

2a:10

Kalkningseffekter på biomassa och ekosystemstruktur i sjöar

FÖRFATTARE

Marcus Sundbom, ITM, Institutionen för tillämpad miljövetenskap, Stockholms universitet

2a:10

Kalkningseffekter på biomassa och ekosystemstruktur i sjöar

FÖRFATTARE

Marcus Sundbom, ITM, Institutionen för tillämpad miljövetenskap, Stockholms universitet

INNEHÅLL

Sammanfattning 373

Bakgrund 373

Metoder 374

Indelning i funktionella grupper 375

"Biomassor" 377

Statistiska metoder 377

Tidstrender 378

Resultat och diskussion 378

Totala biomassor 378

Funktionella gruppers biomassor 378

Kvoter mellan biomassor av funktionella grupper 382

Tidstrender 386

Källförteckning 389

SAMMANFATTNING

IKEUs samtliga biologiska tidsserier från sjöar har analyserats kvantitativt. Alla taxa av växtplankton, djurplankton, bottenfauna och fisk har delats in i funktionella grupper. Nivåer och tidstrender för biomassor och för kvoter mellan biomassor har jämförts mellan kalkade sjöar och referenssjöar i syfte att undersöka huruvida IKEUs två första mål uppnåtts: långsiktiga effekter av kalkning och återställande av ekosystem som skadats av försurning. Syftet var också att visa på möjligheterna med IKEUs integrerade dataserier och vad de kan tillföra fördjupade studier av försurning och kalkning på ekosystemnivå. Många samband redovisas här för första gången och ger flera uppslag för framtida integrerade utväreringar av IKEUs dataserier.

Biomassor av flera funktionella grupper skilde sig mellan kalkade sjöar och referenser, både vad gäller nivåer och trender, men stora skillnader mellan sjöar inom de olika sjökategorierna gör det svårt att finna tydliga skiljelinjer. Sjövariation och mellanårsvariation var av samma storleksordning och kunde tillsammans förklara nästan all variation. Sjötyp (dvs. sura, neutrala och kalkade) förklarade endast några få procent av den totala variationen utom för icke-piscivor fisk, filtrerande zooplankton och autotrofa växtplankton där förklaringsgraden var större. Dessa grupper har alltså bäst förutsättningar för att studera kalkningseffekter på av ekosystem. IKEUs röding- och öringsjöar verkar orsaka stor del av sjövariationen och att utesluta dem ökade förklaringsgraden av sjötyp för flera organismgrupper.

Nivåerna av biomassa var högst i neutrala referenssjöar för alla grupper utom för litoral bottenfauna där de var högst i de kalkade sjöarna. Detta gäller även andelen filtrerare hos sublitoral och profundal bottenfauna som var högre i kalkade och överkalkade sjöar än i referenserna. Sammantaget fanns det annars inga tydliga skillnader mellan kalkade och sura sjöar vad gäller absoluta biomassor. Trofiskt relevanta kvoter mellan biomassor uppvisade ett systematiskt mönster. Kalkade sjöar var oftast intermediära i förhållande till sura och neutrala referenssjöar, vilket tyder på positiva kalkningseffekter. Kvoterna inom organismtyper/habitat var dock alltid högre i kalkade sjöar än i neutrala, medan det omvända gäller för kvoter mellan biomassor av grupper av olika typ eller från olika habitat. Detta kan tolkas som att den bentisk-pelagiska kopplingen är mindre effektiv i kalkade sjöar än i neutrala sjöar.

Tidstrendernas (mediantrend inom sjötyp) riktning var för de flesta funktionella grupper motsatt i neutrala referenser och kalkade sjöar vad gäller biomassa. För funktionella grupper av zooplankton

överensstämde dock trenderna mellan dessa sjötyper. Biomassorna för flera grupper minskade under den studerade perioden i kalkade sjöar. Trender för kvoter verkade dock vara mer stabila och de få trender som observerades hade samma riktning i kalkade och neutrala sjöar.

Om man använder överensstämmelse mellan kalkade sjöar och neutrala referenser som ett mått på hur väl kalkningsmålet om ett återställt ekosystem är uppfyllt visar denna undersökning att det inte är nått vad gäller absoluta biomassor av flertalet funktionella grupper. Däremot visar kvoter att kalkade sjöar har närmat sig de neutrala sjöarna, vilket kan tolkas som att kalkningen har gett effekter i rätt riktning vad gäller ekosystemets struktur.

BAKGRUND

Ett övergripande mål för kalkningen av sjöar är att återställa ekosystemet till situationen som rådde före försurningen. Ett ekosystem består av många komponenter som var och en är viktiga för funktionen hos systemet i sin helhet såväl som i dess delar. De flesta av de olika index som har använts för att bedöma ekologisk status för sjöar är beräknade utifrån en typ av organismgrupp, t.ex. fisk eller bottenfauna. Därtill är de beräknade utifrån kvalitativa förekomster och enskilda indikatorarter ges ofta stor vikt. Sådana typer av index kan indikera att något är fel i ekosystemet. Men för att visa att ett ekosystem är friskt eller återställt är de inte tillräckliga eftersom de inte tar hänsyn till kvantitativa relationer mellan olika grupper, vilket är mycket viktigt för ekosystemets balans och funktion. Visst kan det mycket väl vara så att när ett index med tyngdpunkt på biodiversitet visar på god status gäller detta även ekosystemets struktur och funktion. Men ett sådant antagande grundar sig snarare på önsketänkande än på fakta och anledningen till det är helt enkelt att det sällan det finns tillräckligt med mätdata för att belysa hela ekosystemets status.

Arbetet inom IKEU och dess mätprogram har redan från början syftat till att vara integrerat och omfatta alla viktiga delar av ekosystemen. I IKEUs sjöar finns kvalitativa och kvantitativa tidsserier av växtplankton, djurplankton, bottenlevande djur och fisk. I många sjöar har även bakterier och makrofytter undersökts vid ett eller flera tillfällen. Inför den pågående IKEU-utvärderingen har tillgängliga data för olika organismgrupper analyserats och resultaten har presenterats i separata rapporter inom delprojekt 2a "Kemiska och biologiska effekter av kalkning i sjöar" (Holmgren, 2008; Persson, 2008b; Stendera, 2008; Sundbom, 2008; Östlund, 2008). Även tidigare har publikationer som använt IKEU-data oftast be-

gränsats till enskilda delar av ekosystemet eller till en enda funktionell grupp i taget (t.ex. Appelberg, 1998; Persson, 2001; Willén, 2006; Persson, 2008a). Integrerade arbeten, i betydelsen att de inkluderar flera trofinivåer, har i regel varit av programbeskrivande karaktär och grupperna har ändå behandlats separat (t.ex. Appelberg *et al.*, 1995; Appelberg & Svenson, 2001). På sjösidan har jag bara lyckats finna två publikationer som går längre. Persson & Appelberg (2001) beskriver effekterna av kalkning på plankton, bottendjur och fisk utifrån ett produktivitetsspektiv. Och slutligen Holmgren (2001) som är det enda arbete som hittills jämfört grupper sinsemellan, dvs. försökt att studera näringsvävens struktur och funktion. Hon studerade både gruppöverskridande storleksfördelning och biomasseförhållanden. Resultaten visade att storleksfördelningen inte skiljde sig mellan kalkade och okalkade sjöar och att semikvantitativa biomassor i kalkade sjöar överensstämde bättre med neutrala än med sura referenssjöar. Säkra slutsatser gick dock inte att dra på grund av att sjöarna var mycket variabla inom kategorierna och att de sura referenserna inskränkte sig till endast två sjöar.

Idag finns data från både fler sjöar och fler år. Möjligheterna är alltså större nu att göra jämförelser som inkluderar flera organismgrupper. Alla nya möjligheter kan dock knappast rymmas i denna rapport. Syftet med denna studie är snarare att genom en grovkornig beskrivning av hur olika funktionella grupper förhåller sig till varandra i olika sjökategorier visa på de möjligheter som IKEUs insamlade data kan erbjuda. De två första av IKEUs mål har varit centrala för val av jämförande analyser: 1) långsiktiga effekterna av kalkning i försurade vatten; 2) att bedöma om den svenska kalkningsverksamheten återskapar ekosystem som med avseende på artsammansättning och biologisk mångfald liknar situationen före försurning. Men som arbetets titel antyder fokuseras här på biomassor och förhållanden mellan funktionella grupper snarare än på artsammansättning och mångfald.

Rapporten innehåller figurer och tabeller som belyser skillnader mellan kalkade sjöar och referenser. De ger även en uppfattning om vilken potential IKEUs insamlade data har för fortsatta systemekologiska studier. Jag har dock inte hunnit gå till botten med alla observerade samband och trender. En del observerade mönster skulle möjligtvis kunna förklaras genom att jämföra med abiotiska variabler, men de jämförelserna har inte rymts inom detta arbete. Slutligen har jag medvetet avstått från att använda avancerade multivariata metoder, vilket annars kan vara frestande med denna typ av dataunderlag. Jag tror att man först måste söka förstå de grundlägg-

gande och uppenbara mönstren innan det är lönt att leta efter latent och multivariata samband. Men en naturlig fortsättning på detta arbete kan mycket väl ha en multivariat ansats som inkluderar enskilda arter och olika abiotiska variabler.

Och faktiskt, efter att denna rapport hade sammanställts har ytterligare ett arbete om ekosystemstruktur i IKEU-sjöar publicerats där just multivariata metoder använts i mycket stor utsträckning. Där har Goedkoop och Angelers (2009) använt snarlika grunder för att dela in organismerna i funktionella grupper, förutom för fisk som inte finns med i deras analys. De har begränsat studien till en kortare tidsperiod och gör heller inga trendanalyser. Även om vissa grundläggande jämförelser upprepas utgör rapporten en naturlig fortsättning av mitt arbete eftersom den även undersöker mönster för hur ekosystemstruktur hänger ihop med abiotiska faktorer. Utöver ”biomassa” använder de även andra mått som är relevanta för ekosystemet struktur, t.ex. olika diversitetsindex. Dessutom använder de multivariata metoder för att plocka ut vilka taxa som rent statistiskt bidrar mest till de observerade mönstren. På grund av att Goedkoops och Angelers rapport blev offentlig så sent har jag inte kunnat korsreferera till den, men rapporten rekommenderas alla som vill tränga djupare in i detta ämne. Rapporten har även ett avsnitt där ekosystemets funktion har studerats med hjälp av stabila isotoper av kol och kväve.

