

Massutveckling av *Gonyostomum semen*
Studie av data från tidsseriesjöar

av

David G. Angeler och Stina Drakare

januari 2010

Innehållsförteckning

Sammanfattning.....	3
1. Inledning.....	4
2. Material och metoder.....	8
2.1. Studiens och provtagningarnas design.....	8
2.2. Statistiska analyser.....	9
2.2.1. Massutvecklingsdynamik hos <i>G. semen</i>	9
2.2.2. Samband mellan miljövariabler och <i>G. semen</i>	10
2.2.3. Växtplanktons samhällsstruktur i de två sjögrupperna.....	10
2.2.4. Växtplanktons säsongsvariation och ”cross-scale” resiliens.....	10
3. Resultat.....	12
3.1. Miljövariabler och <i>G. semen</i> s säsongsdynamik.....	12
3.2. Jämförelse av växtplankton i blombildande och icke blombildande sjöar.....	12
3.3. Multivariat tidsseriemodellering: Växtplanktons succession och resiliens.....	14
4. Diskussion.....	20
5. Slutsatser och framtidsvisioner.....	22
Referencer.....	23
Appendix.....	28

Sammanfattning

Nålflagellaten *Gonyostomum semen* (Svenskt namn: gubbslem) kan massutvecklas och bilda s.k. algbloomning i vissa sjöar framförallt i södra Sverige. *G. semen* har stavformiga kroppar (trichocyster) som kan kastas ut vid attack från betare eller vid kontakt med t.ex. en badande människa varför badvattenkvaliteten blir sämre i sjöar där arten har massutveckling. Trots att denna kända negativa effekt på badvattenkvalitet är artens effekt på växtplanktonsamhälle och ekosystemnivå dåligt känd.

Vi undersökte hur massutveckling av *G. semen* inverkar på resten av växtplanktonsamhällets struktur. Vi förväntade oss att *G. semen* konkurrerar med andra arter under massutvecklingen, vilket borde resultera i en minskning i växtplanktons biodiversitet. Växtplanktonsamammansättningen jämfördes i tre sjöar med och tre sjöar utan massutveckling av *G. semen*. Först karakteriserades växtplanktons samhällsdynamik i de båda sjögrupperna med hjälp av vanliga mått på samhällsstruktur (artdominans, artrikedom, biovolym och Simpsons diversitetsindex). De flesta måtten ändrades påtagligt och hade större variation i blommande sjöar jämfört med referenssjöarna, vilket skulle kunna vara ett tecken på att de två sjögrupperna befinner sig i två olika stabila lägen samhällsstrukturmässigt. Tvärtemot vår förväntan var artrikedomen densamma i blommande och icke-blommande sjöar, vilket tyder på att växtplanktonsamhällena är resiliens mot massutveckling av *G. semen*.

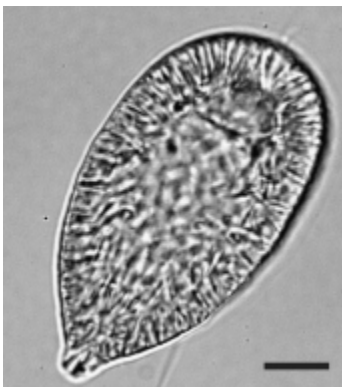
Med en multivariat tidsserieanalys analyserade vi mekanismerna bakom resiliensen hos växtplankton. Modellerna vi fick fram visade på tydlig successionsdynamik hos växtplanktonsamhällena i alla sjöar, där olika grupper av arter byts ut i sekvens under årets tillväxtperiod. Modellerna identifierade också att *G. semens* inverkan i blommande sjöar bara var påtaglig inom enstaka grupper av arter men inte mellan grupper av arter, vilket tyder på att sammansättningen av växtplankton snabbt förnyas och ersätts så snart en massutvecklingsperiod är över. Återhämtningsförmåga mellan olika skalor ger en möjlig förklaring till paradoxen med liknande artrikedom i de två grupperna av sjöar trots att de samhällsstrukturmässigt befinner sig i två olika stabila lägen (som i "cross-scale" resiliensmodellen).

Följaktligen innebär detta att massutveckling av *G. semen* inte är ett särskilt stabilt stadium för en sjö i långa loppet. Under studiens gång har vi hittat sjöar som eventuellt håller på ett återgå till ett till icke-blommande läge med avseende på *G. semen*. Vi gör gärna en uppföljningsstudie för att studera om det går att identifiera orsaken till en sådan återgång.

1. Inledning

En kraftig uppgång och påföljande nedgång i biomassa hos vissa populationer av växtplankton kan bero på många orsaker varav en del kan kopplas till mänsklig aktivitet. Massutveckling av växtplankton s.k. algbloomingar induceras ofta genom betydande förändringar i den abiotiska miljön (t.ex. ökad belastning av näringsämnen). Massutveckling av vissa växtplankton kan vara så påtaglig att de förändrar vattnets färg och på så sätt gör effekten tydligt synlig för människor. Till exempel kan massutveckling av vissa dinoflagellater i marin miljö rödfärga vattnet vid s.k. ”red tides” medan motsvarande rödfärgning av vatten i sjöar ofta orsakas av cyanobakterier av släktet *Planktothrix*. Andra cyanobakterier som *Aphanizomenon* or *Microcystis* kan täcka sjöns yta med ett grönt skum vid massutveckling. Många av dessa arter är dessutom kapabla att producera toxiner som kan orsaka allvarlig leverskada och flera dödsfall har rapporterats för kreatur och hundar som druckit vatten under pågående algblooming.

Trots att effekten av skadliga algbloomingar på biodiversitet och ekosystemtjänster får ökad uppmärksamhet av forskare och myndigheter är effekterna av massutveckling dåligt kända för nålflagellaten *Gonyostomum semen* (figur 1, svenskt namn: gubbslem). Liksom många av dess marina släktingar betraktas arten som besvärbildande. *G. semen* bildar ofta intensiva blomningar (Pithart et al. 1997, Willén 2003) och kan dominera växtplanktonsamhället med så mycket som 98 % av biomassan under långa perioder (Le Cohu et al. 1989). *G. semen* producerar inte toxiner men under blomningen kan den ändå påverka friluftlivet i genom att försämra badvattenkvaliteten. Detta sker genom att algen utsöndrar ett slem genom speciella strukturer i cellen (trichocyster). Hos känsliga personer kan detta slem orsaka klåda och allergiska reaktioner (Cronberg et al. 1988). När man stiger upp ur en sjö med massutveckling av *G. semen* känns huden hal och när vattnet torkar är kroppen svagt brunfärgad (Willén 2007).



Figur 1: Foto av *Gonyostomum semen* med sin droppliknande form och de periferärt sittande trichocysterna och en främre flagell som sträcker sig runt cellen mot den bakre ändan. Skalstrecket motsvarar 10 μm .

För att öka vår kunskap om effekterna av massutveckling av *G. semen* rapporterar vi här om responsen hos resten av växtplanktonsamhället i sjöar med återkommande blomningar av *G. semen*. Vi jämförde växtplanktonsamammansättningen i tre sjöar med (Älgsjön, Gyslättasjön, Rotehogstjärnen) och tre sjöar utan massutveckling av *G. semen* (Brunnsjön, Lien, Fräcksjön). Detta upplägg av studien gör att vi kan använda sjöarna som ett naturligt experiment vilket gör att mekanismer snarare än korrelationer kan studeras. En pågående undersökning (Cristina Trigel, Institutionen för vatten och miljö, SLU) stödjer teorin (Scheffer et al. 1993) att blombildande sjöar befinner sig ett nytt stabilt läge samhällsstrukturmässigt. Men till skillnad från ”red tides” och cyanobakterieblomningar beskrivna ovan där orsaken har en tydlig koppling till övergödning av akvatiska ekosystem så har den abiotiska miljön en försumbar roll i förklaringsgrad för massutveckling av *G. semen* (Trigel, opublicerade data). Istället verkade annan biota vara mer korrelerad till blombildning av *G. semen*. Till exempel hade blombildande sjöar större biomassa av tofsmyggor (*Chaoborus*, Diptera) i bottenfaunan och även en annorlunda djurplanktonbiomassa (dominans av rotatorierna *Kellicotia bostoniensis* Rousselet och *Asplanchna priodonta* Gosse) än icke blombildande sjöar. Men de underliggande mekanismerna för dessa mönster liksom effekten av blombildning på växtplanktonsamhället är fortfarande dåligt kända. Denna studie kommer därför att vara ett komplement för att bättre förstå effekten av blombildning från en mer mekanistisk synvinkel.

Eftersom sjöarna i denna studie ingår som en del av Naturvårdsverkets nationella provtagningsprogram med månatliga provtagningar under en följd av år ger det oss en unik möjlighet att studera effekten av *G. semen*-blomning genom tidsserieanalys. Först karakteriserades växtplanktonens samhällsdynamik i båda sjötyperna med hjälp av vanliga mått på samhällsstruktur (artdominans [evenness], artrikedom, biovolym och Simpsons diversitetsindex). I nästa steg analyserades mekanismerna bakom med multivariat tidsserieanalys. Tidsserieanalysen gjordes för en åttaårsperiod. Vi bedömde även återhämtningsförmågan (resiliensen) hos växtplanktonsamhället i de blombildande sjöarna.

