



Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Fakulteten för naturresurser och
lantbruksvetenskap

Hur kan ett varmare klimat påverka cyanobakteriers tillväxt?

Ylva Asklöf

Hur kan ett varmare klimat påverka cyanobakteriers tillväxt?

How will growth rates of cyanobacteria be influenced by a warmer climate?

Ylva Asklöf

Handledare: Stina Drakare, SLU,
Institutionen för vatten och miljö

Examinator: David Angeler, SLU,
Institutionen för vatten och miljö

Omfattning: 15 hp

Nivå och fördjupning: Grundnivå, G2E

Kurstitel: Självständigt arbete i miljövetenskap

Kurskod: EX0688

Program/utbildning: Biologi och miljövetenskap, kandidatprogram

Utgivningsort: Uppsala

Utgivningsår: 2013

Elektronisk publicering: <http://stud.epsilon.slu.se>

Nyckelord: cyanobakterier, temperatur, tillväxt, temperaturoptimum, klimatförändring

Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Fakulteten för naturresurser och lantbruksvetenskap
Institutionen för vatten och miljö

Sammanfattning

Klimatet kommer i framtiden bli varmare vilket även påverkar temperatursituationen i våra sjöar. Detta innebär en utmaning för vattenlevande organismer att anpassa sig till denna nya temperatur. Cyanobakterier är en organismgrupp som skulle kunna gynnas av denna utveckling då de anses tolerera högre temperaturer än andra växtplankton och modellsimuleringar visar en ökad dominans av cyanobakterier i ett framtida varmare klimat. I denna studie undersöks huruvida tillväxthastigheten vid olika temperaturer för cyanobakterier i svenska sjöar kan anses vara en anpassning till den miljö de kommer ifrån. En stark miljöanpassning skulle innebära att cyanobakterier från sydliga sjöar tillväxer snabbare vid varmare temperaturer än nordliga stammar samt att nordliga stammar är bättre på att tillväxa vid låga temperaturer än sydliga stammar. Detta undersöktes genom att odla cyanobakterier från fyra svenska sjöar varav två sydsvenska sjöar och två mer nordligt belägna. Stammarna odlades i 25 provrör vardera i en inkubator med temperaturgradient mellan 7 och 36 °C. Tillväxthastigheten bestämdes utifrån dagliga mätningar av fluorescensen i provrören. Detta är ett mått på mängden pigment och antas motsvara tillväxten. Undersökningen visade att cyanobakteriernas tillväxt vid olika temperaturer inte speglar stammarnas geografiska ursprung. Exempelvis finns studiens högsta temperturoptimum på 28 °C hos en av de nordliga stammarna. Det går inte heller att se några tydliga samband när det gäller tillväxthastighet vid olika temperaturer mellan stammarna från samma geografiska ursprung. Samtliga stammar har en optimumtemperatur över den nuvarande somarmedeltemperaturen i sjöarna och bör ha en god förmåga att klara sig ett varmare klimat.

Nyckelord: cyanobakterier, temperatur, tillväxt, temperturoptimum, klimatförändring

Abstract

The global temperature is predicted to rise in the near future and this will influence water temperature in Swedish lakes. This is a challenge for organisms living in the lakes that will have to adapt to the new temperature situation. Cyanobacteria are an organism group that is predicted to be favored in a warmer climate since they often have higher optimum temperatures than other phytoplankton. In this study it was investigated whether cyanobacteria from Swedish lakes have a strong adaptation to the environment where they come from regarding temperature. This was tested by growing four strains of cyanobacteria with different geographical origin, two from the southern parts of Sweden and two from more northern regions. A strong adaptation to their original environment would mean that the strains from southern Sweden would have higher growth rates at warmer temperatures than the northern strains. The northern strains would grow better at lower temperatures than the strains from the southern parts. The strains were grown in 25 test tubes each under a temperature gradient from 7 °C to 36 °C. The growth rates were determined from daily measurements of the fluorescence in the test tubes. The study showed that differences in growth rate could not be attributed to the geographic origin of the strains of cyanobacteria. The highest optimum temperature of 28,3 °C was observed in one of the strains from the northern region. There were no clear similarities between strains from the same region in the response to the different temperatures. All strains had optimum temperatures above the present summer mean temperature and they should all have good ability to grow in a warmer climate with higher lake temperatures.

Key words: cyanobacteria, temperature, growth rate, temperate optimum, climate change

Innehållsförteckning

1	Bakgrund	6
1.1	Klimatförändringar och vattentemperatur.....	6
1.2	Cyanobakterier	7
1.2.1	Cyanobakteriers temperaturoptimum	8
1.2.2	Andra konkurrensfördelar	9
1.3	Hypoteser	10
2	Metod och material	11
3	Resultat	16
3.1	Temperatur	16
3.2	Cyanobakteriernas tillväxt.....	17
3.2.1	Mien (sydlig)	17
3.2.2	Ivösjön (sydlig)	18
3.2.3	Åkersjön (nordlig)	19
3.2.4	Mjölkvattnet (nordlig)	20
3.2.5	Sammanställning.....	20
3.3	Ljus	21
4	Diskussion	22
4.1	Ljus	22
4.2	Temperatur	23
4.3	Jämförelse mellan sjöarna	23
4.4	Felkällor	25
4.5	Slutsatser.....	25
5	Referenser	27

1 Bakgrund

I denna studie har cyanobakterier insamlade från fyra sjöar, två i södra respektive två i norra Sverige odlats i en inkubator med en temperaturgradient mellan 7 och 36 °C för att undersöka deras tillväxt vid olika temperaturer. I detta inkluderas vilken högsta och lägsta temperatur som tolereras samt optimumtemperatur för respektive stam. Syftet med denna undersökning var att se om cyanobakterier har en stark miljöanpassning till den miljö de kommer ifrån gällande temperatur. Detta kan vara en hjälp i att förstå hur cyanobakterier och växtplanktonsamhällena i våra sjöar kommer reagera på ett framtida förändrat klimat.

