. Videre vil jeg undersøke hvorvidt det forekommer en nettoproduksjon av oksygen eller karbondioksid og bruke resultatene som et mål på graden av autotrof og/eller heterotrof aktivitet. Fotosyntese produserer O₂ og forbruker CO₂, som vil gi en høy, positiv nettoproduksjon av O₂ og lav, negativ nettoproduksjon av CO₂ om dagen.

For heterotrofe organismer vil sammenhengen være motsatt, med en lav, negativ nettoproduksjon av O₂ og en høy, positiv nettoproduksjon av CO₂.

Dersom *G. semen* er en mikсотrof alge forventer jeg å se store variasjoner i nettoproduksjonen av O₂ og CO₂ på dagtid, og at resultatene vil være gruppert rundt nullpunktet.

Undersøkelsene foregår i Glennetjern, en liten humøs innsjø i nærheten av Ås som er ekstremt påvirket av dyrehold og humus. Glennetjern opplever årlig ekstreme oppblomstringer av *G. semen* med klorofyllkonsentrasjoner som når opp til over 100 μl . Under slike oppblomstringer er andre alger og zooplankton nesten helt fraværende, og det kan derfor antas at konsentrasjonen av O_2 og CO_2 preges av den metabolske aktiviteten til *G. semen*.

2 Material og metode

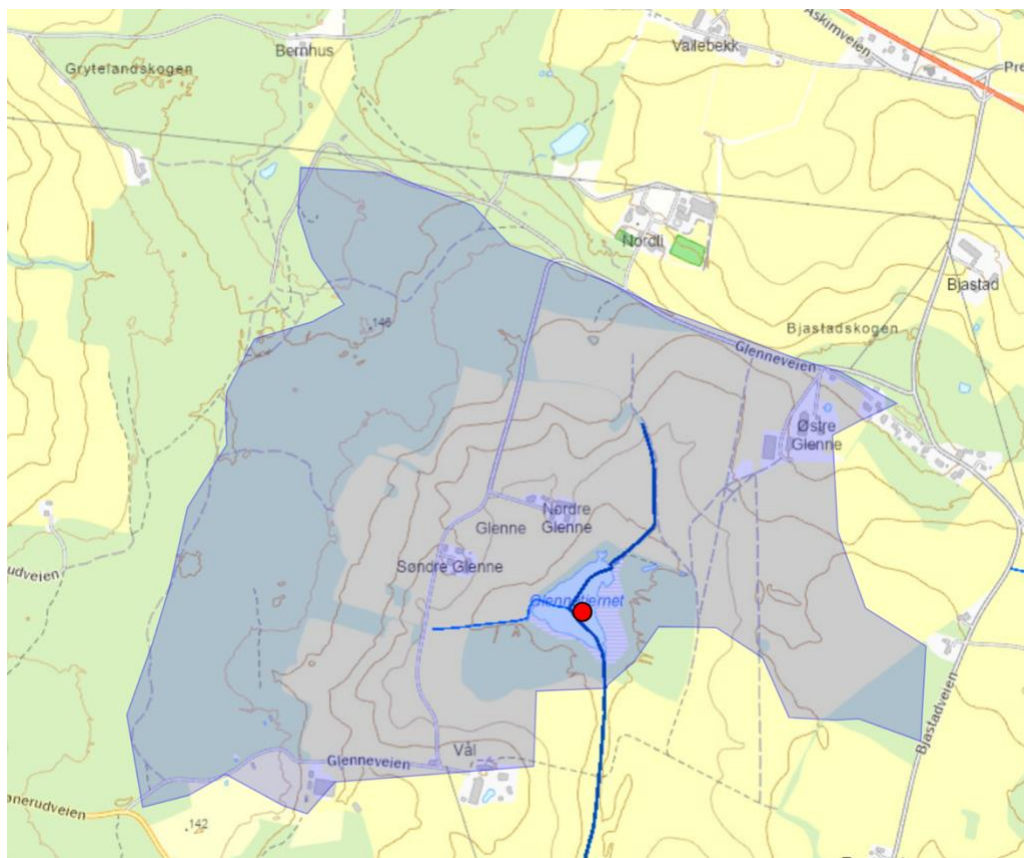
2.1 Områdebeskrivelse

Glennetjern ligger i Nordre Follo kommune i Viken fylke på Østlandet. Tjernet har et areal på rundt 30,9 daa og en dybde på rundt 2 m (målt i felt). Glennetjern ligger i et aktivt jordbrukslandskap med beitedyr og kornproduksjon. Nedbørfeltet er på 1,4 km² og består av 55% dyrket mark og 40% skog. Den høye andelen jordbruksareal i nedbørfeltet bidrar til avrenning av organisk materiale og næringsstoffer, som kan påvirke innsjøens kjemiske og fysiske miljø (Våge et al., 2021).

Lokaliteten ble kartlagt i forbindelse med en naturtypekartlegging i Ås kommune i 2011 og ble klassifisert som en rik kulturlandskapssjø med næringsrik utforming og av regional verdi (Solvang et al., 2011). Tjernet er artsrikt og i liten grad påvirket av fysiske inngrep. Undersøkelser gjort i 2019 klassifiserte Glennetjern som en «moderat kalkrik, humøs lavlandsinnsjø» (Greipsland et al., 2019).



Figur 1 Oversiktsbilde Glennetjern. Hentet fra: www.norgeskart.no



Figur 2 Oversikt over nedbørfeltet til Gløennetjern. Hentet fra: www.nevina.nve.no

I forbindelse med byggingen av en ny veiparsell mellom Retvet i Ski kommune og Vinterbro i Ås kommune har det blitt foretatt undersøkelser i Gløennetjern i perioden 2017-2020.

Greipsland et al. (2019) viste at Gløennetjern er en av innsjøene som kan bli påvirket av veibyggingen, gjennom tilførsel av jordpartikler og næringsstoffer ved graving, søl av fossile brennstoff fra anleggsmaskiner og endringer i pH som følge av avrenningsarbeid fra betongarbeid. Overvåkingen ledet til funn av store mengder av nåleflagellaten *G. semen*, som skapte interesse for å undersøke hvilke faktorer som fremmer de gjentatte, store algeoppblomstringene.

2.2 Feltarbeid

Feltarbeidet har strukket seg over ulike prøveperioder. Undersøkelser av næringsstoffer startet 23.mai og ble avsluttet 29.juli 2022. Under feltprøveperioden ble det tatt 15 vannprøver fordelt på ukentlig basis. Målinger av pigmentene klorofyll a og heteroxanthin foregikk i perioden 28.mai til 30.august, og det ble tatt 21 vannprøver i tidsrommet. Prøvestasjonen ble markert med en bøye slik at prøvene ble tatt fra omtrentlig det samme punktet hver gang. Automatisert vertikal profilering foregikk fra 23.mai til 16.september.

2.2.1 Vannprøver

Vannprøvene ble tatt ved hjelp av en vannhenter på tre forskjellige dyp; 0,5 m, 1 m og 1,5 m. Det ble ikke tatt prøver ved innsjøens dyp på 2 m for å unngå å virvle opp sedimenter som kunne føre til feilkilder under analysene. Prøvene ble overført til 0,5 liters plastflasker markert med dybden de var hentet fra, som ble skylt tre ganger med vann fra innsjøen først. Vannprøvene ble så fraktet til laboratoriet i Jordfagsbygningen for oppbevaring og analyse.

2.2.2 Automatisert vertikal profilering

Parameterne O₂, klorofyll, temperatur, pH og redokspotensial ble målt direkte i felt med en YSI-multisonde som ble flyttet fra 0,5 m til 1,8 m hvert 30. minutt, hele døgnet. En teknisk svikt gjorde at det ikke ble utført målinger i periodene 3-6.juni og 5-22.august. Alle parametere ble målt for hver 3 +/- 1 cm i vannsøylen. For å gjøre databehandlingen lettere ble vannsøylen delt inn i avsnitt på 10 cm, og gjennomsnittet for hvert avsnitt ble beregnet. Disse dataene ligger til grunn for utregning av gjeldende parametere.

Konsentrasjonen av CO₂ ble beregnet ut fra pH, temperatur, konsentrasjonen av løst, uorganisk karbon (DIC) og karbon (Rohrlack et al., 2020). Målinger av DIC ble utført to ganger per uke på tre dyp; 0,5 m, 1 m og 1,5 m.

2.2.3 Fotosyntetisk fotonflukstetthet

Måling av fotosyntetisk fotonflukstetthet ($\mu\text{mol fotoner/m}^2/\text{s}$) ble utført med HOBOLysloggere, som ble plassert i en kjede med fire målepunkter; 25 cm, 80 cm, 126 cm og 163 cm dybde. Lysinnstråling ble målt som fotonflukstetthet, altså antall fotoner som kan benyttes til fotosyntese per m². Målingene ble utført hver halvtime gjennom hele døgnet i tidsperioden 23.mai til 31.juli. Sensorene ble rensset to ganger per uke.

2.3 Laboratoriearbeid

Vannprøvene ble fraktet til laboratoriet, hvor deler av de ufiltrerte prøvene ble fryst ned for å gjennomføre analyse av total nitrogen og total fosfor på et senere tidspunkt. Resten av vannprøvene ble filtrert samme dag. Grunnet stor tetthet av alger ble det filtrert 50 ml prøvevann for å unngå fortetning av filtrere. De filtrerte vannprøvene ble overført til plastrør markert med dato og dyp og fryst ned for senere analyser av nitrat, ammonium, fosfat og DOC.

GF/C-filtre med filtrerte alger fra vannprøvene ble overført til markerte plastrør markert med dybde og dato, før de ble fryst ned for senere analyse av pigmenter.

2.3.1 Pigmentanalyse

Pigmentanalysen ble utført for å kunne stadfeste en dominans av *G. semen*, for å kunne si at endringer i vannkjemi er relatert til *G. semen*. Klorofyll a finnes i alle alger og er benyttet som et estimat på den totale algebiomassen. *G. semen* har et spesielt pigmentavtrykk, og for å kunne kvantifisere mengden av algen ble pigmentet Heteroxanthin benyttet som biomarkør. Heteroxanthin forekommer i andre alger enn Raphidophyceae, men i lavere konsentrasjoner. Gjennom tidligere studier av *G. semen* i Glennetjern er det funnet en dominans av algen, som gjør det sannsynlig at konsentrasjonen av Heteroxanthin henger sammen med mengden *G. semen* i Glennetjern, og ikke andre alger som også produserer Heteroxanthin.

Det ble også målt konsentrasjoner av andre pigmenter, men siden denne oppgaven søker å finne en sammenheng mellom mengden klorofyll a og heteroxanthin vil ikke de øvrige funnene av pigmenter diskuteres videre.

Pigmentanalysen ble gjennomført med de nedfryste GF/C-filtrene og væskekromotografi. Pigmentene ble ekstrahert fra filtrene ved å tilsette 3 ml aceton som løsningsmiddel til hvert enkelt rør. Etter fire timer ble filteret tatt ut, hvorpå plastrørene ble sentrifugert ved 3000 rpm i ti minutter for å ekstrahere cellene til en løsning. 20 µg/l av en prøve ble autosamlet inn i en væskestrøm med det organiske løsemiddelet metanol, som binder pigmentene til kolonnen. Deretter ble prøvene målt med Ultimate 3000 High Performance Liquid Chromatography (HPLC). Pigmentene ble identifisert ut fra retensjonsstid og absorpsjonsspektre (350-700 nm), og beregnet ut fra areal av hver kolonne. Målingene ble utført av en tekniker på fakultetet ved jordfagslaboratoriet.

2.3.2 Næringsstoffer

For analyse av de biotilgjengelige næringsstoffene fosfat-P, ammonium-N og nitrat-N ble filtrerte prøver benyttet. Fosfat-P og ammonium-N ble målt ved bruk av spektrofotometer. Fosfat-P ble analysert i henhold til NS-EN1189. De filtrerte prøvene ble tilsatt 0,25 ml askorbinsyre 5% og 0,25 molybat, før de ble målt på spektrofotometeret HITACHI UH5300 ved bølglengde 880 nm.

Ammonium-N ble analysert i henhold til Norsk Standard NS-4746. 3 ml av de filtrerte

prøvene ble tilsatt 0,5 ml salicylat og 0,5 ml hypoklorit, og deretter målt på spektrometeret HITACHI UH5300 ved bølgelengde 655nm. Nitrat-N ble gjennomført i henhold til Norsk Standard NS-EN ISO 10304-1 med en deteksjonsgrense på 0,02 mg/l.

Analysen ble utført med ionekromatografi (IC). Autoklaverte prøver ble først fortynnet x 10 før de ble kjørt gjennom en IC5000 Lachat, som deles inn i mobil og stasjonær fase. Den varierende affiniteten til de ulike stoffene gjør at de passerer gjennom kolonnen med ulik hastighet, og stoffene i prøvene ble identifisert basert på retensjonstiden. Målinger med ionekromatografi ble gjort av fakultetets teknikere ved jordfagslaboratoriet.

2.4 Statistisk analyse og databehandling

Innsamling av data fra nedbørfeltet

Data for minimum, gjennomsnittlig og maksimum lufttemperatur og nedbørmengde ble samlet inn fra klimastasjonen i Ås, som er den nærmeste stasjonen til Glennetjern i området. Data ble samlet inn for perioden 23.mai til 3.september.

2.4.1 Kontinuerlig vertikal profilering

I løpet av prøveperioden er det samlet inn over 50 000 datapunkter fordelt på ulike parametere. For å kunne fremstille og analysere dataene for klorofyll *a*, oksygen og karbondioksid er resultatene delt inn i ni ulike prøveperioder mellom 23.mai-16.september. Prøveperioden for disse parameterne skulle i utgangspunktet være til 31.august, men da det mangler data fra 4-22.august ble resultatene i september, som er til et annet studie av Thomas Rohrlack, inkludert. Tekniske utfordringer gjorde også at det mangler data fra 4-6.juni. Dataene ble fordelt inn i de ulike prøveperiodene med en lengde på 10-13 dager og behandlet i Excel, før dybdeprofilene for de tre parameterne ble fremstilt i Sigmaplot gjennom å bruke funksjonen «contour plot». Dybdeprofilene viser konsentrasjonen av klorofyll *a*, O₂ og CO₂ gjennom hele vannsøylen. Dybdeprofilene for klorofyll *a* illustrerer biomassen og fordelingen av *G. semen* i Glennetjern gjennom prøveperioden. Dybdeprofilene for O₂ og CO₂ viser konsentrasjonen og distribusjon av oksygen og karbondioksid i vannsøylen gjennom prøveperioden.

2.4.2 Fotosyntetisk fotonflukstetthet

For å undersøke lysinnstrålingen i Glennetjern valgte jeg å benytte målingene for fotosyntetisk fotonflukstetthet for hvert dyp rundt klokken 12:00, da det forventes at fotosyntesen

er størst ved dette tidspunktet. Verdiene for fotosyntetisk fotonflukstetthet ble så fremstilt i Excel for hvert dyp gjennom hele prøveperioden.

2.4.3 Næringsstoffer, klorofyll *a* og heteroxanthin

Resultatene fra vannprøvene fra 0,5 m, 1m og 1,5 m dyp (klorofyll *a*, heteroxanthin og næringsstoffer) er fremstilt som grafer i Excel.

2.4.4 Nettoproduksjon av O₂ og CO₂

Sentralt for forskningsspørsmålet er å undersøke om det forekommer en positiv eller negativ nettoproduksjon av O₂ og CO₂ i Glennejern gjennom vekstsesongen. Målinger av O₂ og CO₂ fra tidsrommet kl 06:00-18:00 ligger til grunn for å teste hypotesen, da dette i teorien er tidsperioden hvor algene kan bedrive fotosyntese.

Den automatiserte vertikale profileringen har foretatt målinger hver 10 cm i vannsøylen, som ble ganget med 100 for å få representative tall for konsentrasjonen av O₂ og CO₂ i mmol/m².

Målingene begynner først ved 0,5 m, så verdiene fra dette dypet ble ganget med fem og 100.

Den totale konsentrasjonen for hele vannsøylen ble først summert for hver halvtime.

For å finne ΔO_2 og ΔCO_2 i løpet av en dag ble verdiene for den første halvtimen trukket fra den neste halvtimen også videre i tidsrommet fra kl 06:00 til 18:00. Videre ble verdiene for ΔO_2 og ΔCO_2 summert for å finne nettoproduksjon for hver dag, og fremstilt i et punktdiagram. Prøveperioden for måling av nettoproduksjon av O₂ og CO₂ varte fra 23.mai til 16.september.