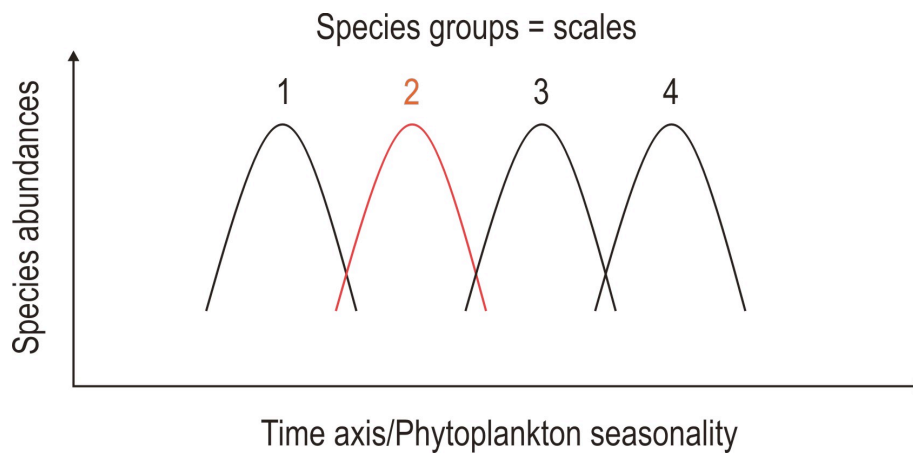
Ekologisk resiliens är ett koncept som används för att förklara beteendet hos komplexa ekologiska system vid en förändring. En ett annat ord för resiliens skulle kunna vara återhämtningsförmåga. Carpenter et al. (2001) föreslår följande kännetecken för att förstå begreppet ekologisk resiliens: 1) graden av förändring ett system kan genomgå utan att ändra kontrollen av struktur och funktion; 2) systemets möjlighet att omorganisera sig

för att möta en förändring och 3) systemets möjlighet att lära sig av och anpassa sig till en förändring. För att kunna använda sig av konceptet med ekologisk resiliens är det viktigt att ha ett mått på ”till vad” (dvs. störningsregim av naturligt eller antropogent ursprung och störningsregimens frekvens och intensitet) och ”av vad” (definition av rumsliga och temporala skalor för de responsvariabler som mäts och en utredning av vilka processer som kan utgöra mellanled mellan orsak och effekt) återhämtningsförmågan gäller (Carpenter et al. 2001). I denna studie bedömde vi resiliensen hos samhällsstrukturen hos växtplankton (dvs. resiliens av vad) till störningen som orsakas av massutveckling av *G. semen* under en åttaårsperiod (dvs. resiliens till vad) genom en multivariat tidsserieanalys.

Plankton i tempererade sjöar följer ett tydligt successionsmönster under året, där grupper av arter tar över efter varandra på ett förutsägbart sätt (Sommer et al. 1986). De olika grupperna av växtplankton följer oberoende fluktuationsmönster och är ofta förskjutna i förhållande till varandra (Scheffer et al. 2003). Alltså kan den totala växtplanktonodynamiken i en sjö beskrivas som summan av de oberoende temporala fluktuationscyklerna hos olika grupper av arter under ett år. Vi förväntar oss att sådana säsongsmönster med lätthet ska kunna synliggöras med multivariat tidsseriemodellering.

Detta kontinuerliga skiftande av artgrupper stämmer bra med vad som förslås gälla för en modell inom ekologisk resiliens-konceptet som heter ”cross-scale resilience” (Peterson et al. 1998). Denna modell använde vi för att utvärdera mekanismerna bakom eventuell återhämtningsförmåga hos växtplanktonsamhällena i denna studie. Cross-scale resilience modellen grundar sig på att ekologisk organisation är skalspecifik (Allen et al. 2005). När ett system verkar på multipla, oberoende skalor kan den övergripande organisationen på tvären över alla skalor ge resiliens även om man för enskilda skalor kan se stor påverkan av en förändring. Inom resilienskonceptet kan därför säsongsmässiga variationsmönster hos grupper av växtplanktonarter ses som en sekvens av oberoende skalor som delas upp utefter en endimensionell (tids)axel (figur 2).

I denna studie testar vi hypotesen att effekten av massutveckling av *G. semen* främst påverkar en specifik skala (grupp av arter), i vilken man får mer ensidig artdominans och minskad diversitet. Men eftersom massutveckling av en art i en sjö är ett övergående fenomen i växtplanktons säsongsdynamik borde en påtaglig omorganisation inom och mellan grupper av arter (skalor) utefter tidslinjen kunna bidra till att bevara ett växtplanktonsamhälles förmåga till återhämtning (resiliens) totalt sett.



Figur 2: Schematisk modell som belyser den säsongsmässiga successionen av växtplankton där olika grupper av arter tar över efter varandra. Varje grupp (1-4) kan ses som en oberoende temporal skala inom begreppet ekologisk resiliens. Till exempel kan artgrupp nummer 2 (rödmarkerad) vara den artgrupp som en massutveckling av *G. semen* sker i. Enligt modellen "cross-scale resilience" (Peterson et al. 1998), utvidgas då inte effekten av massutvecklingen så att den påverkar andra grupper av arter. Enligt denna modell kommer artgrupperna 1, 3 och 4 därför ha liknande växtplanktonsamhällsstruktur i blombildande sjöar och icke blombildande (referens) sjöar, och bidra till att behålla resiliensen tvärs över skalor.

2. Material och metoder

2.1. Studiens och provtagningarnas design

Sex sjöar provtogs månatligen under den isfria perioden mellan maj och oktober under en åttaårsperiod mellan 1999 och 2006 (tabell 1). Sjöarna kan beskrivas som representativa för den boreonemorala regionen i södra Sverige (södra barrskogsregionen). De har ofta relativt brunfärgat vatten pga. humusämnen (vattenfärg > 25mg Pt L⁻¹) och är relativt små (sjöyta < 1.5 km²). I tre av sjöarna (Älgsjön, Gyslättsjön, Rotehogstjärnen) var biovolymen av *G. semen* större än 1.5 mm³ L⁻¹ under åtminstone en eller två provtagningar varje år. Dessa sjöar fick bilda gruppen blombildande sjöar. I den andra gruppen av sjöar (Brunnsjön, Lien, Fräcksjön) var biovolymen av *G. semen* aldrig större än 1.5 mm³ L⁻¹ och dess biomassa var aldrig större än 5 % av den totala växtplanktonbiomassan. Dessa tre sjöar fick bilda gruppen icke-blombildande referenssjöar. Ingen sjö i studien saknade helt *G. semen*.

Tabell 1: Översikt av utvalda variabler som karaktäriserar studiens sjöar. För fysikaliska och kemiska variabler presenteras som medelvärden med ± standardavvikelse. Antal taxa är det ackumulerade totala antalet taxa av växtplankton som hittades i en sjö under hela den studerade perioden.

Variabler	Blombildande sjöar			Referenssjöar		
	Älgsjön	Rotehogstjärnen	Gyslättsjön	Brunnsjön	Fräcksjön	Lien
Latitud	58.95	58.82	57.12	57.51	58.15	63.08
Longitud	12.37	11.61	14.47	15.83	12.18	16.47
Totalt antal taxa	170	98	229	81	122	236
Sjöyta (km ²)	0.36	0.17	0.33	0.11	0.28	1.53
Maximalt djup (m)	7.7	9.40	9.8	10.6	14.5	29.2
Temperatur (°C)	10±4.40	7.6±6.66	8.0±6.88	6.1±8.64	7.3±8.49	7.1±8.18
O ₂ koncentration (mg L ⁻¹)	4.8±4.18	4.2±4.13	4.4±4.95	4.1±3.78	5.7±3.28	6.9±1.58
pH	6.1±0.39	4.7±0.25	5.9±0.30	5.7±0.21	6.0±0.47	5.1±0.45
Konduktivitet (mS m ⁻²)	3.58±0.79	2.38±0.42	3.66±1.18	3.35±0.48	3.29±0.31	1.95±0.32
NH ₄ -N (µg L ⁻¹)	26.7±19.2	98.9±113	128±158	169±166	39.7±9.71	30.5±8.44
NO ₂ +NO ₃ -N (µg L ⁻¹)	354±7.7	226±23	246±21	334±30	318±117	202±46
Total-N (µg L ⁻¹)	391±85.6	283±10.7	323±141	430±192	273±86.2	184±49.2
PO ₄ -P (µg L ⁻¹)	13.8±1.81	9.77±1.93	9.53±2.02	10.5±3.08	6.65±0.91	4.48±0.75
Total-P (µg L ⁻¹)	16.3±8.50	14.3±10.3	10.7±5.44	14.7±12.2	5.81±3.17	4.54±2.77
Absorbans (420nm/5cm)	1.49±0.12	0.59±0.06	0.48±0.06	2.06±0.14	0.83±0.02	1.19±0.04
Si (mg L ⁻¹)	10.57±0.57	7.40±0.79	6.75±0.64	11.98±0.83	5.97±0.63	4.98±0.32
TOC (mg L ⁻¹)	16.3±1.13	11.2±0.96	11.9±0.69	12.7±3.57	7.41±0.74	5.08±0.80

Växtplanktonprov togs djupintegrerat med en tvåmeters rörhämtare från 0-4 m djup. Fem provtagningpunkter från sjöns centrala delar provtogs på detta sätt och slogs samman ur vilket ett delprov togs och konserverades i Lugol. Taxonomisk räkning och biomassebestämning gjordes i inverterat faskontrastmikroskop enligt modifierad

Utermöhlteknik (Olrik et al. 1989). Biomassan beräknades som biovolym ($\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$) genom att använda geometriska former och formler enligt Blomqvist och Herlitz (1998).

För vattenkemiska analyser använde vi både epilimnion (0,5 m) och hypolimnion (5 m) prov. Vatten insamlades med en Ruttnerhämtare och hölls kallt under transporten till analyslaboratoriet. Siktdjupet bestämdes i fält liksom temperaturen som avlästes på en termometer placerad i vattenhämtaren. Variablerna som analyserades var siktdjup, temperatur*, O_2 koncentration*, pH*, konduktivitet*, koncentrationen Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+ , SO_4^{2-} , Cl^- , F^- , $\text{NH}_4\text{-N}^*$, $\text{NO}_2+\text{NO}_3\text{-N}^*$, total-N*, PO_4^* , total-P*, totalt organiskt kol (TOC)*, Si*, vattenfärg*, klorofyll *a* och alkalinitet. Variabler markerade med en asterix analyserades för både epi- och hypolimnion prover, resterande endast på epilimnionprover. Utvalda variabler summeras i tabell 1.

Alla analyser gjordes på Institutionen för vatten och miljö på Sveriges lantbruksuniversitet (SLU) och följde internationell (ISO) eller europeisk (EN) standard där sådana är utvecklade (Wilander et al. 2003).

2.2. Statistiska analyser

2.2.1. Massutvecklingsdynamik hos *G. semen*

Vi beräknade hur massutvecklingen av *G. semen* stämde överens inom gruppen blombildande sjöar genom att använda en inomklasskorrelationskoefficient, r_i , som ger ett mått på hur tidsmässigt synkroniserad biovolymen av *G. semen* är. Inomklasskorrelationskoefficienten beräknades enligt (Rusak et al. 1999):

$$r_i = \frac{MS_T - MS_E}{MS_T + (n-1) MS_E},$$

där MS_T är medelvärdet för tid i kvadrat (månatliga provtagningsintervall) och MS_E är medelvärdet i kvadrat av felet från en tvåvägs, typ II ANOVA modell (båda variablerna [sjö och tid] behandlas slumpvis) utan upprepning. Antalet sjöar är "n" (i denna studie $n = 3$ sjöar). Stor synkronism, högt r_i -värde, kan bero på en stor yttre miljömässig kontroll av den biologiska variabel man mäter (t.ex. regionala faktorer, klimat), medan liten synkronism (litet r_i -värde) mellan sjöar kan bero på stor inomsjökontroll (t.ex. lokala miljöfaktorer och biologiska interaktioner). Biovolymen $\log(x+1)$ – transformerades innan analysen.