METODER

Jag har använt de biologiska mätdata från perioden 1986–2007 som tillhandahålls IKEUs CD med rapporterade mätresultat. Information om insamlings- och bestämningsmetoder finns beskrivet av Wilander m.fl. (2008) samt på IKEUs hemsida (<http://info1.ma.slu.se/IKEU/>). För fiskdata har jag utgått från filer sammanställda av Kerstin Holmgren, Fiskeriverket. I dessa filer saknades data från sjöar som bara ingått kortare perioder i fiskprogrammet (nya sjöar och kalkavslutssjöar). För bottenfauna har alltid höstprover använts, även de år då prover finns tagna under andra årstider. Biomassor av litoralbottenfauna i kalkade sjöar begränsas till perioden 1998–2004 p.g.a. förändringar i metodik. Av samma anledning har endast fiskdata efter 1993 använts eftersom en annan nättyp användes innan dess (Holmgren, 2008). Annars har ambitionen varit att använda så mycket som möjligt av det befintliga datamaterialet. I Tabell 1 ges en översikt av de kvantitativa data som använts och där framgår också hur provtagningsprogrammet för olika sjöar och organismgrupper har förändrats under åren. För vissa jämförelser har jag använt hela

materialet, och för andra har urvalet begränsats till en kortare period. Aktuell period anges i anslutning till resultattabeller eller figurer, annars har dataunderlaget varit enligt Tabell 1.

Indelning i funktionella grupper

Växtplankton har delats in i autotrofa och mixotrofa. Autotrofa, eller fotoautotrofa, mikroalger förlitar sig på fotosyntes och därmed oorganiska källor av kol och näringsämnen. Mixotrofa arter kan utöver fotosyntes tillgodogöra sig kol och näringsämnen från organiskt material t.ex. genom fagocytos av bakterier eller löst organiskt kol. Det finns även rent heterotrofa arter men jag har valt att sammanföra dessa med de mixotrofa. Eftersom kunskapen om enskilda arters diet i många fall är obefintlig har jag indelat taxa på basis av vad man vet om deras grupp generellt. Till autotrofa växtplankton fördes taxa av grupperna, Bacillariophyceae, Conjugatophyceae, Cryptophyceae, Cyanophyceae, Loxophyceae, Prasinophyceae, Xanthophyceae och Chlorophyceae, med undantag för de mixotrofa släktena *Polytoma* och *Polytomella* tillhörande den sistnämnda gruppen. Grupper som är kända för att hysa många mixotrofa eller heterotrofa arter är Chrysophyceae, Craspedophyceae, Dinophyceae, Euglenophyceae, Haptophyceae och Raphidophyceae. Samtliga arter av dessa klassades här som mixotrofa. Huvudsakliga källor har varit (Jansson et al., 1996) och en online checklista som underhålls av BOING (Baltic On-line Interactive Geographical and Environmental Information Service; <https://jolly.fimr.fi/Checklist3.nsf/>).

Den funktionella gruppindelningen av djurplankton grundades framförallt på en sammanställning av Morgan (1980) som i sin tur är baserad på flera tidiga arbeten av Gliwicz (1969a; 1969b). Morgans sammanställning ger indelningsgrunder i flera dimensioner samtidigt, inklusive storlek, trofinivå och fångstmetod. För att förenkla har jag försökt att kondensera all denna information till att omfatta endast två grupper: predatorer och filtrerare/gripare. De senare är till största delen växtätare men kan även livnära sig av detritus, bakterier och mindre djur (t.ex. ciliater). Trots detta har jag alltså valt att inte göra en finare indelning här eftersom gränserna är flytande pga. att många arter är omnivora eller dåligt kända. Till predatorer räknades alla Cyklopoida copepoder, släktena *Heterocope* och *Erytemora* inom Calanoida, Cladocererna *Polyphemus*, *Bythotrephes* och *Leptodora*, samt rotatorien *Asplanchna*. Övriga taxa fördes till gruppen filtrerare/gripare.

Alla bottenfaunataxa delades in i funktionella grupper med hjälp av datorprogrammet ASTERICS (AQEM/STAR Ecological River Classification Sys-

tem; <http://www.aqem.de>) som har Moog (1995) som grundkälla för olika arters ekologi. Mjukvaran delar in organismer efter hur de söker föda och anger totalt tio olika funktionella grupper: Grazers and scrapers, Miners, Xylophagous taxa, Shredders, Gatherers/Collectors, Active filter feeders, Passive filter feeders, Predators, Parasites och Other Feeding Types. Varje taxa ges en viktad siffra för var och en av dessa kategorier. En specialiserad art får hela vikten i en enda grupp, medan för en art med bredare födopreferenser kan vikten fördelas på flera olika grupper. Dessa vikter kan sedan användas för att beräkna varje arts procentuella bidrag till respektive grupp. ASTERICS har framförallt utvecklats för fauna i rinnande vatten och tyvärr saknas information och födosätt för många taxa som förekom i IKEUs sjöar. För de flesta taxa för vilka matchningen misslyckades har jag antagit att de har födopreferenser som liknar närbesläktade taxa med lyckad klassificering enligt ASTERICS. I övriga fall har jag hämtat information från andra källor, främst från webbsajter om miljöövervakning i Kanada och USA där liknande system för gruppindelning av akvatiska evertebrater används. När alla bottenfaunataxa hade klassats (procentuellt) gjordes ytterligare en indelning för att erhålla en mer hanterbar mängd grupper. De tio grupperna slogs samman i fyra grupper: a) Grazers and scrapers + Miners + Xylophagous taxa (\approx herbivor), b) Shredders + Gatherers/Collectors (\approx detritivor), c) Active + Passive filter feeders (\approx planktivor) och d) Predators + Parasites (\approx predator). Eftersom ingen detaljerad information gavs för gruppen "Other" fördelades den jämnt över alla grupper utom rovdjuren. Jag har även framöver använt de engelska beteckningarna för en del av de funktionella grupperna.

Fisk delades in i piscivora (fiskätande) och icke piscivora enligt följande. Abborre längre än 18 cm antogs vara 100 % piscivora medan för abborre 12–18 cm antogs andelen fisk i födan öka från 0 till 100 % proportionellt mot kroppslängden, och slutligen antogs abborre < 12 cm vara icke-piscivor. Dessa antaganden överensstämmer med de som fiskeriverket utgår från i sina beräkningar av olika index (enligt bedömningsgrunder). Dessutom antogs gädda vara 100 % piscivor samt ål och lake vara piscivora till 50 %. Övriga fiskarter klassades som icke piscivora, detta gäller även de laxfiskar och karpfiskar som kan äta fisk om tillfälle ges. I praktiken innehåller gruppen piscivora i de studerade sjöarna främst större abborre och gädda. Vid jämförelser som innehåller trofiska grupper av fisk har därför alla sjöar som saknar abborre och främst innehåller öring eller röding (Abiskojaure, Bösjön och Särnamannasjöarna) uteslutits för att inte riskera missvisande resultat.

TABELL 1. Översikt av de kvantitativa biologiska mätdata som använts för de olika analyserna. Tabellen inkluderar alla IKEU-data som fanns tillgängliga då denna studie inleddes (sommaren 2008). Tidsintervallet anger första och sista år det finns data; i regel finns data från alla år under angiven period. Bottenfauna (BF) och fisk är tagna en gång per år medan plankton är provtagna 4–7 ggr per år.

| | Sjö | Antal prover | Phyto | Zoopl | Lit BF | Sublit BF | Prof BF | Fisk |
|-----------------------|-----------------|--------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| Kalkade | Blanksjön | 34 | 2005-2006 | 2005-2007 | - | 2005-2007 | 2005-2007 | - |
| | Bösjön | 236 | 1997-2006 | 2000-2007 | 1998-2004 | 1990-2007 | 1990-2007 | 1994-2007 |
| | Ejgdesjön | 204 | 1997-2006 | 2000-2007 | 1998-2004 | 1990-2007 | 1990-2007 | - |
| | Geten | 2 | - | 2007-2007 | - | - | - | - |
| | Gyltigesjön | 202 | 1997-2006 | 1990-2007 | 1998-2004 | 1990-2007 | 1990-2007 | 1994-2007 |
| | Gyslättsjön | 224 | 1997-2006 | 2000-2007 | 1998-2004 | 1990-2007 | 1990-2007 | 1994-2007 |
| | Källsjön | 244 | 1997-2006 | 1996-2007 | 1998-2004 | 1990-2007 | 1990-2007 | 1994-2007 |
| | Lien | 248 | 1997-2006 | 1990-2007 | 1998-2004 | 1990-2007 | 1990-2007 | 1994-2007 |
| | Långsjön | 224 | 1997-2006 | 2000-2007 | 1999-2004 | 1990-2007 | 1989-2006 | 1994-2007 |
| | N. Särnamannas | 160 | 1997-2006 | 2000-2007 | 1999-2001 | 1995-2007 | 1996-2007 | 1994-2007 |
| | Nässjön | 34 | 2005-2006 | 2005-2007 | - | 2005-2007 | 2005-2007 | - |
| | Rädsjön | 2 | - | 2007-2007 | - | - | - | - |
| | Rödingträsket | 2 | 1997-1997 | - | - | - | - | - |
| | Skifsen | 2 | - | 2007-2007 | - | - | - | - |
| | Stengårdshultas | 236 | 1997-2006 | 2000-2007 | 1998-2004 | 1990-2007 | 1990-2007 | 1994-2007 |
| | Stensjön, Åva | 236 | 1997-2006 | 1996-2007 | 1998-2004 | 1990-2007 | 1989-2007 | 1994-2007 |
| | Stora Härsjön | 246 | 1997-2006 | 1991-2007 | 1998-2004 | 1990-2007 | 1990-2007 | 1994-2007 |
| Tryssjön | 236 | 1997-2006 | 2000-2007 | 1998-2004 | 1990-2007 | 1990-2007 | 1994-2007 | |
| V. Skålsjön | 244 | 1997-2006 | 1990-2007 | 1998-2004 | 1990-2007 | 1991-2005 | 1994-2007 | |
| Neutralea ref. | Abiskojaure | 250 | 1988-2006 | 2000-2007 | 1995-2007 | 1992-2007 | 1991-2007 | 1994-2007 |
| | Allgiuttern | 298 | 1986-2006 | 1996-2007 | 1986-2007 | 1989-2007 | 1986-2007 | 1994-2007 |
| | Fiolen | 296 | 1987-2006 | 2000-2007 | 1988-2007 | 1989-2007 | 1988-2007 | 1994-2007 |
| | Fräcksjön | 296 | 1986-2006 | 1991-2007 | 1986-2007 | 1989-2007 | 1986-2005 | 1994-2007 |
| | Jutsajaure | 66 | 1988-2006 | - | - | - | - | 1994-2007 |
| | Remmarsjön | 306 | 1986-2006 | 1996-2007 | 1986-2007 | 1991-2007 | 1986-2007 | 1994-2007 |
| | St Skårsjön | 316 | 1986-2006 | 1990-2007 | 1986-2007 | 1989-2007 | 1986-2007 | 1994-2007 |
| | Stensjön | 298 | 1986-2006 | 2000-2007 | 1986-2007 | 1989-2007 | 1986-2007 | 1994-2007 |
| | Stora Envättern | 290 | 1986-2006 | 2000-2007 | 1986-2007 | 1991-2007 | 1986-2007 | 1994-2007 |
| | Ålgsjön | 176 | 1995-2006 | 2000-2007 | 1995-2005 | 1995-2007 | 1996-2007 | - |
| | Ö. Särnamannas | 134 | 1995-2006 | 2000-2007 | 1995-1999 | 1995-2007 | 1996-2007 | 1994-2007 |
| Sura ref. | Brunnsjön | 278 | 1986-2006 | 2000-2007 | 1986-2007 | 1991-2007 | 1986-2007 | 1994-2007 |
| | Härsvatten | 256 | 1987-2006 | 2000-2007 | 1988-2007 | 1990-2007 | 1988-2007 | - |
| | Lillesjö | 144 | 1986-2006 | 2005-2007 | 1986-2006 | 2005-2006 | 1986-2006 | - |
| | Rothogstjärnen | 306 | 1986-2006 | 1996-2007 | 1986-2007 | 1990-2007 | 1986-2007 | 1994-2007 |
| | Årsjön | 62 | - | 2007-2007 | 2002-2004 | 2002-2007 | 2002-2007 | - |
| | Örvattnet | 136 | 1996-2006 | 2005-2007 | 1995-2005 | 2005-2007 | 1995-2007 | - |
| Övre Skårsjön | 318 | 1986-2006 | 1990-2007 | 1986-2007 | 1989-2007 | 1986-2007 | 1994-2007 | |