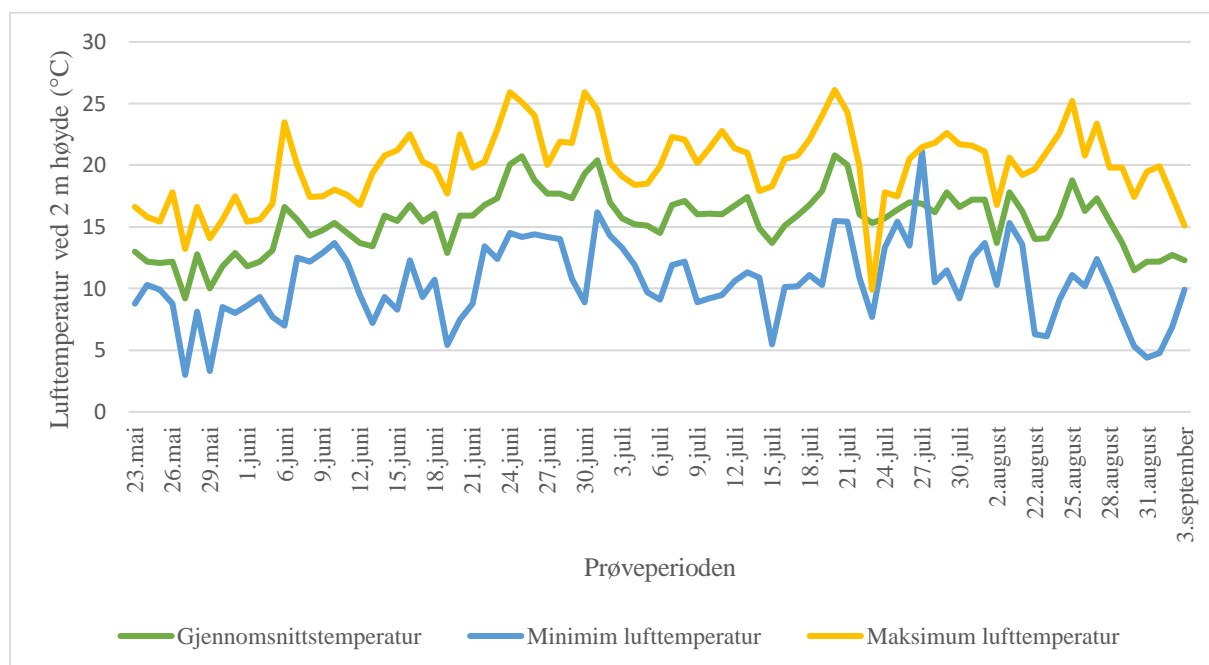
Det forventes å se variasjoner fra dag til dag, eksempelvis avhengig av været. Derfor var det sentralt for forskningsspørsmålet å foreta undersøkelser av nettoproduksjon over en lengre tidsperiode.

3 Resultater

3.1 Værdata fra nedbørsfelt

3.1.1 Lufttemperatur

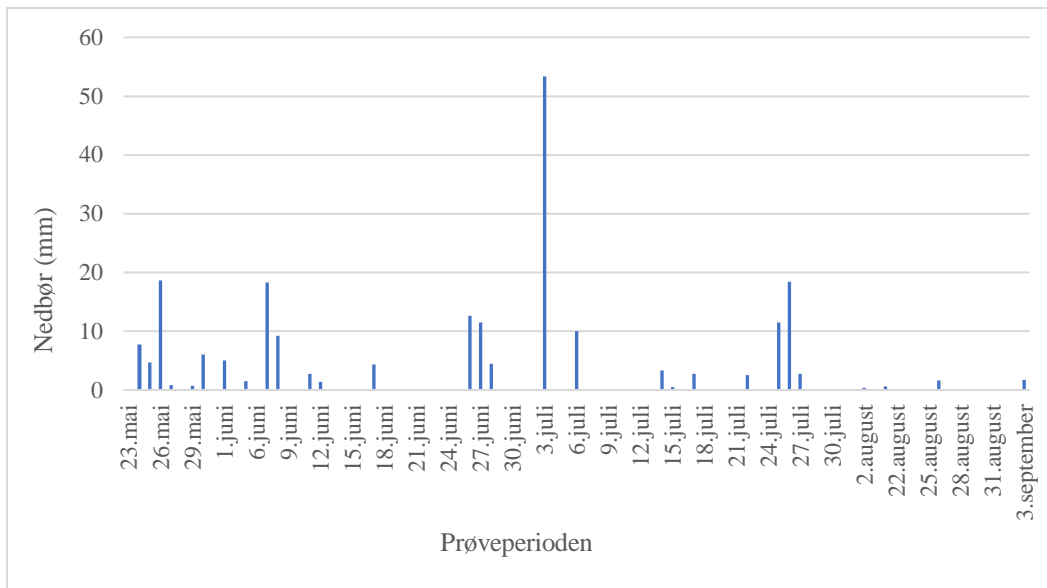
Lufttemperaturen øker stabilt gjennom prøveperioden, med unntak av en svak nedgang i den første halvdel av juli (Figur 3). Den gjennomsnittlige lufttemperaturen gjennom hele prøveperioden ligger på rundt 15,5°C. Den høyeste målingen av maksimum lufttemperatur ble gjort 20.juli, og målte 26,1°C. 1.september ser vi at gjennomsnittstemperaturen har falt til 12,2°C.



Figur 3 Målinger av lufttemperatur ved 2 m høyde (C) fra klimastasjonen i Ås i perioden 23.mai-3.september. Målingene er fordelt på minimum-, maksimum- og gjennomsnittstemperatur.

3.1.2 Nedbør

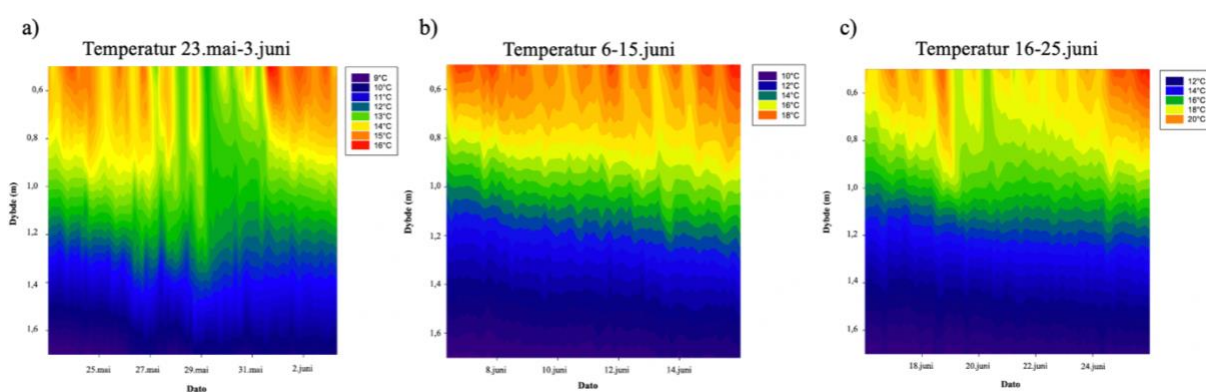
I løpet av prøveperioden fra 23.mai til 3.september ble det registrert syv dager hvor nedbørmengden overskred 10 mm (Figur 4). 3.juli ble det registrert en nedbørmengde på 53,4 mm.



Figur 4 Målinger av nedbør (mm) fra klimastasjonen i Ås i perioden 23.mai til 3.september 2022.

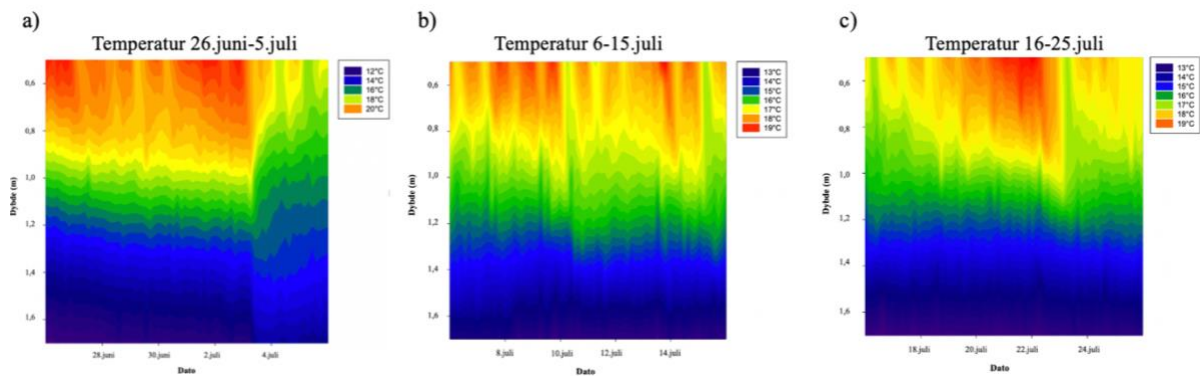
3.2 Temperaturutvikling i Glennetjern

Resultatene fra 23.mai til 25.juni (Figur 5a) viser at det tidlig oppstod en temperatursjiktning i Glennetjern, med en differanse mellom topp og bunn på 7°C. For de to neste periodene (Figur 5b, c) har temperaturdifferansen mellom topp og bunn økt til 8°C.



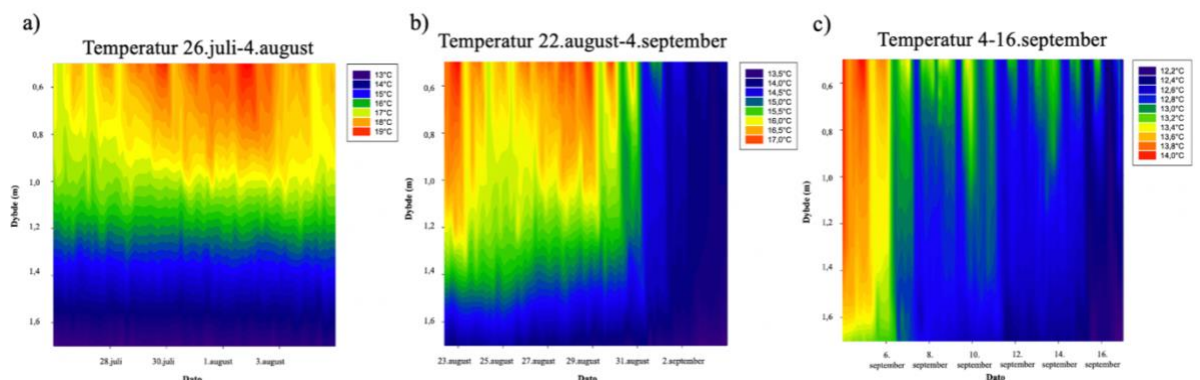
Figur 5 Temperatur i Glennetjern i perioden 23.mai-25.juni.2022, delt inn i dybdeprofiler for perioden a) 23.mai-3.juni, b) 4.juni-15.juni, c) 16.juni-25.juni.

Resultatene fra temperaturmålingene for den neste perioden (Figur 6a) viser en stabil temperatursjiktning i Glennetjern hvor temperaturdifferansen er rundt 10°C mellom topp og bunn. Unntaket er av perioden 3.-5.juli hvor temperaturen faller i det øvre vannlaget. I de to neste prøveperiodene (Figur 6b, c) er temperatursjiktningen stabil fortsatt stabil, med en maksimal temperaturdifferanse på rundt 6°C mellom topp og bunn.



Figur 6 Temperatur i Glennetjern i perioden 26.juni-25.juli delt inn i dybdeprofiler for perioden a) 26.juni-5.juli, b) 6.juli-15.juli, c) 16.juli-25.juli

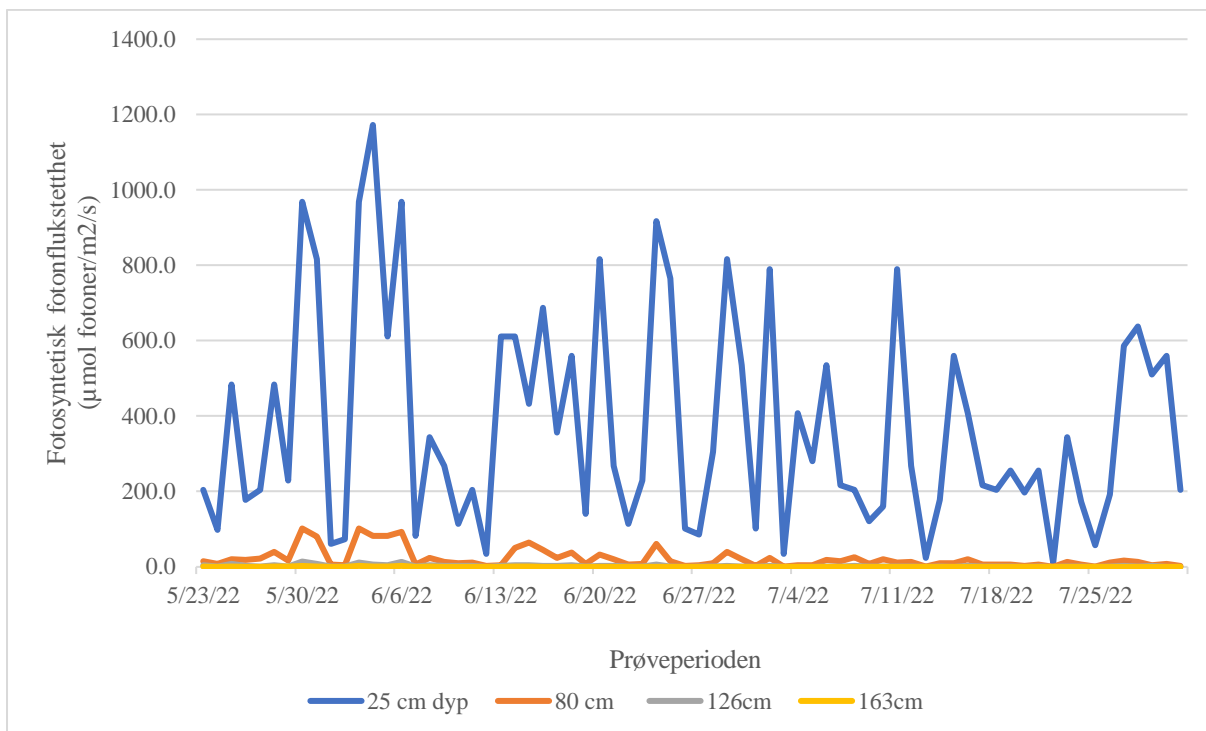
Temperatursjiktningen varer til rundt 31.august (Figur 7a, b). I løpet av denne perioden synker temperaturen gradvis fra 17°C i overflaten, og når en temperatur på rundt 14°C i hele vannsøylen. Resultatene indikerer at det forekommer en full høstsirkulasjon i starten av september.



Figur 7 Temperatur i Glennetjern i perioden 26.juli-16.september delt inn i dybdeprofiler for perioden a) 26.julii-4.august, b) 22.august-3.september, c) 4.september-16.september

3.3 Lys

Resultatene for måling av fotosyntetisk fotonflukstetthet viser at lysinnstrålingen er størst ved 25 cm dyp gjennom hele prøveperioden (figur 8). Mengde lysinnstråling ved 25 cm dyp varierer stort, den høyeste målingen ved dette dypet ble gjort 4.juni, med 1172,5 μmol fotoner/m²/s og den laveste målingen ble gjort 22.august med 11 μmol fotoner/m²/s. Ved 80 cm dyp kan vi se at lysinnstrålingen er langt lavere, og at toppene naturligvis følger toppene på lysinnstråling ved 25 cm. På 126 cm dyp var lysinnstrålingen lav gjennom hele prøveperioden, men den var høyere i mai og juni enn i juli. På 163 cm dyp var lysinnstrålingen rundt 0 gjennom hele prøveperioden.



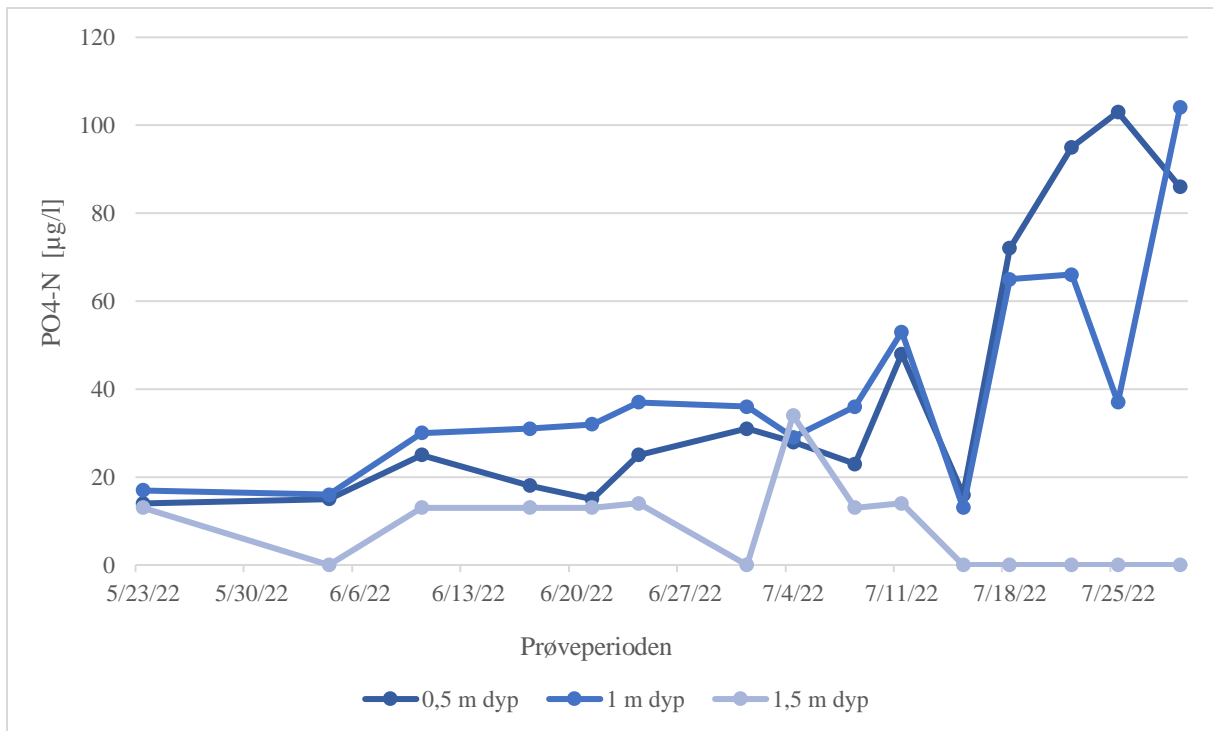
Figur 8 Lysinnstråling i Glennetjern kl 12:00 ved 25, 80, 126 og 163 cm dyp i perioden fra 23.mai-31.juli.