2.2.2. Samband mellan miljövariabler och *G. semen*

Pearsons korrelationsanalys gjordes för att beräkna sambandet mellan miljövariablerna (log (x+1) transformerade) i epi- och hypolimnion och *G. semens* biovolym under massutveckling i varje blombildande sjö (alla variabler utom pH, log (x+1) transformerade). Vi använde både epilimnion och hypolimnion värden på vattenkvalitet eftersom det är känt att *G. semen* kan vertikaltvandring i vattenmassan, varför dess biomassa sannolikt kan komma att påverkas av fysikaliska och kemiska variabler i båda habitaterna. Korrelationerna gjordes för att ta reda på om massutveckling av *G. semen* var relaterad till speciella miljöförhållanden i sjöarna.

2.2.3. Växtplanktons samhällsstruktur i de två sjögrupperna

För att bedöma om växtplanktonssamhällena i blombildande och referenssjöar befinner sig i olika lägen samhällsstruktursmässigt gjorde jämförde vi dem med olika mått på samhällsstruktur. Vi beräknade artrikedom (species richness), ett inverterat Simpsons biodiversitets index, artdominans (Pielou's evenness index), total biomassa inklusive *G. semen*, och total biomassa exklusive *G. semen*. Jämförelsen mellan sjögrupperna gjordes med ANOVA för upprepade mätningar (repeated measures analysis of variance, rm-ANOVA). Att analysera totalbiomassa med och utan *G. semen* kan ge svar på ifall massutveckling av *G. semen* ändrar biomassemönstren hos resten av växtplanktonssamhället i jämförelsen mellan blombildande och icke blombildande sjöar. Vi tog i betraktande signifikanta effekter av behandling (dvs. blombildande vs. referenssjöar) och signifikanta effekter interaktioner mellan behandling och tid. Variablerna log-transformerades där det behövdes för att möta kraven på parametriska tester.

2.2.4. Växtplanktons säsongsvariation och "cross-scale" resiliens

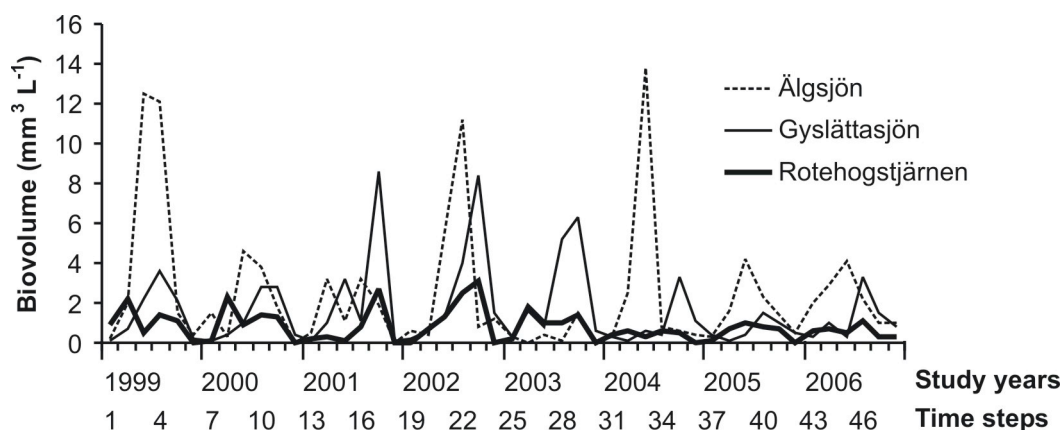
Efter att ha identifierat växtplanktonssamhällsstruktur i de båda sjötyperna, bedömde vi resiliensmekanismer med metoden multivariat tidsseriemodellering (Angeler et al. 2009). För modelleringen använde vi oss av "redundancy analysis" (RDA, Stewart and Love 1968 där tiden modellerades med "principal coordinate of neighborhood matrices" (PCNM, Borcard och Legendre 2002). Metoden (sk RDA-PCNM) är användbar i

tidsseriemodellering av ekologiska data eftersom den tillåter att linjära temporala trender bryts ner på ett liknande sätt som i en Fourier-transformering där sinusformade cykler med olika frekvenser används och hjälper till att extrahera strukturen i datasetet (Angeler et al. 2009). Med denna metod kan man bedöma effekten av massutveckling av *G. semen* på växtplanktons samhällsstruktur för olika tidsskalor på ett ekologiskt meningsfullt sätt. Betydelsefulla tidsskalor valdes ut med hjälp av funktionen "quickPCNM" (D. Borcard, Version 7.7; 9 april 2008, tillgängligt på sidan: <http://www.bio.umontreal.ca/legendre/indexEn.html#RFunctions>) och beräkningarna gjordes i statistikprogrammet R 2.6.0 (R Development Core Team 2008). Denna metod identifierar alltså de olika grupper av växtplanktonarter som avlöser varandra utefter en tidsskala. Dessutom identifierar den vilken grupp av arter som *G. semen* är associerad till samt beräknar hur många och vilka arter som varje grupp av arter består av. För denna analys standardiserades växtplanktonbiomassor för alla ingående taxa mot totala biomassan i varje prov varefter de kvadratrottransformerades (sk. Hellinger-transformering). Växtplankton transformerade på detta sätt bildade den beroende datamatrixen. De linjära tidsstegen, som programmet översätter till PCNM-variabler, fick bli den förklarande (oberoende) datamatrixen. Vi använde "forward selection" proceduren i RDA-PCNM d.v.s den senaste versionen av Stephane Dray's "forward.sel" -funktion som ingår i "packfor" paketet för R (Dray 2007). Med dessa analyser identifierades signifikanta PCNM-variabler och hur stor del av variansen i växtplanktondatasetet de kunde förklara.

3. Resultat

3.1. Miljövariabler och *G. semens* säsongsdynamik

De temporala trenderna för *G. semens* biomasseutveckling varierade på ett synkroniserat sätt mellan sjöarna men den maximala biomassen var olika stor i de blombildande sjöarna ($r_i = 0,32$; $F_{47,94} = 2,42$; $P < 0,001$; figur 3). Miljövariablerna korrelerade dåligt med biomassen hos *G. semen* under massutvecklingstillfällena. I Gyslättsjön var det bara klorofyll *a* som var korrelerat till *G. semen*-blomning, medan kombinationen av hypolimnion $\text{NO}_2 + \text{NO}_3\text{-N}$ ($r = -0,63$; $P = 0,039$) och Si ($r = 0,64$; $P = 0,035$) var korrelerat till blomningsförhållanden i Älgsjön. Inga fysikaliska eller kemiska parametrar korrelerade till *G. semen* i Rotehogstjärnen.



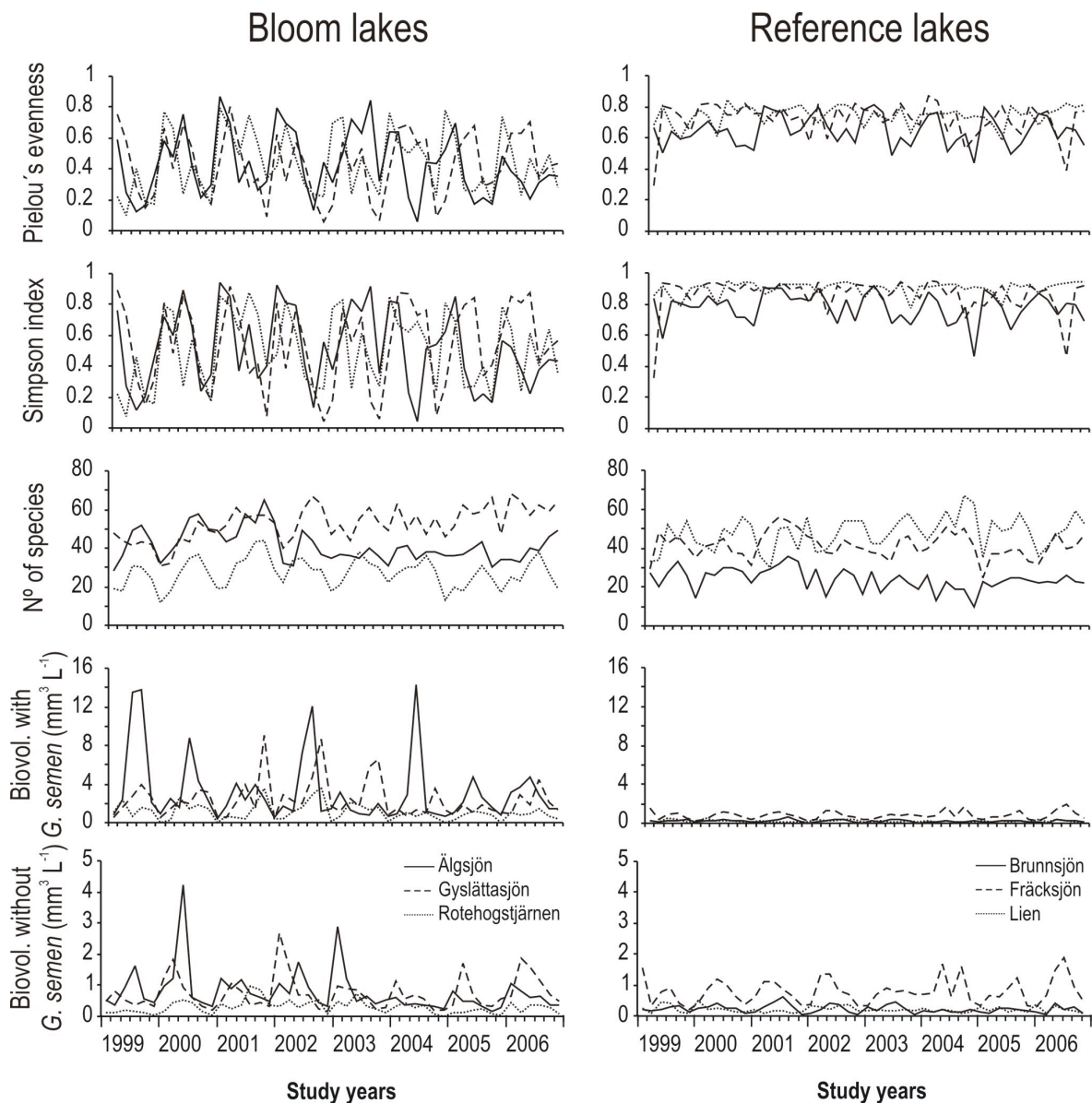
Figur 3: Biomassevariation hos *Gonyostomum semen* i blombildande sjöar. Månatliga prover från perioden maj till oktober 1999-2006.