1.1 Klimatförändringar och vattentemperatur

På grund av den ökande mängden växthusgaser i atmosfären kommer den globala medeltemperaturen troligen att höjas med 1-6 °C under de kommande 100 åren. Det är också troligt att värmeböljor kommer bli vanligare och hålla i sig längre (IPCC, 2007). Detta kommer påverka temperaturen i våra sjöar som även den blir högre (Markensten, et al., 2010). Vegetationsperiodens längd är en vanlig klimatindikator. Vegetationsperiod är ett begrepp som definieras som det antal dagar då det är tillräckligt varmt för att växter ska kunna tillväxa i ett visst geografiskt område. Ofta används dygnsmedeltemperatur över + 5 °C som ett gränsvärde för vegetationsperiodens start och slut. Vegetationsperioden är kortare i norra Sverige än i södra. Man har för den senaste 40-årsperioden observerat en förlängning av vegetationsperioden (SMHI, 2011). Den största förändringen syns i de norra delarna av landet, där vegetationsperioden ökat med ca 2 veckor. Förändringen är något mindre i de södra delarna av Sverige där den ökat med ca 8-10 dagar.

Under sommaren uppkommer i många sjöar en stabil skiktning på grund av vattnets fysikaliska egenskaper med högst densitet vid + 4 °C. Vatten med högre

densitet stannar vid botten i ett undre skikt, hypolimnion där temperaturen är låg. Epilimnion är den övre varmare vattenmassan som i större utsträckning påverkas av omgivande lufttemperatur. Eftersom endast liten omrörning sker mellan skikten kommer utbytet av syre och näringsämnen vara begränsat (Lampert & Sommer, 2007).

Hur stabil skiktningen är beror på temperaturskillanden mellan hypolimnion och epilimnion. Med större temperaturskillnader krävs en större vindstyrka för att bryta skiktningen. Den enskilda faktorn som påverkar mest vid bildandet av stratifieringen är lufttemperaturen men också lokala vindförhållanden, strålning och sjöarnas djup inverkar (Jöhnk, et al., 2008). De flesta av våra svenska sjöar är dimiktiska, det vill säga att omblandning sker två gånger per år. Detta sker på våren efter islossningen och på hösten då det övre vattenlagret har kylts av och hela vattenmassan har en likartad temperatur.

Ett varmare klimat kommer troligtvis att göra stratifieringen stabilare och också göra att vattnet stratifieras tidigare på våren och att det totala antalet dagar per säsong med stabil skiktning kommer att öka (Carey, et al., 2012; Markensten, et al., 2010). Datum för islossning och isläggning samt antalet istäckta dagar kommer också påverkas av ett varmare klimat. Antalet istäckta dagar kommer troligtvis att minska. Sjöar som redan idag har få istäckta dagar kommer påverkas mer än de som med ett nordligare läge och fler istäckta dagar. Detta påverkar bland annat sjöarnas omblandningsmönster och de kan gå från att vara dimiktiska med omblandning två gånger per år till att vara monomiktiska med omröring endast under vinterhalvåret (Weyhenmeyer, et al., 2011).

1.2 Cyanobakterier

Cyanobakterier är en grupp av prokaryota organismer som har förmågan att fotosyntetisera. De använder sig av pigmenten klorofyll a och fykobilinproteiner varav ett par typer, fykocyanin och allofykocyanin, är blå och ger cyanobakterierna en blåaktig nyans som gjort att de tidigare kallats för blågrönalger. (Whitton & Potts, 2000; Madigan, et al., 2009). Cyanobakterier har en lång evolutionär historia och kan idag hittas nästan överallt på jorden. De var med och skapade den syrerika atmosfär vi har idag. Deras långa historia har gjort att de har anpassat sig till olika miljöer, även sådana där få andra organismer kan överleva, exempelvis heta källor (Whitton & Potts, 2000). Cyanobakterierna är en stor och varierad grupp och är därför svår att beskriva på ett enhetligt sätt.

Elliot (2012) har gjort en sammanställning av modellsimuleringar gällande cyanobakterier i varmare klimat. Resultatet är att en ökad temperatur troligtvis inte ger en ökad årlig biomassa av växtplankton men att tidpunkten för algbloomningar kommer förändras samt att cyanobakterier kommer öka sin relativa dominans. Ökningen av cyanobakterier är störst i näringsrika vatten.

Modellsimuleringar för Galten, en del av Mälaren, visar att den totala mängden av växtplankton troligtvis kommer öka något och att cyanobakterier får en ökad dominans på bekostnad av kiselalger (Markensten, et al., 2010).

Eftersom många cyanobakterier har förmåga att bilda toxiner skulle en ökad dominans av cyanobakterier innebära ett problem för kvaliteten på vårt dricks- och badvatten (Elliot, 2012). Toxinerna i kombination med morfologi kan göra att cyanobakterierna är olämpliga som föda för zooplankton. Cyanobakterier saknar också vissa fettsyror, vilket ger en sämre tillväxt hos zooplankton om födan baseras på cyanobakterier (Ahlgren, et al., 1990). En ökad dominans av cyanobakterier kan därmed ge ett sämre näringsflöde i det akvatiska ekosystemet.

Mikroorganismer är små och har en god förmåga att sprida sig, exempelvis genom att fastna i fjäderdräkten på sjöfåglar eller genom sporer i luften (Boyd, 2000). Det finns en risk att tropiska toxinproducerande arter kommer sprida sig till våra vatten. Till exempel har den tropiska arten *Cylindrospermopsis raciborskii* snabbt spridit sig norrut de senaste årtiondena och finns nu i norra Tyskland. Detta beror troligtvis på klimatförändringar som ger varmare vattentemperaturer i kombination med selektion mot ekotyper som klarar av kallare vatten (Wiedner, et al., 2007).