Tabell 1 forts.

| | Sjö | Antal prover | Phyto | Zoopl | Lit BF | Sublit BF | Prof BF | Fisk |
|-------------|------------------|--------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|------|
| Överkalkade | Gärsjön | 22 | 2006-2006 | 2006-2007 | - | 2006-2007 | 2006-2007 | - |
| | Hagsjön | 22 | 2006-2006 | 2006-2007 | - | 2006-2007 | 2006-2007 | - |
| | Härbillingen | 18 | 2006-2006 | 2006-2007 | - | 2006-2007 | 2007-2007 | - |
| | Kånkåstjärnen | 22 | 2006-2006 | 2006-2007 | - | 2006-2007 | 2006-2007 | - |
| | Lillasjön | 22 | 2006-2006 | 2006-2007 | - | 2006-2007 | 2006-2007 | - |
| | Motjärn | 22 | 2006-2006 | 2006-2007 | - | 2006-2007 | 2006-2007 | - |
| | St Vrångstjärnet | 18 | 2006-2006 | 2006-2007 | - | 2006-2007 | 2006-2006 | - |
| | Stora Silevatten | 14 | 2006-2006 | 2006-2007 | - | 2006-2007 | - | - |
| | Stora Ålagylet | 22 | 2006-2006 | 2006-2007 | - | 2006-2007 | 2006-2007 | - |
| | V. Hultasjön | 22 | 2006-2006 | 2006-2007 | - | 2006-2007 | 2006-2007 | - |
| | Långsjön, Åva | 128 | 1999-2006 | 2000-2007 | 1999-2004 | 1999-2007 | 1999-2007 | - |

”Biomassor”

Olika organismgrupper lever delvis i olika habitat och har olika fördelnings- och rörelsemönster. Exempelvis lever plankton och fisk i ett tredimensionellt medium medan de flesta makrovertebrater har en mer tvådimensionell fördelning. Fisk förekommer mer aggregerat än vad plankton och profundal bottenfauna m.fl. gör. Dessutom är fångstmetoderna väldigt olika för de olika organismgrupperna. Detta gör att det är omöjligt att använda en gemensam definition för biomassa. Planktonbiomassan anges i mm³/l medan biomassan för profundal och sublitoral bottenfauna anges g/m². För litoral bottenfauna som fångats med håv – jag har här enbart använt håvprovdata – saknas viktangivelser helt. Då har jag istället använt medelantal individer per prov som ett mått på biomassa, vilket naturligtvis inte är optimalt eftersom organismerna inom de olika klasserna i många fall är olika stora. Det leder till problem vid jämförelser med andra habitat, men förhoppningsvis kan detta semikvantitativa mått på biomassa vara användbart för jämförelser mellan sjötyper. Fiskbiomassan anges som vikt per fångstansträngning vilket är svårt att översätta till antal fiskar per kubikmeter eller liknande. Men då jag endast har tagit med fångstresultat från standardiserade provfisker kan detta mått ändå anses vara semikvantitativt och möjliga jämförelser mellan sjöar och andra organismgrupper. Dessa alternativa mått på biomassa för litoralbottenfauna och fisk har skalats med en faktor 0,005 respektive 0,001 för att talen ska få samma storleksordning som för övriga organismgrupper, vilket förtydligar vid grafiska jämförelser mellan grupperna.

Vid årsvisa jämförelser mellan sjötyper eller organismgrupper har årsmedelvärden baserade på biomassor under perioden juni–september använts

för växt- och djurplankton. Vid trendberäkningar har dock även säsongsvariationen beaktats (se under statistik nedan). För vissa jämförelser har sublitoral och profundal bottenfauna slagits ihop genom att beräkna medelvärdet av deras biomassor för varje sjö och år.

Statistiska metoder

Jämförelser mellan sjötyper

Dataunderlaget utgörs av årliga mätningar i sjöar som indelats i tre sjötyper: kalkade sjöar, neutrala och sura referenssjöar. Ett tillvägagångssätt skulle vara att helt enkelt jämföra de olika sjötyperna med hjälp av medelvärden taget över alla år för varje sjö. Sjöarna inom respektive kategori skiljer sig dock mycket åt och eftersom det totalt sett är ganska få sjöar kan det då bli svårt att uppträcka några skillnader. Dessutom förloras mycket av den information som ryms i tidsserierna. Alternativt skulle man kunna göra motsvarande jämförelse baserad på samtliga provtagningar, innebärande att samtliga sjöar och år utgör enskilda observationer. Detta skulle dock vara en form av pseudoreplikering eftersom observationer från samma sjö från olika år inte kan anses vara oberoende. För att komma runt detta har jag använt nästlad ANOVA där enskilda sjöar nästlas inom respektive sjötyp. Replikeringen inom varje ”cell” utgörs då alltså av prover från olika år. Man kan även tänka sig att i samma modell ta hänsyn till skillnader mellan år men då tvingas man att trunkera datasetet för vissa sjöar eftersom alla sjöar och organismgrupper inte har funnits med i programmet alla år. Två olika varianter av nästlad ANOVA har använts. Den första är en så kallad mixed model ANOVA där variabeln ”Sjö” antas vara stokastisk (eng. random variable). Detta förutsätter att varje sjö är slumpmäs-

sigt vald från respektive population av sjöar inom de olika sjötyperna. Rent matematiskt resulterar detta i att standardfelet för de parametrar som ANOVAn skattar blir betydligt större än om ”Sjö” hade varit en fix variabel. För IKEUs sjöar kan denna ansats dock vara för konservativ eftersom sjöarna ursprungligen inte valts slumpmässigt utan snarare med avsikten att de t.ex. ska representera ett flertal olika förekommande fisksamhällen. I den andra ANOVA-modellen har därför enskilda sjöar antagits vara en fix variabel, vilket innebär att de inte är slumpmässiga representanter för respektive kategori utan så att säga utpekade på förhand. Det förra testet kan anses svara på frågan om det finns skillnader mellan kalkade, neutrala och sura sjöar generellt, medan det andra testar om det finns skillnader mellan provtagningar i de kalkade, neutrala och sura sjöar som faktiskt ingår i IKEU-programmet.

I variansanalyserna har alla biomassor $\log(1+x)$ -transformerats eftersom de oftast har en positivt skev fördelning. Transformeringsen ledde dock inte alltid till normalfördelade data, varför även skillnader testades med Kruskal-Wallis test som är en icke-parametrisk variant av ANOVA. ANOVA med fixa sjöar och Kruskal-Wallis förväntas ge liknande resultat om fördelningen är symmetrisk. Kvoter mellan biomassor analyserades otransformerade. Variationskomponenter beräknades med motsvarande nästlade ANOVA-modell som beskrivits ovan. Parameterskattningarna gjordes med Restricted Maximum Likelihood (REML) som anses ge bäst resultat för obalanserade modeller (olika antal sjöar i de olika kategorierna). JMP version 7 användes för dessa statistiska beräkningar (SAS Institute Inc., 2000).

Tidstrender

För monotona trendskattningar användes Theil-Sen's slope som är ett icke-parametriskt mått på lutningen (Helsel & Hirsch, 1992). För att testa om trenderna var signifikanta användes Mann-Kendall för års-medelvärden eller Seasonal Kendall för månadsvisa planktondata (Loftis *et al.*, 1991). Även dessa tester är ickeparametriska och alltså oberoende av fördelningen av data. Testen är dock meningsfulla endast om trenderna är monotona under de aktuella tidsperioderna.

RESULTAT OCH DISKUSSION

Totala biomassor

Medelnivåerna för den totala ”biomassan”, d.v.s. summan av alla grupper biomassemått, är likartad i de tre sjötyperna (Figur 1). Nivån har varit stabilare i

kalkade sjöar än i referenssjöar där den förefaller ha ökat i de neutrala men minskat i de sura under perioden 1997–2006. Det framgår även att den inbördes relationen mellan olika grupper biomassor varierar mellan olika år både inom och mellan sjötyper. De absoluta förändringarna förefaller ha varit störst för bottenfaunaklasserna men man måste komma ihåg att definitionen av biomassa skiljer sig åt mellan olika grupper och direkta jämförelser av nivåer bör alltså ske med detta i åtanke. Man bör heller inte fästa för stor vikt vid enskilda upp och nergångar med tanke på att översikt bilderna (Figur 1) är baserade på medelvärden och då det är relativt få sjöar inom varje sjökategori kan extremvärden få oproportionerligt stor inverkan.