3.2. Jämförelse av växtplankton i blombildande och icke blombildande sjöar

De vanliga måtten på samhällsstruktur visade att massutveckling av *G. semen* har en tydlig effekt på biovolym- och artdominansmönster samt diversitet men inte på artrikedom (tabell 2, figur 4). De blombildande sjöarna visade större temporal variation och hade lägre värden för Simpson-diversitet och artdominans (evenness) jämfört med referenssjöarna. Den totala växtplanktonbiovolymen (biomassen) var högre i blombildande sjöar men en icke-signifikant interaktionsterm tyder på att de temporala mönstren var likartade i de båda sjötyperna. Ingen tydlig effekt av behandling hittas när analysen gjordes om utan *G. semen*, vilket tyder på att denna rest-växtplanktonbiomassa är likartad i de två sjötyperna. Växtplanktonbiomassan (exklusive *G. semen*) varierade inte heller synkront mellan sjögrupperna, vilket visades av en signifikant effekt av kombinationen behandling och tid.

Tabell 2: Skillnader i växtplanktonstruktur mellan sjögrupperna blombildande sjöar och referenssjöar analyserat med rm-ANOVA. Förkortningarna är antalet frihetsgrader (df), medelvärden i kvadrat (MS), F-kvot och signifikansnivåer (P; *, <0.05; **, < 0.01; ***, <0.001; ns = ej signifikant, non-significant).

Beroende variabler	Behandling (df 1, 4)		Tid (df 47, 188)		Behandling x Tid (df 47, 188)	
	MS	F	MS	F	MS	F
Artdominans (evenness)	5.35	168.09***	0.06	2.06***	0.04	1.62*
Simpsons diversitet	15.92	20.26*	0.10	1.80**	0.07	1.28ns
Artantal	0.06	0.05ns	0.02	2.85***	0.005	0.70ns
Biovolym med <i>G. semen</i> (mm ³ L ⁻¹)	33.92	7.60*	0.33	4.57***	0.09	1.32ns
Biovolym utan <i>G. semen</i> (mm ³ L ⁻¹)	2.25	0.85ns	0.21	4.07***	0.08	1.59*



Figur 4: Jämförelse av temporala trender i växtplanktons samhällsstruktur mellan blombildande sjöar och referenssjöar.

3.3. Multivariat tidsseriemodellering: Växtplanktons succession och resiliens

Tidsseriemodelleringen visade att växtplankton i de flesta sjöarna förklarades bäst av intermediära fluktuationer utmed tidsskalan (PCNM 14-17; förklaringsgraden som kan variera mellan +1 och -1 [lc-score], redovisas bredvid varje diagram i figur 3 och 4), utom i Lien där en kombination av storskaliga (PCNM 1, förklaringsgrad 0,851) och till en mindre grad småskaliga fluktuationer (PCNM 31, förklaringsgrad -0,308) var viktiga (figur 6). Även i Rotehogstjärnen var korta fluktuationer tydliga (Figur 5). De intermediära fluktuationerna kan motsvara de säsongsmässiga ändringarna i biomassa som separerar ett år från ett annat. PCNM-mönstren i de blombildande sjöarna Gylättasjön och Älgsjön samt referenssjöarna Brunnsjön och Fräcksjön rekonstruerar alltså den åttaåriga tidsserien genom att tydligt separera ett år från ett annat och genom relativt likartad mellanårsvariation. När småskaliga fluktuationer är viktiga (PCNM 28-32) som i Rotehogstjärnen (figur 5) och Lien (figur 6) är det en indikation på en ökad inomårsvariation, vilken i Rotehogstjärnen sammanfaller med de temporala fluktuationerna för *G. semen* i denna sjö (figur 3).

Den multivariata tidsseriemodelleringen identifierade också vilka taxa som bidrog till de observerade temporala mönstren i varje skala. Mer än hälften av arterna visade ingen signifikant temporal struktur i de flesta av sjöarna (tabell 3), deras temporal dynamik kan alltså ses som stokastisk. De taxa som uppvisade temporal struktur visade stor variation både inom och mellan de två grupperna av sjöar (tabell 3, figur 7).

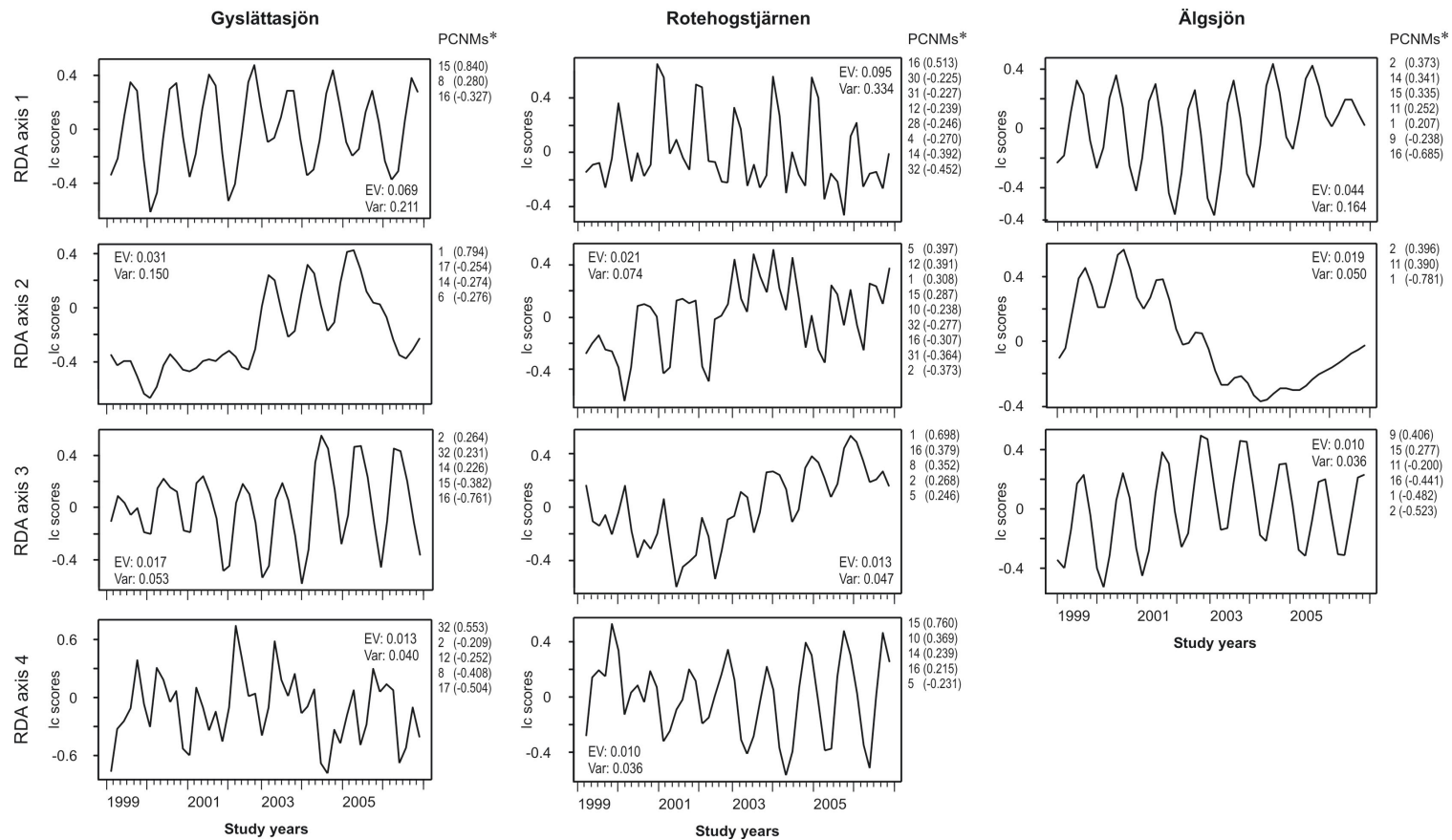
Effekten av massutveckling av *G. semen* var tydlig på artnivå (tabell 3). I referenssjöarna visade *G. semen* högst korrelation till kanoniska axlar som inte var signifikanta (och därför inte visas i tabell 3), vilket tyder på att arten i dessa sjöar endast spelade en marginell roll för växtplanktons samhällsdynamik. Den temporal dynamiken i referenssjöarna hade hög mångsidighet t.ex. valdes mellan 10 och 18 taxa ut av den första RDA-axeln. Även för de andra axlarna i RDA-analysen förklarades fluktuationerna av ett stort antal taxa i referenssjöarna. De viktigaste fem arterna visas i tabell 3. I blombildande sjöar däremot, var antalet taxa som valdes ut av den första RDA-axeln endast tre till fyra stycken och *G. semen* var alltid en av dessa (tabell 3). Resterande axlar (axel 2-4) förklarades däremot av ungefär samma antal taxa som i referenssjöarna. Detta visar tydligt hur massutveckling av *G. semen* ger en ensidigare artdominans (minskad evenness) och minskad biodiversitet i den skala som står i samband med den första kanoniska axeln men också att detta inte sker i de andra skalorna (axel 2-4).

Tabell 3: Sammanställning av enskilda taxons bidrag till tidsseriemodellen för blombildande sjöar (B) och referenssjöar (ref). Scores ger ett mått på de fem viktigaste arternas bidrag till korrelationen med de kanoniska axlarna (RDA 1-4). Det totala antalet arter som korrelerade med varje axel visas inom parentes vid sjönamnen där första, andra, tredje och fjärde värdet visar antalet taxa för kanonisk axel nummer 1, 2, 3 och 4. N.s. betyder att RDA-axeln inte var signifikant. Antalet arter som bidrar till första kanoniska axeln visas i fet stil liksom bidraget som *G. semen* står för. Antalet arter inom kantiga parenteser visar antalet arter som inte visade signifikant temporal struktur i analysen (indikation på stokastisk fluktuation). Totala antalet arter i varje sjö visas i tabell 1.