Det är i huvudsak tre egenskaper hos cyanobakterier som gör att de kan gynnas av höjda temperaturer: ett högt temperaturoptimum, förmågan att bilda gasvakuoler samt förmågan att fixera kväve (Carey, et al., 2012). Detta är egenskaper som finns hos flera, men inte alla släkten av cyanobakterier.

1.2.1 Cyanobakteriers temperaturoptimum

Flera studier visar att cyanobakterier har en högre optimumtemperatur för tillväxt än andra växtplankton, till exempel kiselalger och grönalger. När andra planktons tillväxt avtar vid ökande temperatur närmar sig cyanobakterierna sitt optimum (Jöhnk, et al., 2008; Pearl & Huisman, 2009). Temperaturvärden skiljer sig mellan studier och beror mycket på vilken art som undersökts, men ofta överstiger den optimala temperaturen 25 °C. Till exempel anges släktet *Microcystis* växa snabbare än kiselalger och grönalger vid temperaturer över 23 °C. Det är också främst

på sommaren då vattentemperaturerna är höga som man ser höga koncentrationer av cyanobakterier (Jöhnk, et al., 2008).

Reaktionen på en klimatförändring kommer troligtvis att skilja sig mellan olika stammar. *Synechococcus* och *Prochlorococcus* är två marina cyanobakterier vars temperaturoptimum är undersökta i flera studier. Fu, et al. (2007) har visat att *Synechococcus* har en högre tillväxthastighet vid högre vattentemperatur medan *Prochlorococcus* inte gynnas av en högre vattentemperatur.

1.2.2 Andra konkurrensfördelar

Utöver sitt höga temperaturoptimum har många arter av cyanobakterier ytterligare egenskaper som kan vara fördelaktiga i ett varmare klimat. Vissa släkten av cyanobakterier har förmågan att bilda gasfyllda utrymmen i sina celler. Genom dessa får cyanobakterierna flytförmåga som gör att cellerna kan hålla sig flytande i det övre vattenlagret där ljusstillgången är god och temperaturen hög. Med hjälp av kolhydrater som ballast kan de även reglera sin position i vattenmassan (Walsby, 1994). När cyanobakterier samlas vid ytan skuggar de för andra växtplankton som befinner sig längre ned i vattenmassan och dessa får då sämre förutsättningar för fotosyntes. En varmare vattentemperatur ger också lägre viskositet hos vattnet vilket gör uppflytandet snabbare för cyanobakterierna samtidigt som icke-flytande arter (t.ex. kiselalger) sjunker mot botten i större utsträckning (Jöhnk, et al., 2008).

Förmågan att fixera kväve är ännu en egenskap som ger konkurrensfördelar till cyanobakterier. Kvävetillgång kan vara en begränsande faktor för växtplankton-tillväxten speciellt under senare delen av sommaren då näringsämnen i epilimnion förbrukats och endast liten omblandning av sjöarnas vattenmassa sker (Lampert & Sommer, 2007). Om sjöarna i ett varmare klimat får en längre period av stratifiering ökar risken för att näringsbrist uppstår i epilimnion. Kvävefixerande cyanobakterier får då en konkurrensfördel eftersom de kan använda sig av atmosfäriskt kväve (Janssen, et al., 2004). Ur vattenkvalitetssynpunkt kan kvävefixeringen anses negativ då den innebär en ytterligare tillförsel av näringsämnen och bidrar till övergödning och på så vis en ytterligare risk för ökad produktion av växtplankton.

Förmågan att fixera kväve och att reglera sin flytförmåga finns inte hos stammarna som odlats i denna studie men är ändå viktiga faktorer om man vill dra slutsatser om hur cyanobakterierna som grupp kommer utveckla sig i ett varmare klimat.

En ökad näringstillförsel är ännu en trolig konsekvens av ett förändrat klimat där nederbörd spås öka i mängd och intensitet. Som tidigare nämnts visar modell-

simuleringar på att den relativa dominansen tros öka mest i näringsrika vatten (Paerl & Paul, 2011; Elliot, 2012).

En av drivkrafterna bakom den ökade växthuseffekten är en ökning av CO₂ halten i atmosfären. Detta kan öka risken för algbloomningar av cyanobakterier då tillgången på CO₂ kan vara begränsade vid en hög tillväxt i ett koncentrerat område (Paerl & Paul, 2011).

1.3 Hypoteser

I denna studie odlas fyra stammar av cyanobakterier, två från sydliga och två från nordliga delar av Sverige. Som nollhypotes antas att de sydliga och nordliga stammarna inte kommer uppvisa någon skillnad i temperaturoptima och stammarna klarar höga och låga temperaturer lika bra. Stammarna har breda nischer och är inte specifikt anpassade till den miljön de är hämtade ur.

Som mothypotes antas att det kommer finnas en skillnad mellan de olika stammarna. Cyanobakteriestammarna med ett nordligare geografiskt ursprung kommer att ha sitt optimum vid lägre temperatur än de sydliga stammarna. De nordliga kommer ha en bättre tillväxt vid låga temperaturer än de sydliga. De sydligare cyanobakteriestammarna tolererar höga temperaturer bättre än de nordliga. En anpassning till miljön där cyanobakterierna kommer ifrån kan förväntas utifrån antagandet att spridning inte är en begränsande faktor och historiska och nuvarande miljöfaktorer avgör artsammansättningen i sjöarna.

2 Metod och material

Temperaturinkubatorn där cyanobakterierna odlades bestod av ett aluminiumblock med totalt 125 hål, fördelade enligt 5x25 vilket kan ses i figur 1. Hålen var storleksanpassade för provrör med diametern 25 mm. Inkubatorn isolerades med självhäftande filt för att minska påverkan av omgivande temperatur. Temperaturgradienten erhöles genom en pump med kyl/värmeaggregat som lät en vattenström med given temperatur cirkulera genom rör i ändarna av aluminiumblocket. Vattenströmmen i den kalla delen av inkubatorn var 3,8 °C och den varma vattenströmmen var 38 °C. Temperaturgradienten som erhöles i provrören var 7,0 °C i den kalla änden till 36,0 °C i den varmaste delen. Under metallblocket placerades ett lysrör, provrörens botten ställdes sedan på en plexiglasskiva. Plexiglasskivan täcktes med skrivarpapper för att ljuset skulle få en jämnare spridning och ej vara allt för starkt.