3.4 Næringsstoffer

3.4.1 Fosfat

Konsentrasjonen av fosfat-P økte fra 23.mai til 29.juli, med unntak av på 1,5 m dyp (Figur 9). På 0,5 m og 1 m dyp var konsentrasjonene stabilt økende i slutten av mai og gjennom juni, før den varierer gjennom juli og øker mot slutten av måneden. Det er tydelig fall i konsentrasjonene på 0,5 og 1 m dyp mellom 11. og 15.juli, før konsentrasjonen øker igjen ved prøvetakning 18.juli og måler 75 µg/l i overflaten.

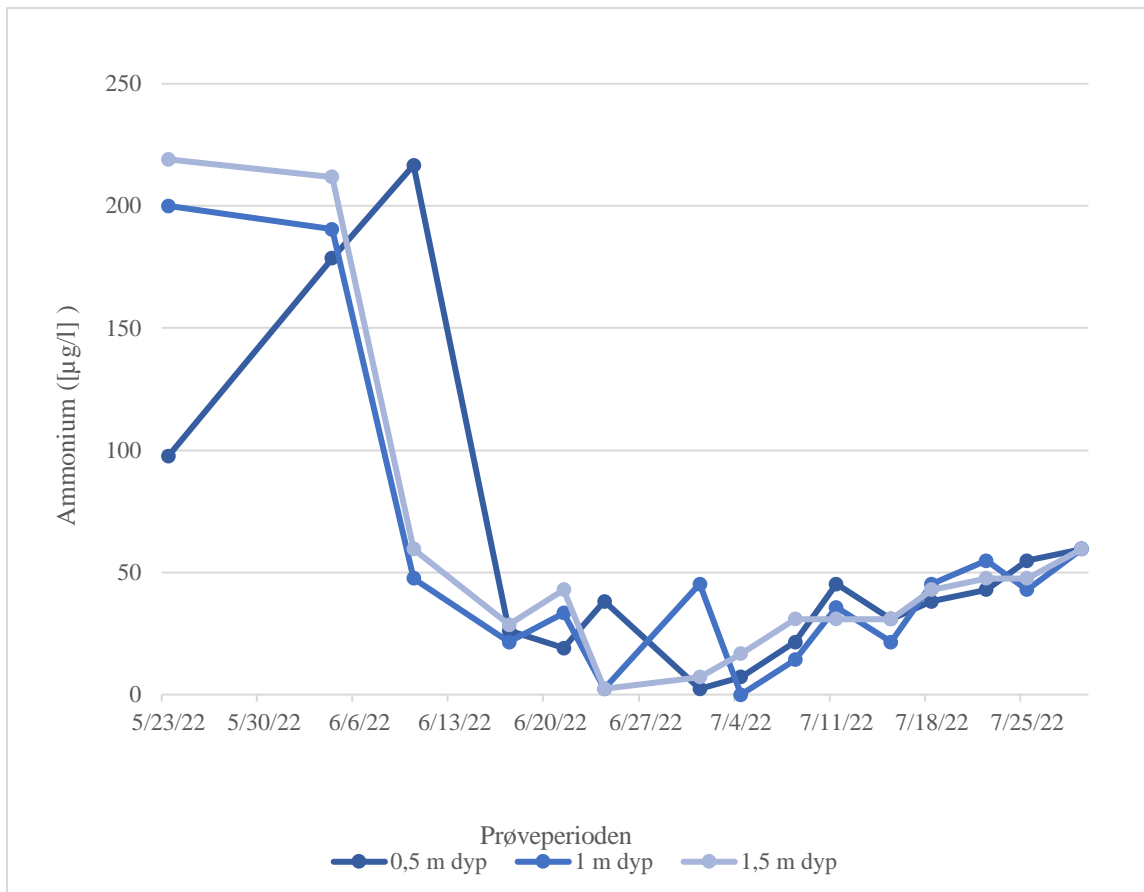
Ved 1,5 m dyp gikk konsentrasjonen i null ved prøvetakning 4.juni, og ligger stabilt på rundt 13 µg/l før konsentrasjonen igjen går i null 4.juli. Ved måling 8.juli var konsentrasjonen høyere på 1,5 m dyp enn på 0,5 og 1 m dyp, før fosfatkonsentrasjonen synker og ligger stabilt på null den siste halvdel av juli. Konsentrasjonen var høyest på 1 m dyp den 27.juli, med en måling på 104 µg/l.



Figur 9 Målinger av fosfat i Glennetjern i perioden 23.mai til 29.juli 2022 ved 0,5 m (mørkeblå linje), 1 m (grå linje) og 1,5 m dyp (lyseblå linje).

3.4.2 Ammonium-N

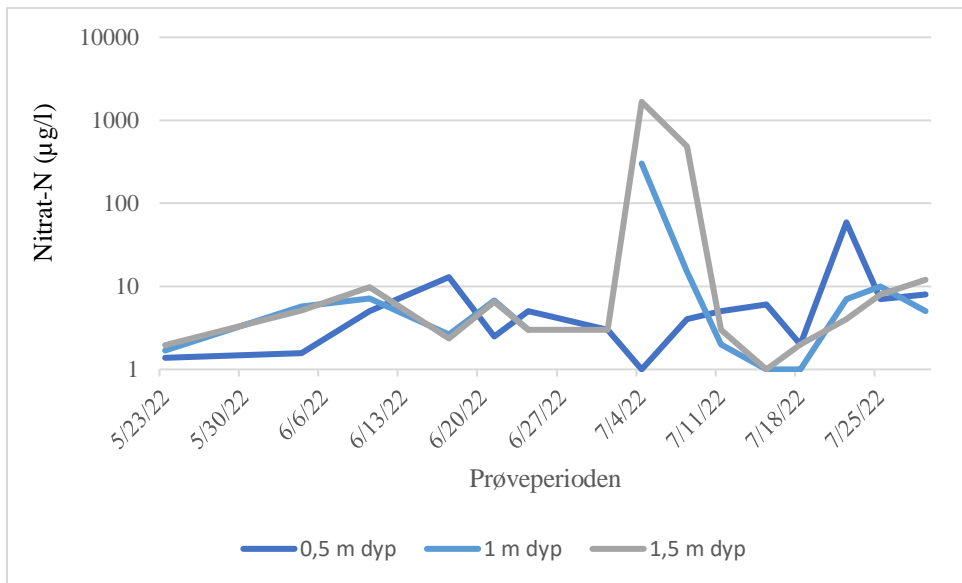
Resultatene fra målingene av ammonium-N viste relativt høye verdier i starten av prøveperioden i hele vannsøylen (Figur 10). Den høyeste verdien som ble målt var 219 µg/l mot bunnen av innsjøen den 23.mai, før konsentrasjonene avtok betydelig mellom 10. og 17.juni. Etter dette er konsentrasjonen relativt stabil før den viser en svak økning mot slutten av prøveperioden.



Figur 10 Målinger av ammonium ($\mu\text{g/l}$) i Glennetjern i perioden 23.mai til 29.juli 2022 ved 0,5 m (mørkeblå linje), 1 m (grå linje) og 1,5 m dyp (lyseblå linje).

3.4.3 Nitrat-N

Konsentrasjonene av nitrat-N var gjennomsnittlig mellom 2-8 $\mu\text{g/l}$ under store deler av prøveperioden, før det intr traff en eksplosiv økning ved prøvetakning 4.juli (Figur 11). På 1 og 1,5 meters dyp ble det målt en konsentrasjon på henholdsvis 302 $\mu\text{g/l}$ og 1670 $\mu\text{g/l}$, hvorpå konsentrasjonen synker raskt i dagene som følger. Ved neste prøvetakning 8.juli er konsentrasjonen av nitrat-N 15 $\mu\text{g/l}$ og 484 $\mu\text{g/l}$. 11.juli ser vi at konsentrasjon er tilbake på det samme gjennomsnittlige nivået ved alle tre dypene, med unntak av ved prøvetakning 22.juli hvor konsentrasjonen av nitrat-N var 59 $\mu\text{g/l}$.



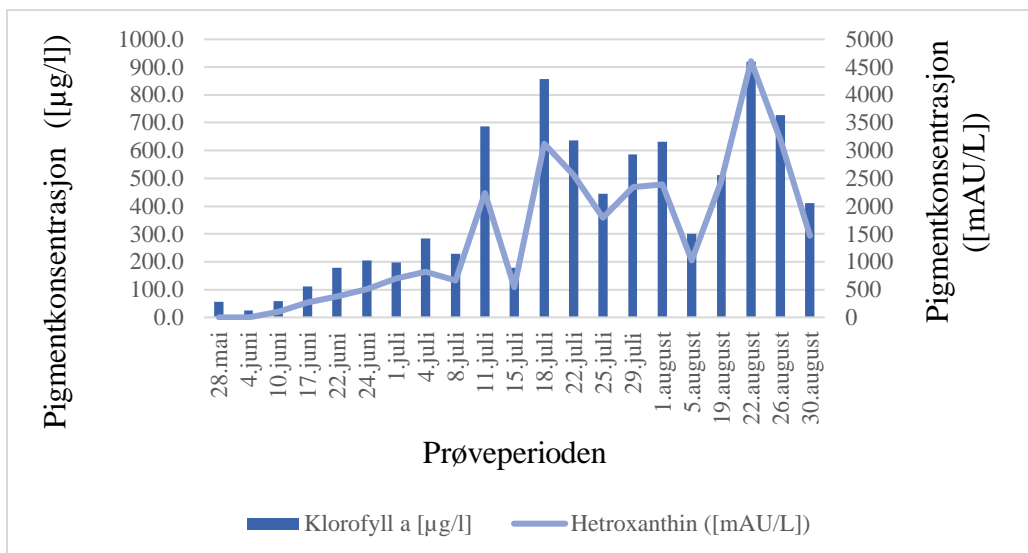
Figur 11 Målinger av nitrat ($\mu\text{g/l}$) i Glennetjern i perioden 23.mai til 29.juli 2022 ved 0,5 m (mørkeblå linje), 1 m (grå linje) og 1,5 m dyp (lyseblå linje). X-aksen er formatert til en logaritmisk skala grunnet en ekstrem måling 4.juli.

3.5 Klorofyll a og *G. semen*

Det var en sterk sammenheng mellom toppene registrert for *G. semen* pigmentet

heteroxanthin og for klorofyll a ($r^2 = 0,82235$, $N=21$, $p < 0$). Resultatene tyder på at 82% av variasjonen i konsentrasjonen av klorofyll a kan forklares med variasjon i tetthet av *G. semen* (Figur 12).

Det ble ikke funnet heteroxanthin i Glennetjern den 28.mai og 2.juni, på tilsvarende datoer ble det målt en gjennomsnittlig konsentrasjon på 55,1 og 25 $\mu\text{g/l}$ av klorofyll a. Heteroxanthin ble registrert i vannsøylen 10.juni. Da var gjennomsnittskonsentrasjonen av klorofyll a 58,3 $\mu\text{g/l}$ og gjennomsnittlig konsentrasjon av heteroxanthin var 105,2 mAU/l. Den høyeste målingen av den gjennomsnittlige konsentrasjonen av heteroxanthin ble registrert 22.august, men en konsentrasjon på 4606 mAU/l.

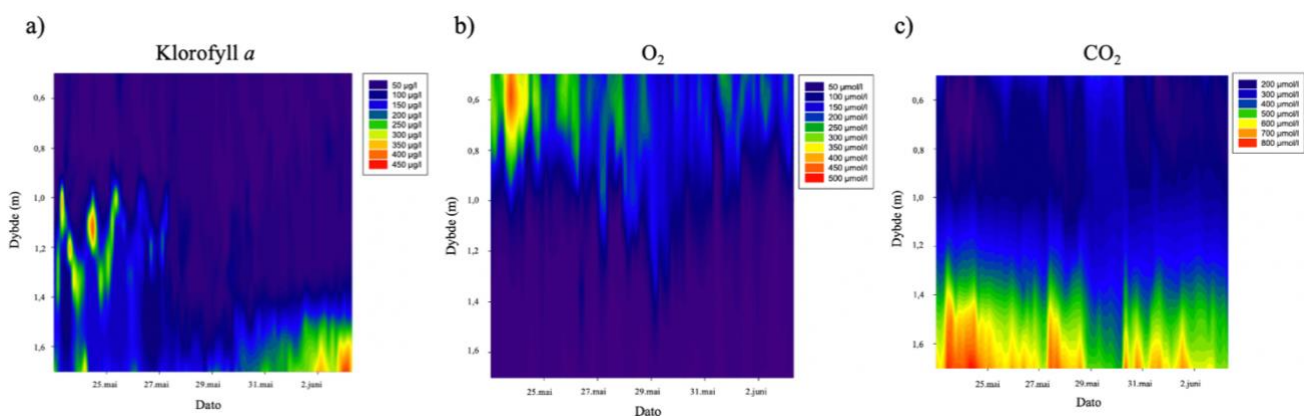


Figur 12 Sammenheng mellom klorofyll a og heteroxanthin i Glennetjern i perioden 28-mai-30.august.

3.6 Klorofyll a, O₂-konsentrasjon og CO₂-konsentrasjon

3.6.1 Prøveperiode 1

Målinger fra prøveperiode 1 gjelder tidsrommet 23.mai til 3.juni 2022. Under prøveperiode 1 ser vi en økning i klorofyll a over sedimentene som begynner rundt 31.mai (Figur 13a). I samme tidsrom faller konsentrasjonen av O₂ fra rundt 500 µmol/l til 200 µmol/l fra 24.mai til 30.mai (Figur 13b). Konsentrasjonen av CO₂ over sedimentene i løpet av prøveperioden (Figur 13c).

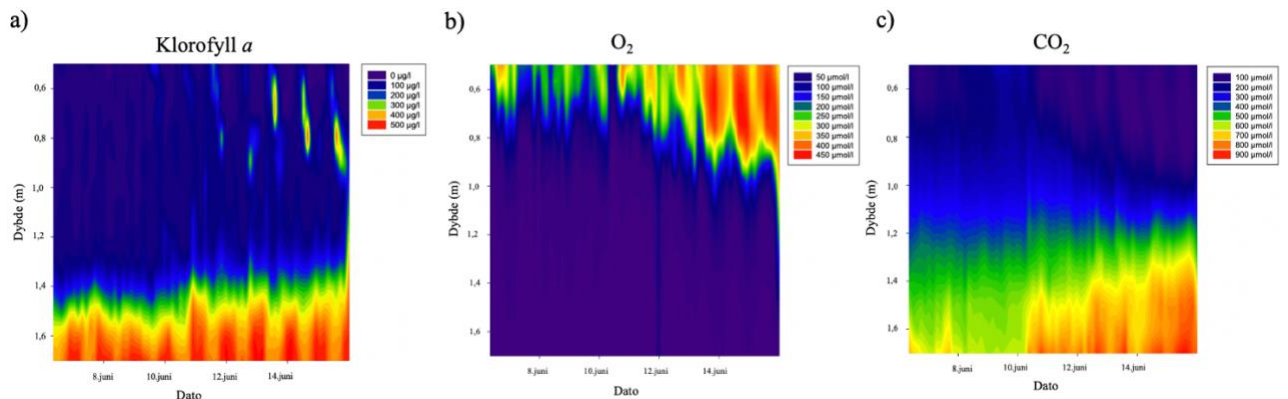


Figur 13 Konsentrasjon av a) klorofyll a, b) oksygen og c) karbondioksid i Glennetjern fra 23.mai til 3.juni.