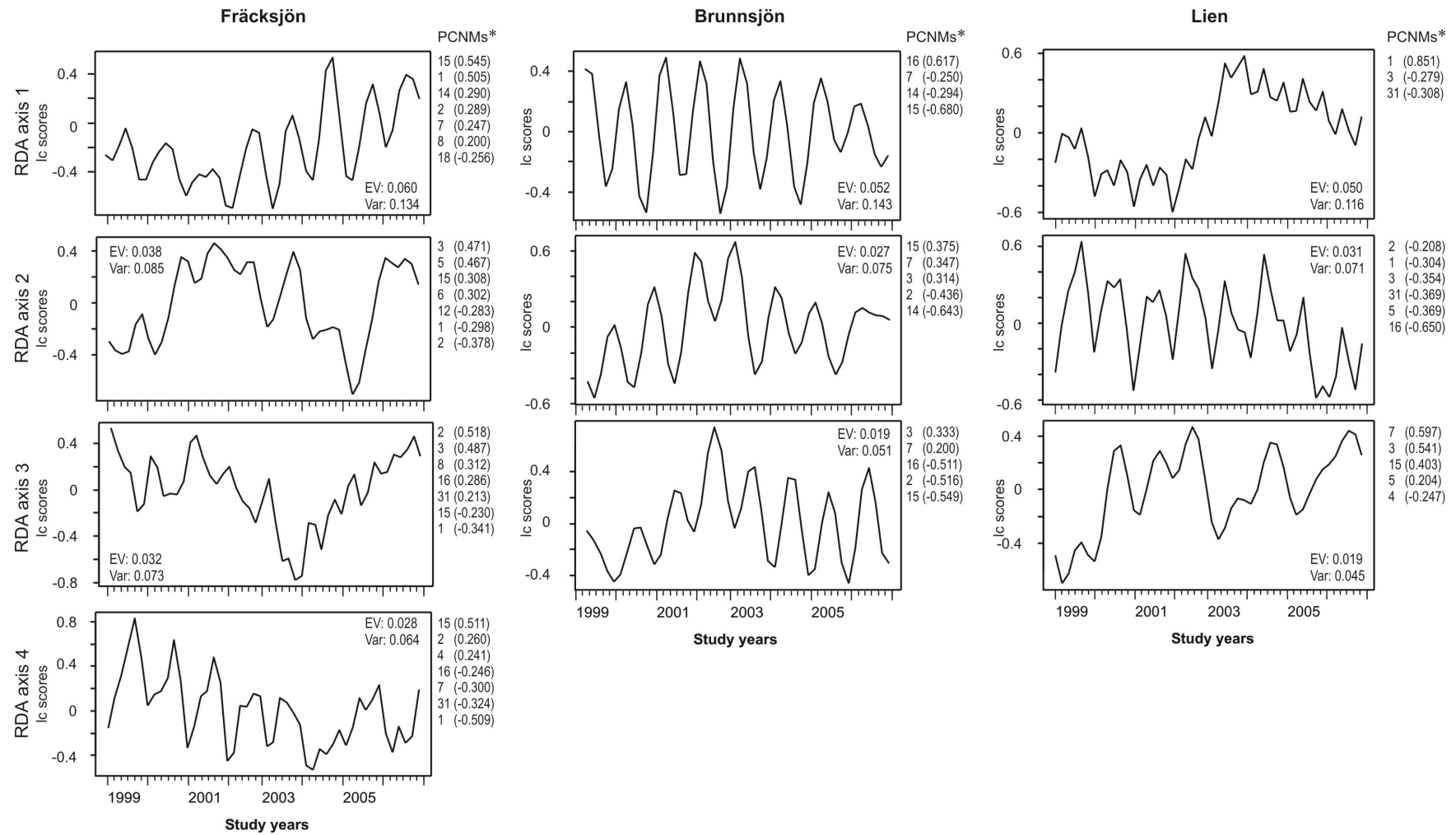
Sjö	RDA 1		RDA 2		RDA 3		RDA 4	
	Taxa	Scores	Taxa	Scores	Taxa	Scores	Taxa	Scores
Gylättasjön (B) (4, 22, 38, 37 spp.) [128 spp.]	<i>Gonyostomum semen</i>	1,467	<i>Aulacoseira subarctica</i>	0,974	<i>Cyclotella</i> sp.	0,557	<i>Cyclotella</i> spp.	0,606
	<i>Cosmarium</i> sp.	0,017	<i>Plankthothrix agardhii</i>	0,732	<i>Ceratium hirundinella</i>	0,454	<i>Gymnodinium</i> sp.	0,304
	<i>Kirchneriella</i> sp.	0,008	<i>Peridinium willei</i>	0,622	<i>Tetrastrum triangulare</i>	0,449	<i>Dinobryon divergens</i>	0,290
	<i>Pseudanabaena</i> sp.	0,002	<i>Pseudopedinella tricostata</i>	-0,292	Oidentifierade Chlorococcales	0,257	<i>Oocystis</i> sp.	-0,237
Rotehogstjärnen (B) (3, 4, 21, 13 spp.) [57 spp.]	<i>Gonyostomum semen</i>	-1,475	<i>Botryococcus</i> sp.	-0,320	<i>Rhizosolenia longiseta</i>	-0,283	<i>Pseudopedinella</i> sp.	-0,471
	<i>Cryptomonas</i> sp.	0,762	<i>Aulacoseira distans</i> var. <i>tenella</i>	1,508	<i>Pseudopedinella</i> sp.	0,671	<i>Dinobryon crenulatum</i>	-0,212
	Oidentifierade monader	0,485	<i>Chrysophaerella longispina</i>	0,321	<i>Tetraedriella jovetii</i>	0,332	Oidentifierade monader 2	-0,414
			<i>Rhizosolenia longiseta</i>	0,291	<i>Tabellaria flocculosa</i>	-0,315	<i>Gymnodinium</i> sp.	-0,545
			<i>Bicosoeca cylindrica</i>	-0,010	<i>Spondylosium planum</i>	-0,333	<i>Stichogloea doederleinii</i>	-0,612
					<i>Asterionella</i> sp.	-0,366	<i>Cryptomonas</i> spp.	-0,630
Älgsjön (B) (4, 20, 35 spp.) [111 spp.]	<i>Gonyostomum semen</i>	1,347	<i>Trachelomonas</i> sp.	1,001	<i>Ceratium hirundinella</i>	0,615	n.s.	
	<i>Chrysochromulina parva</i>	-0,470	<i>Phacus</i> sp.	0,280	<i>Aulacoseira distans</i> var. <i>tenella</i>	0,413	n.s.	
	Oidentifierade monader	-0,346	<i>Synedra ulna</i>	0,205	<i>Anabaena planctonica</i>	0,288	n.s.	
	<i>Cryptomonas</i> sp.	-0,309	<i>Woloszynskia</i> sp.	-0,203	<i>Chrysococcus</i> sp.	-0,225	n.s.	
			<i>Trachelomonas volvocina</i>	-0,788	<i>Rhodomonas lacustris</i>	-0,715	n.s.	
Fräcksjön (ref) (14, 7, 23, 22 spp.) [56 spp.]	<i>Chrysophaerella longispina</i>	1,424	<i>Botryococcus terribilis</i>	0,556	<i>Gymnodinium fuscum</i>	0,522	<i>Cryptomonas</i> spp.	0,486
	<i>Ceratium hirundinella</i>	0,377	<i>Synura</i> sp.	0,302	<i>Peridinium willei</i>	0,490	<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	0,187
	<i>Woronichinia naegeliana</i>	0,347	<i>Katablepharis ovalis</i>	-0,140	<i>Pediastrum privum</i>	-0,319	<i>Mallomonas crassisquama</i>	-0,229
			<i>Tabellaria flocculosa</i>	-0,254	<i>Tabellaria flocculosa</i> var. <i>asterionelloides</i>	-0,543	<i>Rhizosolenia longiseta</i>	-0,263
			<i>Uroglena</i> sp.	-1,701	<i>Peridinium inconspicuum</i>	-1,165	<i>Cyclotella</i> sp.	-0,301
			<i>Chlamydomonas</i> sp.	0,208	Oidentifierade Chlorococcales	0,888	n.s.	
			<i>Polytomella</i> sp.	0,078	<i>Oocystis</i> sp.	0,616	n.s.	
			<i>Chrysococcus</i> sp.	0,055	<i>Elakathrix genevensis</i>	0,124	n.s.	
		<i>Dinobryon divergens</i>	-0,331	<i>Bicosoeca</i> sp.	-0,078	n.s.		
Brunnsjön (ref) (10, 7, 5 spp.) [59 spp.]	<i>Cryptomonas</i> sp.	-1,083	<i>Peridinium willei</i>	-1,484	<i>Botryococcus terribilis</i>	-0,890	n.s.	

Tabell 3 forts.