Figur 1. Inkubatorn med plats för 5x25 provrör, kylning på vänstra sidan och värmning på högra.

Cyanobakterier erhöjls från ett tidigare insamlat referensbibliotek. Cyanobakterierna ympades till provrör innehållande 25 ml av autoklaverat odlingsmedium. Odlingsmediet som användes var BG-11, recept enligt Stainer et al. (1971). Dessa fick tillväxa i en veckas tid i rumstemperatur för att stammar med god tillväxtförmåga skulle kunna identifieras. Av de stammar som efter en vecka uppvisade en god tillväxt valdes fyra stammar av cyanobakterier efter geografiskt ursprung, två från nordliga respektive två från sydliga sjöar. Vilka specifika arter och släkten dessa stammar tillhör är inte bestämt, men de tillhör alla typen pikocyanobakterier. Dessa ympades till 25 provrör vardera som placerades i temperaturinkubatorn. Sjöarnas läge kan ses i figur 2. De nordliga stammarna av cyanobakterier i denna studie är hämtade från två sjöar i Jämtland, Mjölkvattnet och Åkersjön. I detta område är medelvattentemperaturen för de varmaste två månaderna 13-15 °C (Raab, et al., 2004). Vegetationssäsongen är 120-140 dagar (SMHI, 2011). De sydliga stammarna är hämtade insamlade i Mien i Skåne respektive Ivösjön i södra Småland, en region där motsvarande temperatur är 17-19 °C. Vegetationssäsongen är i detta område 200-210 dagar. Övriga fysikaliska fakta om sjöarna presenteras i tabell 1.



Figur 2. Sjöarnas geografiska läge. © Lantmäteriet

Tabell 1. Sjövariabler. i.u.=ingen uppgift. (Drakare & Liess, 2010; Rydin, et al., 2008; SMHI, u.d.)

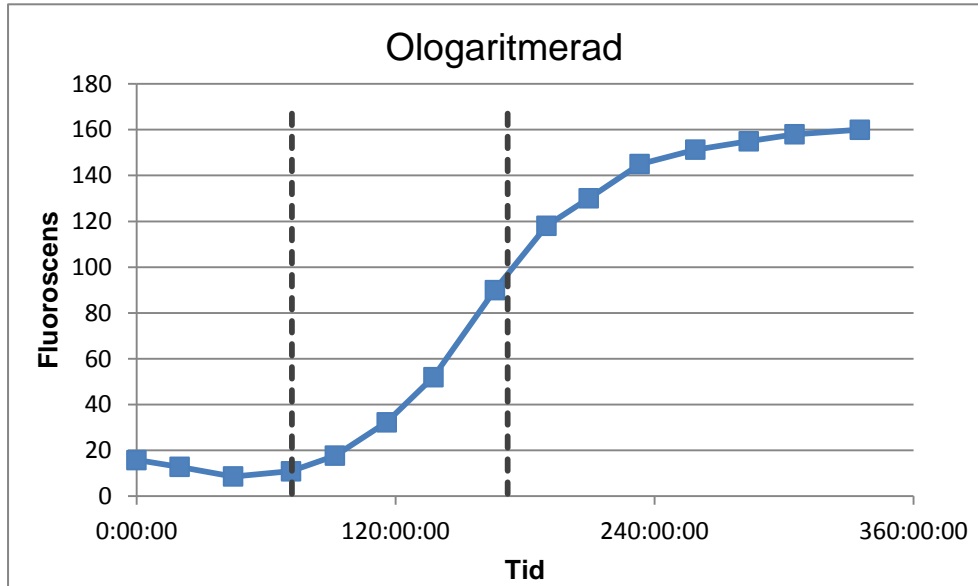
Sjö	Mien	Ivösjön	Åkersjön	Mjölkvattnet
Koordinater	56°24'N 14°50' E	56°4'N 14°27' E	63°46'N 14°4' E	63°59'N 13°21' E
Altitud	95 m	6 m	474 m	543-554 m
Area	20 km ²	53 km ²	12 km ²	13,6 km ²
Maxdjup	42 m	48 m	i.u	97 m
Antal isdagar	ca 100	70	189	167
Tot-P (µg/L)	7,1	10	4,8	4,0
Tot-N (mg/L)	0,86	0,8	0,16	0,12

Tillväxten hos cyanobakterierna studerades genom mätningar av mängden pigment i provrören. Detta gjordes med hjälp av en fluorometer (TD-700 Fluorometer, Turner Designs, Sunnyvale, CA). Mätningarna gjordes dagligen. Fluorometern belyser provröret med ljus av en viss våglängd, i detta fall användes ett 436 nm excitationsfilter. När detta ljus träffar cyanobakteriernas pigment kommer en del av energin att användas och ljuset sänds sedan ut med en längre våglängd. I detta fall användes ett emissionsfilter för 680 nm. Det utsända ljuset mäts i 90° vinkel mot det infallande. Detta blir då ett mått på hur mycket pigment som finns i provröret. Mängden pigment antogs i detta experiment motsvara mängden celler.