3.6.2 Prøveperiode 2

Målinger fra prøveperiode 2 gjelder tidsrommet 6.juni til 15.juni 2022. Under prøveperiode 2 ser vi et stabilt dekke av klorofyll a over sedimentene, og tettheten av *G. semen* har økt. Toppene finner sted ved midnatt, og vi kan se antydning til vertikal vandring i vannsøylen på

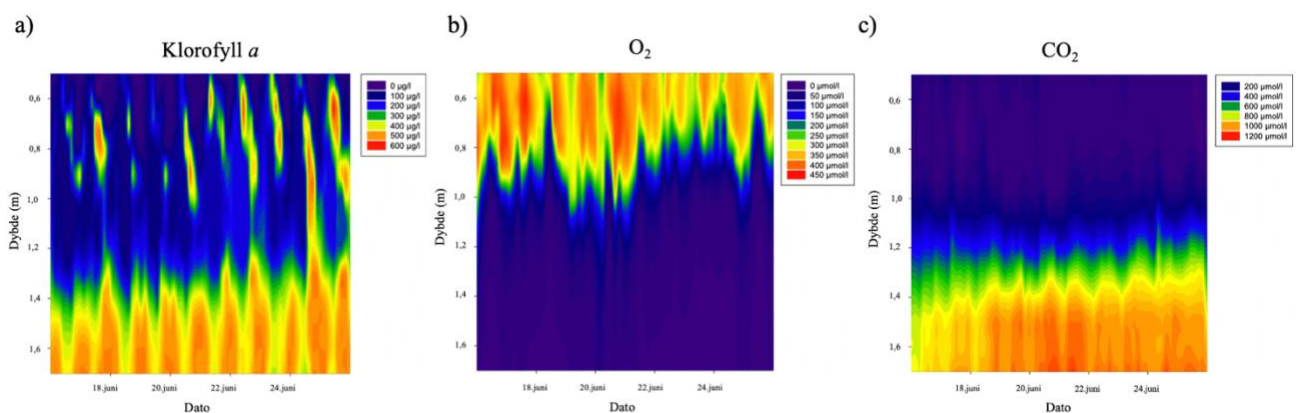
dagtid rundt fra 11.-15.juni (Figur 14a). Konsentrasjonen av O_2 øker stabilt og har tydelige svingninger mellom dag og natt, vi kan også se en økning i konsentrasjon også nedover i vannsøylen (Figur 14b). Konsentrasjonen av CO_2 fortsetter å øke (Figur 14c).



Figur 14 Konsentrasjon av a) klorofyll a, b) oksygen og c) karbondioksid i Glennetjern i perioden 6.juni til 15.juni.

3.6.3 Prøveperiode 3

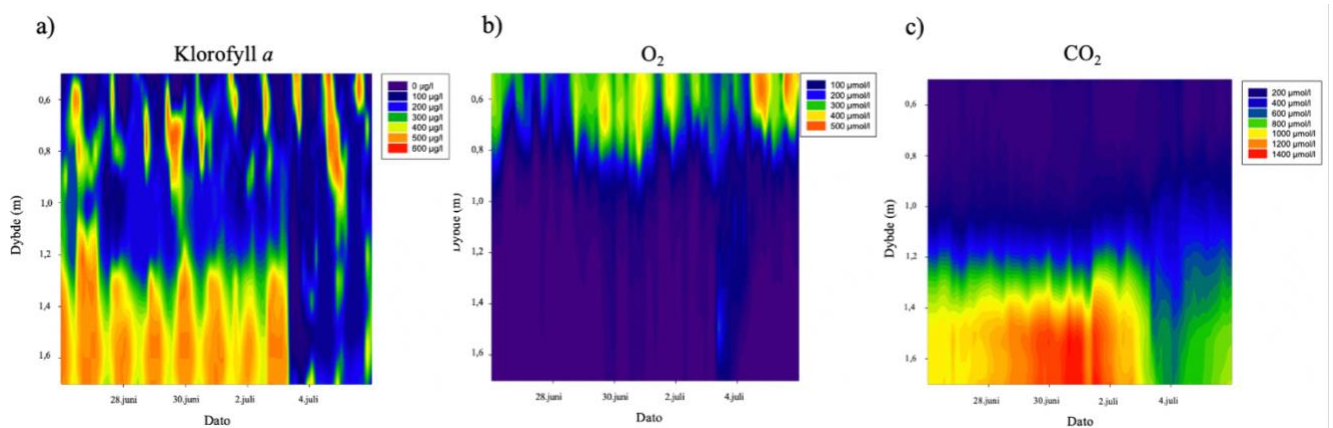
Målinger fra prøveperiode 3 gjelder tidsrommet 16.juni til 25.juni 2022. Vi ser en tydelig økning i tettheten av alger, og det karakteristiske vandringsmønsteret til *G. semen* blir mer tydelig (Figur 15a). Tettheten av alger langs sedimentene har tydelige topper rundt midnatt, og tettheten i de øvre vannlagene øker på dagtid. Konsentrasjonen av O_2 svinger mellom dag og natt, hvor produksjonen foregår på dagtid, når en topp ved midnatt og synker igjen til neste dag (Figur 15b). Konsentrasjonen av CO_2 i vannsøylen har nå passert 1000 $\mu\text{mol/l}$ over sedimentene, og konsentrasjonen øker også oppover i vannsøylen. Konsentrasjonene er høyest på dagtid og minker om natten (Figur 15c).



Figur 15 Konsentrasjon av a) klorofyll a, b) oksygen og c) karbondioksid i Glennetjern i perioden 16.juni til 25.juni.

3.6.4 Prøveperiode 4

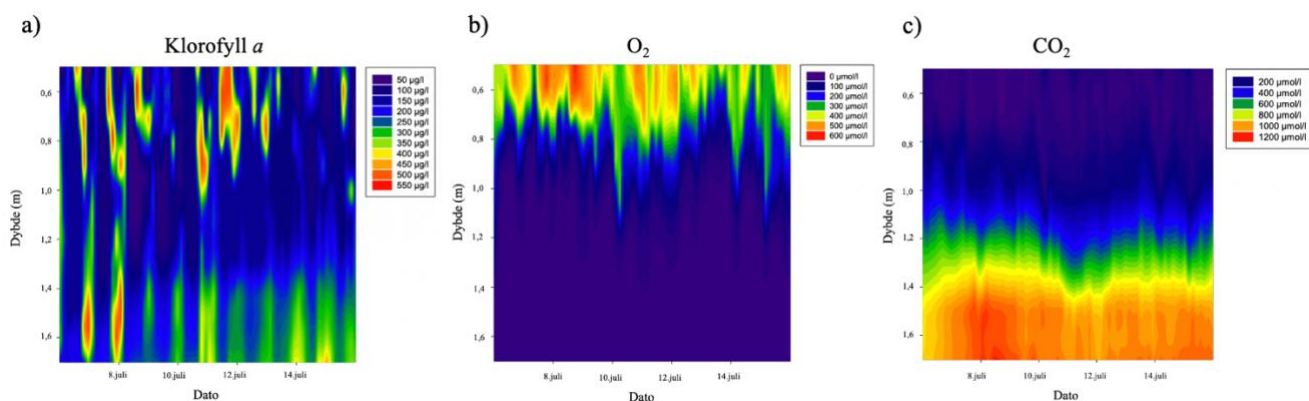
Målinger fra prøveperiode 4 gjelder tidsrommet 26.juni til 5.juli. Algemengden blir halvert rundt 3.juli, og det ser ut til at en stor del av biomassen nå oppholder seg øverst i vannsøylen etter hendelsen (Figur 16a). Konsentrasjonen av O₂ er betydelig lavere enn i foregående periode frem til 3.juli, men viser en svak økning i konsentrasjon igjen på dagtid den 4.juli (Figur 16b). I perioden rundt 29.juni-2.juli ser vi at konsentrasjonen av CO₂ når rundt 1400 µmol/l, en økning fra foregående periode som lå på rundt 1100 µmol/l. Fra 3-4.juli synker konsentrasjonen betraktelig og blir mer enn halvert (Figur 16c).



Figur 16 Konsentrasjon av a) klorofyll a, b) oksygen og c) karbondioksid i Glennetjern i perioden 26.juni til 5.juli.

3.6.5 Prøveperiode 5

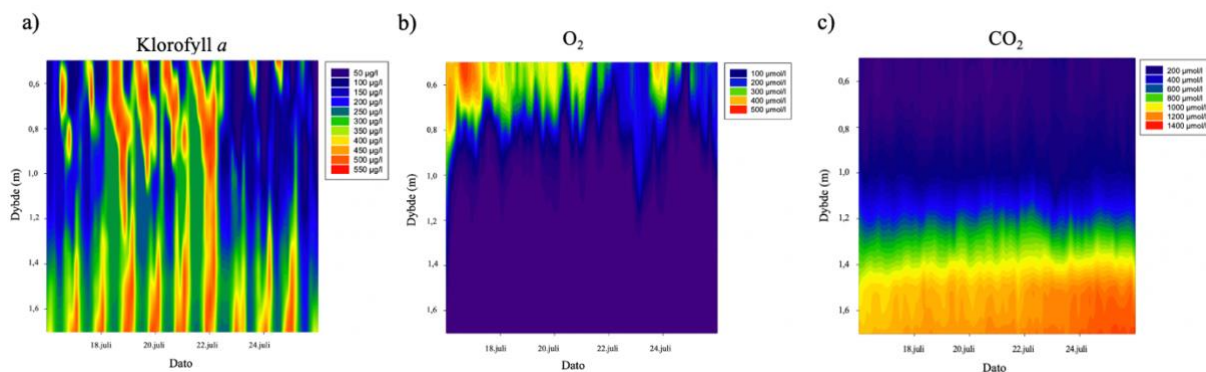
Målinger fra prøveperiode 5 gjelder tidsrommet 6.juli til 15.juli. I prøveperiode 5 ser vi at både biomassen av og bevegelsesmønsteret til *G. semen* har endret seg. Biomassen er tydelig redusert, få alger oppholder seg konstant over sedimentene som i tidligere prøveperioder, og svingningene mellom dag og natt er mer markerte (Figur 17a). Ved midnatt 7. og 8.juli er konsentrasjonen av alger over sedimentene ved midnatt rundt 500 µmol/l, mens resten av prøveperioden er konsentrasjonen av alger størst nær de øvre vannlagene. I tidligere perioder har ikke konsentrasjonen over sedimentene vært mindre enn 400 µmol/l over sedimentene, mens her ser vi at konsentrasjonen over sedimentene ikke er høyere enn 200 µmol/l på dagtid. 14. og 15.juli ser vi at konsentrasjonen øker over sedimentene igjen. For O₂ ser vi en økning fra foregående periode, med en stabil konsentrasjon i det øvre vannlaget med flere topper på over 500 µmol/l (Figur 17b). Nivåene av CO₂ har økt igjen etter foregående prøveperiode og nådd 1100 µmol/l (Figur 17c).



Figur 17 Konsentrasjon av a) klorofyll a, b) oksygen og c) karbondioksid i Glennetjern i perioden 6.juli til 15.juli.

3.6.6 Prøveperiode 6

Målinger fra prøveperiode 6 gjelder tidsrommet 16.juli til 25.juli. I prøveperiode 6 ser vi at algemengden har økt til tidligere nivåer igjen, men fortsatt er det få alger som oppholder seg konstant over sedimentene. Den vertikale vandringen er mer jevn, og det ser ut til at hele algemassen migrerer ned til sedimentene ved midnatt og opp til de øvre vannmassene på dagtid, spesielt i perioden 19-22.juli (Figur 18a). Konsentrasjonen av O₂ synker etter 19.juli i denne perioden, og er spesielt lav rundt 22-25.juli (Figur 18b). Konsentrasjonen av CO₂ øker til nivåer rundt 1400 µmol/l rundt 24.juli (Figur 18c).

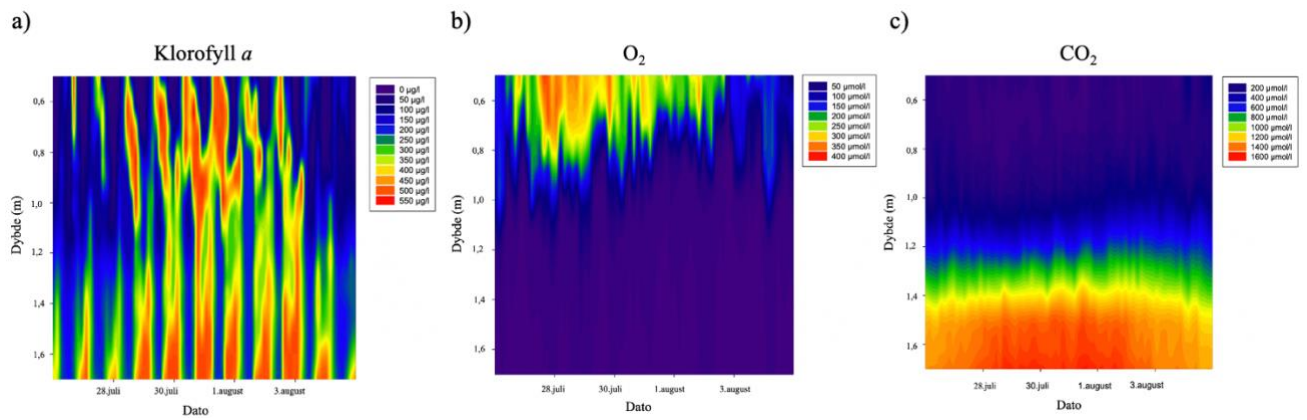


Figur 18 Konsentrasjon av a) klorofyll a, b) oksygen og c) karbondioksid i Glennetjern i perioden 16.juli til 26.juli.

3.6.7 Prøveperiode 7

Målinger fra prøveperiode 7 gjelder tidsrommet 26.juli til 4.august. I prøveperiode 7 er mønsteret for alle parameterne nokså like som i prøveperiode 6. Tettheten av klorofyll a er størst ved sedimentene rundt midnatt og i de øvrige vannlagene på dagen. Denne trenden avtar i perioden 3-5.august, hvor tettheten av klorofyll a er størst over sedimentene og det er lite tetthet å se i det øvrige vannlaget (Figur 19a). Konsentrasjonen av O₂ er størst i perioden

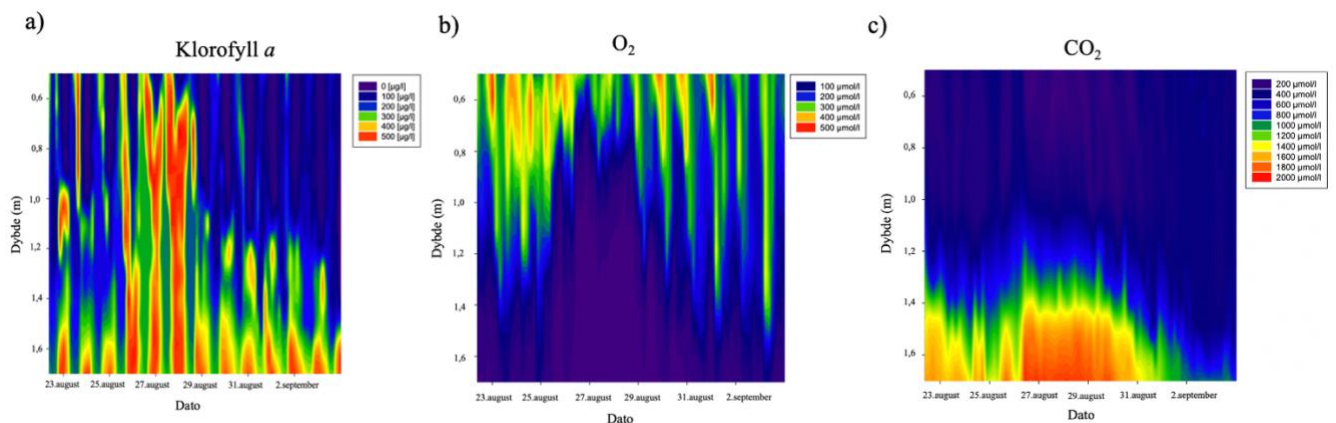
28.juli-1.august med målinger på opp til 350 $\mu\text{mol/l}$, før trenden avtar og konsentrasjonen faller til 150 $\mu\text{mol/l}$ 3.august (Figur 19b). Konsentrasjonen av CO_2 ligger jevnt på 1400-1600 $\mu\text{mol/l}$ gjennom perioden, før den avtar rundt 3.august (Figur 19c).



Figur 19 Konsentrasjon av a) klorofyll a, b) oksygen og c) karbondioksid i Glennetjern i perioden 26.juli til 4.august.

3.6.8 Prøveperiode 8

Etter et opphold i målingene på 18 dager starter prøveperiode 8 den 22.august og varer til 3.september. Det foregår fortsatt en algeoppblomstring i Glennetjern, hvor konsentrasjonen av klorofyll a ligger på rundt 500 $\mu\text{mol/l}$ gjennom hele perioden (Figur 20a). Konsentrasjonen av O_2 har økt, men tallene er ikke spesielt høye sammenlignet med tallene for klorofyll a (Figur 20b). Rundt 30.august ser vi at nivåene av oksygen når de nedre delene av vannmassene. For CO_2 finner vi de høyeste målingene som er registrert gjennom hele prøveperioden, med målinger på rundt 2000 $\mu\text{mol/l}$ i perioden 27-30.august (Figur 20c). Etter 31.august synes en tydelig reduksjon i konsentrasjonen av CO_2 som faller til rundt 900 $\mu\text{mol/l}$.



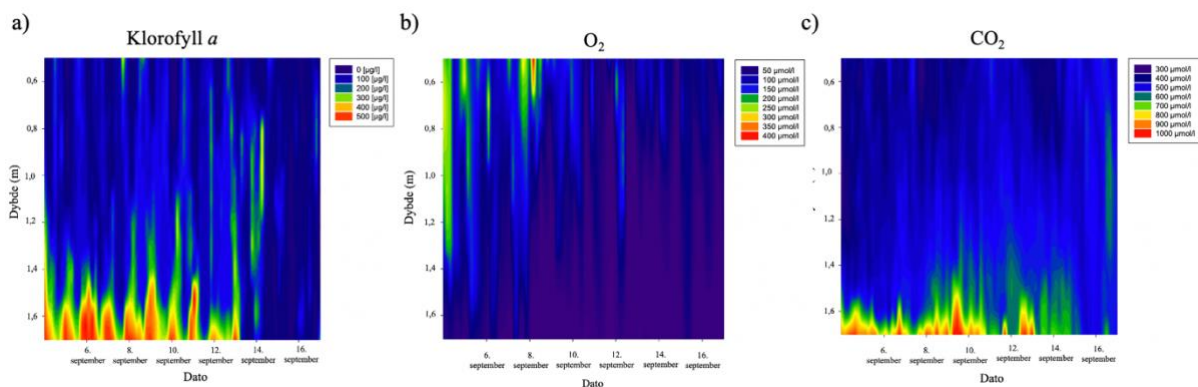
Figur 20 Konsentrasjon av a) klorofyll a, b) oksygen og c) karbondioksid i Glennetjern i perioden 22.august til 3.september.