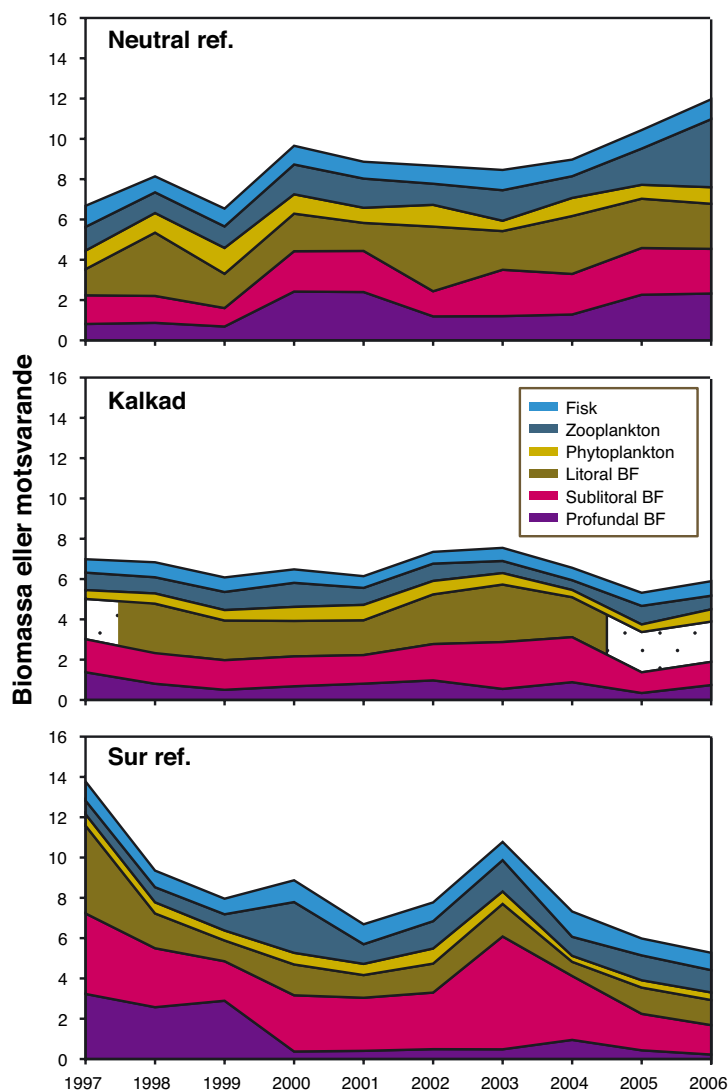
Den totala biomassan för flera av organismgrupperna skilde sig mellan sjötyperna (Tabell 2). Nivåerna var högst i de neutrala referenssjöarna för grupperna fisk, zooplankton, och sublitoral/profundal bottenfauna. Även för växtplankton var biomassan högst i neutrala sjöar även om skillnaden var liten. Litoral bottenfauna hade högst biomassor i kalkade sjöar, men annars liknade totalnivåerna i kalkade sjöar de i sura referenser. Dessa observationer överensstämmer med de som rapporterats i de underlagsrapporter som behandlar organismslagen var för sig (Holmgren, 2008; Persson, 2008b; Stendera, 2008; Sundbom, 2008), även om fokus inte alltid var på biomassa eller att en begränsad tidsperiod använts i dessa rapporter.

Funktionella grupper biomassor

Fördelningen för biomassa inom de olika sjötyperna var kraftigt skev för många av de funktionella grupperna (Figur 2) och det finns flera år med extrema biomassor som kan ha haft stor inverkan på medelvärdet. Därför bör även medianen användas för att bedöma genomsnittliga nivåer i de olika sjötyperna. ANOVA (fix) med $\log(1+x)$ -transformerade data och Kruskal-Wallis test gav i regel överensstämmande resultat, varav många var statistiskt signifikanta. ANOVA (random) gav endast signifikant resultat i undantagsfall. Alla biomassor och statistiska testresultat sammanfattas i Figur 2 eller Tabell 2. Jag kommer inte att ta upp alla resultat här i texten, utan istället lyfta fram särskilt intressanta och gruppöverskridande mönster.

Variationen i biomassa var stor mellan sjöarna inom sjökategorierna (jmf boxplotter i Figur 2). Variationskomponenter beräknade med ANOVA visar att skillnader mellan sjöar inom kategorier och mellanårsvariation tillsammans förklarar nästan all

FIGUR 1. Översikt av hur olika organismgruppers biomassa eller motsvarande kvantitativa mått har utvecklats i kalkade sjöar och referenssjöar inom IKEU under perioden 1997-2006. Nivåerna motsvarar medelvärden av biomassor av alla sjöar inom respektive sjökategori. Litoral bottenfauna togs med annan metodik i kalkade sjöar 1997 och 2005-2006 och visas inte här.



variation (Tabell 3). I medeltal förklarar dessa varde-
 ra c:a hälften av den totala variationen, medan bara
 några få procent förklaras av sjötyp. Endast för icke-
 piscivor fisk, filtrerande zooplankton och autotrofa
 växtplankton ger sjötyp ett tydligt bidrag till varia-
 tionen. Därför är det inte förvånande att den nästlade
 ANOVAn med sjö som stokastisk (random) variabel
 sällan lyckas påvisa några signifikanta skillnader i
 biomassa mellan sjötyperna. Anmärkningsvärt är att
 förklaringsgraden för sjötyp ökar markant om man
 utesluter sjöar som saknar abborre, där istället öring
 eller röding dominerar. Detta gäller framförallt för de

ovan nämnda grupperna men även för schredders/col-
 lectors i litoral och sublitoral bottenfauna. Tydlig
 bidrar öring/rödingsjöarna mycket till heterogeniteten
 hos IKEU-sjöarnas ekosystemstruktur och då inte
 bara vad gäller fisk.

Av medianhalter att döma hade nästan alla grupper
 lägre biomassa i kalkade sjöar än i neutrala referenser,
 undantagna var endast de fyra grupperna inom litoral-
 bottenfauna. Därmed inte sagt att biomassan verkli-
 gen var högre för litoralbottenfauna eftersom denna i
 realiteten grundar sig på individantal och skillnader i
 individstorlek mellan sjötyperna skulle alltså kunna ge

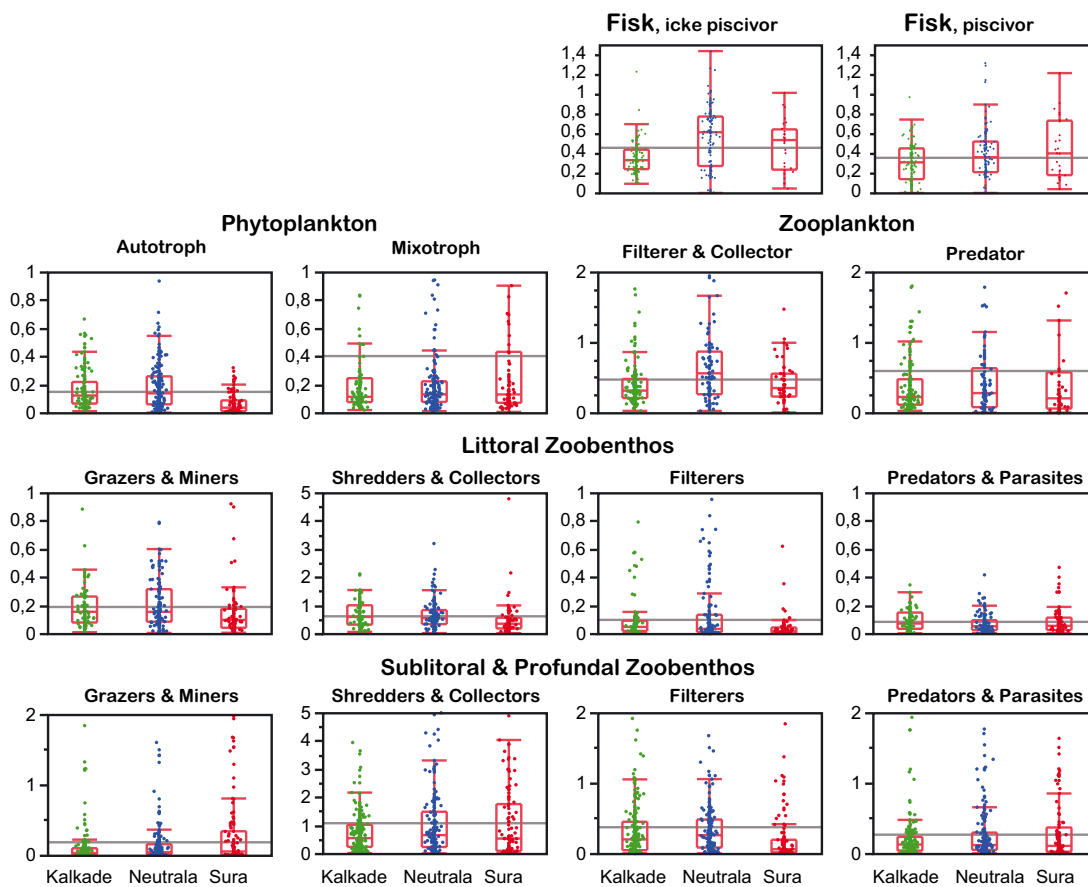
TABELL 2. Medelvärde, standardavvikelse (SD) och median av biomassor för olika funktionella organismgrupper i kalkade sjöar och referenssjöar. Enheter är mm³ l⁻¹ för planktonorganismer, g m⁻² för sublitoral och profundal bottenfauna, samt vikt per fångstansträngning (WPUE) för fisk. För litoral bottenfauna saknas viktuppgifter och därför har istället medelantal individer per prov använts. WPUE och antal individer per prov har skalats med en faktor 0,001 respektive 0,005 för att få siffror av samma storleksordning som för plankton och övrig bottenfauna. Skillnader mellan olika sjökategorier testades med nästlad ANOVA med sjö som antingen en random eller fix variabel. Replikeringen inom varje sjötyp och sjö utgörs av prover tagna olika år. Skillnader testades även med Kruskal-Wallis test vilket är en icke-parametrisk motsvarighet till envägs ANOVA. Signifikanta skillnader indikeras med p-värden i fetstil ($p < 0,05$). BF = Benthic Fauna. SL+P = sublitoral och profundal.