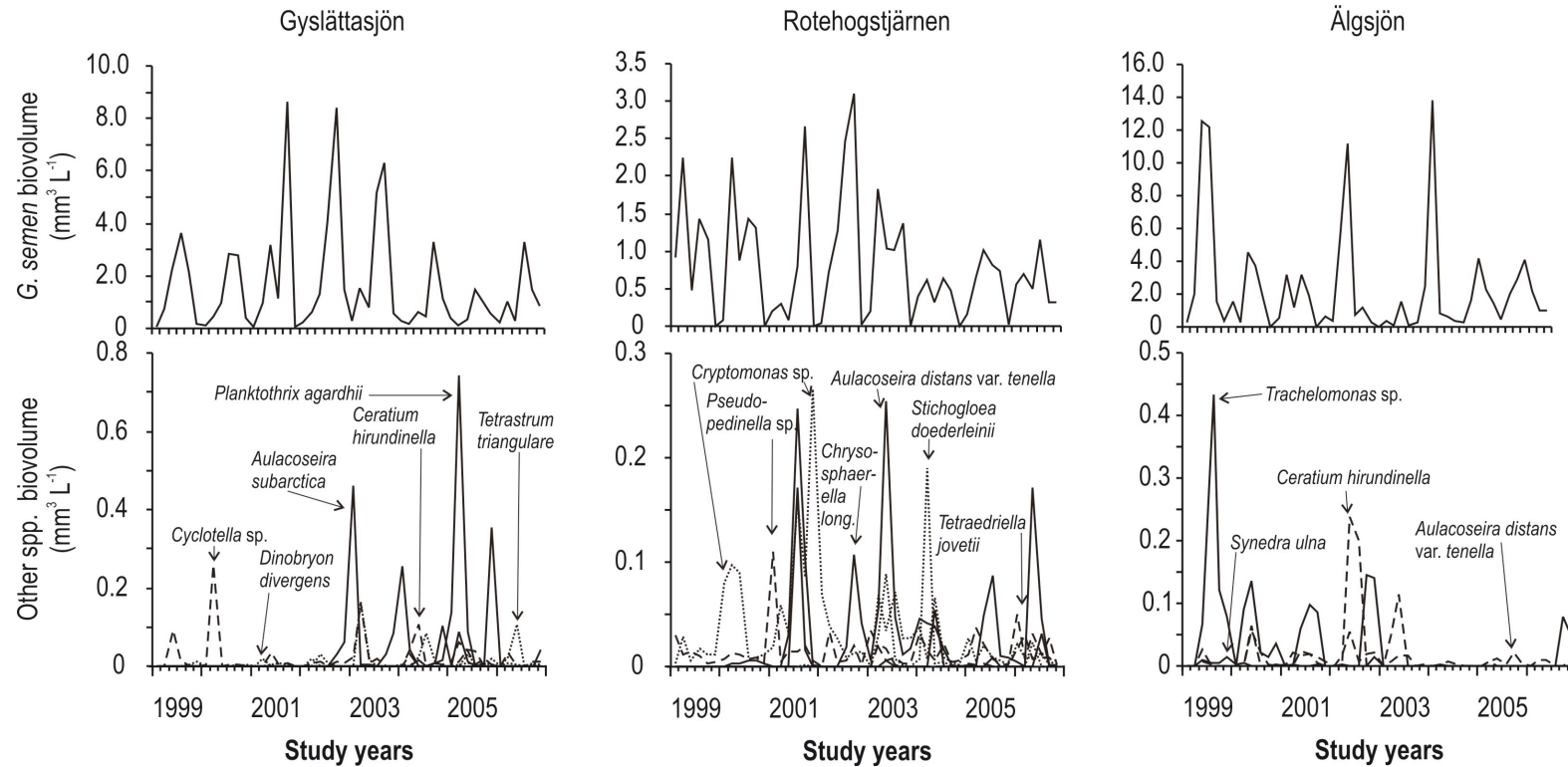
Lien (ref)	<i>Aulacoseira.alpigena</i>	1,064	Oidentifierade Chlorococcales	0,667	<i>Merismopedia tenuissima</i>	0,591	n.s.
	Oidentifierade						
(18, 18, 38 spp.)	picocyanobacterier	0,311	<i>Katablepharis ovalis</i>	-0,288	<i>Gymnodinium uberrimum</i>	0,473	n.s.
[162 spp.]	<i>Mallomonas caudata</i>	0,155	<i>Gymnodinium sp.</i>	-0,326	<i>Peridinium inconspicuum</i>	0,457	n.s.
	<i>Pseudopedinella tricostata</i>	-0,366	Oidentifierade monader	-0,360	<i>Cyclotella sp.</i>	-0,561	n.s.
	Oidentifierade monader	-0,638	<i>Pseudopedinella sp.</i>	-0,546	<i>Cyclotella comta</i>	-0,688	n.s.



Figur 5: Tidsseriemodellering (RDA-PCNM-modell) där förklaringsgraden (linear combination, lc-score) summerar den temporala banan för varje signifikant kanonisk axel i sjöar med massutveckling av *G. semen*. Varje diagram visar också Eigenvalues (EV) och hur mycket av den justerade variationen (Var) som förklaras av varje kanonisk axel. Vilka PCNM-skalar som var viktigast för varje kanonisk axel visas på högra sidan av varje diagram med förklaringsgraden inom parentes (scores). Förklaringsgraden kan variera mellan +1 och -1, där noll betyder lägst förklaringsgrad. En asterisk (*) betyder att bara förklaringsgrader över 0,200 visas.



Figur 6: Tidsseriemodellering (RDA-PCNM-modell) där förklaringsgraden (linear combination, Ic-score) summerar den temporala banan för varje signifikant kanonisk axel i referenssjöar. Se figur 5 för ytterligare förklaring av vad diagrammen visar.



Figur 7: Den temporala dynamiken hos *G. semen* i förhållande till andra växtplanktontaxa i de blombildande sjöarna visat som biovolym (biomassa) för perioden maj till oktober under en åttaårsperiod. De övre diagrammen visar endast *G. semen* och de undre visar andra växtplanktontaxa som är utvalda baserade på hur viktiga de var i tidsseriemodelleringen i varje sjö (se tabell 3). Heldragen, streckad och prickig linje visar arter som är korrelerade med RDA-axel 1, 2 respektive 3.

4. Diskussion

Vi lät bruna skogssjöar vara ett naturligt experiment för att testa möjlig återhämtningsförmåga (resiliens) hos växtplanktonsamhällen som utsätts för massutveckling av *G. semen*. Detta gjorde att vi kunde bestämma möjliga mekanismer bakom den uppenbara resiliensen hos växtplankton i skogssjöar. Vi tolkar här slutsatserna från ett tillämpat ekologiskt perspektiv som bygger på gällande teorier för komplexa ekologiska system.

Att spatial och temporal dynamik i ekologiska system styrs av en växelverkan mellan inre och yttre krafter är välkänt (May 1974; Ellner och Turchin 1995; Hastings 2001). Inom de givna ramar som sätts av yttre faktorer kan sjöarnas inre (lokala) krafter vara orsak till den oregelbundna biomasseutveckling som observerades inom de olika säsongerna i varje sjö. Massutveckling av *G. semen* sker ofta under stabil temperaturskiktning av vattenmassan och den anses gynnad av hög temperatur och koncentration av löst organiskt kol (DOC) samt låg ljusintensitet och lågt pH (Eloranta och Råike 1995; Findlay et al. 2005; Rengefors et al. 2008). I den här studien hittade vi dock endast låga korrelationer till miljövariabler. Detta kan bero på att andra inre faktorer än abiotiska också kan spela en viktig roll för att avgöra biomasseutvecklingsmönstren, som de fysiologiska förutsättningarna hos *G. semen*, rekryteringshastighet eller interaktioner med andra arter (Figueroa och Rengefors 1996; Hansson 2000). Inte heller behöver de abiotiska förhållandena under en massutveckling vara representativa för de miljöförhållanden som stimulerar en massutveckling. *G. semen* anpassar sig till och bildar blomningar under vitt skilda miljöförhållanden gynnad av sin möjlighet till dygnsvandring i vertikalled vilket optimerar förmågan exploatera flera habitat (Salonen och Rosenberg 2000) samt att den är mixotrof vilket kan vara viktigt under näringsbegränsning (Rengefors et al. 2008). Vi förväntar oss därför inte att jämförelser mot en för-blomningsituation eller hela datasetet skulle resulterat i ett annorlunda resultat.

Blombildande sjöar har större temporal variation för måtten artdominans, diversitet och biomassa än vad referenssjöar har. Detta stödjer argumentet att stressade ekologiska system är mycket mer variabla än ostressade (Carpenter och Brock 2006; Angeler och Moreno 2007). Skillnaden i temporal variation tyder också på att växtplanktonsamhällena i de två grupperna av sjöar organiseras på olika sätt. Men trots att de två grupperna av sjöar befinner sig i två olika stabila stadier orsakar inte massutvecklingen av *G. semen* någon minskning i artantal vilket tyder på att växtplanktonsamhället ändå är resilient mot effekten av *G. semen*. Resultatet visar att skalberoende processer är avgörande för att förstå

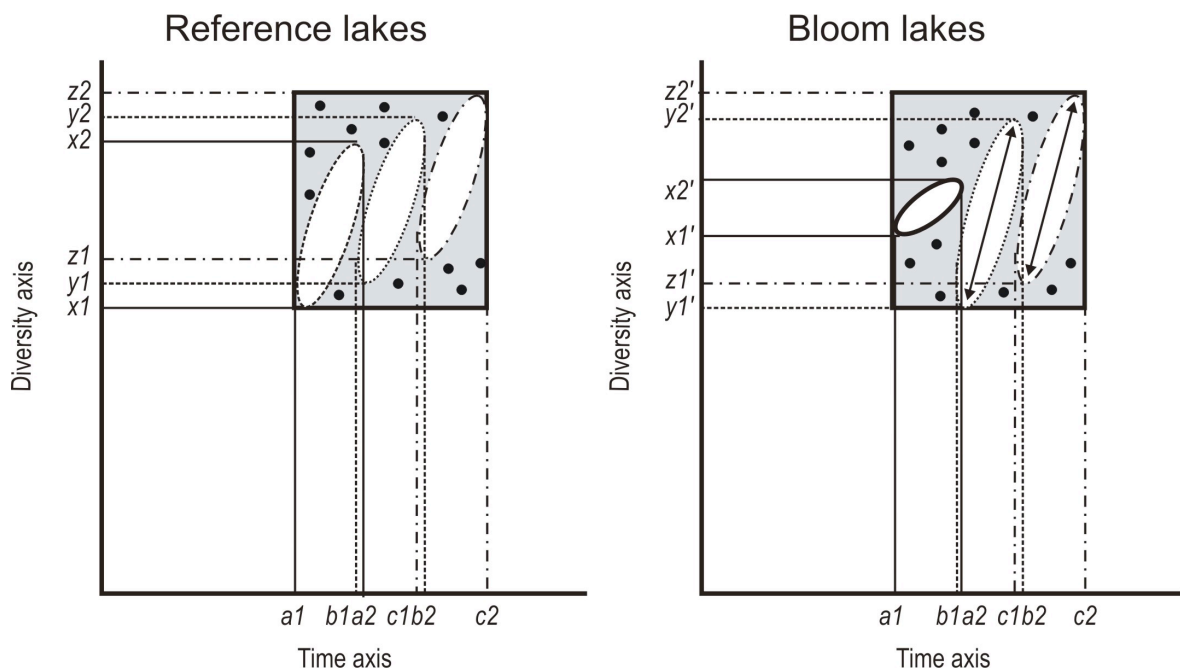
resiliensförmågan mekanistiskt och att modellen ”cross-scale resilience” av Peterson et al. (1998) är användbar för att karaktärisera processerna.