3.6.9 Prøveperiode 9

Målinger fra prøveperiode 9 gjelder tidsrommet 4.september til 16.september.

Konsentrasjonen av klorofyll a ligger fortsatt på rundt 500 $\mu\text{mol/l}$, men vi ser tydelig en tydelig reduksjon av biomassen av alger. Alger som foretar vertikal migrering ser også ut til å være redusert, da toppene av klorofyll a er konsentrert over sedimentene (Figur 21a).

Konsentrasjonen av O_2 har sunket fra foregående periode, med en topp på 350 $\mu\text{mol/l}$ 9.september (Figur 21b). Målingene av CO_2 viser at konsentrasjonen er halvert fra foregående prøveperiode, med topper på 1000 $\mu\text{mol/l}$. Rundt 14.september reduseres konsentrasjonen ytterligere til 500 $\mu\text{mol/l}$ (Figur 21c).

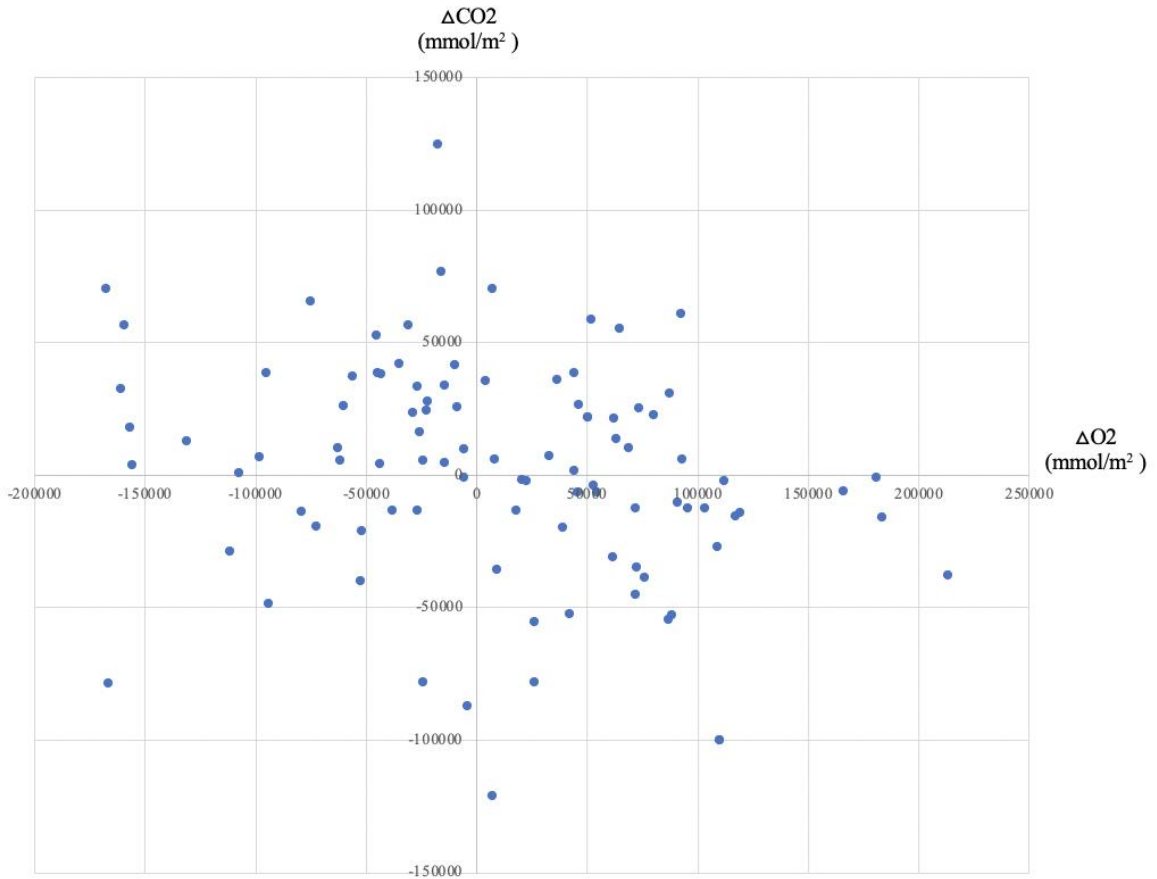


Figur 21 Konsentrasjon av a) klorofyll a, b) oksygen og c) karbondioksid i Glennetjern i perioden 4.september til 16.september.

3.7 Nettoproduksjon av O_2 og CO_2

Resultatene fra måling av endringer i nettoproduksjon av O_2 og CO_2 i vannsøylen gjennom prøveperioden viser en tydelig gruppering rundt nullpunktet. Den høyeste verdien for positiv nettoproduksjon av ΔO_2 under prøveperioden ble målt 7.juli 2022 med en verdi på 213285,311 mmol/m^2 (Figur 22). Den laveste verdien for negativ nettoproduksjon O_2 ble målt 26.august med -166463,54 mmol/m^2 (Figur 22).

Den høyeste verdien for positiv nettoproduksjon av CO_2 under prøveperioden ble målt 24.august med en verdi på 124969,021 mmol/m^2 (Figur 22). Den laveste verdien for negativ nettoproduksjon av CO_2 ble målt 29.mai med -120963,32 mmol/m^2 (Figur 22).



Figur 22 Nettoproduksjon av O_2 og CO_2 i vannsøylen i tidsrommet 06:00-00:00 i perioden 23.mai-16.september.

4 Diskusjon

4.1 Algeoppblomstring av *Gonyostomum semen* i Glennetjern sommeren 2022

For å kunne si med sikkerhet at endringer i vannkjemi kunne tilskrives metabolsk aktivitet av *G. semen* var det sentralt å stadfeste en dominans i fyttoplanktonsamfunnet i Glennetjern gjennom vekstsesongen. Heteroxanthin er et pigment som sjeldent forekommer i andre arter enn *G. semen*, og pigmentet ble målt, kvantifisert og brukt som proxy for algens tilstedeværelse (Hagman, Rohrlack, et al., 2019).

Resultatene fra pigmentanalysen viser en positiv korrelasjon mellom konsentrasjonen av heteroxanthin og konsentrasjonen av klorofyll *a*, og det ble funnet liten variasjon i forholdet mellom heteroxanthin og klorofyll *a* over tid (Figur 12). Målinger av heteroxanthin fra pigmentanalysen tyder på at oppblomstringen av *G. semen* begynner rundt 10.juni og når et maksimum rundt 22.august, før biomassen avtar. Siste måling ble gjort 30.august, hvor vi ser at det fortsatt pågår en algeoppblomstring. Rundt 15.september var konsentrasjonen av klorofyll *a* i Glennetjern nær null, og algeoppblomstringen anses som avsluttet (Figur 21a).

I vannprøvene tatt i perioden før 10.juni ser vi at det ikke finnes spor av heteroxanthin (Figur 12) men klorofyll *a* er til stede, som tyder på aktivitet av andre alger som synes å oppholde seg på 1-1,4 meters dyp i vannet (Figur 13a). Det er ikke gjort videre undersøkelser på hvilke arter av alger som fantes i vannet i denne perioden i år. Flakke (2022) gjorde undersøkelser av algeprøver i mikroskop og fant en dominans av gullalgen *Synura vella* før algeoppblomstringen av *G. semen* inntraff.

Nivåene av klorofyll *a* over sedimentene begynner å øke rundt 31.mai (Figur 13a), altså før heteroxanthin blir registrert i vannsøylen 10.juni. En mulig forklaring på dette er at hvilecystene til *G.semen* registreres og at heteroxanthin ikke registreres før algene er ferdig utviklet (Angeler et al., 2010; Cronberg, 2005).

Fra 10.juni øker nivåene av klorofyll *a* på bunnen over sedimentene (Figur 14a), og samtidig ser vi en økning av pigmentet heteroxanthin, som viser en klar sammenheng med økningen av klorofyll *a* gjennom resten av prøveperioden (Figur 12). Sammenhengen mellom klorofyll *a* og heteroxanthin stadfester en klar dominans av *G. semen* i algesamfunnet i Heteroxanthin ble registrert i vannsøylen omtrent 10.juni, og indikerer oppstart av algeoppblomstringen (Figur 12). Samme dag ser vi en svak økning i nitrat på alle dyp, men ved neste måling 17.juni har

konsentrasjonen økt i epilimnion og blitt redusert på 1 og 1,5 m dyp. Ammonium synker markant på alle dyp fra 10-17.juni, spesielt i overflaten (Figur 10). Målingene av nettoproduksjon fra perioden fra 8.-20.juni tyder på at det forekommer en positiv nettoproduksjon av oksygen i epilimnion (Vedlegg 1), etter algeoppblomstringen som inntreffer rundt 10.juni (Figur 14a). Fra 13-22.juni synes en tydelig økning i konsentrasjon og distribusjon av oksygen i epilimnion, som tyder på autotrof aktivitet (Figur 14b). Nettoproduksjonen av CO₂ varierer mellom positiv og negativ (Vedlegg 1), samtidig som vi ser en tydelig økning i konsentrasjonen av CO₂ over sedimentene (Figur 14c) som samsvarer med algeoppblomstring 10.juni (Figur 14a). Ved prøvetakning 17.juni periode er konsentrasjonen av nitrat-N og spesielt ammonium-N redusert (Figur 10; Figur11), som tyder på at det innledningsvis forekommer et høyt bidrag av fotosyntetisk aktivitet hos *G. semen* etter at oppblomstringen har begynt.

Reduksjonen av ammonium og økningen i klorofyll a og CO₂ over sedimentene tyder på at *G. semen* utfører osmotrofisk assimilering av DOC i hypolimnion. Samtidig tyder økningen i konsentrasjonen av oksygen i epilimnion som samsvarer med den påbegynnende vertikale migreringen på at det også forekommer et relativt høyt bidrag av fotosyntetisk aktivitet hos *G. semen*. Påstanden støttes av en positiv nettoproduksjon av O₂. Resultatene fra de to første prøveperiodene tyder på at heterotrof aktivitet dominerer, men også at det forekommer et relativt høyt bidrag av autotrof aktivitet hos den delen av populasjonen som foretar DVM.. Dagene før algeoppblomstringen 10.juni (Figur 13a,b,c) kan derfor fungere som et referansepunkt for å se hvordan vannkjemien endrer seg etter oppblomstringen finner sted. Med den klare dominans av *G. semen* vil endringer i vannkjemi i teorien kunne tilskrives den metabolske aktiviteten til algene.

Funnene er i tråd med tidligere studier av oppblomstring av *G.semen* i Glennetjern, hvor algeoppblomstringen begynner i juni og varer til august/september (Flakke, 2022; Greipsland et al., 2019).

4.2 Temperatur og sjiktforhold i Glennetjern

Temperatursjiktning skaper et heterogent miljø som spiller en nøkkelrolle i fordeling av fytoplankton ved at det skapes en vertikal miljøgradient (Longhi & Beisner, 2009; Oikonomou et al., 2014). Heterogene miljø anses å være spesielt fordelaktig for bevegelige protister som kan oppsøke deler av vannsøylen som har gunstige forhold for vekst (Jones,

1998).

Flere studier har vist at en temperatursjiktning er en fordel for vekst av *G. semen* ved at sirkulasjonen av næringsstoffer og oksygen stopper opp (Salonen & Rosenberg, 2000; Wetzel, 2001a). En temperatursjiktning i vannsøylen oppstår typisk ved en temperaturdifferanse på $>2^{\circ}\text{C}$ mellom topp og bunn. Målingene av sjiktningforhold viser at det er en stabil temperatursjiktning i Glennetjern gjennom store deler av prøveperioden, og målinger av temperatur i hele vannsøylen varierte fra 9°C til rundt 22°C i løpet av prøveperioden. Ved oppstart av målingene 23.mai var temperaturdifferansen mellom topp og bunn allerede $>2^{\circ}\text{C}$ (Figur 5a). Temperatursjiktningen var stabil frem til 31.august, før temperaturen faller til 14°C i hele vannsøylen og det forekommer sirkulasjon av vannmassene (Figur 7b). Sirkulasjonen synes tydelig også i målingene for oksygen i samme tidsperiode (Figur 18b). Effekten som reduksjonen i temperatur og den påfølgende sirkulasjonen av vannmassene har på *G. semen* synes umiddelbart i dybdeprofilene for klorofyll a (Figur 20a; Figur 21a). Hendelsen diskuteres ytterligere i kapittelet om miksotrofi (s. 41), men det er tydelig at både en reduksjon i temperatur og den påfølgende sirkulasjon av vannmassene hadde en negativ innvirkning på vekst og biomasse av *G. semen* i Glennetjern.

Innsjøen er grunn med en maksimal dybde på to meter, og under slike forhold vil vi vanligvis kunne forvente at det forekommer en full sirkulasjon i vannsøylen om sommeren. Det er flere forhold som kan bidra til å forklare hvorfor det likevel oppstår en temperatursjiktning i Glennetjern gjennom prøveperioden. Konsentrasjonen av DOC er høy, som øker temperaturen i vannet og sannsynligvis bidrar til å fremme temperatursjiktning (Hagman et al., 2020). Sjiktningen som ble dannet i år skyldes mest sannsynlig også en økning i lufttemperaturen, og at vegetasjonen rundt innsjøen er høy og tett, som beskytter mot vindpåvirkning av vannmassene (Pithart et al., 1997). Tidligere studier av *G. semen* i Glennetjern har også dokumentert at det oppstår temperatursjiktning gjennom vekstsesongen. I likhet med denne studien fant Flakke (2022) også at sjiktningen allerede var oppstått ved start av prøveperioden.

4.3 Sammenhenger mellom værdata fra nedbørfelt, temperatur og biomasse av *Gonyostomum semen*

Et paleolimnologisk studie av *G. semen* i Skjeklesjøen fant at økningen av *G. semen* blant annet var korrelert med en økning av C, fargetall, nitrogen og temperatur om våren. Funnene tyder på at den store økningen av *G. semen* skyldes klimaendringer og aktiviteter i nedbørfeltet (Hagman et al., 2020).

Nedbørfeltet til Glennetjern består av en stor andel jordbrukslandskap som drives aktivt, og innsjøen er utsatt for avrenning av næringsstoffer og organisk materiale. I løpet av prøveperioden i Glennetjern forekom det en ekstrem nedbørhendelse hvor det kom over 50 mm nedbør (Figur 4). Nedbørhendelsen synes tydelig i dybdeprofilene (Figur 16a,b,c), i avrenning av fosfat-P (Figur 9) og spesielt for nitrat-N (Figur 11). Økningen i nitrat er ekstrem ved 1,5 m dyp, antageligvis fordi det er anlagt et dreneringsrør til bunnen av innsjøen. Nitrat-N øker også ved 1 m dyp, men ikke i like store konsentrasjoner.

Nedbørepisoden var tydelig stressende for populasjonen av *G. semen*, og vi ser at biomassen av klorofyll *a* ble halvert i de kommende dagene (Figur 17a).

Økningen av nitrat-N som følge av nedbørepisoden viser at Glennetjern er spesielt utsatt for avrenning ved store nedbørhendelser som den 3.juli. Et annet tankekors er hvor viktig datoene for prøvetakning kan være, da næringsstoffene raskt forsvinner. Hvilken betydning økningen av næringsstoffer fra nedbørhendelsen hadde på oppblomstringen diskuteres nærmere på side 36.

4.4 Vertikal migrering (DVM)

G. semens evne til å foreta vertikal migrering (DVM) i vannmassene er ofte pekt ut som et stort konkurransefortrinn for arten som muliggjør dens suksess i å oppnå dominans i algesamfunnet (Salonen & Rosenberg, 2000). Vertikal migrering til anoksiske og lysbegrensede deler av innsjøen gjør at *G. semen* kan tilegne seg essensielle næringsstoffer ved å konsumere DOC og bakterier som en alternativ kilde til C (Buchanan, 1982).

Populasjonen av *G. semen* i Glennetjern viste en variert distribusjon og et variert vandringsmønster gjennom algeoppblomstringen i 2022. Forskjellige studier har også funnet en variasjon i distribusjon av algen i vannsøylen forskjellige innsjøer, og pekt på ulike årsaker til distribusjonen. Tidlige studier av den vertikale distribusjonen fant at *G.semen* dannet størst

tetthet i det øvre vannlaget (Salonen & Rosenberg, 2000), andre foreslo at distribusjonen avhenger av værforhold (Eloranta & Rääke, 1995). Undersøkelser av sesongmessige forandringer og den vertikale vandringen til *G. semen* på samme lokasjon fant at cellene til *G. semen* var konsentrert nær vannoverflaten tidlig på dagen og migrerte nedover i vannmassene gjennom dagen (Cowles & Brambel, 1936). Cronberg et al. (1988) viste at den vertikale variasjonen kunne variere innad i den samme innsjøen gjennom sommersesongen. Funnet ble bekreftet av Pęczuła et al. (2014), som også fant at *G. semen* kunne oppholde seg i de dypere, anoksiske og mørke lagene av vannmassen gjennom store deler av den daglige vandringssyklusen. Rohrlack (2020a) gjorde en studie av den vertikale migreringen til *G. semen* i innsjøen Lundebyvannet, og fant at DVM delvis fant sted selv i fravær av lys som ble fanget opp av sensorene.