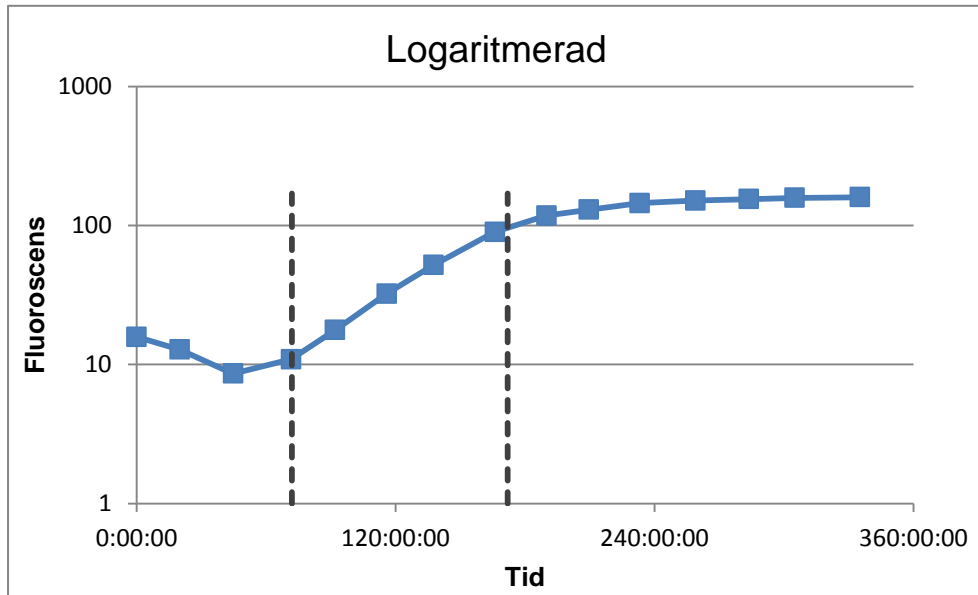
För att kontrollera att temperaturgradienten hölls konstant mättes gjordes dagliga avläsningar av temperaturen i 5 av de mittersta provrören innehållandes destillerat vatten. Efter avslutat försök kontrollerades ljusförhållandena i provrören med hjälp av en ljusmätare (QSL-2100, Quantum Scalar Laboratory Sensors). Denna ljusmätare mätte mängden ljus i intervallet 400-700 nm. Detta motsvarar intervallet av våglängder som används för fotosyntes.

Tillväxten hos mikroorganismer som odlas i en kultur där inga nya näringsämnen tillförs, en batchkultur, brukar delas upp i olika faser (figur 3). Först finns en kort tidsperiod när organismerna anpassar sig till det nya mediet och tillväxten är låg, en lag-fas. Efter detta tar en fas av snabb celledelning vid och tillväxten sker exponentiellt. Populationsstorleken kan då beskrivas enligt ekvationen $N_t = N_0 * e^{\mu t}$ där N_t är populationsstorleken efter tiden t . N_0 är den initiala populationsstorleken vid tiden $t = 0$. μ är den specifika tillväxthastigheten. Som exempel, när μ är $0,69 \text{ d}^{-1}$ tar det ett dygn för populationen att fördubbla sig. Den

exponentiella fasen varar tills näringsämnen eller andra resurser blir begränsade. Tillväxthastigheten avtar då och en stationär fas inträder (Lampert & Sommer, 2007).



Figur 3. Exempel på en fluorescenskurva över tiden. Den första streckade linjen markerar övergången från lagfasen till den exponentiella fasen och den andra streckade linjen markerar slutet på den exponentiella tillväxtfasen.



Figur 4. Med en logaritmerad y-axel blir den exponentiella fasen en rät linje och det syns tydligare när denna fas startar än i figur 3 med ologaritmerad skala.

För att erhålla det sökta värdet för specifik tillväxt, μ , krävdes identifiering av den exponentiella tillväxtfasen och dess ekvation. Fluorescensvärdena för varje provrör plottades i en graf enligt figur 4. På y-axeln visades fluorescensen i en logaritmisk skala. På x-axeln fanns tid sedan försöket startades i antal timmar. Den exponentiella tillväxten är då den linjära delen av kurvan. De punkter som ansågs ligga i den exponentiella fasen valdes ut och en exponentiell trendlinje ritades med hjälp av Excels rita trendlinjefunktion. μ erhöles ur trendlinjens ekvation. De erhållna värdena på μ antas vara den högsta potentiella tillväxten vid valt ljus och aktuell temperatur. Dessa värden plottades sedan i en kurva gentemot temperaturen för respektive provrör för att kunna identifiera bakteriestammarnas temperaturoptimum.

Vid urvalet av punkter för bestämning tillväxthastigheten ansågs det önskvärt att inkludera minst fyra punkter för att undvika att osäkerhet vid fluorescensmätningen skulle få allt för stort inflytande. I undantagsfall användes tre punkter då en fjärde punkt tydligt inkluderade värden som låg utanför den exponentiella tillväxtfasen. Hänsyn har även tagits till kurvans jämnhet, fler värden har inkluderats vid hackigare kurvor, då detta indikerar osäkrare värden. För de provrör där tillväxten under hela perioden varit mycket låg har trendlinjen baserats på mätresultatet från hela perioden. I de provrör där denna metod givit ett negativt tillväxtvärde har tillväxten angivits som noll.

Tillväxtvärdena plottades i grafer för respektive sjö med tillväxthastigheten på y-axeln och temperaturen på x-axeln. Trendlinjefunktionen baserad på polynom användes för att åskådliggöra en medellinje bland punkterna. Ordningen på polynomet anpassades för att ge en klockform på trendlinjen eftersom detta är den mest troliga formen för den verkliga temperaturkurvan.

För att underlätta jämförelser mellan stammarnas temperaturlötolerans noterades temperaturintervallet för vilket tillväxthastigheten överskred $0,1 \text{ d}^{-1}$.

3 Resultat

3.1 Temperatur

Temperaturen i de provrör som mättes kontinuerligt under försökets gång har uppvisat stabila värden, där den största temperaturskillnaden i ett och samma provrör har varit 1 °C och standardavvikelsen ca 0,2. De uppmätta start- och sluttemperaturerna som mättes i samtliga provrör skilde i genomsnitt 0,3 °C. Ett medelvärde av den uppmätta start och sluttemperaturen för varje provrör visas i tabell 2.