| Trofisk grupp | | Sjö | n | Medel | Median | Stdav | p random | p fixed | p Kruskall |
|---------------|----------------------|-----|-----|-------|--------|-------|----------|----------|------------|
| Fisk | Totalt | K | 168 | 0,68 | 0,67 | 0,24 | 0,34 | < 0,0001 | < 0,0001 |
| | | N | 140 | 0,90 | 0,90 | 0,46 | | | |
| | | S | 42 | 0,80 | 0,62 | 0,45 | | | |
| | Icke Piscivor | K | 140 | 0,36 | 0,33 | 0,15 | 0,04 | < 0,0001 | < 0,0001 |
| | | N | 112 | 0,59 | 0,62 | 0,26 | | | |
| | | S | 42 | 0,37 | 0,24 | 0,26 | | | |
| | Piscivor | K | 140 | 0,31 | 0,31 | 0,19 | 0,27 | < 0,0001 | 0,0001 |
| | | N | 112 | 0,44 | 0,42 | 0,24 | | | |
| | | S | 42 | 0,43 | 0,39 | 0,26 | | | |
| Zooplankton | Totalt | K | 155 | 0,80 | 0,53 | 0,79 | 0,63 | 0,0018 | 0,0126 |
| | | N | 101 | 1,43 | 0,92 | 2,69 | | | |
| | | S | 53 | 1,11 | 0,67 | 1,41 | | | |
| | Filterer/Collector | K | 155 | 0,39 | 0,31 | 0,29 | 0,24 | < 0,0001 | < 0,0001 |
| | | N | 101 | 0,62 | 0,56 | 0,43 | | | |
| | | S | 53 | 0,42 | 0,35 | 0,30 | | | |
| | Predator | K | 155 | 0,41 | 0,22 | 0,59 | 0,82 | 0,0709 | 0,5859 |
| | | N | 101 | 0,82 | 0,28 | 2,44 | | | |
| | | S | 53 | 0,69 | 0,20 | 1,34 | | | |
| Phytoplankton | Totalt | K | 135 | 0,53 | 0,24 | 0,78 | 0,96 | 0,0225 | 0,4119 |
| | | N | 208 | 0,58 | 0,28 | 1,16 | | | |
| | | S | 107 | 0,53 | 0,21 | 0,76 | | | |
| | Autotrof | K | 135 | 0,17 | 0,12 | 0,14 | 0,08 | < 0,0001 | < 0,0001 |
| | | N | 208 | 0,18 | 0,14 | 0,16 | | | |
| | | S | 107 | 0,06 | 0,03 | 0,07 | | | |
| | Mixotrof | K | 135 | 0,36 | 0,11 | 0,70 | 0,95 | 0,0583 | 0,6728 |
| | | N | 208 | 0,40 | 0,13 | 1,10 | | | |
| | | S | 107 | 0,46 | 0,13 | 0,75 | | | |
| Litoral BF | Totalt litoral BF | K | 84 | 1,06 | 0,91 | 0,67 | 0,28 | 0,0002 | < 0,0001 |
| | | N | 130 | 1,07 | 0,83 | 0,81 | | | |
| | | S | 84 | 0,75 | 0,55 | 0,90 | | | |
| | Filter feeders | K | 84 | 0,10 | 0,05 | 0,15 | 0,42 | < 0,0001 | < 0,0001 |
| | | N | 130 | 0,13 | 0,03 | 0,22 | | | |
| | | S | 84 | 0,04 | 0,02 | 0,08 | | | |
| | Grazers/Miners | K | 84 | 0,18 | 0,15 | 0,15 | 0,51 | 0,0485 | 0,0007 |
| | | N | 130 | 0,21 | 0,15 | 0,18 | | | |
| | | S | 84 | 0,15 | 0,10 | 0,20 | | | |
| | Predators/Parasites | K | 84 | 0,09 | 0,07 | 0,07 | 0,57 | 0,022 | 0,078 |
| | | N | 130 | 0,07 | 0,05 | 0,07 | | | |
| | | S | 84 | 0,09 | 0,05 | 0,09 | | | |
| | Shredders/Collectors | K | 84 | 0,69 | 0,59 | 0,47 | 0,26 | 0,0003 | < 0,0001 |
| | | N | 130 | 0,65 | 0,54 | 0,50 | | | |
| | | S | 84 | 0,47 | 0,34 | 0,60 | | | |

TABELL 2. Forts.

| Trofisk grupp | | Sjö | n | Medel | Median | Stdav | p random | p fixed | p Kruskall |
|---------------|----------------------|-----|-----|-------|--------|-------|----------|----------|------------|
| SL+P BF | Totalt SL+P BF | K | 235 | 1,64 | 1,04 | 2,36 | 0,88 | 0,0884 | 0,1324 |
| | | N | 186 | 2,11 | 1,18 | 3,32 | | | |
| | | S | 115 | 2,05 | 0,83 | 2,77 | | | |
| | Filter feeders | K | 235 | 0,47 | 0,20 | 1,12 | 0,47 | 0,0044 | < 0,0001 |
| | | N | 186 | 0,34 | 0,26 | 0,37 | | | |
| | | S | 115 | 0,22 | 0,06 | 0,41 | | | |
| | Grazers/Miners | K | 235 | 0,12 | 0,03 | 0,35 | 0,21 | < 0,0001 | 0,1214 |
| | | N | 186 | 0,16 | 0,04 | 0,30 | | | |
| | | S | 115 | 0,34 | 0,05 | 0,67 | | | |
| | Predators/Parasites | K | 235 | 0,21 | 0,13 | 0,35 | 0,80 | 0,0193 | 0,2963 |
| | | N | 186 | 0,28 | 0,12 | 0,40 | | | |
| | | S | 115 | 0,36 | 0,11 | 0,62 | | | |
| | Shredders/Collectors | K | 235 | 0,84 | 0,54 | 1,35 | 0,72 | 0,003 | 0,1427 |
| | | N | 186 | 1,33 | 0,65 | 2,73 | | | |
| | | S | 115 | 1,12 | 0,53 | 1,48 | | | |
| Sublitoral BF | Filter feeders | K | 233 | 0,53 | 0,24 | 1,32 | 0,25 | 0,0029 | < 0,0001 |
| | | N | 156 | 0,41 | 0,28 | 0,47 | | | |
| | | S | 83 | 0,27 | 0,05 | 0,73 | | | |
| | Grazers/Miners | K | 233 | 0,16 | 0,05 | 0,38 | 0,32 | 0,0005 | 0,273 |
| | | N | 156 | 0,17 | 0,06 | 0,30 | | | |
| | | S | 83 | 0,47 | 0,05 | 1,24 | | | |
| | Predators/Parasites | K | 233 | 0,24 | 0,14 | 0,33 | 0,79 | 0,0692 | 0,1767 |
| | | N | 156 | 0,28 | 0,17 | 0,34 | | | |
| | | S | 83 | 0,58 | 0,12 | 1,26 | | | |
| | Shredders/Collectors | K | 233 | 0,95 | 0,67 | 1,05 | 0,45 | < 0,0001 | 0,0489 |
| | | N | 156 | 1,23 | 0,75 | 1,43 | | | |
| | | S | 83 | 1,89 | 1,03 | 2,39 | | | |
| Profundal BF | Filter feeders | K | 208 | 0,37 | 0,04 | 0,91 | 0,96 | 0,7818 | 0,0004 |
| | | N | 171 | 0,30 | 0,13 | 0,45 | | | |
| | | S | 107 | 0,21 | 0,02 | 0,47 | | | |
| | Grazers/Miners | K | 208 | 0,10 | 0,00 | 0,46 | 0,40 | < 0,0001 | 0,0003 |
| | | N | 171 | 0,16 | 0,01 | 0,53 | | | |
| | | S | 107 | 0,30 | 0,00 | 0,72 | | | |
| | Predators/Parasites | K | 208 | 0,19 | 0,05 | 0,47 | 0,88 | 0,0674 | 0,1741 |
| | | N | 171 | 0,30 | 0,06 | 0,68 | | | |
| | | S | 107 | 0,25 | 0,05 | 0,51 | | | |
| | Shredders/Collectors | K | 208 | 0,75 | 0,23 | 2,01 | 0,69 | 0,0011 | 0,0225 |
| | | N | 171 | 1,54 | 0,31 | 5,16 | | | |
| | | S | 107 | 0,69 | 0,14 | 1,31 | | | |

FIGUR 2. Biomassor för olika organismgrupper i kalkade sjöar och referenssjöar. Boxplottarna anger median, kvartiler och 95%-kvantiler. Grå vågrät linje visar medelvärdet för samtliga observationer. Se Tabell 2 för detaljer angående jämförande statistik och definitioner av biomassorna. Enstaka extremvärden förekommer utanför de visade intervallen.



samma mönster. Skillnaden mellan kalkade och neutrala sjöar var störst för icke-piscivor fisk och filtrerande zooplankton. Om man ser till medelvärden blir bilden mer komplex då även biomassor av filtrerare tillhörande sublitoral och profundal bottenfauna var högre i kalkade sjöar än i neutrala referenser (Tabell 2 & Figur 3). Än högre var andelen sublitorala filtrerare i överkalkade sjöar även om denna bedömning är osäker pga. de få år som dessa sjöar har varit med i IKEU (Figur 3). Det finns inget generellt mönster som visar att biomassor i kalkade sjöar intar en mellanposition i intervallet mellan sura och neutrala referenser. För vissa grupper är medianhalterna högre än i de sura referenserna, för andra lägre.

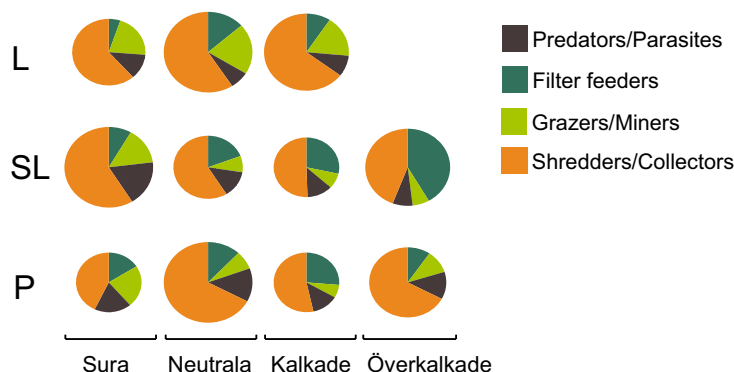
Kvoter mellan biomassor av funktionella grupper

Biomassor i sig gav för de flesta grupper inget tydligt svar på om kalkning bidragit till att återställa försurade sjöar ekosystem. Biomassa kan emellertid påver-

kas av många andra faktorer än surhet och kalkning och man bör därför inte dra slutsatser om kalkningens effekter enbart utifrån absoluta nivåer av biomassa. Ekosystemets struktur och funktion bestäms i hög grad av relationen mellan olika grupper. Därför har jag beräknat kvoter mellan relevanta grupper. Kvoterna är tänkta att belysa trofiska samband dels inom organismtyper, dvs. inom fisk, zooplankton etc., dels mellan organismtyper. Ett exempel på det förra är kvoten mellan piscivor och icke-piscivor fisk, exempel på det senare är kvoten mellan icke-predatoriska zooplankton och växtplankton. Kvoterna och jämförande statistik redovisas i Figur 4 och Tabell 4.

Anmärkningsvärt är den stora skillnaden mellan kvoter för phytoplankton. I referenssjöarna är medelvärdet av andelen mixotrofa plankton betydligt högre än i de kalkade sjöarna. Men ser man till medianvärdet är kvoten lika i kalkade och neutrala, medan den fortfarande är c:a 5 ggr högre i de sura sjöarna. Anledningen till den stora skillnaden mellan medel och

FIGUR 3. Kvantitativ sammansättning för funktionella grupper av bottenfauna. Sektorernas area är proportionell mot biomassan för profundal (P) och sublitoral (SL) bottenfauna, samt mot antal individer per prov för litoral bottenfauna (L). Areorna representerar medelvärdena av alla år och sjöar inom respektive kategori. Tidsperioden är 1990-2007, för överkalkade sjöar 2006-2007 (resultat för litoralprover saknades i dessa).