Våra resultat visar slående likheter med det ekologiska beteendet hos andra komplexa system som karaktäriseras av multipla, oberoende, dynamiska och självorganiserande regimer (Fath et al. 2003). Även om vårt system i många avseenden skiljer sig från andra terrestra och akvatiska (Rafaelli et al. 2000; Havlicek och Carpenter 2001; Forys och Allen 2002, Wardwell et al. 2008) eller urbana system (Garmestani et al. 2007, 2009), kan användbara paralleller dras som tillåter oss att utveckla länken mellan empirisk och teoretisk forskning inom resiliens.

Den kända säsongssuccessionen hos växtplanktonsamhällen i sjöar (Sommer et al. 1986, Scheffer et al. 2003), var tydlig också i tidsseriemodellerna som tydligt visade grupper av arter som ersatte varandra under säsongen i båda sjötyperna. Säsongerna delar upp arter i temporalt separerade grupper vilket hjälper till att behålla diversiteten genom optimering av hur olika habitat utnyttjas och genom att minska konkurrens mellan arter (Scheffer et al. 2003). På liknande sätt kan de stokastiska fluktuationer, som observerades hos flera av arterna, utgöra en möjlighet till temporal nischuppdelning av samhället. I bruna skogssjöar är säsongsdynamiken hos växtplankton främst styrd av dynamiken i temperaturskiktning och efterföljande kemisk skiktning av vattenmassan som påverkar växtplankton genom förändring i ljusklimat och näringsförhållanden (Kamykowski och Yamazaki 1997; Smayda 1997; Clegg et al. 2007).

Vi visade att massutveckling av *G. semen* i bruna skogssjöar endast är ett övergångsstadium i dynamiken hos växtplankton i skogssjöar, d.v.s. som endast påverkar samhället på kort sikt. När massutvecklingen av *G. semen* slutar i en kollaps sker ett sekventiellt utbyte av artgrupper vilka alla bidrar till en snabb förnyelse av växtplanktonsamhället efter störningen. De här resultatet stödjer vår hypotes att effekten av massutveckling bara är viktig inom en enskild skala (en specifik grupp av arter) men inte mellan skalor (grupper av arter som är utvecklade förskjutna i tiden i förhållande till *G. semen*) inom växtplanktonsamhällena i dessa sjöar. Modellen cross-scale resilience (Peterson et al. 1998; Forys och Allen 2002; Wardwell et al. 2008) stämde bra överens med den utbredda omorganisationen inom och mellan grupper av arter utefter tidsskalan och hjälpte till att förklara paradoxen med en liknande artrikedom trots de olika systemlägen de två grupperna av sjöar befann sig i. Detta resultat stödjer teorin att skalberoende självorganisation ger en möjlighet för samhällen att motstå förändring hos ett system (Peterson 2002; Garmestani et al. 2007). Diagrammen som presenteras i figur 8

sammanfattar hur ”cross-scale resilience”-modellen ser ut grafiskt om man baserar den på denna studies resultat.



Figur 8: Konceptuell modell med mekanismer som bidrar till återhämtningsförmågan hos växtplanktonsamhällen som påverkas av massutveckling av *G. semen*. Den grå rutan representerar ett möjligt diversitetsutrymme över tiden för växtplankton. Ovalerna inom rutan är exempel på individuella, oberoende och självorganiserande artgrupper med förskjutna faser i förhållande till fluktuationerna i gruppen som *G. semen* ingår i. Relativt referenssjöarna (x_1 - x_2 ; vänstra figuren) sker en minskning av diversitetsutrymme (x_1' - x_2' ; högra figuren) för arterna som tillhör den grupp som lever tillsammans med *G. semen* under ett massutvecklingstillfälle. Den totala artdiversiteten i blombildande sjöar behålls genom omorganisation i ovaler som representerar grupper av arter med andra fluktuationscykler (indikeras med pilarna utmed deras longitudinella dimension) tillsammans med arter som inte har någon signifikant temporal struktur (svarta punkter) inom det möjliga diversitetsutrymme.

5. Slutsatser och framtidsvisioner

Våra resultat tyder på att massutveckling av *Gonyostomum semen* antagligen inte är ett irreversibelt nytt stadium i blombildande sjöar eftersom växtplanktonsamhället i dessa sjöar har hög resiliens. Sett över en längre tidsperiod bör därför växtplanktonsamhällen som domineras av *G. semen* bara vara ett övergångsfenomen. Detta är en långtgående slutsats eftersom ingen enskild miljöfaktor kan pekas ut som orsak till att en sjö artmässigt börjar domineras av *G. semen*. Våra data tyder ändå på att en förändring i miljöförhållanden över tiden som missgynnar denna art relativt andra arter snabbt bör leda till att växtplanktonsamhället förskjuts mot ett nytt läge med dominans av andra arter.

Eftersom *G. semen* under senare år uppmärksammas som ett problem i många skogssjöar domineras rapporterna av uppgifter om nya sjöar som den börjat dominera i.

Rapporter om sjöar som återgått till stadier utan dominans av arten saknas däremot. För att kunna hitta miljömässiga orsaker till förändringar i populationer av *G. semen* och för att ytterligare testa att ”cross-scale- resiliensmodellen är den som bäst beskriver utvecklingen hos växtplanktonsamhället i dessa sjöar är viktigt att även inkludera sådana sjöar. Vi har i vårt letande av data inför denna studie hittat några sjöar i den stora nationella databasen för växtplankton som faktiskt verkar ha haft tidigare stadier med dominans av *G. semen*. Dessa sjöar skulle vara perfekta för att rekonstruera populationstrender för *G. semen* och för att kunna göra en jämförelse med dels lokala miljöfaktorer (t.ex. strukturella och funktionella sjö karaktärer) dels mer regionala yttre miljöfaktorer som klimat- eller depositionsförändringar.

Referencer

- Allen CR, Gunderson L, Johnson AR (2005) The use of discontinuities and functional groups to assess relative resilience in complex systems. *Ecosystems* 8:958-966.
- Angeler DG, Moreno JM (2007) Zooplankton community resilience after press-type anthropogenic stress in temporary ponds. *Ecol Appl* 17:1105-1115.
- Angeler DG, Viedma O, Moreno JM (2009) Statistical performance and information content of time-lag analysis and redundancy analysis in time series modelling. *Ecology* 90:3245–3257.
- Blomqvist P, Herlitz E (1998) Methods for quantitative assessment of phytoplankton in freshwaters, part 2. Naturvårdsverket, Rapport 4861.
- Borcard D, Legendre P (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecol Model* 153:51–68.
- Brand FS, Jax K (2007) Focusing the meaning(s) of resilience: resilience as a descriptive concept and a boundary object. *Ecol Soc* 12(1):23. Tillgänglig från: <http://www.ecologyandsociety.org/vol12/is1/art23>.
- Buteyko V (2010) Harmful Algal Blooms: Impact and Response. Nova Science Publishers, New York.
- Carpenter SR, Ludwig D, Brock WA (1999) Management of eutrophication for lakes subject to potentially irreversible change. *Ecol Appl* 9:751-771.
- Carpenter S, Walker B, Anderies JM, Abel N (2001) From metaphor to measurement: resilience of what to what? *Ecosystems* 4:765-781.
- Carpenter SR, Brock WA (2006) Rising variance: a leading indicator of ecological transition. *Ecol Lett* 9:311-318.

- Clegg MR, Maberly SC, Jones RJ (2007) Behavioural responses as a predictor of seasonal depth distribution and vertical niche separation in freshwater phytoplanktonic flagellates. *Limnol Oceanogr* 52:441-455.
- Cronberg G, Lindmark G, Björk S (1988) Mass development of the flagellate *Gonyostomum semen* (Raphidophyta) in Swedish forest lakes - an effect of acidification? *Hydrobiologia* 161:217-236.
- Cumming GS, Barnes G, Perz S, Schmink M, Sieving KE, Southworth J, Binford M, Holet DR, Stickler C, Van Holt T (2005) An exploratory framework for the empirical measurement of resilience. *Ecosystems* 8:975-987.
- Dent CL, Cumming GS, Carpenter SR. 2002. Multiple states in river and lake ecosystems. *Phil Trans Royal Soc London* 357: 635-645.
- Dray S (with contributions of P. Legendre and G. Blanchet). 2007. packfor: Forward Selection with permutation (Canoco p.46). R package version 0.0-8.
<http://vegan.r-forge.r-project.org/>
- Ellner S, Turchin P (1995) Chaos in a noisy world: new methods and evidence from time-series analysis. *Am Nat* 145:343-375
- Eloranta P, Råike A (1988) Light as a factor affecting the vertical distribution of *Gonyostomum semen* (Her.) Diesing (Raphidophyceae) in lakes. *Aqua Fenn* 25:15-22
- Fath BD, Cabezas H, Pawlowski CW (2003) Regime changes in ecological systems: an information theory approach. *J Theor Biol* 222:517-530.
- Figueroa R, Rengefors K (2006) Life cycle and sexuality of the freshwater raphidophyte *Gonyostomum semen* (Raphidophyceae). *J Phycol* 42:859-871.
- Findlay DL, Paterson MJ, Hendzel LL, Kling HJ (2005) Factors influencing *Gonyostomum semen* blooms in a small boreal reservoir lake. *Hydrobiologia* 533:243-252.
- Forys EA, Allen CR (2002) Functional group change within and across scales following invasions and extinctions in the Everglades ecosystem. *Ecosystems* 5:339-347
- Garmestani AS, Allen CR, Mittelstaedt JD, Stow CA, Ward WA (2006) Firm size diversity, functional richness and resilience. *Environment and Development Economics* 11: 533-551.
- Garmestani AS, Allen CR, Gallagher CM, Mittelstaedt JD (2007) Departures from Gibart's Law, discontinuities and city size distributions. *Urban Stud* 44:1997-2007.