Tabell 2. Temperaturer i respektive provrör, medeltal av starttemperatur och sluttemperatur i °C

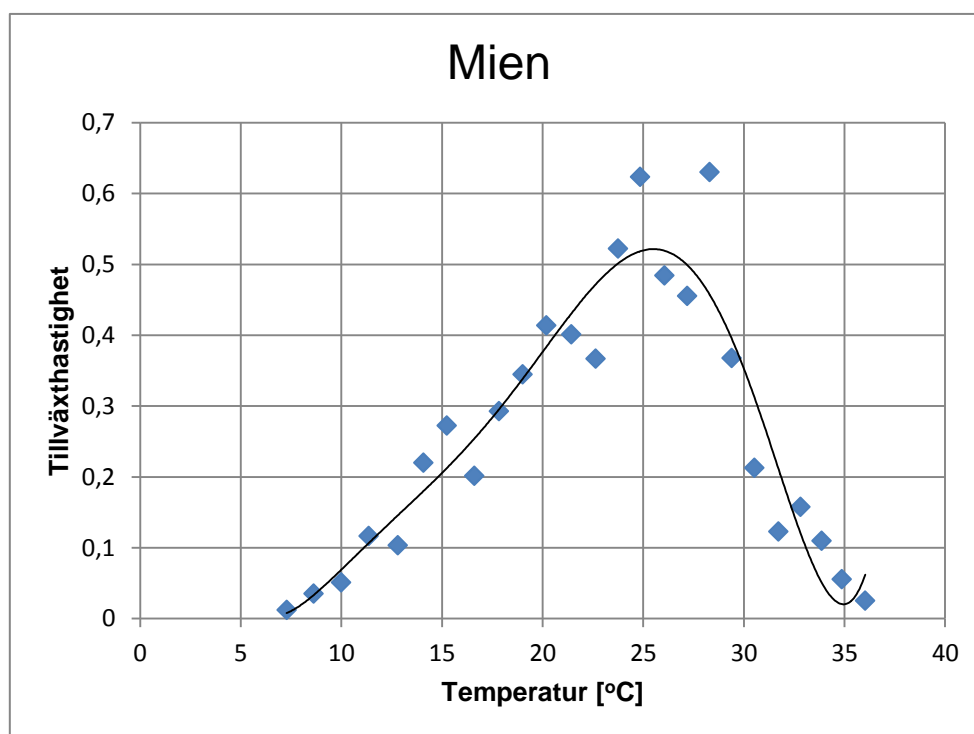
Provrör nr	Mien	Ivösjön	Kontrollrad	Åkersjön	Mjölkvattnet
1	7,3	7,3	7,4	7,3	7,3
2	8,8	8,6	8,6	8,7	8,5
3	10,0	10,0	10,0	10,0	10,0
4	11,4	11,4	11,4	11,4	11,3
5	12,8	12,8	12,9	12,9	12,8
6	14,0	14,1	14,2	14,1	14,1
7	15,2	15,3	15,2	15,3	15,3
8	16,6	16,6	16,5	16,7	16,7
9	17,9	17,8	17,9	17,9	17,8
10	18,9	19,0	19,1	19,0	19,1
11	20,2	20,2	20,2	20,2	20,2
12	21,5	21,5	21,4	21,4	21,5
13	22,7	22,7	22,7	22,6	22,6
14	23,7	23,8	23,8	23,7	23,8
15	24,9	24,9	24,9	24,8	24,9
16	26,0	26,1	26,0	26,1	26,2

Provrör nr	Mien	Ivösjön	Kontrollrad	Åkersjön	Mjölkvattnet
17	27,2	27,2	27,2	27,2	27,2
18	28,3	28,3	28,3	28,4	28,3
19	29,4	29,4	29,5	29,4	29,4
20	30,5	30,5	30,6	30,6	30,6
21	31,7	31,7	31,7	31,8	31,8
22	32,7	32,8	32,9	32,9	32,9
23	33,9	33,9	34,0	33,9	33,9
24	34,8	34,9	34,9	34,9	34,9
25	36,1	36,1	36,0	35,9	36,1

3.2 Cyanobakteriernas tillväxt

Cyanobakteriernas tillväxthastighet utefter temperaturgradienten för respektive sjö visas i figur 5-8.

3.2.1 Mien (sydlig)

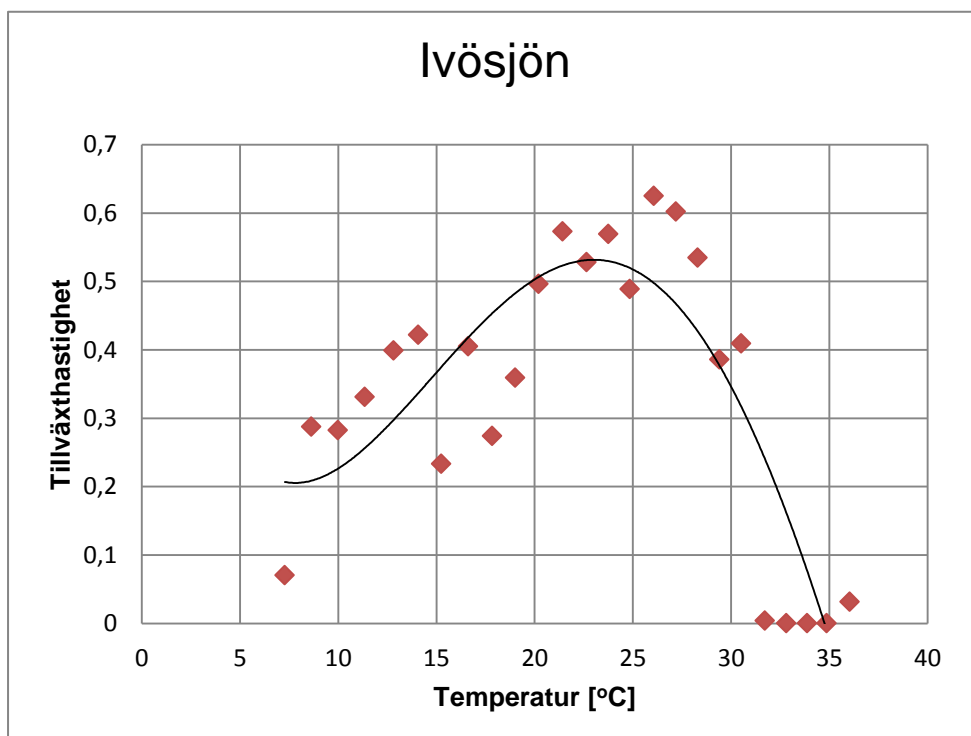


Figur 5. Tillväxthastigheter för stammen från den sydliga sjön Mien.

