

FAKTORER SOM STYRER
ARTSRIKHET AV ZOOPLANKTON
I NORSKE INNSJØER

Av Synne Sidenius

Masteroppgave
UiO, Biologisk institutt 2008

Innholdsfortegnelse

1. SAMMENDRAG	3
2. INNLEDNING	4
<i>Bakgrunn</i>	4
<i>Faktorer som har betydning for artsrikhet</i>	5
<i>Andre viktige faktorer for lokal artsrikhet</i>	10
<i>Sesongvariasjon</i>	12
<i>Mål</i>	15
3. MATERIALER OG METODER	16
<i>Del I: Eget materiale og arbeid</i>	16
<i>Del II: NINA undersøkelsen</i>	21
4. RESULTATER	24
<i>Del I: Resultater fra egen feltstudie</i>	24
<i>Del II: Resultater fra analyser av NINAs datasett</i>	28
5. DISKUSJON	33
<i>Del I: Sampling og feltarbeid</i>	33
<i>Del I: Resultater fra analyser</i>	34
<i>Del II: Resultatene fra analysene av NINAs database</i>	35
<i>Sammenligning av resultater del I og II</i>	38
<i>Oppsummering og konkluderende bemerkninger</i>	38
6. APPENDIX I: FELTDATA	40
7. APPENDIX II: NINAS DATASETT	42
TAKK	44
REFERANSER	45

1. Sammendrag

I denne studien har jeg analysert forhold og faktorer som påvirker artsrikhet av flercellet zooplankton i innsjøer i Norge. Oppgaven består av to deler: den ene delen tar for seg mitt eget arbeid, som er prøvetaking for kjemiske analyser og innsamling av zooplankton i 20 østnorske innsjøer, ti i alpin og lavalpin sone, og ti i lavlandet (Osloregionen). Den andre delen er analyser og statistikk utført på en stor database utarbeidet av Norsk Institutt for Naturforskning (NINA) med miljøvariabler og artsantall av mikrokrepsdyr (zooplankton) fra 1880 norske innsjøer. Formålet med oppgaven har vært å studere sammenhenger mellom artsrikhet og noen abiotiske faktorer som kan tenkes å direkte eller indirekte påvirke denne; lengde- og breddegrad, høyde over havet, temperatur, innsjøproduksjon, pH, ledningsevne, areal, jordsmonn og vekstdøgn.

Ved å benytte NINAs database kombinert med et mindre sett av egne lokaliteter med et annet utvalg av parametre, har jeg forsøkt å konstruere en modell som kan predikere artsrikhet. Multivariate statistiske metoder i programverktøyet R ble benyttet med regresjonsmodeller som glm; generaliserte lineære modeller og gam; generaliserte additive modeller, som begge egner seg for slike data (Poissonfordelte). I del 1 med 20 innsjøer var høyde over havet eneste signifikante variabel i en modell som forklarte 58 % av variasjonen. Analyser av NINAs database med 1880 innsjøer resulterte i en modell med flere signifikante forklaringsvariabler. Parametrene temperatur, breddegrad, vekstdøgn, pH og areal forklarte til sammen 39,6 % av variasjonen. Høyde over havet forklarte her svært lite (<0,5 %) av denne variasjonen, og fikk ikke signifikant p-verdi. Dette skyldes trolig at den er tett korrelert med temperatur, som derfor får større betydning som forklaringsvariabel.

At 60 % av variasjonen ikke kunne forklares med den beste modellen viser at det er mange andre variabler som spiller inn. Vannkjemiske forhold, innflytelse fra nedbørsfelt, innsjøens produksjon, gjennomstrømningshastighet og næringnettstruktur kunne muligens ha forklart mer av den øvrige variasjonen, men av praktiske og tidsmessige årsaker ble ikke alle disse parametrene inkludert i studien.

2. Innledning

Bakgrunn

Hva er dyreplankton?

Dyreplankton, oversatt fra zooplankton kommer fra det greske *zoo* (dyr) og *plankton* (det som svever) (Havforskningsinstituttet) og er samlebetegnelsen på dyr som ikke har svømmeevner gode nok til å svømme motstrøms. Dyreplankton finnes representert av ulike grupper og arter både i havet og i ferskvann, og finnes som både encellede og flercellede arter. I denne oppgaven fokuseres kun på de flercellede formene.

Rekke Rotifera (hjuldyr) er nesten rent limniske med beskjeden marin forekomst. De er blant de minste dyrene av flercellet dyreplankton, og kan variere fra 50 μm til 0,5 mm. Anatomisk kan de deles inn i hode, kropp og fot, og de kjennetegnes av en ciliert ring rundt hodet, som beveger seg bølgende slik at det gir inntrykk av et hjul, derav navnet. Ciliene brukes av hjuldyrene til å sette opp en roterende vannstrøm som sedimenterer matpartikler til munnåpningen, og til bevegelse.

Mikrokrepsdyr (Rekke Arthropoda; underrekke Crustacea) kan deles inn i tre hovedgrupper:

I klasse Branchiopoda, orden Diplostraca finnes underorden Cladocera (vannlopper) som forekommer nesten utelukkende i ferskvann og er av midlere størrelser, fra 0.5 - 5 mm. De fleste innenfor denne ordenen er herbivore og ikke-selektive filtrerere. Partikler fanges elektrostatiske med setae; børstehår som feier matpartiklene mot munnåpningene.

I klasse Maxillopoda, underklasse Copepoda (hoppekreps) finnes de to undergruppene *calanoide copepoder* og *cyclopoide copepoder*, og disse er av samme størrelsesorden som cladocerene (1-5 mm). Copepoder har dråpeformet kropp med kraftig eksoskjelett og lange antenner, og kan hoppe med stor fart for å unnsnippe en predator.

Innenfor mikrokrepsdyrene (Copepoda og Cladocera) finner man flere predatorer som spiser andre arter av dyreplankton (samt fiskelarver og rumpetroll), mens et flertall er omnivore og beiter også på alger, bakterier og detritus (omnivore). På grunn av størrelse og svømmeadferd er cladocerene, og spesielt store arter som *Daphnia* foretrukket føde for planktonspisende fisk. De fleste copepoder har stor evne til å unngå predasjon på grunn av

hoppende svømmeadferd, mens hjuldyrene i mindre grad predateres av fisk på grunn av sin beskjedne kroppsstørrelse, de predateres derimot i stor grad av copepodene.

Artsrikhet i norske innsjøer

I denne oppgaven defineres *artsrikhet* som antall arter i det aktuelle geografisk avgrensede område, og mer spesifikt det antall arter som er blitt funnet og identifisert i en innsjø. Det faktum at artsantallet varierer mye fra en innsjø til en annen og fra ett geografisk område til et annet, vekket interessen for å se nærmere på artsmangfoldet i innsjøer. En innsjø kan gjerne ses på som en øy i det terrestre landskapet, og med sine spesielle forutsetninger er det interessant å måle artsrikhet nettopp innenfor denne veldefinerte sonen.

Mange studier viser at artsantall og biodiversitet avtar med økende høyde over havet, med synkende temperatur, ved høyere breddegrader, i dypere vann og ekstreme miljøer for øvrig (Gaston 2000; Venterink, Wassen et al. 2003). Disse parametrene regnes som betydningsfulle økologiske faktorer. I Norge ligger et stort antall innsjøer på en svært høy breddegrad, og mange ligger dessuten i subalpin eller alpin sone, med svært lave temperaturer det meste av året. Likevel er det stor variasjon i artsrikheten både innenfor og mellom ulike klimasoner, noe som peker mot at det er andre faktorer med innflytelse.

Målet med denne studien var å analysere forholdet mellom artsantallet og noen av disse faktorene, for å finne ut hvilke som har mest betydning. Utvalgte innsjøer i eget arbeid (del I) var spesielt lagt opp til å studere effekter av høyde over havet.

Faktorer som har betydning for artsrikhet

Høyde over havet

Ved økende høyde over havet vil mange andre økologiske faktorer endre seg. Temperaturen faller med økende høyde, og skaper et barskere miljø for både dyr og planter. Færre dyr og fugler i det terrestre økosystemet betyr mindre næringsstoffer (særlig fosfor) for primærprodusentene, også i vann siden avrenningen tar med seg mindre næringsstoffer. Avrenningen er også næringsfattig da det sjelden er jordbruk/landbruk i alpine strøk. Den lille næringen som finnes eroderes raskt bort av vind og nedbør, og i beste fall kommer bare

en liten del av den til innsjøene. I tillegg faller mer av nedbøren som snø og skaper en kortere vekstsesong, både i terrestre og akvatiske samfunn. På tross av dette synker artsantallet sjelden til null (Gaston 2000). Selv om mange studier påviser høyest artsrikhet i lave regioner er det mange andre som nylig har funnet en "bueformet" sammenheng med høyde over havet (Jankowski and Weyhenmeyer 2006), med høyest artsrikhet ved intermediære høyder. Dette kan henge sammen med den romlige strukturen ved de habitater som studeres, og mest sannsynlig med areal. Den negative effekten av industri og habitatsødeleggelse (flatehogst, forurensning, pesticidbruk og avrenning fra jordbruk som fører til eutrofiering), som oftest forekommer i lavereliggende strøk kan også være medvirkende til disse funn.

Breddegrad

Breddegrad er kanskje den mest undersøkte og veletablerte prediktor for antall arter. Artsrikhet synker konsekvent fra ekvator mot polene (Gaston 2000; Rex, Stuart et al. 2000). I Norge er det en uttalt gradient fra sør til nord, da vårt land dekker breddegrader fra 58° N til 71° N; en distanse på omtrent 3000 km. Dette gjenspeiles både i temperatur og klima; blant annet er tregrensen i nordlige deler av landet nede i 300 moh, mens den er omkring 900 moh på Østlandet. Nord for 62° N preges landet av kystklima med jevnt lavere middeltemperatur jo lenger nord man kommer. Kystklima vil si jevnere årstemperaturer grunnet havvannets stabile innvirkning på temperatur (Gaston 2000), og sterk lokal klimavariasjon ved høyere breddegrader fører til at Sør-Norge får større svingninger i temperaturer grunnet sin geografi (både kyst og innlandsklima).

Tidligere studier av databasen til NINA har vist at breddegraden er en viktig faktor for artsrikhet (Hessen, Bakkestuen et al. 2007). Artsrikhet bestemmes i stor grad av variasjonen i solenergi, som igjen forårsakes av breddegraden (solstrålenes vinkel) (Hessen, Bakkestuen et al. 2007). Rohde (1992) undersøker de primære årsaker til at breddegrad påvirker artsrikhet og finner blant annet at forskjellene i solenergien er konsekvent korrelert med diversitetsgradienter langs breddegrad og høyde, og kanskje dyp. Både økologiske og evolusjonære faktorer som kortere generasjonstid, høyere mutasjonsrate, sterkere seleksjonspress, samt nisjestørrelse og populasjonsstørrelse og -vekst kan forklare artsrikheten ved ulike breddegrader (Rohde 1992). Det at breddegraden har betydning for artsrikhet settes ofte i forbindelse med migrasjon fra sør. Her i landet kommer kolonister

oftest fra sørøst, og siden migrasjonen mot innsjøer i vestre og nordlige deler av landet tar lengre tid og er forhindret av fjellkjedene, kan den lavere artsrikheten her dermed synes å henge sammen med både lengdegraden og breddegraden (Hessen, Bakkestuen et al. 2007).

Temperatur

Temperatur påvirker artsrikhet/biodiversitet over hele kloden (Gaston 2000).

Sammenhengen er beskrevet ved en såkalt humpet (bueformet) kurve: både ved svært lave og svært høye temperaturer synker diversiteten. Grunnene til dette kan tenkes å være:

- *Tilpasning og evolusjon i økosystemet.* Overlevelse handler om en arts eller en populasjons evne til å tilpasse seg nye omgivelser. Hvis arten har en heterogenitet (genotypisk variasjon) som gir rom for tilpasning til å klare seg i store temperaturforskjeller, vil den ha mulighet til å kolonisere områder med lavere eller høyere temperatur enn sitt opprinnelige habitat.

Futuyma (2005) sier at den fenotypiske variasjonen er summen av den genotypiske og den miljømessige variasjonen (Futuyma 2005). Arter som lever i habitater med stor ytre variasjon i miljøet vil derfor ofte ses å ha en større fenotypisk variasjon. Likevel vil det finnes en øvre og nedre grense for temperatur hvor arten får problemer, spesielt med reproduksjon.

- *Muligheter for migrasjon.* Vann fryser til is om vinteren, og jo lenger vekk fra ekvator man beveger seg, jo lenger er vinteren. Vinter betyr islagte vannårer som utgjør et fysisk hinder for migrasjon, der rennende vann, fisk eller fugler er vektorer. Temperatur henger altså sammen med både breddegrad og migrasjon.

- *Reproduksjonstid.* Eggutvikling hos hjuldyr (Rotifera) og cladocerer kan variere så mye som fra 1 dag ved 25 °C til tre dager ved 10 °C (Kalff 2005). Modning til adulte individer går også fortere ved høyere temperaturer, og siden disse gruppene er multivoltine¹ har dette betydning for populasjonens vekst i løpet av sesongen.

- *Stratifisering og miksis.* Innsjøer som omrøres kategoriseres som miktiske; mono-, di- eller polymiktiske etter hvor mange ganger i løpet av en sesong de mikses. Omrøring av vannlagene skjer når temperaturen stiger eller synker til 4 °C eller ved at vinden skaper turbulens i vannsøylen (Vennerød 1984). Denne omrøringen fører til at næringsstoffer blandes inn i vannsøylen og har en stor effekt på resirkulering og tilgang på næringsstoffer

¹ Multivoltine kan reprodusere flere ganger i løpet av en sesong. Rotiferer og cladocerer kan gjøre dette fordi de har parthenogenese.

for primærprodusentene, oksygentilførsel til bunnlagene og hele næringsnettets struktur. Stratifisering skjer når det oppstår et tetthetssjikt i vannet som ikke turbulens laget av vind klarer å bryte opp. Dette skjer når det øvre vannlaget (epilimnion) får en lavere tetthet enn bunnlaget (hypolimnion), slik at lagene ikke lenger blandes. Oksygen vil i mindre grad diffundere over dette sjiktet, og bunnlaget kan lett bli anoksisk. Dette får stor betydning for livet i vannet. I Norge er temperaturen den viktigste årsaken til både omrøring og stratifisering av innsjøer (Vennerød 1984), og dermed også en viktig faktor for innsjøenes biota (Hutchinson 1973)

Areal

Innsjøens areal og dyp betyr mye for artsrikheten (Kalff 2005). Innsjøstørrelse korrelerer ofte med habitatdiversitet; jo flere ulike habitater det finnes i vannet jo flere arter er det rom for (Jankowski and Weyhenmeyer 2006). Innsjøers spesielt veldefinerte ytre grenser gjør dem velegnet til å studere effekter av habitatdiversitet og areal på lokal artsrikhet (Jankowski and Weyhenmeyer 2006). Innsjøens dyp spiller også en stor rolle. Grunt, gjennomiktig vann gir mindre beskyttelse for smådyr i tillegg til at miljøet er mer homogent. Vannet er mer sårbart for forstyrrelser og fluktuasjoner jo mindre det er. Artsrikhet avhenger i stor grad av en innsjøens areal (Dodson 1992; Dodson, Arnott et al. 2000).

pH

Effekten av store endringer i pH i vannsystemer er mye studert, og noen slutninger er bekreftet mens noen mekanismer fortsatt ikke blir forstått. At forsurening av innsjøer påvirker biota negativt er relativt godt dokumentert (Horicka, Stuchlik et al. 2006; Derry and Arnott 2007). Sur nedbør² fra forbrenningsprosesser³ har gjennom mange år senket pH i innsjøene i sørlige deler av Norge. Avrenning fra skog som har mottatt mye sur nedbør inneholder kationer, og særlig er Al³⁺ spesielt skadelig for liv i vann (Kalff 2005). Studier viser en sterk sammenheng mellom en innsjøens helsetilstand og hvilken pH den har (Gunn and Mills 1998) (se bilde 5). I Norge er innsjøene spesielt sensitive for lav pH fordi berggrunnen består av mye granitt, som har lite av den viktige bufferen bikarbonat.