Variasjon i vertikal distribusjon ble også observert i denne studien, hvor deler av populasjonen oppholdt seg i hypolimnion store deler av døgnet. I prøveperiode 2 og 3 ser det ut som at deler av populasjonen ikke forlater de dypere, anoksiske vannmassene i det hele tatt (Figur 14a; Figur 15a). I prøveperiode 4-8 er DVM langt mer markert mellom natt og dag for store deler av populasjonen, men også her ble det observert store variasjoner. I prøveperiode 6, 7 og 8 ser vi at enkelte alger er konsentrert i epilimnion, andre synes å stoppe ved metalimnion, mens andre oppholder seg i hypolimnion (Figur 18a; Figur 19a, Figur 20a).

4.5 Miksotrofi

4.5.1 Tilgang til uorganiske næringsstoffer

Målingene av heteroxanthin gir et ganske nøyaktig bilde på når algeoppblomstringen begynner, som gjør det interessant å se på hva som skjer med konsentrasjonene av næringsstoffer i denne perioden. Da heteroxanthin blir registrert i vannsøylen 10.juni ser vi en svak økning i nitrat på alle dyp samme dag, men ved neste måling 17.juni har konsentrasjonen økt i epilimnion og blitt redusert på 1 og 1,5 m dyp. Ammonium synker markant på alle dyp fra 10. juni til 17.juni, spesielt i overflaten (Figur 10).

4.juli ble det registrert ekstreme konsentrasjoner av nitrat-N på 1,5 m dyp som følge av nedbørhendelsen 3.juli (Figur 11). I dagene etter nedbørhendelsen blir mengden av *G. semen* i Glennetjern nær halvert (Figur 16a). Under vannprøvetakning 4.juli vannet var tydelig slimete, som tyder på en stressreaksjon fra algene. I perioden 4-6.juli ser vi at en stor andel av

biomassen av *G. semen* oppholder seg i overflaten av vannet (Figur 16a). Den ekstra tilførselen av næringsstoffer ved bunnen av innsjøen forsvinner raskt, og 11.juli er nivåene av nitrat-N tilbake til normalen før nedbørhendelsen. Mengden heteroxanthin synker noe mellom 4. og 8.juli, før konsentrasjonen øker fra 666 til 2234 mAU/l den 11.juli (Figur 12). Den store økningen i heteroxanthin kan tyde på at vekst av *G. semen* ble stimulert av tilførselen av nitrat-N. Kun noen få studier har undersøkt betydningen av nitrogen som vekstfaktor for *G. semen*, men Burford et al. (2021) viste en signifikant sammenheng mellom biomasse og tilsetning av nitrat og nitritt. Flakke (2022) fant en signifikant sammenheng mellom nitratkonsentrasjonen og vekst av *G. semen* i Glennetjern, med en stor andel av registrerte målinger som var under deteksjonsgrensen (<0,02 mg/l). Det var ikke tilfellet i denne studien, som tyder på en økning i nitrat (Vedlegg 2).

En annen mulig forklaring på reduksjonen i nitrat er at nitrater blir svært følsomme i innsjøer med temperatursjiktning, og blir omdannet til gassformig nitrogen under anoksiske forhold gjennom denitrifikasjon (Pęczuła et al., 2018; Rohrlack, 2020b). Det er mulig at den raske og markante nedgangen i nitrat-N etter tilførselen kan være forårsaket av anoksiske forhold ved bunnen av innsjøen, og ikke opptak av *G. semen*. I sitt studie argumenterer Rohrlack (2020b) for at DVM vil gi en større tilgang til ammonium fremfor nitrat, og at *G. semen* dermed har en ammoniumpreferanse. *G. semen* trives i innsjøer hvor det oppstår anoksiske forhold i hypolimnion, og vil dermed få større tilgang på ammonium som følge av akkumulasjon, men ikke nitrat på grunn av denitrifikasjon.

En sammenligning av årets målinger av fosfat, nitrat-N og ammonium-N med fjorårets målinger gjort av Flakke (2022) viser en økning i næringsstoffer. Spesielt er målingene av ammonium-N svært mye høyere, som kan tyde på en økt avrenning fra jordbruk i nedbørfeltet. Hva som forårsaker økningen er uvisst, da værdata fra 2021 viser at det var flere dager med nedbør enn i 2022. Dataene for klorofyll a er ikke sammenlignbare, da dette studiet har en bredere og lengre tidsserie enn fjorårets. Med et skjevt sammenligningsgrunnlag kan jeg basert på verdier for klorofyll a ikke utelukke at en økning i næringsstoffer har vært en bidragende faktor for årets algeoppblomstring. Dersom *G. semen* hovedsakelig benyttet fotosyntese for å vokse ville nivåene av uorganiske næringsstoffer sannsynligvis gått i null og etter hvert begrenset videre vekst i biomassen.

Totalt sett økte konsentrasjonen av fosfat og nitrat gjennom prøveperioden, mens konsentrasjonen av ammonium sank. Siste dato for prøvetakning av næringsstoffer var 29.juli,

og det finnes derfor ikke målinger for august og september. Tilgangen på næringsstoffer ser ikke ut til å begrense vekst av *G. semen*, da algeveksten fortsetter å øke frem til 22.august. Funnet tyder på at den har tilgang til organiske N-forbindelser. I 2021 fant Flakke (2022) fant at algekonsentrasjonen av *G.semen* sluttet å øke 8.juli, som indikerer at vekstforholdene var bedre i Glennetjern i 2022. Et laboratorieforsøk Hagman, Skjelbred, et al. (2019) viste at veksten av *G. semen* økte signifikant da DOC ble tilsatt, men veksten viste ingen respons på ulike bølgelengder av lys.

4.5.2 Er *Gonyostomum semen* en mikсотrof alge?

Oppløst oksygen er essensielt for metabolismen til aerobiske, akvatiske organismer, og i vann blir oksygen produsert på to måter; gjennom diffundering fra atmosfæren og fra fotosyntetisk produksjon. Det kan forekomme store sesongmessige variasjoner i konsentrasjon og distribusjon av oksygen i en innsjø. Under vår og høstsirkulasjonen er det generelt lite variasjon i distribusjon av oksygen, men under produktive sommerperioder med sommerstagnasjon og perioder med isdekke kan variasjonen i innhold og fordeling bli stor. Forbruk av oksygen forårsakes primært av biologisk oksidering av organisk materiale, hvor aktiviteten er størst i skillet mellom vannmasser og sedimentene (Wetzel, 2001c). Planter og dyr forbruker oksygen i forbindelse med respirasjon, men det største forbruket forårsakes av bakteriell nedbrytning av løst og sedimentert partikulært materiale (Seto et al., 1982).

Akkumulering av organisk materiale er størst i skillet mellom vannmasser og sedimenter, og kan føre til at oksygenforholdene blir anaerobiske under sommerstagnasjonen. Diffundering fra de mer oksygenrike, øvre vannlag kan forekomme, men prosessen skjer sakte. Innsjøer med store mengder humus kan oppleve en undermetning av oksygen, selv i de øvre vannmassene. Viktigheten de forskjellige mekanismene har for forbruket av oksygen i bentisk sone varierer fra innsjø til innsjø. I grunne innsjøer med høy tilførsel av alloktont materiale vil nedbrytning av alloktont materiale og bentisk partikulært materiale dominere (Melack & Fischer, 1983). Når det skjer et skifte fra aerobiske til anaerobiske forhold i bentisk sone blir store deler av vannmassene ubeboelig for de fleste planter og dyr. En annen stor forandring som skjer er at den bakterielle metabolismen skifter fra aerobisk til anaerobisk, som reduserer effektiviteten av nedbrytningsprosesser (Bastviken et al., 2004).

Dersom *G. semen* er en autotrof alge vil vi forvente å se høye positive verdier av nettoproduksjon av O₂ og høye negative verdier av nettoproduksjon av CO₂. Da det er stadfestet en klar dominans av *G. semen* vil en positiv nettoproduksjon av oksygen med stor sannsynlighet kunne tilskrives autotrof aktivitet av algen. Er *G. semen* heterotrof vil sammenhengen være motsatt - med høye, negative verdier av nettoproduksjon av O₂ og høye, positive verdier av nettoproduksjon av CO₂. Miksotrofe organismer blander begge prosesser, så dersom *G. semen* er miksotrof forventes det at verdiene av nettoproduksjon for både O₂ og CO₂ vil være spredd rundt nullpunktet.

I dagene som følger etter den stadfestede algeoppblomstringen 10.juni i prøveperiode 2 ser vi tegn til den karakteristiske vertikale vandringen til *G. semen* (Figur 14a) og samtidig som DVM begynner ser vi også en markant økning i konsentrasjonen av oksygen i epilimnion. Målingene av nettoproduksjon av oksygen tyder også på at det forekommer en positiv nettoproduksjon i perioden fra 8.-20.juni (Vedlegg 1), som også synes tydelig i dybdeprofilene for O₂ (Figur 14b; Figur 15b). Målingene av ammonium viser at konsentrasjonen synker markant på alle dyp mellom 10. og 17.juni (Figur 10). I samme tidsrom ser vi en svak reduksjon av fosfat på 0,5 m dyp (Figur 9). For nitrat synker konsentrasjonen på 1 og 1,5 m dyp, men øker på 0,5 m dyp (Figur 11). Reduksjonen i næringsstoffer tyder på at det innledningsvis forekommer et høyt bidrag av fotosyntetisk aktivitet hos *G. semen* etter at oppblomstringen har begynt. Samtidig varierer nettoproduksjonen av CO₂, som tyder på heterotrof aktivitet av algene som oppholder seg i hypolimnion (Vedlegg 1). Reduksjonen av ammonium og økningen i klorofyll a og CO₂ over sedimentene tyder på at *G. semen* utfører osmotrofisk assimilering av DOC i hypolimnion. Samtidig tyder økningen i konsentrasjonen av oksygen i epilimnion som samsvarer med den påbegynnende vertikale migreringen på at det også forekommer et relativt høyt bidrag av fotosyntetisk aktivitet hos *G. semen*. Påstanden støttes av en positiv nettoproduksjon av O₂. Resultatene fra de to første prøveperiodene tyder på at heterotrof aktivitet dominerer, men også at det forekommer et relativt høyt bidrag av autotrof aktivitet hos den delen av populasjonen som foretar DVM. Variasjonen i nettoproduksjon tyder allerede på at *G. semen* er miksotrof.

I tidsrommet 28.juni til 8.juli registreres en ny lengre periode med positiv nettoproduksjon av O₂, og en hovedsakelig negativ nettoproduksjon av CO₂. Andelen alger som foretar DVM har økt, men likevel er oksygenkonsentrasjonene i epilimnion lave (Figur 16b), og

konsentrasjonen av CO₂ øker fra 28.juni-2.juli (Figur 16c). Denne observasjonen er i tråd med funn gjort av Flakke (2022), som fant at G.semen øker når den gjennomsnittlige oksygenkonsentrasjonen synker.

24.juni var det lave nivåer av både nitrat og ammonium i nedre deler av vannmassen (Figur 10; Figur 11). 1.juli synes en økning i konsentrasjonen av ammonium ved 1 m dyp, men spesielt lave nivåer ved 0,5 og 1,5 m dyp (Figur 11). Fosfat går i null over sedimentene, nitrat går i null ved 1 m dyp og konsentrasjonen av ammonium var lav ved 0,5 og 1,5 m dyp (Figur 10). Resultatene tyder på at det i prøveperiode 4 forekommer et skifte hvor heterotrof aktivitet hos *G. semen* begynner å dominere, samtidig som funnene også vitner om at det forekommer fotosyntese i noen grad. Wilken et al. (2013) fant at heterotrofi hos miksotrofe organismer økte eksponentielt under temperaturer mellom 13 og 33°C og at mengden klorofyll også ble redusert. Studiet tyder på at bidraget fra fotosyntese til miksotrofisk vekst reduseres med økte temperaturer, som kan forklare hvorfor bidraget fra fotosyntese ser ut til å bli redusert når vanntemperaturen øker. Under prøveperiode 4 er maksimal lufttemperatur høy, og når 25,9°C 2.juli (Figur 3). Temperaturøkningen vises også i vannsøylen, hvor epilimnion når en temperatur på rundt 22°C fra 26.juni til 2.juli (Figur 6a). I forbindelse med nedbørshendelsen 3.juli i prøveperiode 4 ser vi at oksygenkonsentrasjonen minker ytterligere (Figur 16b), samtidig som verdiene for klorofyll a blir kraftig redusert (Figur 16a). Reduksjonen av klorofyll a skyldes sannsynligvis den ekstreme økningen av nitrat, og ikke økningen i temperatur. Den overlevende biomassen av *G. semen* ser ut til å flykte til epilimnion, samtidig øker konsentrasjonen av O₂ fra rundt 300 til 500 µmol/l i dagene etter nedbørhendelsen. Målingene tyder på at det skjer et skifte tilbake til autotrof aktivitet etter nedbørhendelsen, eventuelt at det var hovedsakelig algene som oppholdt seg i overflaten overlevde. Samtidig blir konsentrasjonen av CO₂ mer enn halvert etter nedbørhendelsen (Figur 16c), som sannsynligvis skyldes et opphør i respirasjon som følge av algedød. Annen mikrobiell aktivitet i sedimentene ser også ut til å ha opphørt i en kort periode 3.juli, før vi ser at raskt CO₂ øker igjen 4.juli.

I prøveperiode 5 kan det se ut til at det har oppstått en adferdsendring hos den svært reduserte populasjonen av *G. semen*, og at hele algemassen har begynt å migrere. Dette synes i at det nå er tydelige skiller i konsentrasjonen av klorofyll a over sedimentene mellom dag og natt (Figur 17a). Konsentrasjonen av klorofyll a er for første gang i løpet av prøveperioden størst i overflaten av innsjøen. Konsentrasjonen av oksygen har økt (Figur 17b), og det samme har

konsentrasjonen av CO₂ (Figur 17c). Økningen i O₂ og klorofyll a i det øvre vannlaget tyder på et bidrag fra autotrof aktivitet dominerer i prøveperioden. Sammenhengen synes spesielt på 0,8-1 m dyp den 11.juli, hvor vi ser at en økning i distribusjonen av O₂ samsvarer med en gruppe alger som oppholder seg på samme dyp i det samme tidsrommet (Figur 17a; Figur 17b). Nivåene av fosfat, nitrat og ammonium er nokså høye både i epilimnion, metalimnion og hypolimnion (Vedlegg 2). Økningen i CO₂ skyldes sannsynligvis økt nedbrytning etter algedød i forbindelse med nedbørhendelsen. 8.juli og 9.juli ser det ut til å være en tydelig sammenheng mellom en økning i klorofyll a og CO₂ på 1,6 m dyp, som tyder på at bidraget fra heterotrof aktivitet er i ferd med å øke.

Gjennom prøveperiode 6 ser vi at flere alger igjen oppholder seg konstant over sedimentene, og skillene mellom natt og dag er ikke like tydelige. Konsentrasjonen av alger har økt betraktelig siden nedbørhendelsen 3.juli (Figur 18a). Det er fortsatt et markert skille mellom dag og natt, men flere alger ser ut til å igjen oppholde seg konstant over sedimentene. DVM til overflaten er spesielt stor i perioden 19-22.juli, men interessant nok ser en økt algemengde og vertikal vandring ut til å føre til en reduksjon i O₂, slik som vi så i prøveperiode 4. 25.juli øker fosfat til 103 µg/l ved 0,5, m dyp, den nest høyeste målingen i løpet av prøveperioden. Ved 1 m dyp er konsentrasjonen 37 µg/l og går i null ved 1,5 m (Vedlegg 2). Likevel er det forholdsvis få alger som oppholder seg i overflaten om dagen. I løpet av prøveperioden blir konsentrasjonen av O₂ halvert (18b), mens konsentrasjonen av CO₂ øker fra 1200-1400 µmol (18c). Funnene tyder på en periode dominert av heterotrof aktivitet.

Under prøveperiode 7 er oppstår det igjen tydelige skiller i distribusjonen av klorofyll a mellom natt og dag, som tyder på at store deler av populasjonen foretar DVM (Figur 19a). Oksygenkonsentrasjonen er redusert fra foregående prøveperiode fra 500 til 350 µmol/l (Figur 19b), men viser en økning i konsentrasjon som sammenfaller med en økt konsentrasjon av klorofyll a i epilimnion (Figur 19a). CO₂ har økt til 1600 µmol/l over sedimentene, som tyder på høy heterotrof aktivitet. Prøvetakning av næringsstoffer 29.juli viste relativt høye nivåer næringsstoffer i hele vannsøylen, med unntak av verdien for fosfat på 1,5 m dyp som var 0 µg/l.