Som visas i figur 5 finns de högsta tillväxthastigheterna för Mien vid 24,8 °C och 28,3 °C. För temperaturerna emellan dessa, 26 °C och 27,2 °C är tillväxten lägre. Troligen ligger optimum vid drygt 25 °C, vilket också blir resultatet med en trendlinje i form av ett polynom av 6:e ordningen. Upp till ca 25 °C ger ökad temperatur ökad tillväxthastighet. Mien är den enda sjön där ingen tillväxt alls noterats i det kallaste provröret. Tillväxten börjar istället i det andra provröret, det vill säga vid ca 9 °C. Den lägsta temperatur där tillväxthastigheten 0,1 d⁻¹ är 11,4 °C. Trendlinjen skär 0,1 d⁻¹ vid 11,1 °C.

Vid varmare temperaturer än 28 grader avtar tillväxten starkt. För provrören där temperaturen varit över 32,8 °C har en viss tillväxt skett, men denna är inte stabil och fluorescensvärdena sjunker ibland under initialvärdet. Det varmaste provröret där tillväxthastigheten bestämts till ett värde över 0,1 d⁻¹ har temperaturen 33,4 °C. Trendlinjen skär detta värde marginellt tidigare vid 33 °C.

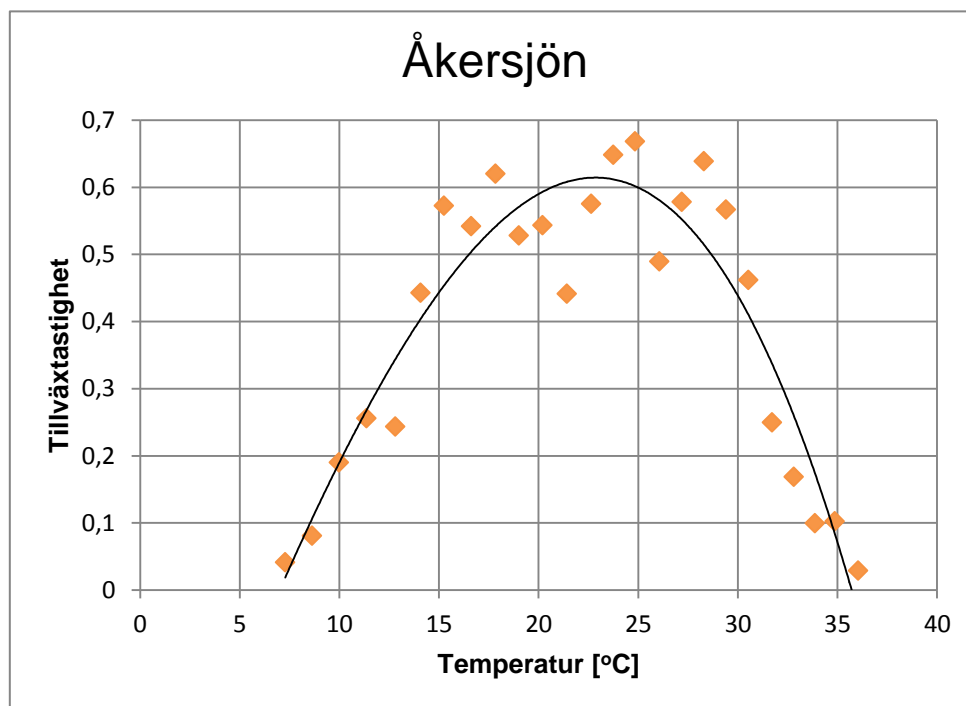
3.2.2 Ivösjön (sydlig)



Figur 6. Tillväxthastigheter för den sydliga Ivösjön

För Ivösjön finns den högsta uppmätta tillväxthastigheten vid 26,1 °C, näst högst är värdet vid 27,2 °C (figur 6). Utifrån trendlinjen ligger optimum runt 2 °C, troligen finns temperaturen något närmare de faktiska punkternas värde. Temperaturer från 8 °C har tolererats och har givit en måttlig tillväxt. Vid temperaturer högre än 32 °C klarar algerna inte av att växa. Trendlinjen för Ivösjön skär inte tillväxthastigheten 0,1 d⁻¹ vid låga temperaturer men provrören uppvisar en högre tillväxt än detta mellan 8,6 °C och 30,5 °C. På den varma sidan skär trendlinjen 0,1 d⁻¹ vid 33,5 °C.