² Definert som regn, tåke eller snø med pH < 5,6.

³ Lufttransportert H₂S og NO_x fra industrien.

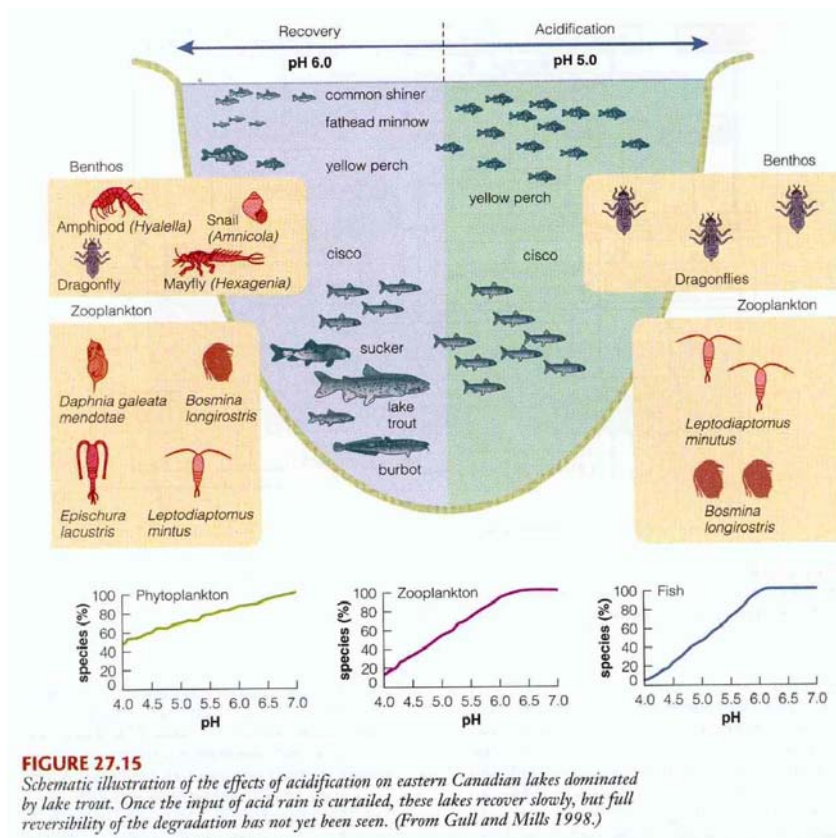


FIGURE 27.15
Schematic illustration of the effects of acidification on eastern Canadian lakes dominated by lake trout. Once the input of acid rain is curtailed, these lakes recover slowly, but full reversibility of the degradation has not yet been seen. (From Gull and Mills 1998.)

Bilde 5: Viser hvordan pH påvirker artsrikheten; ved økende forsuring forsvinner arter og samfunnsstrukturen endres, ved gradvis bedret tilstand (økende pH) stiger antallet arter og næringsnettet får flere nivåer. Figuren er lånt fra John Grays forelesninger i Akvatisk forurensning.

Et mål på innsjøers helsetilstand er den viktige topp-predatoren ørret (*Salvelinus namaycush*) (Gunn and Mills 1998) som er en nøkkelart i innsjøer. Ørretyngel dør i pH-verdier under ca 5,4 og ørretbestanden synker dramatisk under denne grensen. Dette endrer hele næringsnett-dynamikken. Når ørret forsvinner pga lav pH er det noen arter fisk som klarer seg; vanligvis abbor og sik. Ørret er en fiskespisende fisk som holder disse planktonspisende fisk i sjakk, og når den er borte vil dyreplankton bli utsatt for hard predasjon.

Lavere pH fører også direkte til at det kalkholdige eksoskjelettet til krepsdyr og andre artropoder løses opp. Under pH = 5 er det ingen $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ løst i vannet til å bygge skall. Gunn & Mills (1998) viser at det er både lav næringstilgang og den direkte dødeligheten grunnet lave pH-verdier som fører til tap av arter (Gunn and Mills 1998).

Næringsalter og produksjon

Næringsaltene nitrogen og fosfor er svært viktige for totalproduksjon og diversitet i akvatiske systemer. Næringsstoffene begrenser planteplanktonets produksjon (Elsner, Fagan

et al. 2000), og næringsfattige innsjøer vil derfor ofte være mer artsfattige på grunn av konkurranse (tetthetsregulering). Det er påvist en sterk sammenheng mellom artsrikhet og primærproduksjon (Dodson, Arnott et al. 2000), selv om denne ikke er lineær men viser at artsrikheten har en topp i innsjøer med midlere produksjon. Vann i alpine og lavalpine områder skiller seg ofte, men ikke alltid, fra lavlandssjøer med hensyn til produksjon og temperatur. Lavlandssjøer kan også være oligotrofe og ha lave temperaturer, men gjennomsnittlig vil lavlandssjøer ha høyere temperatur og høyere innhold av næringsalter og organisk karbon. Dels som en følge av dette vil det forventes at de er mer artsrike.

En grunn til dette skillet mellom innsjøer i ulike høydesoner er at innsjøer i fjellområder ikke blir gjødslet med avrenning fra landbruket, slik mange innsjøer i lavlandet blir. Det er likevel mange innsjøer i lavlandet som ikke blir gjødslet fra jordbruksavrenning, og disse er ofte oligotrofe eller dystrofe (næringsfattige med mye organisk karbon) skogsvann. Denne faktoren kan slå begge veier, da vann som blir overgjødslet kan få redusert mangfold (ved ekstrem grad av eutrofiering). Gjødsling har en buetformet ("humpet kurve") effekt på artsrikheten. I den ene enden av skalaen er de ultraoligotrofe innsjøene (oftest høyt over havet) med klart, rent vann nesten uten næringsstoffer, og i den andre enden finnes de overgjødslete, med gradvis tilgroing av autotrofe alger.

Andre viktige faktorer for lokal artsrikhet

Gjennomstrømningshastighet ("flushing rate")

En hver innsjø mottar nedbør og tilsig av vann samtidig som noe av vannet renner/siger ut og noe fordamper. Hastigheten til denne utskiftningen av vannet i innsjøen kan ha betydning for om arter klarer å leve der. Er hastigheten for høy vil mange arter bli spylt ut fordi de har dårlig svømmekraft, men er vannet for stillestående blir det anoksisk og giftig da heterotrofe bakterier bryter ned organisk materiale som ikke resirkuleres. Nedbør og tilsig bringer alloktont materiale til innsjøen, og kan i faser med stratifisering være av betydning for produksjonen. På global skala ser man at artsrikhet korrelerer med nedbørsmengden (Gaston 2000), og det kan tenkes at nedbørsmengden også indirekte henger sammen med artsrikhet i vann, da med en humpet kurve, hvor den ene enden av skalaen (lite nedbør) representerer områder med lav alloktont tilførsel, og den andre enden (mye nedbør)

representerer en veldig høy gjennomstrømningsrate og dermed en utspyling av både næringsstoffer og arter.

Reguleringer i økosystemet

Et ledd i næringsnettets kan kontrolleres nedenfra, ved begrenset næringstilgang ('bottom-up' effekt), og /eller ovenfra ved predasjon ('top-down' effekt) (Kalff 2005; Hessen, Faafeng et al. 2006). Zooplankton tilhører et viktig ledd i den akvatiske næringskjeden, og befinner seg mellom primærprodusentene og karnivore dyregrupper, først og fremst fisk og større invertebrater. I mange innsjøsamfunn er zooplankton et avgjørende ledd for innsjøen i forhold til både stoffomsetning og evne til selvrensing. Dyrene selv lever for det meste av planktonalger, og er viktig mat for planktivor fisk. Ved et intensivt beitepress fra planktivor fisk, kan zooplanktonet (arter eller grupper) ekskluderes fra systemet midlertidig eller permanent. Det gjelder spesielt de større artene av cladocera og copepoda, som er lettere bytter for de visuelle predatorene. Dette tillater redusert beitepress på planteplankton, mens fisken holder zooplanktonet nede på et minimum. Planktivore fiskeslag som kan "switche", altså har flere retter på menyen (for eksempel bunnlevende invertebrater og insektlarver), er "verre" for zooplanktonet da de kan opprettholde høy bestandtetthet, selv når zooplanktonet er nedbeitet (Kalff 2005). Hvis vannet har et eller flere piscivore (fiskespisende) fiskeslag kan balansen gjenopprettes ved at disse kontrollerer planktivore fiskearter som beiter på zooplankton (Faafeng, Hessen et al. 1990). Antall ledd i næringskjeden er altså også av betydning for hvilke og hvor mange arter zooplankton det er mulig å finne i et system. I fiskerike vann både i lavlandet og i høyfjellet er ofte zooplanktonets gjennomsnittlige størrelse mindre, og man finner få store individer og arter. Dette indikerer en 'top-down' kontroll av krepsdyrene. Ser man derimot på fisketomme vann på fjellet finnes ofte store copepoder (*Heterocope spp.* og *Cyclops spp.*) og cladocerer (*Daphnia spp.*, *Polyphemus pediculus*) samt rotiferen *Asplanchna priodonta* (Nilssen 1976). Disse blir da kontrollert av 'bottom-up' effekten, da næringen som begrenser deres vekst og utbredelse både består av fotoautotrofe alger som det finnes rikelig av (jfr. klorofyllanalyser) og små zooplanktonarter. Primærprodusentene selv er som regel begrenset både ovenfra (beitepress) og nedenfra (nærings salt-begrensning), og dette fører i innsjøene til at det svinger mellom store oppblomstringer som tømmer vannet for næringsalter, til fullstendig nedbeiting.

Zooplankton er selektive på størrelsen av fødepartiklene, slik at i innsjøer der små zooplankton dominerer er det ofte større mengder store planteplankton og vice versa (Brønmark and Hansson 1998).

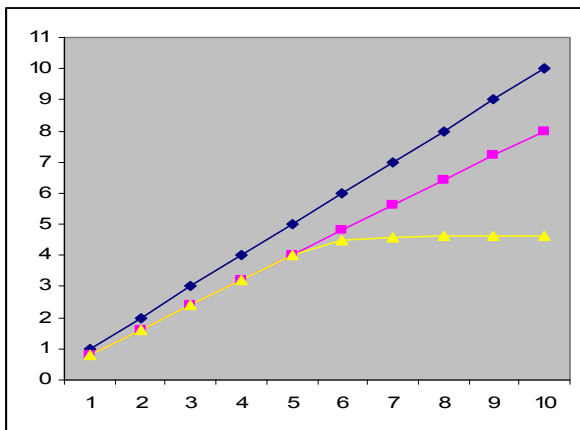
Oppblomstringer av kolonidannende blågrønnalger/ cyanobakterier (spesielt slektene *Anabaena* og *Microcystis*), er vanlig utover sommeren i oligotrofe vann grunnet bakterienes konkurransedyktige opptaksevne av N og P (Hessen, Faafeng et al. 2006). Disse bakteriene beites i liten grad av zooplankton, enten fordi de er giftige eller fordi de er vanskelige å bryte ned og dermed har liten næringsverdi (Elser, Fagan et al. 2000). Både biomasse og sammensetning av planteplanktonarter kan derfor påvirke artssammensetning og diversitet av zooplankton. I del 1 (eget datasett) ble alle innsjøenes innhold av klorofyll (som mål på primærproduksjon) og fosfor (som mål på næringsbegrensning) målt og tatt med som mulige forklaringsvariabler.

Sesongvariasjon

I de fleste økosystemer vil arter avløse hverandre suksessivt i løpet av en sesong, i form av såkalte M-bølger, dvs en syklus hvor bestanden (-er) øker opp til et toppunkt for deretter å stupe rett ned til en svært lav bestand, hvoretter det tar litt tid før den igjen øker (Kalff 2005). Hos dyreplankton er det kjent at når den første våroppblomstringen av planteplankton, spesielt diatomeer, er beitet ned, skjer en slik påfølgende "krasj" i dyreplanktonet like etter (Sommer, Gliwicz et al. 1986; Fukami and Morin 2003), på grunn av manglende fødetilgang eller predasjon. Når dyreplanktonet forsvinner, finner ulike algearter rom for å blomstre opp og overtar systemet for en stund. Avhengig av hvilke typer alger det er, kan de bli beitet ned igjen av de resterende dyreplanktongruppene. Slike suksesjoner, eller sesongvariasjoner gjør at man sjelden finner alle arter som eksisterer i systemet til en hver tid. Tall fra Fukami og Morins (2003) studier viser at så lite som 40 % av artene som eksisterer i et samfunn er til stede på et gitt tilfeldig tidspunkt (Fukami and Morin 2003). Dette blir som et "snapshot-foto", et øyeblikksbilde ved innhenting av vannprøver. Resultatene er da på grunnlag av den øyeblikksmessige situasjonen i systemet, og man kan ikke inferere noe om hele økosystemet. For å få et riktig bilde av hvilke og hvor mange arter som finnes i et system, må man kanskje sample gjentatte ganger gjennom sesongen, og helst gjennom flere år.

Utbredelse og overlevelsesvilkår i ferskvann

Regional skala: En arts utbredelse avhenger av hvilke muligheter den har (hatt) til å spre seg. Dyreplankton spres via menneske- eller dyrevektorer (primært fisk og fugl), med vann og vind, men deres relative betydning for denne spredningen er lite kjent (Havel and Shurin 2004). I innsjøer beliggende med korte avstander (mindre enn 10 km) er det vist at lokale interaksjoner (konkurransen, predasjon) betyr mer for diversiteten enn tilførselen av nye arter (Havel and Shurin 2004). På samme måte vil store avstander (ti til tusenvis av km) føre til geografiske avgrensede områder, og påvirke lokale samfunnsstrukturer. Gaston (2000) mener at den lokale artsrikheten oftere er proporsjonal med, men litt lavere enn den regionale. Alternativet er at den lokale artsrikheten har et tak, hvor den flater ut mens den regionale fortsatt stiger, men dette er dårligere dokumentert (Gaston 2000).