Prøveperiode 8 starter 22.august etter et opphold på 18 dager. I denne perioden oppstår en interessant situasjon. Pigmentanalysen viser at den høyeste konsentrasjonen heteroxanthin registreres 22.august (Figur 12), samtidig gjøres også den laveste målingen av lys på 25 cm

dyp, som tyder på at det er mye alger i vannet. Kort tid etter, i tidsrommet 27-30.august, faller temperaturen i luften (Figur 3) fra 17 til 13°C på tre dager. Temperaturen når 14°C i hele vannsøylen 1.september (Figur 7C) og full sirkulasjon av vannmassene inntreffer. I perioden viser *G. semen* et interessant og varierende vandringsmønster, sannsynligvis i respons til endringer i miljøet. Målinger av temperatur (Figur 7b) og konsentrasjonen av oksygen (Figur 20b) i tidsrommet 23-25.august kan tyde på en påbegynnende sirkulasjon, før det blir et opphold 26-28.august. Under oppholdet i sirkulasjonen synes en stor konsentrasjon av *G. semen* i epilimnion om dagen (Figur 20a), og det forekommer en halvering av oksygennivåene. Samtidig skjer et hopp i konsentrasjonen av CO₂ fra rundt 1200 til 2000 µmol/l, en tydelig periode med heterotrof aktivitet. Etter at full sirkulasjon inntreffer, blir algemengden kraftig redusert og oppholder seg hovedsakelig over sedimentene. Enkelte alger beveger seg til overflaten, men de fleste algene som migrerer i overflaten ser ut til å stoppe opp ved rundt 1,2 meter (Figur 20c), det tidligere metalimnion.

I prøveperiode 9 ser vi en kraftig reduksjon i konsentrasjonen av klorofyll a, men det forekommer fortsatt topper over sedimentene. Det forekommer fortsatt noe vertikal vandring i vannsøylen frem til 15.september, hvor vi tydelig ser at algeoppblomstringen tar slutt (Figur 21a). 9.september når O₂ en jevn konsentrasjon i vannsøylen på rundt 100 µmol/l (Figur 21b). CO₂ blir kraftig redusert etter sirkulasjonen, og viser et annet mønster enn tidligere med langt tydeligere topper på dagtid og en reduksjon om natten (Figur 21c).

Resultatene fra målinger av nettoproduksjon av O₂ og CO₂ i Glennetjern gjennom prøveperioden tyder på at fotosyntese- og inntaksevnen til *G. semen* er svært variert. Nettoproduksjon av O₂ og CO₂ i tidsrommet kl 06:00-18:00 varierer stort, og er både positiv og negativ for begge parametere (Vedlegg 1). Det er samlet sett ikke funnet en nettoproduksjon av O₂ i løpet av algeoppblomstringen, som tyder på at fotosyntese ikke dominerer. Lysinnstrålingen kl 12:00 har variert stort i epilimnion, og vi ser at lyset ikke når bunnen av innsjøen (Figur 8). Det forekommer noe lysinnstråling til de midtre vannmassene, og det er mulig at *G. semen* har kunnet utføre fotosyntese i denne delen av vannmassene (Figur 8; Vedlegg 3). Konsentrasjonen av CO₂ i slutten av august er mer enn doblet sammenlignet med konsentrasjonene som ble målt ved starten av prøveperioden i mai. Økningen tyder på en høy grad av heterotrof aktivitet, da mest sannsynlig gjennom osmotrofisk assimilering av DOC. Det ble målt heterotrof aktivitet over sedimentene før den

stadfestede algeoppblomstringen begynte (Figur 14c), så de høye nivåene kan ikke utelukkende tilskrives *G. semen*. Det ser ut til at det autotrofe bidraget er høyest i prøveperiode 2 og 4, før det blir redusert og det heterotrofe bidraget øker med økt temperatur i vannet.

Det er to store feilkilder jeg ønsker å belyse i forbindelse med diskusjonen av resultatene. Det foreligger ikke målinger av næringsstoffer etter 29.juli, som knytter usikkerhet til tolkningen av funnene i prøveperiode 8 og 9. Ved slutten av prøveperioden for næringsstoffer 29.juli så vi en total økning i næringsstoffer tross store mengder *G. semen*, som i seg selv tyder på miksotrofi. En annen feilkilde er oppholdet i den automatiserte vertikale profileringen mellom 5. og 22.august. Pigmentanalysen viser at det forekommer en kraftig økning i konsentrasjonen av klorofyll a og heteroxanthin, og at biomassen av alger når et maksimum 22.august (Figur 12). Hva som forårsaker økningen blir umulig å tolke uten målinger av næringsstoffer og oppløst O₂ og CO₂, og dette er en svakhet for oppgaven.

Et helt sentralt funn for oppgaven er at verdiene for nettoproduksjonen av både O₂ og CO₂ er relativt lave, og er tydelig spredd rundt nullpunktet (Figur 22). Denne variasjonen gjør at jeg med trygghet kan konkludere med at funnene tydelig peker på at *G. semen* er miksotrof.

5 Konklusjon

Vandringsmønsteret til *G. semen* viser en etter hvert svært variert adferd innad i populasjonen i Glennetjern. En gruppe synes å holde seg på bunnen av innsjøen, mens en annen vandrer mellom sedimentene og vannoverflaten. For å kunne utføre fotosyntese kreves lys, og dersom *G. semen* kan leve av organiske substanser vil den også kunne oppholde seg i deler av vannsøylen hvor det ikke er lys om dagen. Målinger av lys fant at det ikke forekommer lysinnstråling ned til sedimentene, som tyder på at *G. semen* oppholder seg i deler av vannsøylen hvor det ikke er mulig å bedrive fotosyntese. Funnene fra denne studien støtter opp under funnene til Olrik (1998b) om en svært variert adferd blant miksotrofe flagellater, og viser også en svært variert adferd innad i samme populasjon. Funnene er også i tråd med studier som har funnet en stor variasjon i vertikal distribusjon i samme innsjø (Cronberg et al., 1988; Pećzuła et al., 2014). Målingene av nettoproduksjon av O₂ og CO₂ viser denne variasjonen tydelig, og gjennom prøveperioden har det forekommet perioder hvor autotrof aktivitet dominerer, andre hvor heterotrof aktivitet dominerer, men felles for de fleste

prøveperiodene er at det tilsynelatende forekom både autotrof og heterotrof aktivitet i samme tidsrom, og ikke bare en variasjon mellom dag og natt. Basert på resultatene føler jeg meg trygg på å kunne konkludere med at *G. semen* er en miksotrof alge, med en svært variert fotosyntese- og inntaksevne. Adferdsendringer i forbindelse med nedbørhendelsen 3.juli tyder også på at *G. semen* har en imponerende evne til å justere og tilpasse adferd til endringer i miljøet. Det ser ikke ut til at oppblomstringen blir begrenset av næringsstoffer, men heller at biomassen kollapser når vanntemperaturen faller og det forekommer en full sirkulasjon av vannmassene.

Referanser

- Angeler, D. G., Trigo, C., Drakare, S., Johnson, R. K., & Goedkoop, W. (2010). Identifying resilience mechanisms to recurrent ecosystem perturbations. *Oecologia*, *164*, 231-241.
- Bastviken, D., Persson, L., Odham, G., & Tranvik, L. (2004). Degradation of dissolved organic matter in oxic and anoxic lake water. *Limnology and Oceanography*, *49*, 109-116.
- Battin, T. J., Kaplan, L. A., Findlay, S., & al, e. (2008). Biophysical controls on organic carbon fluxes in fluvial networks. *Nat. Geosci*, *1*, 95-100.

- Bertilsson, S., & Jones, J. B. (2003). *Supply of dissolved organic matter to aquatic ecosystems: autochthonous sources*. Academic Press.
- Bjørndalen, K. (1982). Gonyostomum semen - en ny problemalge? *Limnos*, 2, 12-15.
- Brothers, S., Köhler, J., Attermeyer, K., & al, e. (2014). A feedback loop links brownification and anoxia in a temperate, shallow lake. *Limnol. Oceanogr.*, 59, 1388-1398.
- Buchanan, E. L. (1982). *Planktonic photoheterotrophic and heterotrophic uptake of glucose in two acidic lakes and one eutrophic lake in Northeastern Ohio* [Kent State University Graduate College, USA].
- Burford, M., Faggetter, 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/https://doi.org/10.3354/AME01953>
- Cowles, R. P., & Brambel, E. (1936). A study of the environmental conditions in a bog pond with special reference to the diurnal distribution of *Gonyostomum semen*. *Biological Bulletin*, 61(61), 286-298.
- Creed, I. F., Hwang, T., Lutz, B., & Way, D. (2015). Climate warming causes intensification of the hydrological cycle, resulting in changes to the vernal and autumnal windows in a northern temperate forest. *Hydro Pro*, 17, 3629-3648.
- Cronberg, G. (2005). The life cycle of Gonyostomum semen (Raphidophyceae) *Phycologia* 44, 285-293.
- Cronberg, G., Lindmark, G., & Björk, S. (1988). Mass development of the flagellate *Gonyostomum semen* (Raphidophyta) in Swedish lakes - an effect of acidification? *Hydrobiologia*, 161, 217-236.
- de Wit, H. A., Valinia, S., Weyhenmeyer, G. A., & al., e. (2016). Current browning of surface waters will be further promoted by wetter climate. *Envir Sci Tech Lett*, 3, 430-435.
- 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, 982-994. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/ecy.1758>
- Du, X. L., Creed, I. F., Sorichetti, R. J., & Trick, C. G. (2019). Cyanobacteria biomass in shallow, eutrophic lakes is linked to the presence of iron-binding ligands. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 76, 1728-1739.
- Eloranta, P., & Rääke, A. (1995). Light as a factor affecting the vertical distribution of Gonyostomum semen (EHR.) Diesing (Raphidophyceae) in lakes. *Aqua Fennica*, 25, 15-22.

- Figueroa, R. I., & Rengefors, K. (2006). Life cycle and sexuality of the freshwater raphidophyte *Gonyostomum semen* (Raphidophyceae). *J. Phycol*, *42*, 859-871.
- 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*, *533*, 243-252. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/S10750-004-2962-Z>
- Findlay, S. (2003). *Bacterial response to variation in dissolved organic matter*. Academic Press.
- Flakke, A. E. (2022). *Mikstotrofi sin rolle for vekst av Gonyostomum semen og nitrogenlimitasjon i en humøs innsjø* Norges miljø- og biovitenskapelige universitet]. Ås.
- Ged, E. C., & Boyer, T. H. (2013). Molecular weight distribution of phosphorus fraction of aquatic dissolved organic matter. *Chemosphere*, *91*, 921-927.
- Greipsland, I., Pettersen, A. R., Reinemo, J., Skrutvold, J., R, R., Stabell, T., Saltveit, S., Bremnes, T., & Pavels, H. (2019). E-18 Retvet-Vinterbro Forundersøkelser av vannkjemi og biologiske kvalitetselementer i 2017 og 2018. *NIBIO Rapport 5(73)*. <https://nibio.brage.unit.no/nibio-xmlui/handle/11250/2626631>
- Hagman, C. H. C., Ballot, A., Hjermann, D. Ø., Skjelbred, B., Brettum, P., & Ptacnik, R. (2014). The occurrence and spread of *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing (Raphidophyceae) in Norwegian lakes [Primary research paper]. *Hydrobiologia*, *744:1-14*, 1. <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 change rather than a recent invasion. *Limnologica*, *84*, 125818.
- Hagman, C. H. C., Rohrlack, T., Uhlig, S., & Hostyeva, V. (2019). Heteroxanthin as pigment biomarker for *Gonyostomum semen* (Raphidophyceae). *PLoS One*, *14*.
- Hagman, C. H. C., Skjelbred, B., Thrane, J.-E., Andersen, T., & de Wit, H. A. (2019). Growth responses of the nuisance algae *Gonyostomum semen* (Raphidophyceae) to DOC and associated alterations of light quality and quantity. *Aquatic Microbial Ecology*, *82*, 241-251.
- Havens, K. E. (1989). Seasonal succession in the plankton of a naturally acidic, highly humic lake in Northeastern Ohio, USA. *J. Plankton Res.*, *11*, 1321-1327.
- Hongve, D., Løvstad, O., & Bjørndalen, K. (1988). *Gonyostomum semen* - a new nuisance to bathers in Norwegian lakes. *International Association of Theoretical and Applied Limnology*, *23*, 430-434.

- Huntington, T. G. (2006). Evidence for intensification of the global water cycle: review and synthesis. *J Hydrol*, *31*, 83-95.
- Jansson, M. (1998). *Nutrient limitation and bacteria- phytoplankton interactions in humic lakes*. Springer.
- Johansson, K. S., Trigal, C., Vrede, T., & Johnson, R. K. (2013). Community structure in boreal lakes with recurring blooms of the nuisance flagellate *Gonyostomum semen*. *Aquatic sciences*, *75*, 447-455.
- Johansson, K. S. L., Trigal, C., Vrede, T., van Rijswijk, P., Goedkoop, W., & Johnson, R. K. (2016). Algal blooms increase heterotrophy at the base of boreal lake food webs- evidence from fatty acid biomarkers. *Limnol. Oceanogr.*, *61*, 1563-1573.
- Johansson, K. S. L., Vrede, T., Lebret, K., & Johnson, R. K. (2013). Zooplankton feeding on the nuisance flagellate *Gonyostomum semen*. *PLoS ONE* *8*(5): e62557.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062557>
- Jones, R. I. (1998). Vertical distribution and diel migration of flagellated phytoplankton in a small humic lake. *Hydrobiologia*, *161*, 75-87.
- Kalbitz, K., Solinger, S., Park, J. H., Michalzik, B., & Matzner, E. (2000). Controls on the dynamics of dissolved organic matter in soils: a review. *Soil Science*, *165*, 277-304.
- 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.
- Karosienė, J., Kasperovičienė, J., Koreivienė, J., & Vitonytė, I. (2014). Assessment of the vulnerability of Lithuanian lakes to expansion of *Gonyostomum semen* (Raphidophyceae). *Limnologica*, *45*, 7-15.
- Kritzberg, E. S. (2017). Centennial-long trends of lake browning show major effect of afforestation. *Limnol. Oceanogr. Letters*, *2*, 105-112.
- Le Cohu, P. R., Guitard, N., Comoy, N., & Brabet, J. (1989). *Gonyostomum semen*, a potential nuisance in large French reservoirs? The case of the Pareloup lake. *ARCh. Hydrobiol.*, *117*, 225-236.
- Lebret, K., Östman, Ö., Langenheder, S., Drakare, S., Guillemette, F., & Lindström, E.S. (2018). High abundances of the nuisance raphidophyte *Gonyostomum semen* in brown water lakes are associated with high concentrations of iron. *Scientific Reports*, *8*, 1-10.
- Lepistö, L., Antikainen, S., & Kivinen, J. (1994). The occurrence of *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing in Finnish lakes. *Hydrobiologia*, *273*, 1-8.

- Longhi, M. L., & Beisner, B. E. (2009). Environmental factors controlling the vertical distribution of phytoplankton in lakes. *J. Plank. Res.*, *31*, 1195-1207.
- Maranger, R. P., & Pullin, M. J. (2003). *Elemental complexation by dissolved organic matter in lakes: Implications for Fe speciation and the speciation and the bioavailability of Fe and P*. Academic Press.
- McKnight, D. M., Hood, E., & Klapper, L. (2003). *Trace organic moieties of dissolved organic material in natural waters*. Academic Press.
- Melack, J. M., & Fischer, T. R. (1983). Diel oxygen variations and their ecological implications in Amazon floodplain lakes. *Arch. Hydrobiol.*, *98*, 422-442.
- Mitra, A., Flynn, K. J., Tillmann, U., & al, e. (2016). Defining planktonic protist functional groups on mechanisms for energy and nutrient acquisition: incorporation of diverse mixotrophic strategies. *Protist*, *167*, 106-120.
- Monteith, D. T., Stoddard, J. L., Evans, C. D., de Wit, H. A., Forsius, M., Høgåsen, T., Wilander, A., Skjelkvåle, B. L., Jeffries, D. S., & Vuorenmaa, J. (2007). Dissolved organic carbon trends resulting from changes in atmospheric deposition chemistry. *Nature*, *450*, 537-540.
- Münzner, K., Gollnisch, R., Rengefors, K., Koreivienė, J., & Lindström, E. S. (2021). High iron requirements for growth in the nuisance alga *Gonyostomum semen* (Raphidophyceae). *Journal of Phycology*, *57*, 1309-1322.
- Oikonomou, A., Pachiadaki, M., & Stoeck, T. (2014). Protistan grazing in a meromictic freshwater lake with anoxic bottom water. *FEMS Microb. Ecol.*, *87*, 691-703.
- Olrik, K. (1998a). Ecology of mixotrophic flagellates with special reference in Chrysophyceae in Danish Lake. *Hydrobiologia*, 329-337.
<https://doi.org/10.1023/A:1017045809572>
- Olrik, K. (1998b). Ecology of mixotrophic flagellates with special reference in Chrysophyceae in Danish Lake. *Hydrobiologia*, 329-337.
- Pećzuła, 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. <https://doi.org/https://doi.org/10.1051/kmae/2018017>
- Pithart, D., Pechar, L., & Mattson, G. (1997). Summer blooms of raphidophyte *Gonyostomum semen* and its diurnal vertical migration in a floodplain pool. *Arch. Hydrobiol. Suppl. Algolog. Stud.*, *85*:119-33.