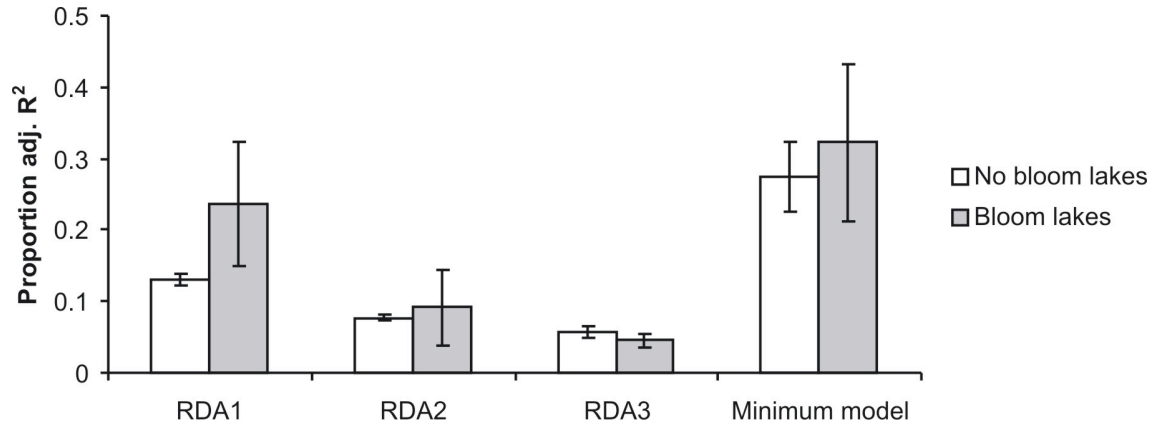
- Garmestani AS, Allen CR, Gunderson L (2009) Panarchy: Discontinuities reveal similarity in the dynamic system structure of ecological and social systems. *Ecol Soc* 14:15.
Tillgänglig från: <http://www.ecologyandsociety.org/vol14/iss1/art15>
- Gunderson LH, Holling CS (2002) Panarchy: understanding transformations in human and natural systems. Island Press, Washington, DC
- Gunderson L, Allen CR, Wardwell D (2006) Temporal scaling in complex systems: resonant frequencies and biotic variability. In: Bissonette JA, Storch I (eds) *Temporal Dimensions of Landscape Ecology*. Springer, Berlin, pp 78-89
- Gunderson LH (2008) Biophysical discontinuities in the Everglades ecosystem. In: Allen CR, Holling CS (eds) *Discontinuities in ecosystems and other complex systems*. Columbia Univ Press, New York, pp 83-100
- Hansson LA (2000) Synergistic effects of food chain dynamics and induced behavioral responses in aquatic ecosystems. *Ecology* 81:842–851
- Hastings A (2001) Transient dynamics and persistence of ecological systems. *Ecol Lett* 4:215-220
- Havlicek T, Carpenter SR (2001) Pelagic species size distributions in lakes: Are they discontinuous? *Limnol Oceanogr* 46:1021-1033
- Holling CS (2001) Understanding the complexity of economic, ecological and social systems. *Ecosystems* 4:390-405.
- Janssen MA, Walker BH, Langridge J, Abel N (2000) An adaptive agent model for analysing co-evolution of management and policies in a complex rangeland system. *Ecol Model* 131:249-268.
- Kamykowski D, Yamazaki H (1997) A study of metabolism-influenced orientation in the diel vertical migration of marine dinoflagellates. *Limnol Oceanogr* 42:1189-1202.
- Le Cohu PR, Guitard J, Comoy N, Brabet J (1989) *Gonyostomum semen* a potential nuisance in large French reservoirs? The case of the Pareloup lake. *Arch. Hydrobiol.* 117:225–36.
- Legendre P, Gallagher ED (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129:271–280
- May RM (1974) Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. *Science* 186:645-647
- Olrik KP, Blomqvist P, Brettum P, Cronberg G, Eloranta P. (1989) Methods for quantitative assessment of phytoplankton in freshwaters. Part I. Swedish Environmental Protection Agency, Stockholm.

- Peres-Neto PR, Legendre P, Dray S, Borcard D (2006) Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87:2614-2625.
- Peterson GD (2002) Contiguous disturbance, ecological memory, and the emergence of landscape patterns. *Ecosystems* 5:329-338.
- Peterson GD, Allen CR, Holling CS (1998) Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems* 1:6-18
- Pithart D, Pechar L, Mattsson 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.
- R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, <http://cran.r-project.org>
- Raffaelli D, Hall S, Emes C, Manly B (2000) Constraints on body size distributions: an experimental approach using a small-scale system. *Oecologia* 122:389-398.
- Rengefors K, Pålsson C, Hansson LA, Heiberg L (2008) Cell lysis of competitors and osmotrophy enhance growth of the bloom-forming alga *Gonyostomum semen*. *Aquat Microb Ecol* 51:87–96
- Rusak JA, Yan ND, Somers KM, McQueen DJ (1999) The temporal coherence of zooplankton population abundances in neighboring north-temperate lakes. *Am Nat* 153:46-58
- 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
- Scheffer M, Hosper SH, Meijer M-L, Moss B, Jeppesen E (1993) Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 275-279.
- Scheffer M, Brock W, Westley F (2000) Mechanisms preventing optimum use of ecosystem services: an interdisciplinary theoretical analysis. *Ecosystems* 3:451-471
- Scheffer M, Carpenter S, Foley JA, Folke C, Walker B (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:591-596
- Scheffer M, Rinaldi S, Huisman J, Weissing FJ (2003) Why plankton communities have no equilibrium: solutions to the paradox. *Hydrobiologia* 491:9–18
- Smayda TJ (1997) Harmful algal blooms: their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea. *Limnol Oceanogr* 42:1137-1153

- Sommer U, Gliwicz ZM, Lampert W, Duncan A (1986) The PEG model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch Hydrobiol* 106: 433-471
- Stewart D, Love W (1968) A general canonical correlation index. *Psychol Bull* 70:160-163
- Stow C, Allen CR, Garmestani AS (2007) Evaluation discontinuities in complex systems: toward quantitative measures of resilience. *Ecol Soc* 12:26. Tillgänglig från: <http://www.ecologyandsociety.org/vol12/art26/>
- Wardwell DA, Allen CR, Peterson GD, Tyre AJ (2008) A test of the cross-scale resilience model: Functional richness in Mediterranean-climate ecosystems. *Ecological Complexity* 5: 165-182.
- Wilander A, Johnson RK, Goedkoop W (2003) Riksinventering 2000. En synoptisk studie av vattenkemi och bottenfauna i svenska sjöar och vattendrag. Institutionen för miljöanalys, SLU, Uppsala.
- Willén E (2003) Dominance patterns of planktonic algae in Swedish forest lakes. *Hydrobiologia* 502:315–24.
- Willén E (2007) Växtplankton i sjöar – bedömningsgrunder. Institutionen för miljöanalys Rapport 2007:6.

Appendix

Appendix 1: Jämförelse av de två sjögruppernas (blombildande och icke blombildande sjöar) modelanpassning för de tre första signifikanta kanoniska axlarna samt för en minimal RDA-modell baserad på endast signifikanta PCNM-variabler. Visas gör medelvärde \pm standardfelet för de tre sjöarna i varje sjögrupp.



Appendix 2: Sammanfattning av statistiken från tidsseriemodelleringen (RDA-PCNM-modellerna) redovisande bidrag från individuella PCNM-variabler till modellens anpassning (vilken proportion av variansen som kan förklaras), F-kvoter och signifikansnivå. Redovisas också statistiken för de minimala RDA-modeller som baseras endast på signifikanta PCNM-variabler.

PCNM variabler	Blombildande sjöar									Referenssjöar								
	Gyslättsjön			Rotehogstjärnen			Älgsjön			Fräcksjön			Brunnsjön			Lien		
	adj. R ²	F	P	adj. R ²	F	P	adj. R ²	F	P	adj. R ²	F	P	adj. R ²	F	P	adj. R ²	F	P
1	0.052	3.955	0.001	0.035	3.015	0.035	0.030	2.538	0.004	0.071	3.730	0.001	---	---	---	0.076	4.872	0.001
2	0.011	1.620	0.027	0.014	1.847	0.014	0.029	2.495	0.006	0.054	2.955	0.001	0.028	2.480	0.004	0.018	1.915	0.004
3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	0.050	2.873	0.001	0.021	2.120	0.025	0.022	2.104	0.002
4	0.011	1.577	0.037	0.024	2.433	0.024	---	---	---	0.031	1.970	0.012	---	---	---	0.011	1.548	0.026
5	---	---	---	0.015	1.860	0.015	---	---	---	0.033	1.982	0.015	---	---	---	0.017	1.848	0.001
6	0.011	1.644	0.041	---	---	---	---	---	---	0.031	1.932	0.014	---	---	---	---	---	---
7	0.010	1.580	0.05	---	---	---	---	---	---	0.031	1.941	0.016	0.020	2.069	0.012	0.016	1.803	0.006
8	0.016	1.923	0.014	0.014	1.843	0.014	---	---	---	0.027	1.833	0.013	---	---	---	---	---	---
9	---	---	---	---	---	---	0.016	1.815	0.047	---	---	---	---	---	---	---	---	---
10	---	---	---	0.015	1.888	0.015	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
11	---	---	---	---	---	---	0.015	1.794	0.045	---	---	---	---	---	---	---	---	---
12	0.011	1.625	0.042	0.026	2.529	0.026	---	---	---	0.027	1.851	0.010	---	---	---	---	---	---
13	---	---	---	---	---	---	---	---	---	0.030	2.004	0.007	---	---	---	---	---	---
14	0.015	1.867	0.01	0.048	3.708	0.048	0.015	1.789	0.039	0.056	3.796	0.001	0.035	2.821	0.002	---	---	---
15	0.141	8.719	0.001	0.019	2.138	0.019	0.028	2.464	0.007	0.035	2.037	0.011	0.074	4.621	0.001	0.017	1.869	0.007
16	0.043	3.549	0.001	0.089	5.598	0.089	0.070	4.552	0.001	0.022	1.589	0.044	0.056	3.859	0.001	0.025	2.269	0.004
17	0.013	1.733	0.016	---	---	---	---	---	---	0.024	1.723	0.036	---	---	---	---	---	---
28	---	---	---	0.016	1.958	0.016	---	---	---	0.021	1.599	0.049	---	---	---	---	---	---
29	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
30	---	---	---	0.017	1.989	0.017	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
31	---	---	---	0.025	2.467	0.025	---	---	---	0.025	1.751	0.017	---	---	---	0.016	1.817	0.008
32	0.010	1.599	0.042	0.061	4.289	0.061	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
Minimal modell																		
adj. R ²	0.344			0.419			0.204			0.373			0.236			0.217		
F	3.053			3.422			2.718			2.749			3.322			2.448		
P	0.005			0.005			0.005			0.005			0.005			0.005		