Figur 1 En tenkt sammenheng mellom regional og lokal artsrikhet. Mørkeblå linje er der de to er helt like, rosa linje er der hvor lokal er lavere men proporsjonal med den regionale, og gul linje er der den lokale artsrikheten har et tak, hvor den flater ut. Egen figur.

Hessen et al. (2006) mener at fjellkjeder kan være en slik hindring for regional utbredelse, og kan gjøre andre geografiske variabler som bredde-/lengdegrad og høyde over havet mindre tydelige (Hessen, Bakkestuen et al. 2007).

Geologi: Utbredelse avhenger også av innsjøens geologiske alder (spesielt i Norge/Svalbard). Vann som ligger i områder der isen nylig har ligget (isbreer) er vesentlig yngre enn dem som er lokalisert i sørlige jordbruksområder. Immigrasjon kan være sparsom på grunn av innsjøens geologiske alder, og vilkår for overlevelse påvirkes av det lave næringsinnholdet. Næringsstoffer fra berggrunnen i nedbørsfeltet fraktes til innsjøene via avrenning og erosjon,

og dette er en prosess som tar tid. Innsjøens pH og innhold av ioner og næring vil derfor være påvirket av områdets bergarter og beliggenhet (Strøm 1944).

Et annet spørsmål er om den lavere diversiteten i høyfjellet skyldes at dyrene ikke har migrert dit (ennå) og eventuelt hvorfor. Spørsmålet er rett og slett hvilken vekt som kan tillegges de faktorene som er inkludert når det ikke er sikkert om det er mulig for alle dyr å migrere og etablere seg i alpine/subalpine innsjøer. Kunne det ha eksistert flere arter? I så fall er effekten av temperatur (toleranse) på artsrikheten mindre enn det ser ut til, eller den korrelerer tilfeldig med diversiteten. Mange artikler og studier viser imidlertid at temperatur er viktig for overlevelse, selv om sammenhengen ikke er lineær (Green and Fisher 2004). Dette er noe av det som skal testes i denne studien.

Man har ofte funnet stor artsrikdom i kalde og ugjestmilde strøk, slik som på Svalbard, noe som kan skyldes at de artene som har etablert seg der har endret toleranse for temperatur og salinitet. De har tilpasset seg, for eksempel ved kortere reproduksjonstid og har tatt i bruk pigmenter for å beskytte seg mot økt UV-stråling, noe som ville ha gjort dem mer sårbare i sydligere breddegrader med visuelle predatorer til stede.

Lokal skala / habitat diversitet: Døgnvariasjon i den horisontale distribusjonen er ofte å finne i grunne innsjøer, og viser tilpasning til en trade-off mellom predasjonsunngåelse og fødetilgang (Brønmark and Hansson 1998; Kalff 2005). På dagtid samles pelagiske arter av zooplankton i makrofyttvegetasjonen mens de om natten beveger seg mer ut i den pelagiske sonen (Grigorovich 1998; Walseng, Hessen et al. 2006). Dette er av betydning for hvilke og hvor mange arter som befinner seg på et tilfeldig sted i en innsjø, og det er bakgrunnen for at det ble samlet flere steder og med både vertikale (fra bunnen) og horisontale håvtrekk i hver innsjø ved innsamling av dyreplankton. Den tydelige døgnmessige vertikale migrasjonen som de fleste makrozooplankton har, har mange mulige forklaringer, men er fortsatt på hypotesestadiet. Mye tyder på at migrasjonen som går mot dypere vannlag ved morgengry og oppover mot epilimnion etter solnedgang er et kompromiss mellom næringstilgang og predasjonsunngåelse (Dini and Carpenter 1992).

Jo mer næringsstoffer og primærproduksjon et vann har jo mer av lyset vil absorberes, og desto mindre lys trenger ned mot bunnen. Større arter, for eksempel krepsdyr, oppholder seg dagtid i eller like over hypolimnion, der minimalt av lyset trenger ned, for å skjule seg

for visuelle predatorer. Likevel må de opp til overflaten eller den fotiske sonen for å spise, fordi det er der algene befinner seg. Derfor finner man ofte en ulik distribusjon av arter vertikalt; de større mikrokrepsdyrene, som *Heterocope saliens* og *Daphnia galeata/hyalina* vil sjeldent befinne seg i det øverste vannlaget der fisk er til stede (Rinke and Petzoldt 2008), mens mindre arter som *Bosmina longispina* og *Mesocyclops leukarti* ofte vil være å finne her. Marine studier har også sett på den horisontale døgnvariasjonen, og hypotesen er at de littorale formene oftere migrerer mot dypere vann (horisontalt) og de pelagiske migrerer vertikalt mot dypere lag for å søke ly, slik at abundansen totalt er større om natten i overflatelaget og littoralt. I fisketomme vann er den vertikale migrasjonen tydelig redusert (Dini and Carpenter 1992), slik at distribusjonen av arter fremstår som jevnere, og man finner flere arter av predatoriske makrozooplankton.

Mål

Denne oppgaven er en masteroppgave og har som mål å analysere og finne parametre som best kan predikere / forklare artsrikheten av flercellet zooplankton i norske innsjøer, hvor artsrikheten defineres som antall arter av zooplankton (per innsjø).

Oppgaven er delt i to, der del I er egen prøvetaking i tyve norske innsjøer og analyser av disse, og del II er analyser av en database utarbeidet av Norsk Institutt for Naturforskning.

Målet er å finne svar på følgende spørsmål:

1. Kan høyde over havet forklare artsrikhet av zooplankton i norske innsjøer?
2. Hvilke andre miljøvariabler kan forklare variasjonen i artsrikhet av zooplankton i norske innsjøer?

Disse spørsmålene vil jeg prøve å besvare ved å teste dem statistisk. Det settes en grense på 5 % sannsynlighet (p -verdi < 0.05) for at prediktorvariablene skal kunne tilfredsstillere kravet om at resultatet ikke er tilfeldig. Hvis det er mer enn 5 % sannsynlig (p -verdi > 0.05) at resultatet er tilfeldig, blir variabelen ikke regnet som en signifikant forklaringsvariabel.

Variablenes forklaringssevne testes også, og denne prosenten er relativ i forhold til de andre forklaringsvariablene, men forteller likevel hvor mye den forklarer av variasjonen.

3. Materialer og metoder

Del I: Eget materiale og arbeid

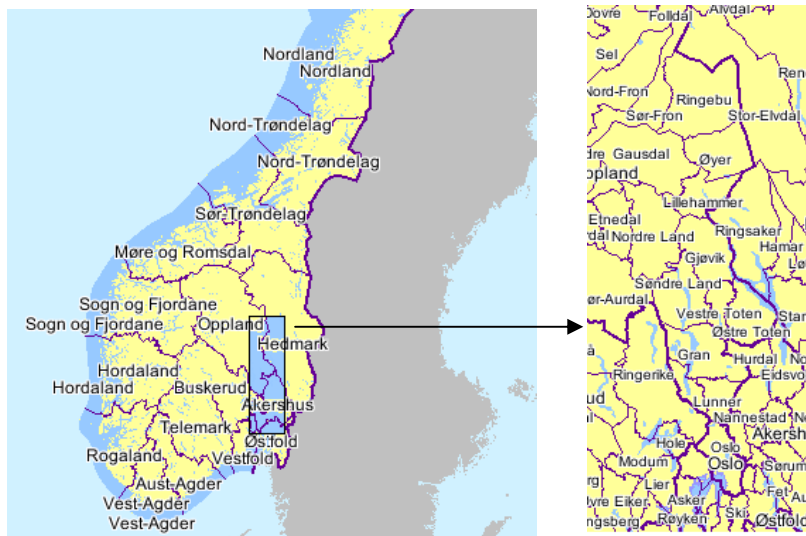
Lokaliteter

Innsjøene i feltarbeidet ble valgt ut slik at jeg i størst mulig grad skulle dekke ulike innsjøtyper og lokaliteter i to ulike høydesoner. Utvalget av innsjøer ble foretatt spesielt med tanke på ulike nivåer av næringsalter og organisk karbon samt forskjellige areal. Lokalitetene ble også valgt med hensyn til fremkommelighet, fordi det ellers ville bli for vanskelig å gjennomføre. Prøvetakingen foregikk i juli og august 2007, og innsjøene ble samlet en gang.

Tabell 3.1: Oversikt over innsjøene hvor egen prøvetaking ble gjort:

Lavlandet / Osloområdet	Lillehammerfjellet/Rondane
Lyseren, Østfold (161 moh)	Nevelsvatn (900 moh)
Nøklevann, Oslo (163 moh)	Malmtjern (950 moh)
Gjerssjøen, Akershus (40 moh)	Okstjern (950 moh)
Verkensvann, A.hus (100 moh)	Djupen (917 moh)
Svinsjøen, Akershus (100 moh)	Ner-Åstvatn (931 moh)
Bogstadvannet, Oslo (145 moh)	Bølvatn (1006 moh)
Sognsvann, Oslo (150 moh)	Langrumpa (1013 moh)
Østensjøvannet, Oslo (107 moh)	Muvatn (1052 moh)
Lutvann, Oslo (165 moh)	Musvolltjern (900 moh)
Øyern, Lillestrøm (100 moh)	'Rondvasshøgda' (1236 moh)

Figur 2 under viser hvilken del av landet innsjøene i studien befinner seg i.



Figur 2 Dette området av Sør Norge ble undersøkt i feltarbeidet.

Samplingmetodikk og identifisering

I en studie av Walseng et al. (2000) av pelagisk og littoral artsrikdom blant mikrokrepsdyr i 2466 norske innsjøer, der man fant til sammen 120 arter: 77 cladocerer, 31 cyclopoide og 12 calanoide copepoder, viste det seg at nesten alle arter som ble funnet i pelagiske prøver også fantes i de littorale, men ikke omvendt (Walseng, Hessen et al. 2006). Med utgangspunkt i dette ble det i alle tilfeller tatt prøver i littoralsonen, og der det var mulig i den pelagiske sonen, med både vertikale og horisontale håvtrekk. Fra hvert vann (i Tabell 3.1) ble det samlet én gang i løpet av juli/august 2007. Ideelt sett ble håvtrekkene tatt fra båt. I noen lokaliteter var det vanskelig eller umulig⁴ å sette ut båt, derfor ble alle prøvene i disse vann tatt fra land eller brygge. Det ble tatt i alt fire håvtrekk per lokalitet: tre vertikale håvtrekk (fra bunnen og opp) og ett horisontalt trekk, evt. ett håvtrekk fra strandkanten, for å få med de littorale artene. Zooplankton ble tatt med håv med diameter 25 cm, maskevidde 40 μ m og filterkopp i bunnen.

Prøvene ble oppbevart kaldt, på dramsglass, fiksert med 5-10 dråper Lugol. Lugol ble valgt som fikseringsmiddel fordi det farger preparatene slik at individene blir lettere å identifisere under stereolupe.

⁴ På for eksempel Østensjøvannet er det ulovlig å sette ut båt. Nøkle vann og Lutvann ligger langt inni skogen og jeg hadde ikke assistent til å hjelpe å bære båten (ca 1,5 km). I Rondane gikk vi 2-3 timer til to av lokalitetene.

Etter innsamling av zooplankton, ble ca 1 ml av innholdet i dramsglassene tatt ut med pipette og lagt i tellekammer. Hvert glass ble ristet forsiktig for å blande innholdet og det ble pipettert flere ganger fra hvert glass, av i alt fire prøver fra hver innsjø. Under stereolupe ble de ulike artene identifisert, slekts – eller artsbestemt og registrert for hver innsjø, og deretter telt. Artsbestemmelse ble gjort i samråd med veiledere (Dag O. Hessen og Jens P. Nilsen) og ved hjelp av litteratur og bestemmelsesnøkler (Scourfield and Harding 1966; Hessen 1983).

Analyserte variabler i eget datasett

Følgende forklaringsvariabler er tatt med i analysen og antas å være sentrale for samfunnsstruktur og artsantall:

- *DOC*; dissolved organic carbon, eller oppløst organisk karbon. Karboninnholdet sier noe om hvor brunt vannet er, såkalt humusinnhold, og er høyere i sure, dystrofe sjøer med stor alloktontilførsel. Humus gir lav pH og påvirker samfunnsstruktur av primærprodusenter pga redusert lysgjennomtrengning, samt ofte høy produksjon av heterotrofe bakterier.

- *ChlA*; klorofyll a som mål på algebiomasse, som sier noe om næringsinnholdet i vannet. Mye nitrogen (N) og fosfor (P) gir økt primærproduksjon og er vanligere i bosettings- og jordbruksområder, mens lav produksjon er mest vanlig i skog og fjell. Produksjon og algebiomasse vil av grunner som er nevnt ovenfor også kunne påvirke zooplanktondiversitet.

- *Temperatur*; vannets temperatur. Dette vil indirekte gjennom næringsnettet kunne påvirke zooplankton. Men også direkte ved at temperatur påvirker livssyklus, vekstrate og konkurranseforhold hos zooplankton.

- *Hoh*; høyde over havet. Dette kan være en sekundær parameter som gjenspeiler avtakende temperatur med høyde over havet, men kan også spille en rolle i seg selv.

Responsvariabler:

- *Crustacea*; mikrokrepsdyr, antall arter av disse.

- *Zooplankton*; det totale antall av dyreplankton, inklusive rekke Rotifera.

Plantep plankton/klorofyll

Klorofyll ble prøvetatt fra ca 30 cm under overflaten i 1 liters plastflasker, oppbevart mørkt og kaldt og filtrert innen ett døgn med GF/C filter. Fra hver vannprøve ble det filtrert 3 ganger = 3 uavhengige GF/C filtre. Filtrene ble etter filtrering i felt oppbevart i 10 ml polypropylenrør med kork, pakket i aluminiumsfolie (mørkt) og frosset frem til ekstraksjon. Klorofyll ble beregnet ut fra det filtrerte vannvolum, som varierte fra 50 til 250 ml i forhold til algemengde i vannet.

Metode for ekstraksjon av klorofyll: 10 ml 90 % aceton ble tilsatt hvert av polypropylenrørene med filtrene i og satt mørkt over natten, eller ca 24 timer. I løpet av denne tiden vil klorofyllet ha løst seg i acetonet. Heretter ble 2 ml av acetonekstraktet pipettert over i kyvetter og avlest i et TD 700 Fluorometer; Rf-verdien. Så ble 1 dråpe svovelsyre tilsatt røret, og en ny avlesning gjort i Fluorometeret; Re-verdien. De tre prøvene fra hver innsjø ble slik testet hver for seg, og gjennomsnittlig klorofyllverdi for innsjøen først laget etter at konsentrasjonene var uavhengig beregnet. For å finne konsentrasjonen av klorofyll i µg klorofyll/ml ekstrakt ble det regnet om etter formelen: $1,13(Rf-Re)/V$ (iflg. instruksjonsbok).