TABELL 3. Variationskomponenter (%) för biomassor av olika funktionella organismgrupper i sjöar tillhörande olika sjötyper. Enskilda sjöar är nästlade inom respektive sjötyp, och residualvariationen motsvarar variansen mellan olika provtagningsår. Procentsiffrorna utanför parenteser inkluderar alla sjöar. Siffror innanför parenteser är beräknade efter att öring/rödingsjöar uteslutits ("fjällsjöar", dvs. Abiskojaure, Bösjön och Särnamannasjöarna) för att visa hur mycket dessa påverkar möjligheterna att upptäcka skillnader mellan olika sjötyper. Fetstil indikerar att sjötyp förklarar mer än tio procent av variationen.

| Grupp | Funktionell grupp | Sjötyp | Sjönamn [Sjötyp] | Residual (=År) |
|---------------|----------------------|--------------------|------------------|----------------|
| Fisk | Piscivor | 0 (4,7) | 71,4 (50,1) | 28,6 (45,1) |
| | Icke piscivor | 3,2 (20,6) | 57,7 (50,9) | 39,1 (28,5) |
| Zooplankton | Predator | 0 (0) | 64 (64,6) | 36 (35,4) |
| | Filterer/Collector | 4,4 (15,4) | 63,2 (56,1) | 32,3 (28,5) |
| Phytoplankton | Mixotroph | 0 (0) | 84,7 (84,6) | 15,3 (15,4) |
| | Autotroph | 10,9 (22,5) | 55,5 (42,9) | 33,6 (34,5) |
| Litoral BF | Predators/Parasites | 0 (0) | 38,1 (35,8) | 61,9 (64,2) |
| | Filter feeders | 0 (0) | 57 (57) | 43 (43) |
| | Grazers/Miners | 0 (1,2) | 33,1 (30,8) | 66,9 (68) |
| | Shredders/Collectors | 0,2 (7,2) | 41 (31,9) | 58,9 (60,9) |
| Profundal BF | Predators/Parasites | 0 (0) | 62,6 (52,1) | 37,4 (47,9) |
| | Filter feeders | 0 (0) | 43,2 (43,3) | 56,8 (56,7) |
| | Grazers/Miners | 0 (2,8) | 51,4 (34,6) | 48,6 (62,7) |
| | Shredders/Collectors | 0 (0) | 54,7 (43,9) | 45,3 (56,1) |
| Sublitoral BF | Predators/Parasites | 0 (0,9) | 59,9 (54,3) | 40,1 (44,8) |
| | Filter feeders | 0 (0) | 31,3 (33,2) | 68,7 (66,8) |
| | Grazers/Miners | 0 (2) | 46,6 (45,6) | 53,4 (52,4) |
| | Shredders/Collectors | 0 (6,4) | 56 (43,5) | 44 (50,1) |
| Alla | Medel | 1,1 (4,6) | 52,9 (47,4) | 46 (48) |

TABELL 4. Medelvärde, standardavvikelse (SD) och median av kvoter mellan biomassor mellan olika funktionella organismgrupper i kalkade sjöar och referenssjöar. Se Tabell 2 för beskrivning av biomasseenheter. Skillnader mellan olika sjökategorier testades med nästlad ANOVA med sjö som antingen en random eller fix variabel. Replikeringen inom varje sjötyp och sjö utgörs av prover tagna under olika år. Skillnader testades även med Kruskal-Wallis test vilket är en icke-parametrisk motsvarighet till envägs ANOVA. Signifikanta skillnader indikeras med p-värden i fetstil ($p < 0,05$). BF = Benthic Fauna. SL+P = sublitoral och profundal, NP = non-predatory, P/NP =predatory/non-predatory.

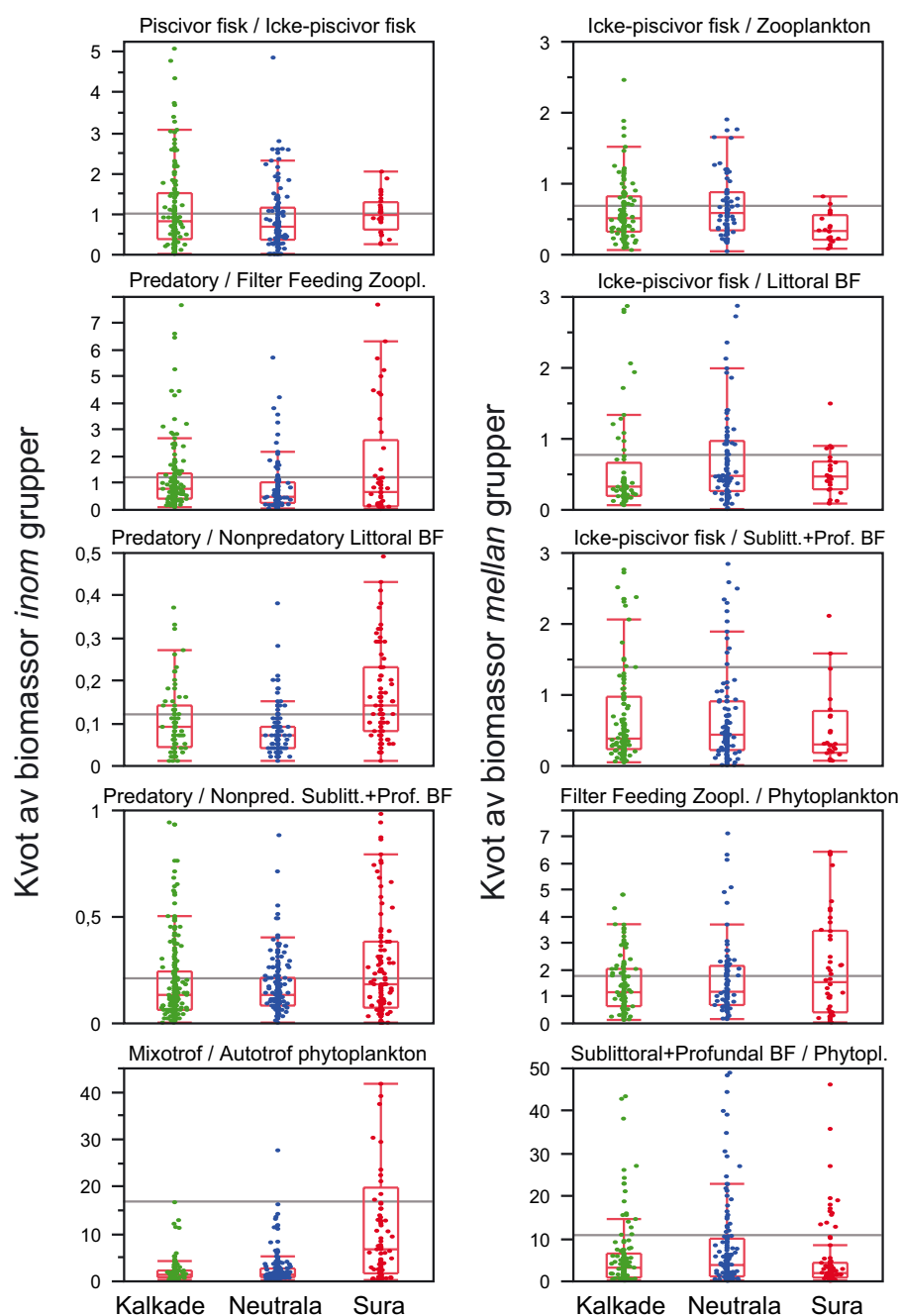
| Organsim-grupp | Sjötyp | n | Medel | Median | Stdav. | R ² | p random | p fixed | p Kruskall |
|------------------------|----------|-----|-------|--------|--------|----------------|---------------|-------------------|-------------------|
| Fisk NP/ Litoral BF | Kalkade | 68 | 0,60 | 0,32 | 0,78 | 0,43 | 0,50 | 0,0031 | 0,0129 |
| | Neutrala | 91 | 0,97 | 0,47 | 1,61 | | | | |
| | Sura | 38 | 0,50 | 0,45 | 0,37 | | | | |
| Fisk NP/ SL+P BF | Kalkade | 140 | 1,21 | 0,37 | 3,46 | 0,31 | 0,92 | 0,5564 | 0,0439 |
| | Neutrala | 97 | 1,70 | 0,47 | 9,23 | | | | |
| | Sura | 42 | 1,22 | 0,29 | 3,56 | | | | |
| Fisk NP/Zoo | Kalkade | 110 | 0,60 | 0,37 | 0,42 | 0,55 | 0,24 | <0,0001 | <0,0001 |
| | Neutrala | 74 | 0,67 | 0,47 | 0,42 | | | | |
| | Sura | 34 | 0,35 | 0,29 | 0,20 | | | | |
| Fisk, P/NP | Kalkade | 140 | 1,11 | 0,81 | 1,00 | 0,68 | 0,53 | <0,0001 | 0,0007 |
| | Neutrala | 112 | 0,95 | 0,74 | 0,77 | | | | |
| | Sura | 42 | 1,54 | 1,25 | 0,99 | | | | |
| Zoo NP/ Phyto | Kalkade | 113 | 1,64 | 1,14 | 2,56 | 0,53 | 0,90 | 0,2359 | 0,6279 |
| | Neutrala | 91 | 1,67 | 1,16 | 1,54 | | | | |
| | Sura | 46 | 2,19 | 1,52 | 2,35 | | | | |
| Zooplankton, P/F | Kalkade | 155 | 1,13 | 0,76 | 1,23 | 0,60 | 0,54 | 0,0003 | 0,009 |
| | Neutrala | 101 | 0,91 | 0,46 | 1,45 | | | | |
| | Sura | 53 | 1,93 | 0,64 | 2,99 | | | | |
| Phytoplankton, M/A | Kalkade | 135 | 1,96 | 1,24 | 2,45 | 0,64 | 0,0008 | <0,0001 | 0,0001 |
| | Neutrala | 208 | 15,23 | 1,26 | 180,38 | | | | |
| | Sura | 105 | 38,58 | 6,60 | 121,88 | | | | |
| Litoral BF, P/NP | Kalkade | 84 | 0,13 | 0,09 | 0,16 | 0,54 | 0,23 | <0,0001 | 0,0001 |
| | Neutrala | 130 | 0,08 | 0,07 | 0,05 | | | | |
| | Sura | 84 | 0,18 | 0,14 | 0,14 | | | | |
| SL+P BF, P/ NP | Kalkade | 235 | 0,20 | 0,13 | 0,23 | 0,34 | 0,22 | <0,0001 | <0,0105 |
| | Neutrala | 185 | 0,16 | 0,13 | 0,12 | | | | |
| | Sura | 113 | 0,30 | 0,18 | 0,33 | | | | |
| SL+P BF/ Phyto | Kalkade | 132 | 10,92 | 3,02 | 47,36 | 0,67 | 0,60 | 0,0001 | 0,0123 |
| | Neutrala | 176 | 12,41 | 3,65 | 27,35 | | | | |
| | Sura | 103 | 7,37 | 1,76 | 17,18 | | | | |
| Profundal BF, P/NP | Kalkade | 206 | 0,29 | 0,14 | 0,43 | 0,18 | 0,21 | 0,024 | 0,0355 |
| | Neutrala | 169 | 0,21 | 0,13 | 0,27 | | | | |
| | Sura | 101 | 0,47 | 0,23 | 1,17 | | | | |
| Sublitoral BF, P/NP | Kalkade | 233 | 0,20 | 0,12 | 0,25 | 0,34 | 0,51 | 0,129 | 0,3435 |
| | Neutrala | 155 | 0,19 | 0,14 | 0,15 | | | | |
| | Sura | 83 | 0,32 | 0,15 | 0,40 | | | | |

median är sannolikt massförekomst av den mixotrofa flagellaten *Gonyostomum*. De sura sjöarna har också högre andel piscivor fisk, vilket delvis skulle kunna vara en effekt av svaga populationer av icke-piscivora surhetskänsliga fiskar såsom mört. Andelen predatoriska zooplankton var däremot högst i de kalkade sjöarna (Figur 4 och Tabell 4).