- Pęczuła, W. (2013). Habitat factors accompanying the mass appearances of nuisance, invasive and alien algal species *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing in humic lakes of Eastern Poland. *Polish Journal of Ecology*, *61*, 535-543.
- Pęczuła, W., Mencfel, R., & Kowalczyk-Pecka, D. (2014). Among-lake variation in vertical distribution of invasive, bloom-forming alga *Gonyostomum semen* (Raphidophyceae) in stratified humic lakes of eastern Poland. *Int Rev Hydrobiol.*, *99*, 317-325.
- Qualls, R. G., & Richardsson, C. J. (2003). Factors controlling concentration, export, and decomposition of dissolved organic nutrients in the Everglades of Florida. *Biogeochemistry*, *62*, 197-229.
- Rengefors, K., Pålsson, C., Hansson, L.-A., & Heiberg, L. (2008). Cell lysis of competitors and osmotrophy enhance growth of the bloom-forming alga *Gonyostomum semen*
- 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.
- Rohrlack, T. (2020a). The diel vertical migration of the nuisance alga *Gonyostomum semen* is controlled by temperature and by a circadian clock. *Limnologia*, *80*.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.limno.2019.125746>
- Rohrlack, T. (2020b). Hypolimnetic assimilation of ammonium by the nuisance alga *Gonyostomum semen*. *AIMS Microbiology*, *6*, 92-105.
<https://doi.org/https://doi.org/10.3934/MICROBIOL.2020006>
- Rohrlack, T., Frostad, P., Riise, G., & Hagman, C. H. C. (2020). Motile phytoplankton species such as *Gonyostomum semen* can significantly reduce CO₂ emissions from boreal lakes. *Limnologia*, *84*.
- Rohrlack, T., & Haaland, S. (2019). *Transport av næringsstoffer og humus til Lundebyvannet i Eidsberg kommune*. (MINA fagrapport, Issue.
- Salonen, K., Halopainen, A. L., & Keskitalo, J. (2002). Regular high contribution of *Gonyostomum semen* to phytoplankton biomass in a small humic lake. . *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, *28*, 488-491.
- Salonen, K., & Rosenberg, M. (2000). Advantages from diel vertical migration can explain the dominance of *Gonyostomum semen* (Raphidophyceae) in a small, steeply-stratified humic lake. *J Plankton Res*, *22*, 1841-1853.
- SanClements, M. D., Oelsner, G. P., McKnight, D. M., Stoddard, J. L., & Nelson, S. J. (2012). New insights into the source of decadal increases of dissolved organic matter

- in acid-sensitive lakes of the North-Eastern United States. *Envir Sci Tech*, 46, 3212-3219.
- Seekell, D. A., Lapierre, J. F., & Karlsson, J. (2015). Trade-offs between light and nutrient availability across gradients of dissolved organic carbon concentration in Swedish lakes: implications for patterns in primary production. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 72, 1663-1671.
- Senar, O. E., Webster, K. L., & Creed, I. F. (2018). Catchment-scale shifts in the magnitude and partitioning of carbon export in response to changing hydrologic connectivity in a northern hardwood forest. *J Geophys Res-Biogeogr*, 128, 2337-2352.
- Seto, M., Nishida, S., & Yamamoto, M. (1982). Dissolved organic carbon as a controlling factor in oxygen consumption in natural and man-made waters. *Jon. J. Limnol.*, 43, 96-101.
- Solvang, R., Wold, O., & Olsen, K. M. (2011). *Glennetjern*. Miljødirektoratet. Retrieved 04.08 from <https://faktaark.naturbase.no/?id=BN00051410>
- Sorichetti, R. J., Creed, I. F., & Trick, C. G. (2014). Evidence for iron-regulated cyanobacterial predominance in oligotrophic lakes. *Freshwater Biology*, 59, 679-691.
- Stoddard, J. L., Jeffries, D. S., Lükewille, A., & al., e. (1999). Regional trends in aquatic recovery from acidification in North America and Europe. *Nature*, 401, 457-578.
- Subashchandrabose, S. R., Ramakrishnan, B., Megharaj, M., Venkateswarlu, K., & Naidu, R. (2013). Mixotrophic cyanobacteria and microalgae as distinctive biological agents for organic pollutant degradation. *Environ Int*, 51, 59-72.
- Thronsen, J. (2009, 21.12.20212). *Gonyostomum*. Egeland, S. E. Retrieved 28.04 from <https://snl.no/Gonyostomum>
- Trigal, C., Hallstan, S., Johansson, K. S. L., & Johnson, R. K. (2011). Changes in phytoplankton, benthic invertebrate and fish assemblages of boreal lakes following invasion by *Gonyostomum semen*. *Harmful Algae*, 27, 60-67.
- 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/https://doi.org/10.1016/j.hal.2013.04.008>
- Urrutia-Cordero, P., Ekvall, M. K., Ratcovich, J., Soares, M., Wilken, S., Zhang, H., & Hansson, L. A. (2017). Phytoplankton diversity loss along a gradient of future warming and brownification in freshwater mesocosms. *Freshwater Biology*, 62, 1869-1878.

- Våge, K., Skrutvold, J., & Skautvedt, E. (2021). *E18 Retvedt - Vinterbro. Biologiske analyser i Glennetjern.*
- Wetzel, R. G. (2001a). *Fate of heat* (Vol. 3). Elsevier.
- Wetzel, R. G. (2001b). *Light in inland waters. I Limnology: Lake and River Ecosystems* (Vol. 3). Elsevier.
- Wetzel, R. G. (2001c). *Oxygen* (Vol. 3). Elsevier.
- Wilken, S., Huisman, J., Naus-Wiezer, S., & Donk, E. V. (2013). Mixotrophic organisms become more heterotrophic with rising temperature. *Ecol. Lett*, *16*, 225-233.
- Willén, E. (2003). Dominance patterns of planktonic algae in Swedish forest lakes. *Hydrobiologia*, *502*, 315-324.
- Williamson, C. E., Overholt, E. P., Pilla, R. M., Leach, T. H., Brentrup, J. A., Knoll, L. B., Mente, E. M., & Moeller, R. E. (2015). Ecological consequences of long-term browning in lakes. *Scientific Reports*, *5*, 1-10.

Vedlegg

Vedlegg 1 Nettoproduksjon av O₂ og CO₂ i Glennetjern i perioden 23.mai-16.september

Tabell 1 Oversikt over nettoproduksjon av O₂ og CO₂ i Glennetjern i perioden 23.mai-16.september.

Dato	Sum ΔO ₂	Sum ΔCO ₂
23. mai.	119029,761	-14146,88
24. mai.	-38277,238	-13355,697
25. mai.	87489,7132	30649,8901
26. mai.	-22745,502	24601,4631
27. mai.	9406,54395	-35566,7
28. mai.	20300,1135	-1549,8827
29. mai.	7117,40992	-120963,32
30. mai.	-4471,4939	-86983,452
31. mai.	42251,3204	-52273,576
1. jun.	-22094,44	27926,7255
2. jun.	-72700,189	-19530,62
6. jun.	86864,6937	-54532,231
7. jun.	-27050,324	33412,372
8. jun.	3770,95118	35606,7498
9. jun.	43855,5372	38520,3812
10. jun.	71801,723	-44947,638
11. jun.	108766,42	-27247,806
12. jun.	73460,629	25390,4177
13. jun.	88312,6556	-52965,777
14. jun.	80067,6063	22632,5182
15. jun.	43928,4561	1660,04388
16. jun.	46402,4917	26454,5323
17. jun.	22446,0139	-2131,7473
18. jun.	51978,1868	58872,8817
19. jun.	32810,9212	7288,23644
20. jun.	112149,338	-2291,5596
21. jun.	-26008,625	16364,8213
22. jun.	-27060,741	-13309,551
23. jun.	52920,9246	-4114,994
24. jun.	92997,6978	6036,96919
25. jun.	-5765,8052	-866,81338
26. jun.	-159510,19	56644,7355
27. jun.	-60113,858	25917,1753
28. jun.	180904,091	-938,79099
29. jun.	64772,8575	55475,9961
30. jun.	62171,2137	21473,6569
1. jul.	7200,74586	70503,9136
2. jul.	95674,8648	-12473,96
3. jul.	183576,049	-15794,047
4. jul.	165890,601	-6041,845
5. jul.	50256,7789	21849,8678

6. jul.	36370,9283	35924,4593
7. jul.	213285,311	-37755,257
8. jul.	103221,976	-12696,318
9. jul.	-56243,945	37164,5895
10. jul.	26045,0847	-55512,661
11. jul.	92653,9371	60726,9555
12. jul.	-44936,3	38722,1116
13. jul.	-61793,598	5406,35722
14. jul.	-62725,919	10335,6081
15. jul.	63103,5345	13514,3977
16. jul.	-79130,077	-13848,486
17. jul.	-43580,008	4219,71233
18. jul.	-24037,209	5531,13644
19. jul.	7995,04151	5815,78348
20. jul.	76158,63	-38561,841
21. jul.	39125,181	-19971,645
22. jul.	71645,4681	-12463,33
23. jul.	91146,0775	-10356,116
24. jul.	-34946,925	42081,3476
25. jul.	17797,4312	-13342,056
26. jul.	72164,7551	-34779,055
27. jul.	68830,2759	10147,2444
28. jul.	45646,739	-6284,2579
29. jul.	-5888,2048	10038,5911
30. jul.	-9724,2622	41670,3596
31. jul.	-14599,415	33808,4768
1. aug.	50472,9314	21785,4278
2. aug.	-161148,27	32484,6989
3. aug.	-14609,832	4567,51385
4. aug.	-52759,461	-39912,471
22. aug.	26266,4458	-78138,238
23. aug.	109735,2	-99932,17
24. aug.	-17565,653	124969,021
25. aug.	117333,875	-15524,282
26. aug.	-166463,54	-78539,645
27. aug.	61609,7378	-30824,785
28. aug.	109735,2	-99932,17
29. aug.	-8734,648	25720,0693
30. aug.	-94013,355	-48579,573
31. aug.	-51905,268	-21136,117
1. sep.	-155971,02	3756,12395
2. sep.	-131189	12869,0305
3. sep.	-157127,31	18062,8851
4. sep.	-95099,326	38724,8994
5. sep.	-111865,47	-28917,416
6. sep.	-45201,933	52745,748
7. sep.	54585,0391	-6276,8676
8. sep.	-167653,68	70521,5123
9. sep.	-15922,373	76842,56
10. sep.	-98516,099	6756,18288
11. sep.	-30907,216	56590,4882
12. sep.	-107696,07	1021,80778

13. sep.	-75280,998	65575,1875
14. sep.	-43240,935	38053,7856
15. sep.	-24052,835	-78214,955
16. sep.	-28792,566	23480,6047

Vedlegg 2 Samletabell næringsstoffer

Tabell 2 Tabell over fosfat-P, nitrat-P og ammonium-P i Glennetjern i perioden 23.mai-29.juli.

Dato	Dyp	PO4-P	NO3-N	NH4-N
	m	µg/l	µg/l	µg/l
23.05.2022	0,5	14	1	98
23.05.2022	1	17	2	200
23.05.2022	1,5	13	2	219
04.06.2022	0,5	15	2	179
04.06.2022	1	16	6	190
04.06.2022	1,5	0	5	212
10.06.2022	0,5	25	5	217
10.06.2022	1	30	7	48
10.06.2022	1,5	13	10	60
17.06.2022	0,5	18	13	26
17.06.2022	1	31	3	21
17.06.2022	1,5	13	2	29
21.06.2022	0,5	15	3	19
21.06.2022	1	32	7	33
21.06.2022	1,5	13	7	43
24.06.2022	0,5	25	5	38
24.06.2022	1	37	3	2
24.06.2022	1,5	15	3	2
01.07.2022	0,5	31	3	2
01.07.2022	1	36	0	45
01.07.2022	1,5	0	3	7
04.07.2022	0,5	28	1	7
04.07.2022	1	29	302	0
04.07.2022	1,5	34	1670	17
08.07.2022	0,5	23	4	21
08.07.2022	1	36	15	14
08.07.2022	1,5	13	484	31
11.07.2022	0,5	48	5	45
11.07.2022	1	53	2	36
11.07.2022	1,5	14	3	31
15.07.2022	0,5	16	6	31
15.07.2022	1	13	1	21
15.07.2022	1,5	0	1	31
18.07.2022	0,5	72	2	38
18.07.2022	1	65	1	45
18.07.2022	1,5	0	2	43
22.07.2022	0,5	95	59	43
22.07.2022	1	66	7	55
22.07.2022	1,5	0	4	48
25.07.2022	0,5	103	7	55
25.07.2022	1	37	10	43
25.07.2022	1,5	0	8	48
29.07.2022	0,5	86	8	60
29.07.2022	1	104	5	60
29.07.2022	1,5	0	12	60

Vedlegg 3 Fotosyntetisk fotonflukstetthet i Glennetjern kl 12:00 i perioden 23.mai-31.juli

Tabell 3 Fotosyntetisk fotonflukstetthet kl 12:00 i perioden 23.mai-31.juli

Dato	25 cm dyp	80 cm dyp	126cm dyp	163cm dyp
	[μmol fotoner/m ² /s]	[μmol fotoner/m ² /s]	[μmol fotoner/m ² /s]	[μmol fotoner/m ² /s]
23.05.2022	203,9	14,7	3,6	0,2
24.05.2022	98,8	7,4	1,4	0,0
25.05.2022	484,3	19,9	7,2	0,8
26.05.2022	178,4	18,1	2,2	0,0
27.05.2022	203,9	21,5	1,6	0,0
28.05.2022	484,3	39,8	5,0	0,6
29.05.2022	229,4	16,5	1,4	0,4
30.05.2022	968,6	102,0	14,1	2,4
31.05.2022	815,7	79,7	7,2	1,6
01.06.2022	60,5	6,6	0,8	0,0
02.06.2022	73,3	4,2	1,2	0,0
03.06.2022	968,6	102,0	12,3	2,0
04.06.2022	1172,5	82,8	6,0	1,2
05.06.2022	611,7	82,8	5,0	1,2
06.06.2022	968,6	92,4	12,5	1,8
07.06.2022	82,8	6,4	1,2	0,0
08.06.2022	344,1	24,7	4,0	0,2
09.06.2022	267,6	12,9	2,8	0,0
10.06.2022	114,7	9,0	1,8	0,0
11.06.2022	203,9	11,7	2,4	0,0
12.06.2022	35,0	2,8	0,0	0,0
13.06.2022	611,7	3,6	2,8	0,0
14.06.2022	611,7	51,0	4,4	0,4
15.06.2022	433,3	63,7	3,6	0,2
16.06.2022	688,2	44,6	3,4	0,0
17.06.2022	356,8	23,7	2,8	0,0
18.06.2022	560,8	38,2	4,0	0,0
19.06.2022	140,2	8,2	0,4	0,0
20.06.2022	815,7	33,5	2,2	0,0
21.06.2022	267,6	20,5	2,2	0,0
22.06.2022	114,7	7,0	0,4	0,0
23.06.2022	229,4	7,8	1,2	0,0
24.06.2022	917,6	60,5	5,6	0,0
25.06.2022	764,7	15,1	0,6	0,0
26.06.2022	102,0	2,8	0,0	0,0

27.06.2022	86,0	5,0	0,4	0,0
28.06.2022	305,9	9,8	0,8	0,0
29.06.2022	815,7	39,8	2,4	0,0
30.06.2022	535,3	21,1	1,6	0,0
01.07.2022	102,0	2,4	0,0	0,0
02.07.2022	790,2	24,1	2,0	0,0
03.07.2022	35,0	1,4	0,0	0,0
04.07.2022	407,8	5,2	0,0	0,0
05.07.2022	280,4	3,6	0,0	0,0
06.07.2022	535,3	19,3	0,4	0,0
07.07.2022	216,7	14,9	0,6	0,0
08.07.2022	203,9	25,1	2,0	0,0
09.07.2022	121,1	8,8	0,2	0,0
10.07.2022	159,3	21,1	0,4	0,0
11.07.2022	790,2	10,8	1,0	0,0
12.07.2022	267,6	13,9	1,6	0,0
13.07.2022	24,7	1,0	0,0	0,0
14.07.2022	178,4	9,2	0,8	0,0
15.07.2022	560,8	9,2	0,0	0,0
16.07.2022	407,8	19,7	2,2	0,0
17.07.2022	216,7	6,8	0,8	0,0
18.07.2022	203,9	6,2	0,8	0,0
19.07.2022	254,9	6,0	0,4	0,0
20.07.2022	197,5	3,2	0,0	0,0
21.07.2022	254,9	5,6	0,6	0,0
22.07.2022	11,0	0,2	0,0	0,0
23.07.2022	344,1	12,5	1,4	0,0
24.07.2022	172,1	6,0	0,8	0,0
25.07.2022	57,4	1,6	0,0	0,0
26.07.2022	191,2	11,2	1,4	0,0
27.07.2022	586,2	16,7	2,6	0,0
28.07.2022	637,2	13,9	1,0	0,0
29.07.2022	509,8	5,0	2,2	0,0
30.07.2022	560,8	8,6	0,0	0,0
31.07.2022	203,9	3,0	0,0	0,0



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

Postboks 5003
NO-1432 Ås
Norway