Vannkjemi og temperatur

Vannprøver for analyse av DOC; oppløst organisk karbon, og total fosfor ble tatt direkte fra vannet i innsjøene i mørke, 100 ml syrevaskete glassflasker, en pr. lokalitet, fra ca. 40 cm under vannoverflaten. Relativt innhold av DOC ble målt med spektrofotometer som absorbanse på ca 330 nm, som gir høy absorbanse for løst organisk karbon (humus). Tallene for absorbanse er sammenlignet direkte, som mål på innsjøens relative konsentrasjon av oppløst organisk karbon (da jeg ikke hadde noen annen kjent konsentrasjon av DOC til å lage en standardkurve med).

Total fosfor brukes som mål på oppløst næring i vannet og kan si noe om innsjøens primærproduksjon. Det var meningen å finne konsentrasjonen ved hjelp av kjemiske analyser, men dessverre ble disse vannprøvene stående for lenge før analysene ble gjort og kunne ikke brukes.

Temperaturen ble målt for hver lokalitet, med et vanlig termometer, ved samme dyp som den øvrige prøvetakingen.

Artsbestemmelse av zooplankton

Mikrokrepsdyr

Dyreplanktonet ble undersøkt under stereolupe (10x -50x) og artsbestemt ved hjelp av bestemmelsesnøkler og personlig veiledning (jfr. over). For copepoder ble artsbestemmelse bare foretatt der det var voksne hunner til stede, da dette er meget vanskelig på nauplier og copepoditter uten å gå veien om genetiske analyser. Dette var umulig av flere grunner, både tidsmessige og kostnadmessige, samt metodiske. Arter som ikke kunne bestemmes eller skilles ved hjelp av lupe (for eksempel *Bosmina longispina* og *B. longirostris*), ble mikroskopert for å få frem særskilte kjennetegn. Det ville ha vært for tidkrevende å mikroskopere alle individer, spesielt ved stor individtetthet, så et visst anslag⁵ ble gjort basert på det utvalg av individer som ble artsbestemt. Dette gir noe av feilen i det utarbeidete datasettet. Det ble også benyttet noen enkle råd (fra J.P.Nilsen) til identifisering av artene makroskopisk.

Andre problemer ved artsbestemmelse var cyclomorfose og interspesifikk hybridisering som er relativt vanlig innen slekten *Daphnia spp.* Det kunne ofte være vanskelig å skille mellom cyclomorfose og hybridisering. Det er kjent at enkelte arter av slekten *Daphnia* kan danne hybridformer (Petrušek, Seda et al. 2008). Hybrider av *Daphnia galeata* med *D. cucullata* eller *D. longispina* forekommer, spesielt i innsjøer med stor habitatdiversitet / heterogent miljø, og dette er også noen av de mest utbredte formene.

Rotifera / Hjuldyr

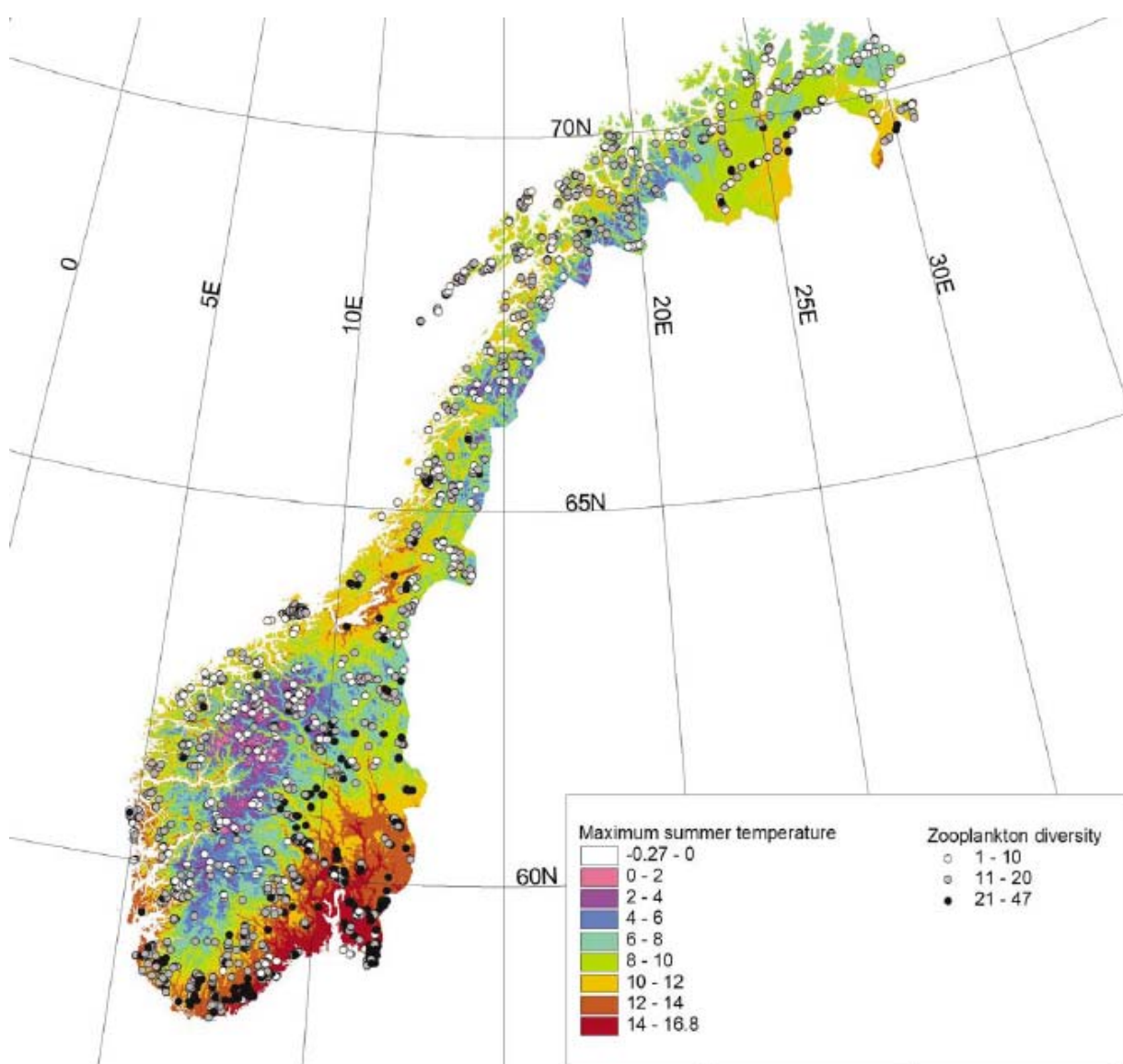
Hjuldyr er lette å kjenne igjen som gruppe, men artsbestemmelse her krever meget god kjennskap og oversikt over de ulike gruppene i systematikken, og over hvilke arter som vanligvis befinner seg i hvilke norske vann. Artsbestemmelsen som er gjort her er kanskje noe forenklet, samt at mange "arter" ikke ble bestemt lenger enn til slekt. Det ble derfor gjort slik at like individer, selv om det kunne synes å være små variasjoner (eks. *Synchaeta*-slekten som kan ha flere medlemmer til stede i samme vann), men hvor det ikke var mulig å avgjøre, ble telt som én art. Det er sannsynlig at dette fører til en underestimering av artsantallet.

⁵ En metode som ble valgt var å ta ut noen tilfeldige individer av ulik størrelse og mikroskopere dem, for å se om det var flere arter i prøven. Om det ikke viste seg å være det ble det anslått å kun være én art i prøven.

Del II: Analyser av database utarbeidet av NINA

Databasen

I denne oppgaven har jeg hatt tilgang til en database på zooplankton (mikrokrepsdyr) utarbeidet av Norsk Institutt for Naturforskning (NINA), med ulike parametre og antall av dyreplanktonarter i 1880 innsjøer i Norge. Disse dataene har jeg analysert i det statistiske programmet R. Databasen inneholder data fra innsjøer spredd utover hele landet for å lage et best mulig estimat for sammenhengen mellom miljø og diversitet (se figur 3).



Figur 3 Oversikt over samlede lokaliteter for zooplankton diversitet, og maksimale sommertemperatur i ulike deler av landet (Hessen, Bakkestuen et al. 2007).

Faktorene som er med i NINAs database:

Responsvariabel:

- *Zooplankton*; totalt antall arter av zooplankton funnet i vannet/innsjøen

Prediktorvariabler:

- *Lengdegrad og breddegrad*

- *Areal*; innsjøens overflate i km²

- *PH*; innsjøens alkalitet/surhet

- *Ledningsevne*; ioneinnhold i vannet

- *Maxtemperatur*; høyeste målte lufttemperatur

- *Høyde*; Høyde over havet

- *Gradedøgn*; antall dager x temperatur

- *Vekstdøgn*; antall dager med middeltemperatur over 5 °C

- *Alder*; innsjøens estimerte alder

- *Jordsmonn*; geologisk rikhet, avrenning (ioner) fra bergarter i området

- *Stråling*; Solinnstråling for det aktuelle geografiske område

Statistiske analyser

Alle data ble behandlet i programvaren "The R Foundation for Statistical Computing" versjon 2.8.0., eller bare R heretter. Det ble først benyttet glm; generaliserte lineære modeller, med en stegvis modellseleksjon, for å finne signifikante variabler. Glm ble valgt da disse dataene er poissonfordelte. Gam; generaliserte additive modeller ble etter hvert benyttet på NINA databasen, men på grunn av for få målinger var det ikke mulig å benytte gam på mine egne data.

Interaksjoner: Når man sjekker for interaksjoner mellom prediktorvariabler, ser man etter om en faktor påvirkes av en annen faktors tilstedeværelse. Hvis det er slik at jo mer det er av faktor 1 jo mer er det også av faktor 2 behøver det ikke være noen interaksjon, men om faktor

2 øker jevnt i forhold til faktor 1 til et visst nivå, og deretter synker den jo mer det blir av faktor 1, da interagerer de kanskje. I en modell bør derfor alltid interaksjoner sjekkes, med eller uten mistanke (Crawley 2002).

Modeller: I en stegvis modellseleksjon føres først alle variablene opp i modellen, uten interaksjoner, altså med " + " mellom hver variabel. Dette kalles den maksimale modellen. Analysen i R gir hver variabel en p-verdi som sier noe om variabelens betydning for responsen, når alle variabler er tatt hensyn til, og når en variabel fjernes fra modellen, ser man hvor mye av forklaringsverdien som mistes. Den variabelen med høyest p-verdi (minst signifikans) utelates fra modellen, og det lages en ny modell. Dette er stegene, som må gjøres individuelt og i riktig rekkefølge. R bestemmer ikke hvilken modell som er best, man må analysere de enkelte modeller og se dem i forhold til hverandre. Ved modeller med interaksjoner settes det opp " * " mellom variablene som kan tenkes å interagere. Dette ble gjort her, mellom variablene geologisk rikhet, ledningsevne og lengdegrad. Etter prøving og feiling ender man til slutt opp med en modell der alle variabler er signifikante på det nivå man har bestemt seg for. Her er $p < 0.05$ brukt som grenseverdi for signifikant nivå. Den enkleste modellen er som regel den beste, og hvis man ikke kan få en AIC verdi for hver modell som forteller hvilken som er best, velges ofte den enkleste.

Da glm gir kun lineær respons av typen $y = ax + b$, og man ikke alltid kan regne med slike under naturlige forhold, ble det også benyttet gam, som lager en grafisk tilnærming som ikke nødvendigvis er rettlinjet. Estimatet blir dannet ved flere sammensatte stigningstall gjennom punktene, noe som kan resultere i en graf som svinger oppover, nedover, i en bue, eller har sykliske svingninger. Gam gir altså estimater for ikke-lineære regresjoner, noe som kan være aktuelt for visse variabler.

Tabellene (i Appendix I og II) viser beregningene til R: *estimatet*; stigningstallet i den lineære responsen, *standardfeilen*; $\sqrt{\text{variansen/observasjonene}}$, *t-verdien*; et tall som sier noe om sannsynligheten for at nullhypotesen er *feil*, og *p-verdien*; sannsynligheten for at dette resultatet er tilfeldig. Antall observasjoner påvirker disse estimatene, slik at jo flere observasjoner som er gjort jo sterkere står argumentene imot nullhypotesen. Gam gir ikke noe estimat for ett stigningstall, noe som er logisk da den benytter flere ulike slike.

4. Resultater

Del I: Resultater fra eget feltstudium

I sone 1 – lavlandssonen (Østlandet) ble det totalt funnet 40 ulike arter av flercellet dyreplankton i de ti innsjøene som ble studert, mens i sone 2 – alpinsonen (Rondane-Lillehammer) ble det funnet til sammen 29 arter. (En fullstendig liste over alle arter som ble funnet i forbindelse med feltarbeidet finnes i Tabell 6.1 i Appendix I.)

Gjennomsnittlig antall arter per innsjø i sone 1 var 17,4 arter og 10,1 arter i sone 2.

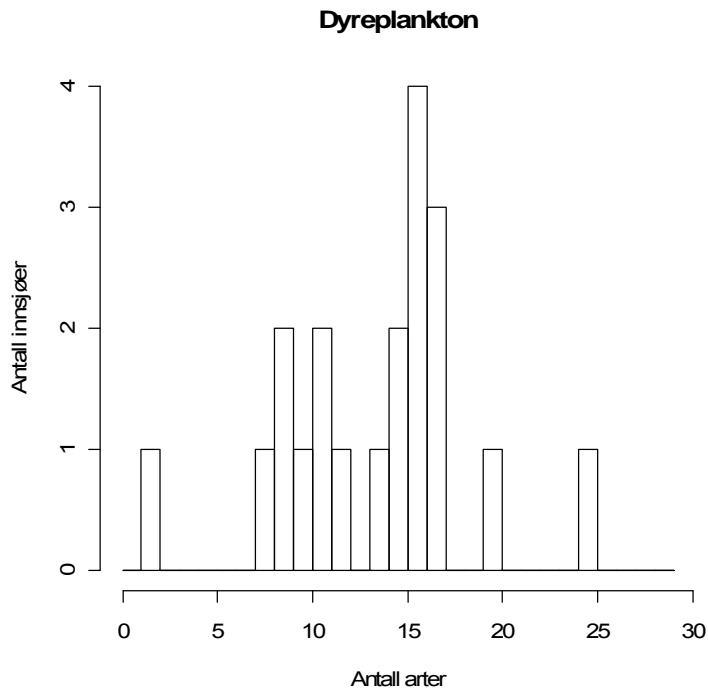
Tabell 4.1 viser at gjennomsnittet for både organisk karbon, klorofyll og temperatur var høyere i sone 1 enn i sone 2..