Om man systematiskt jämför trofiska kvoter inom

organismgrupper/habitat med motsvarande kvoter mellan olika organismgrupper/habitat framträder ett egendomligt mönster. Inom grupper är kvoten i kalkade sjöar alltid högre än i neutrala referenssjöar. Mellan grupper är kvoten tvärtom alltid lägre i de kalkade sjöarna jämfört med de neutrala (Figur 5). I båda fallen intar de kalkade sjöarna oftast en intermediär position mellan de sura och neutrala

FIGUR 4. Kvoten mellan biomassor av olika funktionella organismgrupper. Till vänster relationer mellan grupper inom samma huvudgrupp, till höger trofiskt och ekologiskt relevanta kvoter mellan olika grupper. Boxplottarna anger median, kvartiler och 95%-kvantiler. Se Tabell 4 för ytterligare information och jämförande statistik. Enstaka extremvärden förekommer utanför de visade intervallen.



referenserna. Endast kvoterna fisk/profundal bottenfauna och zooplankton/phytoplankton var högre i de sura referenserna än i de andra sjötyperna. Detta kan eventuellt förklaras av den relativt låga profundalbiomassan och växtplanktonbiomassan i de sura sjöarna. Men den konsekventa skillnaden mellan de kalkade och neutrala sjöarna i kvoter inom resp. mellan habitat antyder att den bentisk-pelagiska kopplingen är mindre effektiv i kalkade än i neutrala sjöar (Figur 5). Däremot är effektiviteten inom habitat alltså effektivare i de kalkade sjöarna. Orsakerna till detta bör i vilket fall undersökas noggrannare eftersom den bentisk-pelagiska kopplingen är viktig för ett fungerande sjöekosystem. Eventuellt kan skillnader i morfometri eller syrgasförhållanden spela en roll. Man bör också undersöka betydelsen av eventuella trofiska nivåer som inte har beaktats här, t.ex. förekomster av zooplanktivora arter såsom *Chaoborus* som i IKEUs data kategoriserats som bottenfauna.

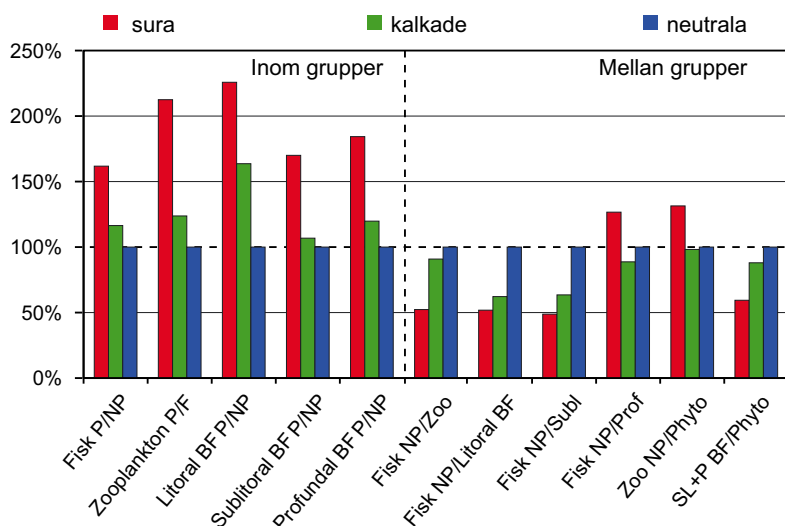
Traditionellt inom systemekologi har det varit vanligt att rita upp så kallade biomassepyramider som ger en tänkt bild av hur biomassan fördelar sig på olika trofiska nivåer. Till skillnad från terrestriska ekosystem där primärproducenter utgör en bred bas kan biomassan i akvatiska system anta formen av en inverterad pyramid, där alltså biomassan ökar uppåt i näringsväven. Orsaken till en inverterad pyramid kan vara korta generationstider i kombination med effektiv predation och betning. Tyvärr kan inte

IKEUs material användas för att rita upp en fullständig sådan pyramid på grund av de heterogena definitionerna av biomassa. Men det går i alla fall att jämföra de grupper som har gemensam grund för biomassebestämningen. Inom fisk, djurplankton och växtplankton, samt mellan djurplankton och växtplankton, ligger de trofiska kvoterna kring eller över ett i alla sjötyperna. Sannolikt betyder detta att vi har inverterade pyramider för biomassa under produktionssäsongen i de undersökta sjöarna. Detta är inte oväntat eftersom alla IKEUs sjöar är tämligen oligotrofa, och då uppstår inte det stora "överskott" av växtplankton som ofta präglar näringsrikare sjöar. Motsvarande inverterade pyramid verkar dock inte finnas i de olika bentiska habitaterna där de trofiska kvoterna ligger betydligt under ett (Figur 4 och Tabell 4). De bentiska bytesdjuren och deras predatorer har mer lika generationstider än vad de olika trofiska nivåerna har i den planktiska näringskedjan och förutsättningarna för en inverterad pyramid är alltså sämre i den bentiska näringskedjan.

Tidstrender

Eftersom det sammanlagt rör sig om många funktionella grupper och kvoter dem sinsemellan redovisas här inte trender för varje sjö för sig. Istället har jag valt att redovisa medianen av alla trendskattningar inom respektive sjökategori. För plankton, där det fanns möjlighet att ta hänsyn till säsongvariation,

FIGUR 5. Trofiska kvoter mellan funktionella grupper i kalkade, neutrala och sura sjöar. Värdena är normaliserade till kvoten i neutrala referenssjöar (100 %) för att underlätta jämförelser mellan sjötyperna. Till vänster om den streckade lodräta linjen samlas trofiska kvoter inom olika habitat eller taxonomiska grupper, till höger om linjen kvoter över dessa gränser. BF = Benthic Fauna. SL+P = sublitoral och profundal, NP = non-predatory, P/NP = predatory/non-predatory



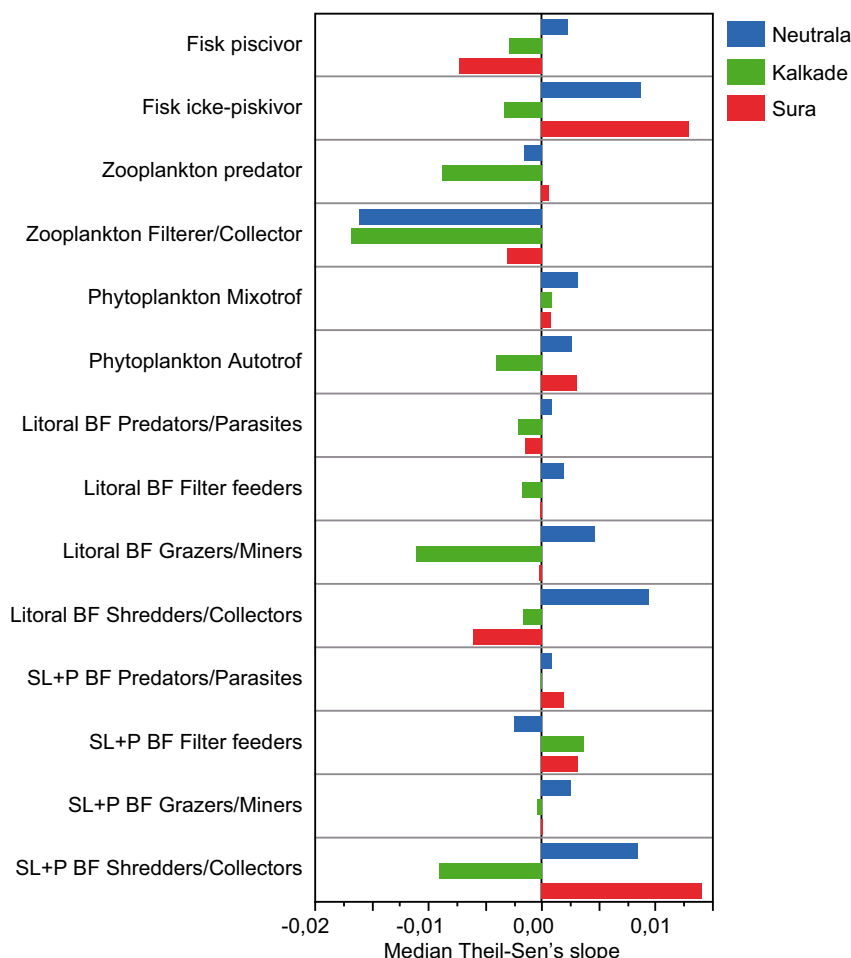
redovisas dock även sjövisa trender för kvoterna.