Tabell 4.1. Navn på innsjøer og alle målte data i mitt eget arbeid.

Navn	Nr	Sone	DOC	ChIA	Temp	Hoh	Crustacea	Total.zoo
Lyseren	1	1	0,068	0,371	15	161	9	16
Nøkle vann	2	1	0,397	0,152	19	163	9	17
Gjerssjøen	3	1	0,108	0,226	18	40	11	17
Verkensvann	4	1	0,178	0,190	18	100	10	16
Svinesjøen	5	1	0,038	0,714	18	100	9	15
Bogstadvann	6	1	0,197	0,354	17	145	11	17
Sognsvann	7	1	0,586	0,140	18,5	150	10	15
Østensjøvann	8	1	0,170	0,336	21	107	10	20
Lutvann	9	1	0,178	0,144	17	165	10	16
Øyeren	10	1	0,080	0,314	17	100	12	25
Gjennomsnitt			0,200	0,294	17,9	123,1	10,1	17,4
Nevelsvatn	11	2	0,090	0,181	12,5	900	8	15
Malmtjern	12	2	0,091	0,238	14	950	5	10
Djupen	13	2	0,071	0,096	12	917	10	14
Neråstvatn	14	2	0,095	0,082	12,5	931	6	11
Langrumpa	15	2	0,091	0,055	13	1013	5	8
Bølvatn	16	2	0,109	0,054	13	1006	5	11
Okstjern	17	2	0,062	0,205	11,5	950	7	12
Muvatn	18	2	0,046	0,063	13	1052	6	9
Musvolltjern	19	2	0,110	0,038	14	900	5	9
Rondvass	20	2	0,005	0,028	10	1236	1	2
Gjennomsnitt			0,077	0,104	12,6	985,5	5,8	10,1

Analyser av datasett fra felt i R

En oversikt over frekvensen av dyreplanktonarter viser at fordelingen av artsantall ikke er normalfordelt, og at tyngdepunktet av arter per innsjø lå på omkring 15 (figur 4).

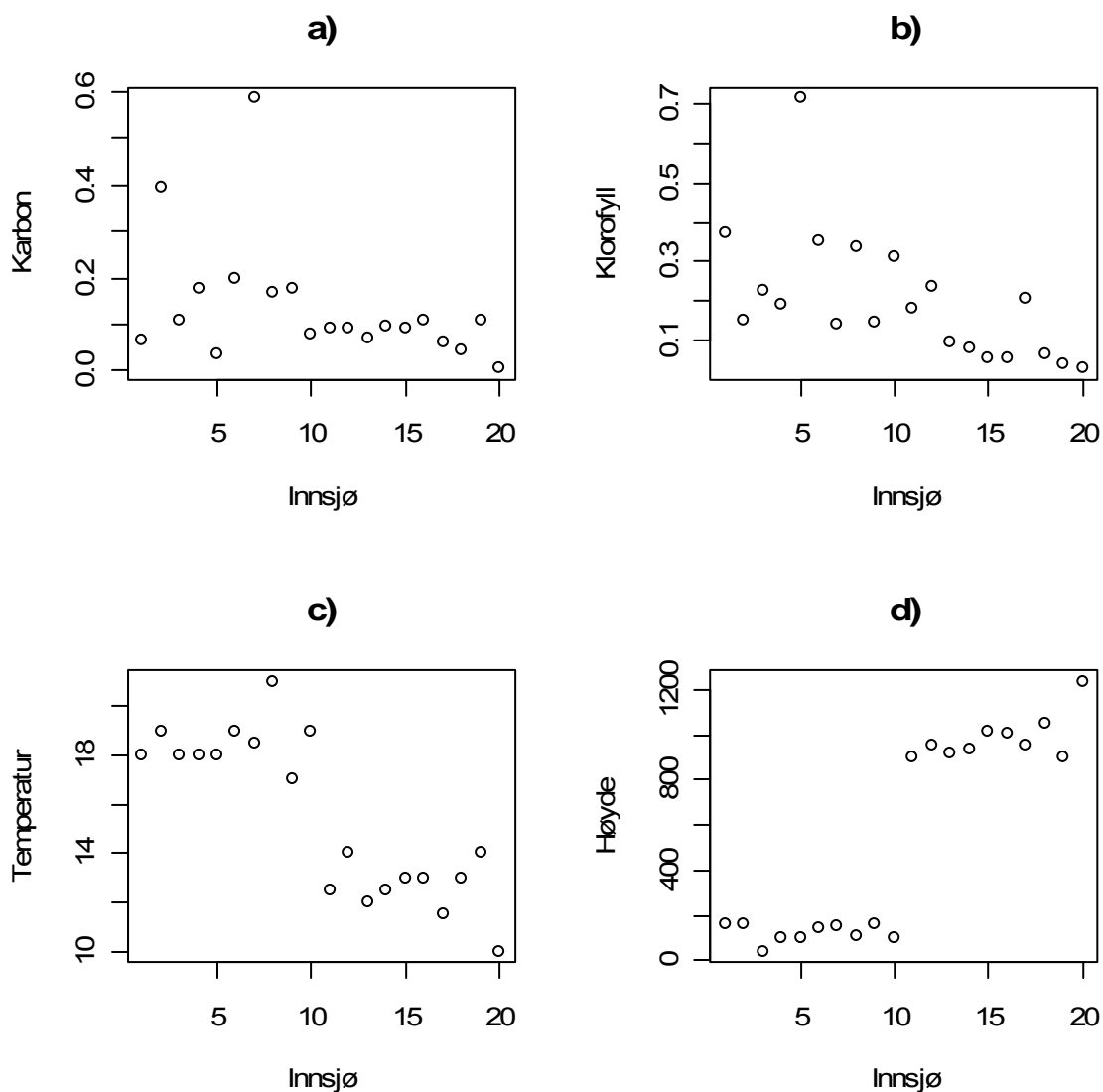


Figur 4 Fordeling av artsantall på innsjøer.

Ingen innsjøer hadde spesielt mange arter (>25) og det var få meget artsfattige innsjøer med i denne studien. Dette kan henge sammen med at mange av innsjøene er middels produktive og av middels størrelse.

Innsjøene og deres forhold til de enkelte målte parametre vises først i figur 6, som illustrerer innsjøenes beliggenhet i forhold til måleverdier. I figur 5 tilsvarende innsjønummer 1 til 10 alle innsjøene i sone 1, og nummer 11 til 20 tilsvarende sone 2.

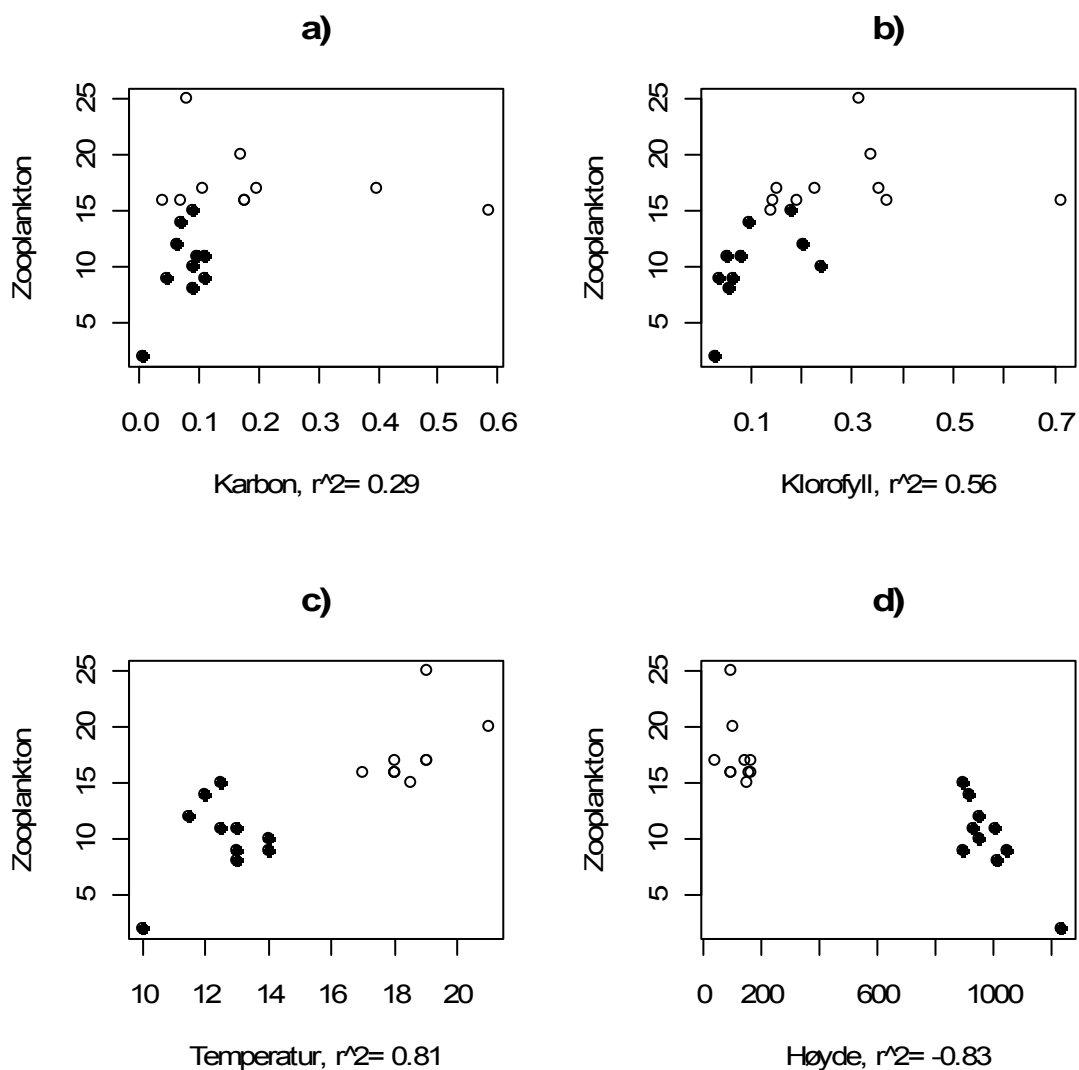
I figur 5 **a)** ses ujevne, til dels høye verdier for karbon/humusinnhold i lavlandsinnsjøer (sone 1), men jevnt lave verdier i høyere lokaliteter (sone 2). I **b)** vises gjennomsnittlig litt høyere verdier for klorofyll i sone 1, men det er en tydelig "utligger" som drar opp gjennomsnittet. Plottet i **c)** viser at temperaturen er negativt korrelert med høyere lokaliteter. Det fjerde plottet **d)** viser at alle innsjøer i sone 2 (11 til 20) ligger mye høyere enn de i sone 1.



Figur 5 Plott av verdiene for organisk karboninnhold, klorofyll, temperatur og høyde over havet for de tyve innsjøene; innsjø nummer 1 til 10 i lavlandet og nummer 11 til 20 i alpin/subalpin sone.

Figur 5 viser et tydelig skille mellom innsjøene i sone 1 og sone 2 i forhold til temperatur (c), men et nokså diffust forhold mellom høydesonene med hensyn til innhold av klorofyll og organisk karbon, selv om gjennomsnittet for alpin/subalpin sone er lavere.

I korrelasjonsanalyse (Pearson's correlation) ble det funnet en svak korrelasjon mellom antall arter og variabelen for oppløst organisk karbon, men en ganske sterk korrelasjon med variablene for klorofyll, temperatur og høyde over havet (se figur 6). Effekten av disse variablene på artsantallet er vist grafisk i figur 6.



Figur 6 Målte verdier av a) Oppløst organisk karbon, b) Klorofyll, c) Temperatur og d) høyde over havet i forhold til antall arter av dyreplankton (y-aksen); svarte prikker alpin/subalpin og hvite prikker er lavlandet. Korrelasjonskoeffisienten r^2 , etter Pearson's correlation.

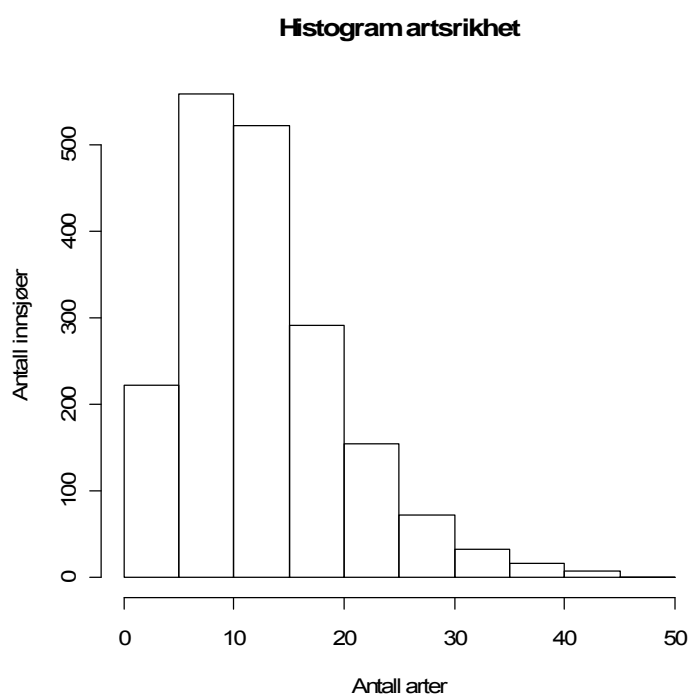
Figur 6 a) til c) viser at høyden er en sterk faktor uansett forklaringsvariabel. Det er både mindre oppløst organisk karbon og klorofyll og lavere temperatur i alpine vann. Effekten av høyden d) blir derfor kanskje den mest utslagsgivende i denne analysen.

Etter stegvis modellseleksjon i R viste den minimale adekvate modellen (glm-analyse) at høyde over havet var eneste signifikante variabel (se Tabell 6.3. i Appendix I), med 58 % forklart variasjon. Dette betyr at selv om alle fire variabler ser ut til å kunne forklare noe av variasjonen i artsantall (grafisk og ved korrelasjonsanalyse), var det bare høyde over havet som var signifikant som forklaringsvariabel i en multivariat modell. Høyde forklarte i denne analysen alt alene, og de andre variablene ble derfor ikke signifikante.

Del II: Resultater fra analyser av NINAs datasett

Analyser i R av NINAs datasett med målinger av 1880 innsjøer i Norge. Her er bare krepsdyrplankton inkludert, derfor kan det gjennomsnittlige artsantallet per innsjø bli noe lavere enn for del 1, der også hjuldyr var inkludert.

Ettersom artsantall er telldata med ukjent maksimum forventes de å være tilnærmet Poisson-fordelt (figur 7), men variansen er høyere (Kolmogorov-Smirnov test; $p < 0.001$) slik at multivariate tester bør bruke en quasi-Poisson fordeling for å kontrollere for overdispersjon.



Figur 7 Histogram; plott som viser frekvensen av antall mikrokrepsdyrarter i 1880 norske innsjøer.

Histogrammet viser at det er mest vanlig med mellom 5 og 15 arter, og mer uvanlig med mer enn 30 arter i ett vann.

I multivariate analyser er det ofte et problem å velge de rette prediktorvariablene, da enkelte variabler kan substituere hverandre og samvirke. Tolkningen er ikke alltid entydig, og jeg har derfor benyttet flere modeller, med og uten interaksjoner for å finne de viktigste parametrene. Ved å analysere artsantallet (som respons) i forhold til alle de ulike variablene i datasettet fra NINA i R, ble resultatet av den første analysen etter en stegvis modellseleksjon denne modellen:

Modell 1: $\text{Artsantall} \sim^6 \text{Breddegrad} + \text{Maxtemperatur} + \text{Areal} + \text{pH} + \text{Gradedøgn}$. (Tabell 7.1 og 7.2, Appendix II)

P-verdien for modellen er signifikant (p-verdi < 0.000) men forklarer bare 30 % av variasjonen.

Interaksjonen mellom variablene lengdegrad, ledningsevne og jordsmonn viste seg å være signifikant, noe som kan bety at disse tre variablene ikke bør utelates fra modellen. En alternativ modell til Modell 1 er derfor:

Modell 2: $\text{Artsantall} \sim \text{Lengdegrad} * \text{Ledningsevne} * \text{Jordsmonn} + \text{Breddegrad} + \text{Areal} + \text{pH} + \text{Maxtemperatur} + \text{Gradedøgn}$ ⁷ (Tabell 7.3 i Appendix II)

P-verdien for denne modellen er signifikant, og forklarer 31.3 %, noe mer enn Modell 1.

Med GAM (generaliserte additive modeller) ble det endelig laget en modell som også lager ikke-lineære estimater. En ny modell med alle variablene ble satt opp og usignifikante variabler fjernet stegvis fra modellen, til en modell hvor kun signifikante variabler gjensto. Gam-modellen summerer opp seks variabler som signifikante for artsantallet:

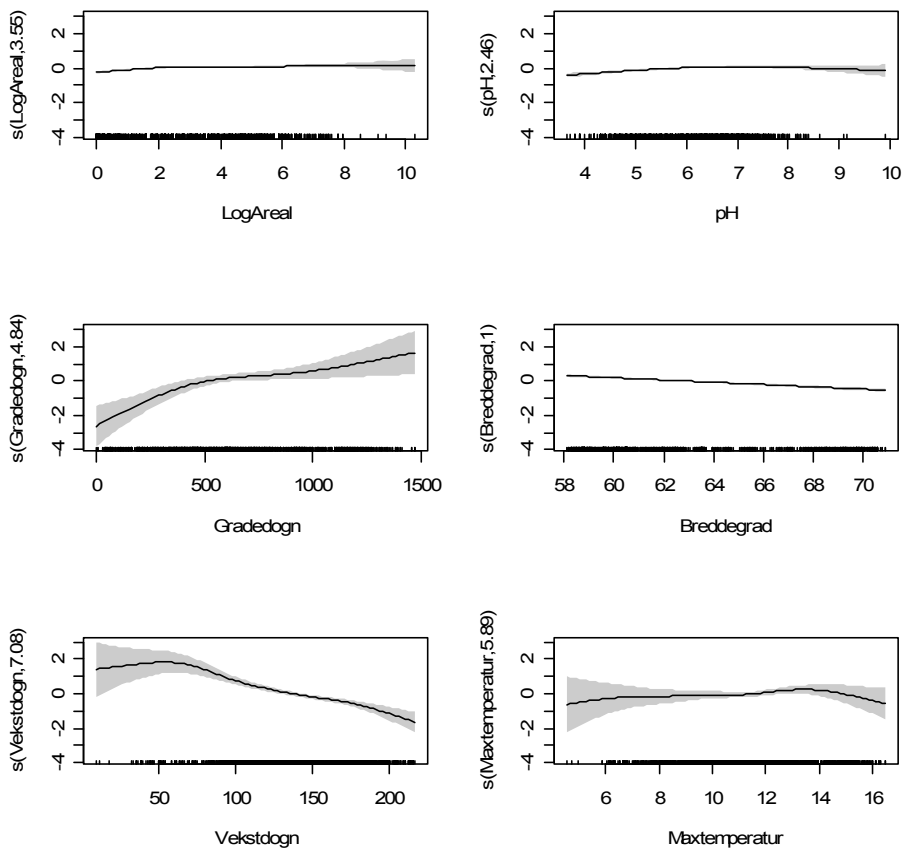
Modell 3: $\text{Artsantall} \sim \text{Areal} + \text{pH} + \text{Gradedøgn} + \text{Breddegrad} + \text{Vekstdøgn} + \text{Maxtemperatur}$ (Tabell 7.4 i Appendix II).

Denne analysen gir en ny signifikant variabel som ikke var med i modellen fra glm analysen; variabelen *vekstdøgn*. Modell 3 har seks signifikante variabler (maxtemperatur; p-verdi=0.02, de andre med p-verdi < 0.0001). Denne modellen forklarer 39,6 % av variasjonen. Høyde hadde så vidt en signifikant p-verdi, men ved fjerning mistet modellen kun 0,5 % av sin forklaringssevne, og grunnet dette ble den ikke inkludert i modellen.

Modell 3 er grafisk illustrert i figur 8.

⁶ ~ er et tegn som benyttes i stedet for å skrive "forklares av". Man setter altså y-variabelen først, og alle x-variablene etter ~ tegnet.

⁷ * mellom variabelnavn betyr variabler med interaksjon, + betyr uten interaksjon.



Figur 8 Gam- plott i R. Viser de ikke-lineære forholdene mellom signifikante variabler og antall arter. Gam: generell additiv modell. Responsen er ikke lineær i forhold til prediktorvariablene. De områdene der linjen fader ut er det ikke sikkert hvilken vei linjen går.

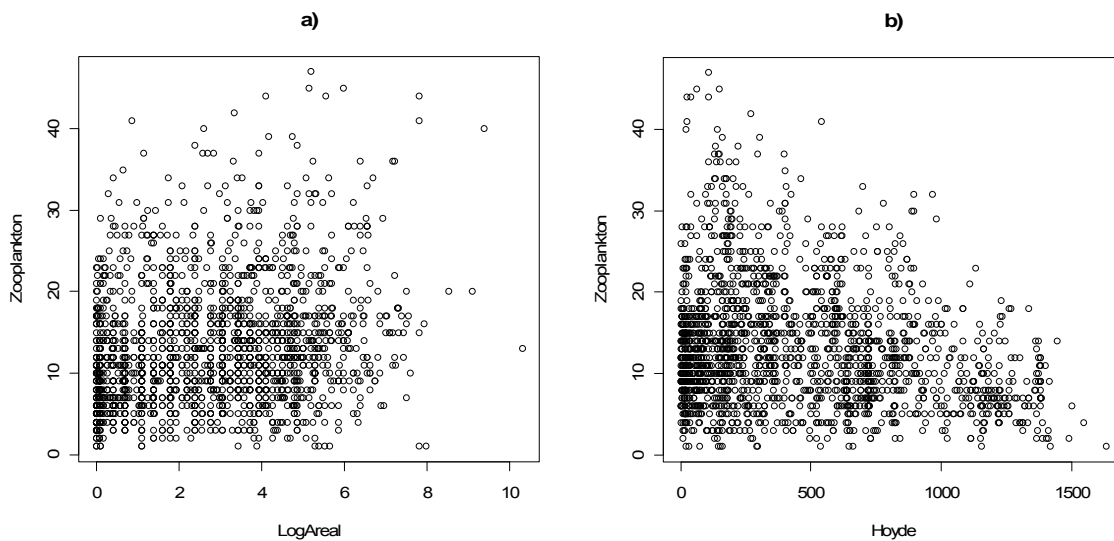
Breddegraden er den eneste variabelen som har tilnærmet lineær respons. På tross av at de andre fem variablene ikke har en lineær sammenheng, er det tydelig at de påvirker artsantallet, enten i positiv eller negativ retning. pH har en buet effekt på artsantallet, med høyest verdier ved midlere verdier av pH, noe som ikke er overraskende. Vekstdøgn tolkes av R for verdier under 50 og over 200, siden det er svært få data i disse områdene, og den brede gråskraverte linjen betyr at R ikke har sikre estimater her. Det kan derfor virke som trendlinjen for artsantallet synker med økt antall vekstdøgn, men dette er en feil. Selv om den grafiske illustrasjonen er tolket litt feil, har denne modellen den høyeste forklaringsprosenten, og alle variablene er godt innenfor konfidensintervallet.

Andre funn

Figur 9 viser forholdet mellom artsantallet og henholdsvis den svært signifikante variabelen areal, og en som mindre signifikant; høyde. Et slikt korrelasjonsplott viser spredningen av

datapunkter rundt en tenkt linje som øker eller synker i takt med økte verdier av x-variablen.

Figur 9 a) viser korrelasjonen med innsjøareal og b) korrelasjonen med høyde over havet.



Figur 9 Forholdet mellom a) areal og artsantall og b) høyde og artsantall.

Variasjonen i xy-plottet i figur 9 a) er stor, men øker ikke med økende gjennomsnitt. I figur 9 b) øker variasjonen med gjennomsnittet for artsantallet. Dette er ikke vanlig i normalfordelte distribusjoner, men i Poissonfordelingen er det laget en loglink funksjon som skal korrigere for denne uregelmessige variasjonen. Poissonfordelingen er beregnet på at variasjonen øker med gjennomsnittet av y .

Det settes til sist opp en modell med bare høyden som forklaringsvariabel:

Modell 4: Artsantall ~ høyde over havet. (Tabell 7.5 i Appendix II)

I en univariat analyse av denne modellen gis en meget lav p -verdi ($p < 2e-16$). Høyden er altså signifikant som prediktor for artsantall når den testes alene, men får liten betydning når "viktigere" variabler er med. Dette betyr mest sannsynlig at den variasjonen som høyden forklarer, tas opp av andre variabler som forklarer bedre. En modell med bare høyde får en forklaringsprosent på ca 4,5 %, men når høyde fjernes den fra den maksimale modellen (slik som Modell 1, 2 og 3), mistes bare 0,5 % av den forklarte variasjonen.

Det ser ut til å være en øvre grense for antall arter (maks. antall) som synker raskere med økende høyde enn gjennomsnittet for antall arter gjør (figur 9 b). Denne "øvre grensen" for antall arter ved for eksempel 1200 moh er ca. 20 arter, mens den i lavlandet (mellom 0 og 200

moh) ligger over 40 arter. Så selv om høyde som faktor ikke kan predikere artsantallet, ser den ut til å sette en øvre grense.

I minste adekvate modell fra modellseleksjon med glm kommer ikke høyde ut med signifikant p-verdi, og med gam har den en p-verdi på ca. 0.05 og den forklarer kun ca 0,5 % av den totale variasjonen. Når det er tatt hensyn til høyde så er både breddegrad og areal mer verdifulle som forklaringsvariabler. Dette betyr at selv om både økende høyde og breddegrad trekker artsantallet nedover, forklarer breddegrad mye mer enn høyde. Det ble sjekket for interaksjoner mellom høyde og breddegrad, og andre variabler, noe det ikke var.

5. Diskusjon

Del I: Samplingdesign og feltarbeid

Når det gjelder samplingdesign og prøvetaking, som bare er foretatt en gang per innsjø, er dette en potensiell feilkilde på grunn av følgende forhold:

Vær og vindforhold ulike dager kan gi ulik distribuering av arter i vannmassene. Sol/lysforhold og temperatur kan gi ulik distribuering av fytoplankton, og dermed følger zooplanktonet etter.

Dårlig sesong med mye regn og lite sol kan gi dårlig vekst og dermed minske sjansen for å finne sjeldne arter.

Dårlig vær kan gjøre arbeidet med samplingen vanskeligere, slik at håvtrekkene er mindre representative.

Tilfeldig sampling; fire håvtrekk er ikke nok til å finne alle arter som befinner seg i en hel innsjø, for eksempel Øyeren.

Øyeblikksbilde: Et håvtrekk en dag blir som et snapshot-foto; det gir et bilde av situasjonen akkurat i det øyeblikket, men dette kan endres raskt.

Pga vannturbulensen som håven skaper i det man trekker den opp, kan noen dyr unnslippe når de merker vannbevegelsen. Større krepsdyr som svømmer bedre er flinkere til å unnslippe håven som slippes ned i vannet.

Hvor i vannet man samler er ofte tilfeldig og man vet ingenting om bunnens topografi der man samler. Det kan være dårlige steder og gode steder. Fire replikater er regnet som nok, men er ikke det i alle tilfeller. I denne studien ble det tatt fire prøver i hver innsjø, men ved identifisering og telling fant jeg ut at variasjonen i antall arter var såpass stor mellom prøvene at det kan diskuteres om jeg burde ha tatt ti. Det er mulig at jeg da ville ha funnet flere sjeldne arter i hver innsjø. Habitatdiversitet var en faktor som ikke ble kalkulert godt nok med før prøvetakingen, og tas til etterretning.

Som masterstudent har jeg hatt tilgang på veiledning til å artsbestemme planktonet. Det er likevel ikke alltid mulig å ha en ekspert til å hjelpe seg og mye av tiden brukes bøker og litteratur til hjelp. Derfor vil det skje at noen arter ikke blir identifisert korrekt. DNA analyser er ikke blitt gjort i denne studien, men for videre og mer grundige studier ville det ha vært interessant å gjøre for eksempel en "barcode"-testing for arter og stadier som vanskelig lar seg bestemme ved standard morfologiske metoder.

Variasjon

Sesong, suksesjon/sykluser; som beskrevet ovenfor er det stor variasjon i zooplanktonets utbredelse og distribusjon gjennom både døgnet og sesongen. I vann med fisk er det ofte ikke mange store arter å finne, særlig i de øvre vannlag. Både døgnvariasjon og sesongvariasjon kan medvirke til avvik i det antall arter som er funnet fra det virkelige antallet. For å finne det komplette antall arter som eksisterer i en innsjø er det nødvendig å sample mer grundig; flere håvtrekk spredt utover innsjøen, gjentatte ganger over lengre tid. Arnott et al. (1998) mener at man ikke vil finne mer enn 40 % av alle eksisterende arter i løpet av en sesong, og at man må sample i mange påfølgende sesonger for å nærme seg det "korrekte" artsantallet (Arnott, Magnuson et al. 1998). Dette er ikke mulig å gjennomføre i løpet av et mastergradsstudium hvor man bare har en til to feltsesonger disponibelt. Likevel mener jeg at resultatene fra de ulike innsjøene i mitt eget arbeid godt kan sammenlignes, da alle samplingene er gjort på samme måte og alle kun en gang.