För flera organismgrupper sammanfaller biomassetrendernas riktning i kalkade sjöar mer med sura sjöar än med neutrala referenser, alltså tvärtemot vad som eftersträvas med kalkningsinsatserna (Figur 6). Det är väl egentligen bara för djurplankton som trenderna visar samstämmighet mellan kalkade och neutrala sjöar, även om det är oroväckande att biomassan har minskat i båda sjötyperna, vilket även observerats av Persson (2008b). Som konstaterats tidigare (Sundbom, 2008) är trenderna dock motsatta för växtplankton. Här visas att detta kan ha sin förklaring i motsatta trender för autotrofa grupper. För kvoter inom och mellan olika planktongrupper finns däremot inget enhetligt mönster vid en högre upplösning (Figur 7) och det finns en stor variation mellan olika sjöar. Men kvoter mellan funktionella

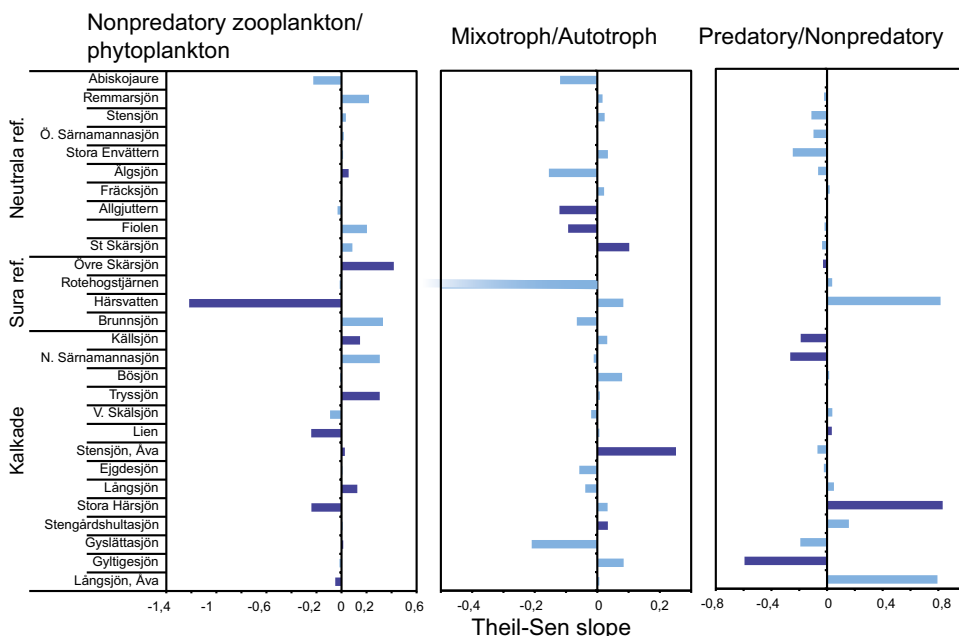
biomassor uppvisar ändå en bättre samstämmighet mellan kalkade sjöar och neutrala referenssjöar än vad biomassor gör (Figur 8). För samtliga kvoter som innehåller fisk går trenderna åt samma håll, men avviker från trenderna i sura sjöar.

Om man ska våga sig på en tolkning kan det vara så att biomassor är relativt lättpåverkade till följd av yttre förändringar, och kalkning är bara en av många tänkbara sådana. Kvoter mellan kvantitativa mått av olika funktionella grupper kan däremot vara mer stabila på grund av att de är beroende av varandra och därmed till viss del regleras genom feedback-mekanismer. Kanske kan en del av variationerna förklaras med populationsdynamik. Och det vore naturligtvis intressant att jämföra de observerade trenderna med motsvarande trender i vattenkemi vilket som sagt inte rymts i denna rapport (se dock Goedkoop &

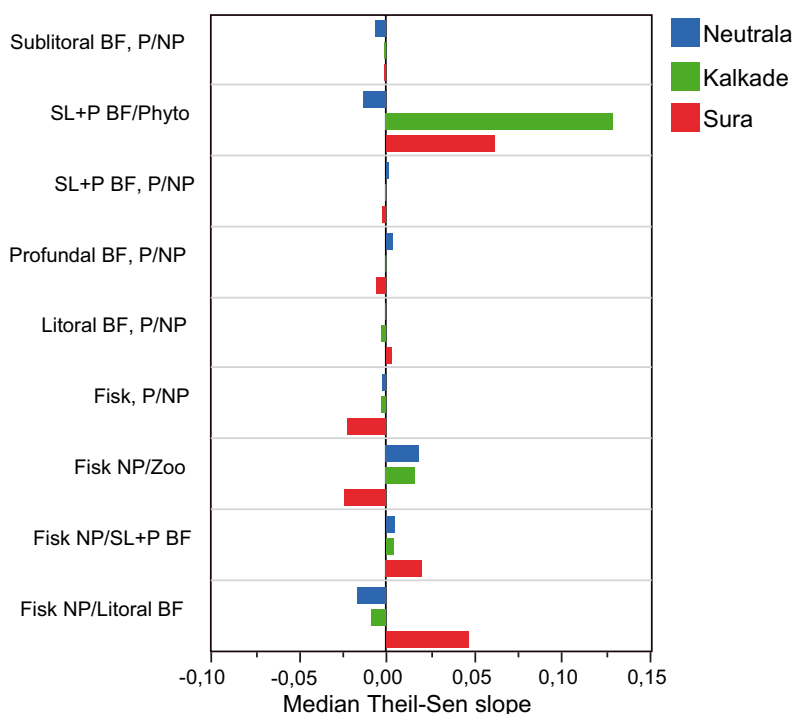
FIGUR 6. Sammanställningar av trender för olika funktionella grupper och sjötyper. Staplarna representerar median av Theil-Sen's slope för alla sjöar inom respektive sjökategori. Ingen hänsyn har tagits till om enskilda slope-värden var signifikanta eller inte. Tidsperioden varierar mellan olika grupper och sjöar men ligger inom intervallet. 1992–2007.



FIGUR 7. Skattade trender under perioden 1997–2007 för kvoter mellan biomassor av olika funktionella planktongrupper i kalkade, sura och neutrala sjöar. Test av statistisk signifikans har gjorts med Seasonal Kendall Trend Test där månaderna juni-september utgjorde skilda "säsonger". Mörka staplar är signifikanta ($\alpha < 0,05$), enligt Seasonal Kendall Trend Test.



FIGUR 8. Sammanställningar av trender för kvoter mellan biomassor av olika funktionella grupper och sjötyper. Staplarna representerar median av Theil-Sen's slope för alla sjöar inom respektive sjökategori. Det kan alltså förekomma trender i enskilda sjöar som inte framgår av medianvärdet. Ingen hänsyn har tagits till om enskilda slope-värden var signifikanta eller inte. Tidspenoden varierar mellan olika grupper och sjöar men ligger inom intervallet 1992-2007. P/NP = predatory/non-predatory, SL+P BF = sublittoral & profundal benthic fauna.



Angeler, 2009). Att kombinera dessa kvantitativa sammanställningar med kol och kväveisotoper vore också intressant. Som nämnts tidigare skulle även ett multivariat angreppssätt kunna vara fruktbart som även inkluderar enskilda arter.

Sammanfattningsvis visar denna genomgång att IKEUs starka biologiska program kan användas för att studera ekosystemets struktur, men också att det återstår mycket att undersöka. IKEUs unika biologiska dataset bör utnyttjas i större utsträckning i framtida studier. Om man använder överensstämmelse mellan kalkade sjöar och neutrala referenser som ett mått på hur väl kalkningsmålet om ett återställt ekosystem är uppfyllt visar denna undersökning att det inte är nått vad gäller absoluta biomassor av flertalet funktionella grupper. Däremot visar kvoter att kalkade sjöar har närmast sig de neutrala sjöarna, vilket kan tolkas som att kalkningen har gett effekter i rätt riktning vad gäller ekosystemets struktur.

KÄLLFÖRTECKNING

- Appelberg, M. (1998) Restructuring of fish assemblages in Swedish lakes following amelioration of acid stress through liming. *Restoration Ecology*, **6**, 343-352.
- Appelberg, M., Lingdell, P. E. & Andrén, C. (1995) Integrated studies of the effects of liming acidified waters (ISELAW-programme). *Water, Air, and Soil Pollution*, **85**, 883-888.
- Appelberg, M. & Svenson, T. (2001) Long-term ecological effects of liming – The ISELAW programme. *Water, Air, and Soil Pollution*, **130**, 1745-1750.
- Gliwicz, Z. M. (1969a) Studies on the feeding of pelagic zooplankton in lakes of varying trophy. *Ekologia Polska A*, **17**, 663-707.
- Gliwicz, Z. M. (1969b) The share of algae, bacteria and trypton in the food of the pelagic zooplankton of lakes with various trophic characteristics *Bulletin de L'Academie Polonaise des Sciences*, **17**, 159-165.
- Goedkoop, W. & Angeler, D. (2009) *Liming effects on ecosystem structure, function, and trophic relationships in lakes (Project report – IKEU Special Project S12, 2006–2008)*. Department of Aquatic Sciences and Assessment, SLU.
- Helsel, D. R. & Hirsch, R. M. (1992) *Statistical methods in water resources*, 1. edn. Elsevier, Amsterdam.
- Holmgren, K. (2001) Biomass-size distribution of the aquatic community in limed, circumneutral and acidified reference lakes. *Water Air and Soil Pollution*, **130**, 1751-1756.
- Holmgren, K. (2008) *Trender i IKEU-sjöarnas fisk-fauna och jämförelser med okalkade referenssjöar. Redovisning av Delprojekt 2.a,5 inom utvärdering av IKEU*. Fiskeriverket.
- Jansson, M., Blomqvist, P., Jonsson, A. & Bergstrom, A. K. (1996) Nutrient limitation of bacterioplankton, autotrophic and mixotrophic phytoplankton, and heterotrophic nanoflagellates in Lake Ortrasket. *Limnology and Oceanography*, **41**, 1552-1559.
- Loftis, J. C., Taylor, C. H., Newell, A. D. & Chapman, P. L. (1991) Multivariate Trend Testing of Lake Water Quality. *Water Resources Bulletin*, **27**, 461-473.
- Moog, O. (1995) *Fauna Aquatica Austriaca. Wasserwirtschaftskataster, Bundesministerium für Land- und Fortswirtschaft. Wien, Loseblattsammlung*.
- Morgan, N. C. (1980) Secondary production. In *The functioning of freshwater ecosystems* (eds Le Cren, E. D. & Lowe-McConnell, R. H.). Cambridge U.P., Cambridge.
- Persson, G. (2001) *Bottenlevande djur före och efter kalkning i sjöar inom Integrerad KalkningsEffektUppföljning*. Inst. för miljöanalys, SLU, Uppsala, Rapport.
- Persson, G. (2008a) Zooplankton response to long-term liming: Comparison of 15 limed and 15 reference lakes in Sweden. *Limnologica*, **38**, 1-13.
- Persson, G. (2008b) *Zooplanktons individtäthet och dess förändringar med tiden i kalkade, neutrala och sura IKEU-sjöar. Redovisning av Delprojekt 2.a,7 inom utvärdering av IKEU*.
- Persson, G. & Appelberg, M. (2001) Evidence of lower productivity in long term limed lakes as compared to unlimed lakes of similar pH. *Water, Air, and Soil Pollution*, **130**, 1769-1774.
- SAS Institute Inc. (2000) *JMP Statistics and Graphics Guide (Version 7)*. Cary, North Carolina, USA.
- Stendera, S. (2008) *Trend analyses of benthic macroinvertebrates in three habitats of limed, acidified and neutral reference lakes within IKEU project. Redovisning av Delprojekt 2.a,7 inom utvärdering av IKEU*.
- Sundbom, M. (2008) Kalkningseffekter på växtplankton. Redovisning av Delprojekt 2.a,10 inom utvärdering av IKEU.
- Wilander, A., Andrén, C., Bergquist, B., Holmgren, K. & Sundbom, M. (2008) *Provtagning och analysarbete. Redovisning av delprojekt 1a inom IKEU-utvärderingen 2008*.

Willén, E. (2006) Planktonic algae in limed lakes compared to circumneutral references. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **29**, 2232-2236.

Östlund, M. (2008) Vattenvegetation i kalkade sjöar samt neutrala och sura referenssjöar. Redovisning av Delprojekt 2.a,9 inom utvärdering av IKEU.