Del I: Resultater fra analyser

Metodene/analysene

Valg av metoder for analyse av datasettet som er utarbeidet etter egen sampling og telling av antall arter er gjort på bakgrunn av de metoder jeg har lært på kurset BIO2130 Biostatistikk ved UiO, og etter å ha reflektert over, testet og undersøkt hva som passer best for de gjeldende data (model fitting). Det var ønskelig å benytte gam (generelle additive modeller), men dette feilet da antallet observasjoner ikke var høyt nok til å gjennomføre statistikk med denne modellen. Det ble derfor kun benyttet glm på datasettet, noe som viste den lineære sammenhengen og ikke nødvendigvis forklarer variasjonen på best mulig måte. En predikert

trendlinje som er rettlinjert tar ikke høyde for de svingninger som ofte er å finne i naturlige systemer, slik som innledningsvis ble skrevet om produksjonens innvirkning på artsrikhet som har blitt funnet å være bueformet. Jeg er derfor ikke sikker på om glm var den beste modellen på dette datasettet. Korrelasjonsplott og histogram ble tatt med for å gi et inntrykk av dataene og deres innbyrdes variasjon.

Resultatene fra analysene av mitt eget datasett (p-verdier osv) var at høyde har en signifikant effekt på artsantallet, i motsetning til temperaturen og de andre parametrene, og forklaringsprosenten var høy; 58 %. Dette var motsatt av resultatene fra analysene i del II, der temperatur viste seg å forklare artsrikhet mye bedre enn høyde over havet, og høyde ikke var en like signifikant forklaringsvariabel. Høyde som sådan er jo det samme overalt, og lokalitetene for innsjøene i mitt datasett er de samme som innsjøene i databasen fra NINA, slik at de burde vise noe av det samme. Det faktum at utvalget av innsjøer ble gjort for å påvise effekt av høyde, har ganske sikkert hatt en så stor betydning at det er nettopp det som vises. Alle parametre er fra de samme lokaliteter og viser nettopp at de alle sammen varierer med høyden. Høyden blir således den eneste parameter som forklarer alt. Det eneste som er blitt vist er egentlig at det er en signifikant forskjell mellom antall arter i innsjøer lokalisert i lavere og høyere soner. Man kan ikke derfra utlede om høyde som faktor i seg selv påvirker artsrikheten eller ikke. På bakgrunn av bare tyve observasjoner er det også vanskelig å si noe sikkert om disse eller andre underliggende årsaker.

Del II: Resultatene fra analysene av NINAs database

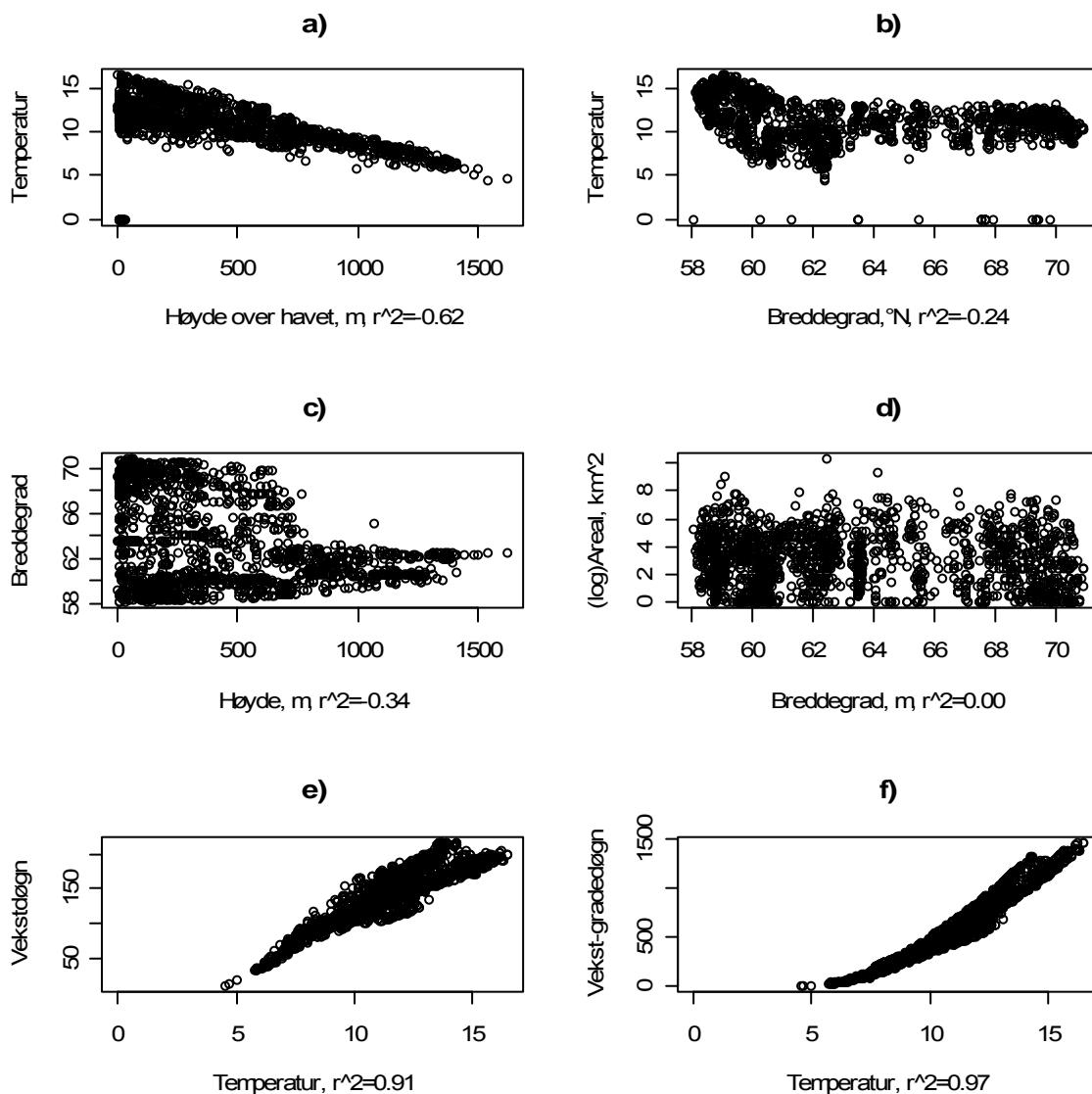
Metoder og analyser

Den beste modellen for prediksjon av artsrikhet forklarte bare 39,6 % av variasjonen.

Innsjøene i denne studien (fra NINA) er lokalisert over hele landet og dekker en rekke klimatiske soner, med en stor gradient i maksimal temperatur og breddegrad. Som vist i figur 10, er temperatur tett korrelert ($r^2 = -0.62$) med høyde over havet (a), og dette kan være grunnen til at høyde over havet forklarer lite alene, siden de samvarierer. Temperatur samvarierer i liten grad ($r^2 = -0.24$) med breddegrad (b) grunnet den sterke påvirkningen fra kystklimaet, og breddegrad ble derfor trukket frem som en sterk forklarende faktor for

artsrikhet. Temperatur og breddegrad forklarer artsrikhet på tross av at de ikke går i samme retning. Hvis de hadde korrelert ville det ikke være mulig å si hvilken som hadde den sterkeste effekten på artsantallet.

På samme måte kan man se i c) at høyde og breddegrad trekker i samme retning, det er færre høye lokaliteter jo lenger nord man kommer, selv om denne korrelasjonen er nokså svak. Derimot finnes det ingen samvariasjon mellom parametrene breddegrad og areal i d), noe som gir dem mulighet til å forklare noe hver for seg.



Figur 10 viser forholdet mellom følgende parametre: a) Temperatur og høyde; $r^2 = -0,62$, b) Breddegrad og Temperatur; $r^2 = -0,24$, c) Høyde og breddegrad; $r^2 = -0,34$, d) Breddegrad og areal; $r^2 = 0,00$, e) Temperatur og vekst-døgn; $r^2 = 0,91$ og f) Temperatur og vekst-gradedøgn; $r^2 = 0,97$.

I de siste plottene, (figur 10 e) og f)), vises at temperatur og både vekstdøgn og vekstgradedøgn er svært tett korrelert, men disse faktorene har likevel en så sterk effekt på artsrikheten at de får signifikante verdier (Modell 3 i resultater). Dette betyr at det ikke er kun den sterke samvariasjonen med temperatur som får høyde over havet til å falle ut men rett og slett at den er en dårlig forklaringsvariabel.

I den første modellen (Modell 1, med glm) fikk ikke variabelen vekstdøgn noen signifikant p-verdi, mens temperatur hadde en svært lav p-verdi. Dette kan være grunnet deres samvariasjon, hvor temperaturen er mer robust som forklaringsvariabel enn vekstdøgn. Det kan da diskuteres om maksimal temperatur nødvendigvis reflekterer vekstsesongen, grunnet svært varierende snø og ismengder og den varierende innflytelsen fra det milde kystklimaet på kystlokaliteter i forhold til innlandslokaliteter. Dette bekreftes likevel av en svært tett korrelasjon ($r^2 = 0.91$) mellom de to parametrene (figur 10 e)). I Modell 3 (med Gam) ble vekstdøgn signifikant (p-verdi < 0.0001), antageligvis fordi denne analysen bygger på andre innebygde kalkyler.

Når breddegrad velges ut som en svært signifikant variabel av R (Appendix II: Tabell 7.2 og 7.4) er det etter at det er tatt hensyn til de øvrige variabler som er med i modellen (og tidligere de som er utelatt). Når Gaston skriver at breddegraden ikke kan ses i isolasjon (Gaston 2000) forstås det at det finnes underliggende parametre som ikke vises. I dette datasettet finnes ikke flere underliggende faktorer som forklarer breddegradens forklaringssevne (bedre) og det må konkluderes med at breddegraden antagelig har mer å si alene enn noen av de andre faktorer som er målt. De eventuelle underliggende faktorer bør undersøkes videre, og faktorer som gjennomstrømningshastighet, immigrasjon/biogeografi og populasjonsdynamikk vil sikkert forklare en hel del.

Datasettet

Noen målinger i datasettet stakk seg ut og jeg har tatt hensyn til disse før analyser. Tall for maksimal sommertemperatur ble i noen tilfeller oppgitt å være 0, og målinger av ledningsevne langt over de andre (>200 osv) kunne mistenkes å være feilmålinger eller feil innførte data, slik at de fungerte som utliggere i datasettet. Dette ble korrigert ved å logtransformere dataene. Det samme ble gjort med areal.

Sammenligning av resultater del I og II

Fordeling: Histogrammene i del I og del II viser et samsvar mellom frekvensen av artsantallet; i del I vises at det mest vanlige er 15 arter, og i del II at det mest vanlige er mellom 5 og 15 arter, mens det i begge studier er uvanlig med mange arter, dvs mer enn 25-30 arter og mindre enn 5-6 arter. Begge delene konkluderer også med et nokså likt gjennomsnitt for antall arter.

Modeller: Fra analysene i R med glm og gam var det ikke noe samsvar i resultatene. Dels skyldes dette at det ikke er de samme variablene med i datasettene, bortsett fra temperatur og høyde, og dels at variablene av den grunn får ulik effekt. Det blir ikke riktig å sammenligne et datasett med 20 innsjøer med ett som har 1880. Da innsjøene i del I også er lokalisert i en mindre region (Østlandet) enn innsjøene i NINAs database (hele Norge) blir det heller ikke riktig grunnlag for sammenligning.

NINAs database: Det at databasen her er så stor gjør at analysen får veldig mange frihetsgrader og svært lave p-verdier. Man skal likevel se kritisk på statistikken da måten dataene er behandlet på er et subjektivt valg og statistikk ikke nødvendigvis gjør resultatene sanne.

Oppsummering og konkluderende bemerkninger

En oppsummering av resultatene viser at det finnes en viss predikerende evne hos en rekke forklaringsvariabler, selv om forklaringssevnen er svak.

1. Høyde over havet har en svak forklaringssevne som blir overgått av andre og mer viktige forklaringsvariabler.
2. Det finnes flere viktige prediktorvariabler for artsrikhet av zooplankton i norske innsjøer, og noen av dem som er funnet her, forklarer en del av variasjonen. Dette gjelder miljøvariablene temperatur, breddegrad, vekstdøgn/gradedøgn, pH, areal og kanskje lengdegrad. Høyde over havet forklarer svært lite av den totale variasjonen (ca. 0,5 %) og vurderes ikke som en god forklaringsvariabel.

På grunnlag av de modellene som kom frem fra analysene av NINAs database, ved hjelp av det statistiske programmet R, mener jeg at artsrikhet til en viss grad kan predikeres av høyde

over havet, selv om det finnes underliggende parametre som forklarer den bedre. I analysene av datasettet fra eget arbeid i del I er høyde over havet den beste forklaringsvariablen, men etter å ha undersøkt det mye større datasettet til NINA, synes det som denne variabelen skjuler en rekke andre faktorer, samt at en del parametre som ikke var med i studien sikkert kunne ha forklart mye av den resterende variasjonen. Konklusjonen er dermed at høyde over havet er en svak prediktor for variasjonen av artsrikhet i norske innsjøer. Videre konkluderes det med at artsrikheten har flere viktige prediktorvariabler som er med i denne studien, blant andre breddegrad, temperatur, antall vekstdøgn, pH, areal og kanskje også lengdegrad, ledningsevne og jordsmonn, selv om noen av disse parametrene har nokså lav forklaringssevne.

De lave p-verdiene i analysene fremkommer i stor grad av de mange observasjonene i datasettet (1880 innsjøer) som gir mange "frihetsgrader" i statistiske analyser. P-verdien gir kun uttrykk for hvor sannsynlig det er at resultatet er *tilfeldig*, og en svært lav p-verdi indikerer at dette er veldig lite sannsynlig og styrker argumentet. Resultatene bygges mye på denne lave sannsynligheten, men det skal ikke glemmes at det er mye uforklart variasjon. Noen av de faktorer som er beskrevet tidligere ville antagelig kunne forklare en stor del av den resterende variasjonen på ca 60 %. Det vil likevel aldri være mulig å oppnå 100 % forklaringssevne, for tilfeldige prosesser vil alltid spille inn og påvirke slik at man ikke kan forklare all observert variasjon. Et mer ideelt forskningdesign ville muligens avdekke gode prediktorer og forklare mer. Eksempler på et slikt design (som tidligere beskrevet) kan oppsummeres slik: Utvidet sampling må foregå over lengre tid og gjennom hele sesongen for å sikre at man har med alle arter. Det er ikke sikkert man trenger å sample over hele landet, så lenge det sørges for at "innsjøtyper" med alle grader av produksjon er med. Kartlegging av nedbørsfelt, produksjon, gjennomstrømningsrate, regionale og lokale immigrasjonsbegrensninger, fiskesamfunn/ populasjonsdynamikk, forurensningskilder/ menneskelig aktivitet og en del andre tenkelige parametre som kan ha innflytelse på artsrikhet bør vurderes. DNA-analyser av artene vil også kunne registrere artsantallet bedre enn morfologiske studier alene. Med slike statistiske metoder som er brukt her eller lignende kan man da muligens komme frem til og avdekke de aller viktigste prediktorer for artsrikhet av zooplankton i norske innsjøer.

6. Appendix I: Felldata

Tabell 6.1: Oversikt over hvilke arter som ble funnet i de to geografiske sonene.

Art	Lavlandet	Alpin/subalpin
Acroperus.sp	1	0
Alona.guttata	1	0
Ascomorpha.sp	1	0
Asplanchna.sp	1	1
Bosmina.longirostris	1	0
Bosmina.longispina	1	1
Bythotrepes.longimanus	1	1
Ceriodaphnia.reticulata	1	1
Collotheca.sp	1	1
Conochilus.unicornis	1	1
Cyclops.scutifer	1	1
Cyclops.strenuus	1	1
Daphnia.cristata	1	1
Daphnia.cucullata	1	0
Daphnia.hybrid	1	1
Daphnia.galeata	1	1
Daphnia.longispina	1	0
Daphnia.pulex	0	1
Diaphanosoma.brachyurum	1	1
Eudiaptomus.gracilis	1	1
Eurycercus.lamellatus	1	0
Filinia.longiseta	1	0
Heterocope.saliens	1	1
Holopedium.gibberum	1	1
Kellicottia.longispina	1	1
Keratella.cochlearis	1	1
Lecane.sp	1	0
Leptodora.kindtii	1	1
Limnosida.frontosa	1	0
Macrocyclus.sp	1	0
Macrotrix.sp	1	0
Mesocyclops.leuckarti	1	1
Ophryoxus.gracilis	1	1
Ploesoma.sp	1	1
Polyarthra.dolichopt	1	1
Polyarthra.vulgaris	1	1
Polyphemus.pediculus	1	1
Synchaeta.x	1	1
Synchaeta.xy	1	0
Thermocyclops.oithonoides	1	1
Trichocerca.sp	1	0
<i>1=funnet</i>	Sum: 40	Sum: 27
<i>0=ikke funnet</i>		

Tabell 6.2: Oversikt over innsjøenes grad av produksjon:

Produksjonsnivå	Sone 1 (lavlandet)	Sone 2 (alpin/subalpin)
Lav (oligotroft)		Rondvasshøgda Musvolltjern Bølvatn Langrumpa Muvatn Neråstvatn Djupen
Moderat (mesotroft)	Sognsvann Lutvann Nøklevann Verkensvann	Nevelsvatn Okstjern
Høy (eutrof)	Gjerssjøen Øyeren Østensjøvannet Bogstadvannet Lyseren Svinesjøen	Malmtjern

(Egen inndeling)

Tabell 6.3. : Glm-analyse av datasett fra eget arbeid.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	3.0093884	0.1299941	23.150	< 2e-16
DOC	-0.2256732	0.4744799	-0.476	0.634
Høyde	-0.0007185	0.0001563	-4.597	4.28e-06

Tabellen viser at etter eliminasjon av usignifikante variabler, står høyde igjen som eneste signifikante variabel i denne analysen.

7. Appendix II: NINAs datasett

Tabell 7.1: Glm-analyse (lineær modell) i R. Alle variabler med. Uten interaksjoner.

	Estimate(log)	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	4.034e+00	1.066e+00	3.785	0.00016
Lengdegrad	-7.789e-04	7.302e-03	-0.107	0.91507
Breddegrad	-7.007e-02	1.350e-02	-5.190	2.40e-07
Areal	2.403e-05	9.302e-06	2.584	0.00987
pH	1.439e-01	1.842e-02	7.812	1.07e-14
Ledningsevne	-6.468e-03	2.266e-03	-2.854	0.00437
Maxtemperatur	2.694e-01	3.350e-02	8.041	1.84e-15
Hoyde	-3.041e-04	1.486e-04	-2.047	0.04082
Gradedogn	-1.530e-03	2.417e-04	-6.332	3.23e-10
Vekstdogn	-8.430e-04	1.501e-03	-0.561	0.57456
Alder	-9.985e-06	1.080e-05	-0.925	0.35517
Jordsmonn	-1.726e-02	1.410e-02	-1.224	0.22107
Straaling	8.621e-05	5.073e-05	1.700	0.08944

Tabellen viser den maksimale modellen med alle forklaringsvariabler med, før modellseleksjon. Markert med gult er variabler som ble fjernet fra modellen ved stegvis seleksjon; hvor man fjerner den med høyest p-verdi først.

Tabell 7.2: Glm analyse etter stegvis modellseleksjon. Forklaringsvariabler som står igjen inngår i den minimale adekvate modellen, Modell 1.

	Estimate(log(x))	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	3.245e+00	2.315e-01	14.018	< 2e-16
Breddegrad	-6.092e-02	4.319e-03	-14.104	< 2e-16
Areal	2.656e-05	9.063e-06	2.930	0.00344
pH	1.164e-01	1.502e-02	7.746	1.72e-14
Maxtemperatur	3.098e-01	2.502e-02	12.381	< 2e-16
Gradedøgn	-1.594e-03	1.729e-04	-9.217	< 2e-16

Tabellen viser resultat fra Modell 1, med signifikante variabler etter en stegvis modellseleksjon i R, med glm.

Tabell 7.3. Glm analyse i R med interaksjon, alternativ Modell 2.

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	3.063e+00	4.764e-01	6.428	1.75e-10
Lengdegrad	2.746e-02	8.738e-03	3.143	0.00171
Ledningsevne	7.214e-02	1.385e-02	5.210	2.15e-07
Jordsmonn	1.695e-01	5.271e-02	3.215	0.00133
Breddegrad	-6.778e-02	6.994e-03	-9.691	< 2e-16
Areal	2.061e-05	9.236e-06	2.232	0.02578
pH	1.382e-01	1.720e-02	8.035	1.92e-15
Maxtemperatur	3.230e-01	3.210e-02	10.062	< 2e-16
Gradedøgn	-1.635e-03	2.139e-04	-7.644	3.79e-14
Lengdegr:Ledningsevne	-5.811e-03	1.234e-03	-4.707	2.75e-06
Lengdegr:Jordsmonn	-1.174e-02	4.169e-03	-2.817	0.00491
Ledningsevne:Jordsmonn	-4.385e-02	8.926e-03	-4.913	1.00e-06
Lengdegr:Ledningsevne:Jordsm.	2.805e-03	6.898e-04	4.066	5.03e-05

Tabellen viser resultater fra modell med interaksjoner mellom de tre variablene lengdegrad, ledningsevne og jordsmonn. I motsetning til modellen som ble valgt ut etter tabell 7.2 er disse tre variablene signifikante når de settes sammen i en interaksjon, i tillegg til de fem som gjensto i Modell 1.

Tabell 7.4. Modell 3; Resultater fra GAM (ikke lineær) modell i R.

	Edf	Ref. df	F	P-value
s(LogAreal)	3.550	4.050	22.76	< 2e-16
s(pH)	2.459	2.959	20.36	8.39e-13
s(Gradedøgn)	4.843	5.343	4.73	0.0002
s(Breddegrad)	1.001	1.501	100.87	< 2e-16
s(Vekstdøgn)	7.081	7.581	8.42	8.74e-11
s(Maxtemperatur)	5.886	6.386	2.48	0.0193

R-sq. (adj) = 0.389 Deviance explained = 39.6%

Tabellen viser resultater fra gam modell der bare de signifikante variablene er tilbake etter modellseleksjon. Legg merke til at gam ikke gir noe stigningstall ettersom "estimatet" her er en rekke ulike tangenter. Modellen forklarer 39.6 % av variasjonen.

Tabell 7.5. Glm analyse med høyde som eneste parameter, modell 4.

	Estimate	Std. Error	T value	P-value
(Intercept)	15.0017208	0.2563000	58.532	<2e-16
Høyde	-0.0040197	0.0004356	-9.228	<2e-16

Tabellen viser effekten av høyde alene på artsantall, når ingen andre parametre er med i modellen.

Takk

Uten hjelp ville dette feltarbeidet ikke ha vært mulig. Jeg vil først og fremst takke min veileder Dag O. Hessen for både veiledning og hjelp til den praktiske gjennomføringen av feltarbeidet i Rondane, arbeidet med identifisering og artsbestemmelse, samt innspill og veiledning til oppgaveskrivingen.

Jeg vil gjerne også takke Birger Skjelbred, for lån av hån og utstyr og for mange gode råd og veiledning, Jens Petter Nilsen for hjelp til å artsbestemme zooplankton, Ariel Sevendal, for assistanse i feltarbeidet i Lillehammerfjellet, Knut Hessen, for assistanse i feltarbeidet i Rondane, Aleksander B. Nilsen, for assistanse i feltarbeidet i lavlandsdelen, Kim W. Sidenius, for assistanse i feltarbeidet, Ann Kristin Bakken for velvillig og uvurderlig assistanse og motivasjon i feltarbeidet, Tom Andersen for hjelp til bruk av statistikkprogrammet R og til å sette opp dataene på en fornuftig måte, Marcin Wojewodjek; for hjelp til analyse av DOC/karbonanalyser og Sissel Brubak for hjelp til klorofyllanalysene, Per Færøvik; for hjelp til labarbeid, og med å finne og bruke utstyr, og sist men ikke minst: En stor takk til Kyrre Kausrud for innspill og hjelp til statistiske analyser og vurderinger.

Referanser

- Arnott, S. E., J. J. Magnuson, et al. (1998). "Crustacean zooplankton species richness: single- and multiple-year estimates." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **55**(7): 1573-1582.
- Brønmark, C. and L.-A. Hansson (1998). The Biology of Lakes and Ponds, Oxford University Press.
- Crawley, M. J. (2002). Statistical Computing - An Introduction to Data Analysis using S-plus.
- Derry, A. M. and S. E. Arnott (2007). "Zooplankton community response to experimental acidification in boreal shield lakes with different ecological histories." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **64**(6): 887-898.
- Dini, M. L. and S. R. Carpenter (1992). "Fish Predators, Food Availability and Diel Vertical Migration in Daphnia." Journal of Plankton Research **14**(3): 359-377.
- Dodson, S. (1992). "Predicting Crustacean Zooplankton Species Richness." Limnology and Oceanography **37**(4): 848-856.
- Dodson, S. I., S. E. Arnott, et al. (2000). "The relationship in lake communities between primary productivity and species richness." Ecology **81**(10): 2662-2679.
- Elser, J. J., W. F. Fagan, et al. (2000). "Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs." Nature **408**(6812): 578-580.
- Fukami, T. and P. J. Morin (2003). "Productivity-biodiversity relationships depend on the history of community assembly." Nature **424**(6947): 423-426.
- Futuyma, D. J. (2005). Evolution, Sinauer Associates Inc.
- Faafeng, B. A., D. O. Hessen, et al. (1990). "Biomaniipulation and Food-Web Dynamics - the Importance of Seasonal Stability." Hydrobiologia **200**: 119-128.
- Gaston, K. J. (2000). "Global patterns in biodiversity." Nature **405**(6783): 220-227.
- Green, B. S. and R. Fisher (2004). "Temperature influences swimming speed, growth and larval duration in coral reef fish larvae." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **299**(1): 115-132.
- Grigorovich, I. (1998). "Bythotrephes longimanus in the Commonwealth of Independent States: variability, distribution and ecology " HYDROBIOLOGIA **379**: 183-198.
- Gunn, J. M. and K. H. Mills (1998). "The Potential for Restoration of Acid-Damaged Lake Trout Lakes." Ecology **6**(4): 390-397.
- Havel, J. E. and J. B. Shurin (2004). "Mechanisms, effects and scales of dispersal in Freshwater Zooplankton." Limnology and oceanography **49**(4): 1229-1238.
- Havforskningsinstituttet.
- Hessen, D. O. (1983). A key to zooplankton species, University of Oslo, Department of Marine Biology and Limnology.
- Hessen, D. O., V. Bakkestuen, et al. (2007). "Energy input and zooplankton species richness." Ecography **30**(6): 749-758.
- Hessen, D. O., B. A. Faafeng, et al. (2006). "Extrinsic and intrinsic controls of zooplankton diversity in lakes." Ecology **87**(2): 433-443.
- Horicka, Z., E. Stuchlik, et al. (2006). "Acidification and the structure of crustacean zooplankton in mountain lakes: The Tatra Mountains (Slovakia, Poland)." Biologia **61**: S121-S134.
- Hutchinson, G. E. (1973). "Eutrophication." American Scientist **61**(3): 269-279.

- Jankowski, T. and G. A. Weyhenmeyer (2006). "The role of spatial scale and area in determining richness-altitude gradients in Swedish lake phytoplankton communities." Oikos **115**(3): 433-442.
- Kalff, J. (2005). Limnology Inland Water Ecosystems, Prentice Hall.
- Nilssen, J. P. (1976). "Community Analysis and Altitudinal Distribution of Limnetic Entomostraca from different areas in Southern Norway" Polskie Archiwum Hydrobiologii **23**(1): 105-122.
- Petrusek, A., J. Seda, et al. (2008). "Daphnia hybridization along ecological gradients in pelagic environments: the potential for the presence of hybrid zones in plankton." Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences **363**(1505): 2931-2941.
- Rex, M. A., C. T. Stuart, et al. (2000). "Latitudinal gradients of species richness in the deep-sea benthos of the North Atlantic." Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **97**(8): 4082-4085.
- Rinke, K. and T. Petzoldt (2008). "Individual-based simulation of diel vertical migration of Daphnia: A synthesis of proximate and ultimate factors." Limnologica **38**(3-4): 269-285.
- Rohde, K. (1992). "Latitudinal Gradients in Species-Diversity - the Search for the Primary Cause." Oikos **65**(3): 514-527.
- Scourfield, D. J. and J. P. Harding (1966). A key to the British species of cladocerans.
- Sommer, U., Z. M. Gliwicz, et al. (1986). "The Peg-Model of Seasonal Succession of Planktonic Events in Fresh Waters." Archiv Fur Hydrobiologie **106**(4): 433-471.
- Strøm, K. M. (1944). High Mountain Limnology - Some Observations on Stagnant and Running Waters of Rondane. The Rondane Survey, Det Norske Vitenskapsakademi i Oslo. **No.1**.
- Vennerød, K. r. (1984). Vassdragsundersøkelser, Universitetsforlaget.
- Venterink, H. O., M. J. Wassen, et al. (2003). "Species richness-productivity patterns differ between N-, P-, and K-limited wetlands." Ecology **84**(8): 2191-2199.
- Walseng, B., D. O. Hessen, et al. (2006). "Major contribution from littoral crustaceans to zooplankton species richness in lakes." Limnology and Oceanography **51**(6): 2600-2606.