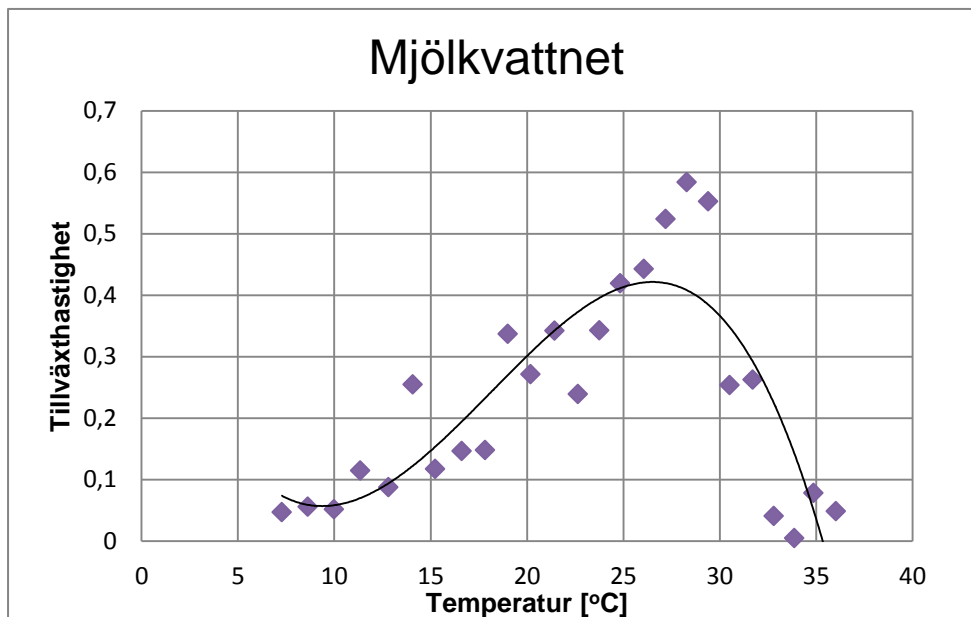
3.2.3 Åkersjön (nordlig)



Figur 7. Tillväxthastigheter för stammen från den norrländska Åkersjön

Åkersjön, figur 7, uppvisar ett bredare spann av temperaturer där tillväxten är hög. För alla provrör mellan 14 °C och 30 °C överstiger tillväxthastigheten 0,4 d⁻¹. Under och över dessa temperaturer avtar tillväxten snabbt. Ett optimum finns utifrån trendlinjen runt 23 °C. Trendlinjen visar tillväxthastigheter över 0,1 d⁻¹ mellan 8,5 °C och 34,5 °C vilket överensstämmer väl med värdena från provrören.

3.2.4 Mjölkvattnet (nordlig)



Figur 8. Tillväxthastigheter för den norrländska sjön Mjölkvattnet.

Trendlinjen i Mjölkvattnet visar ett optimum vid 26-27 °C (figur 8). Det högsta tillväxtvärdet fanns vid 28,3 °C och höga värden finns även vid 27,1 och 29,4 °C, och det är troligt att 28,3 °C är ett representativt värde för det verkliga optimumet. Upp till optimumtemperaturerna finns ett starkt samband mellan ökande temperatur och ökad tillväxthastighet. Hastigheten 0,1 d⁻¹ uppnås enligt trendlinjen vid 13 °C och sjunker under detta igen vid 34,5 °C

3.2.5 Sammanställning

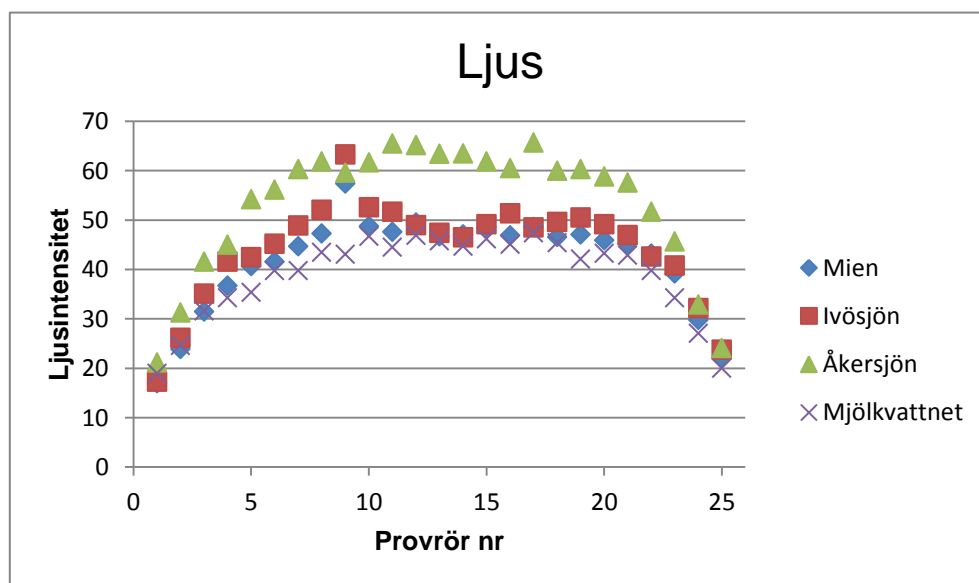
I tabell 3 redovisas temperaturoptimum samt temperaturspannet inom vilket en svag tillväxt förekommer för respektive odlad stam.

Tabell 3. Sammanställning av temperaturoptimum hos de odlade stammarna. Kolumnen med tillväxt över 0,1 beskriver resultatet utifrån trendlinjen, undantaget Ivösjön där värdena från provrören använts eftersom de antas ge riktigare värden. Alla värden anges i °C.

Sjönamn	Optimum trendlinje	Optimum, uppmätt	Tillväxt över 0,1 d ⁻¹
Mien (s)	25	24,8; 28,3	11,1-33
Ivösjön (s)	23	26,1	8,6–30,5
Åkersjön (n)	23	15-29	8,5–35
Mjölkvattnet (n)	26-27	28,3	13-31,8

3.3 Ljus

Ljusintensiteten har varit högst i de mittersta provrören, det vill säga mitten av temperaturspannet och avtagande mot de yttre provrören, extremtemperaturerna. Detta visas i figur 9. Ljusintensiteten är som lägst i de kallaste provrören. Raden med provrör med stammen från Åkersjön har haft en högre ljusintensitet än övriga rader.



Figur 9. Ljusintensitet i respektive provrör

4 Diskussion

4.1 Ljus

Varierande ljusintensiteter kan påverka resultatet då tillväxthastighet beror både på temperatur och ljustillgång. Om den högre ljusintensiteten är närmare den optimala ljustillgången vid aktuell temperatur kan tillväxten öka för dessa provrör. Högre ljusintensitet kan ge till synes lägre tillväxt eftersom metoden i denna studie bygger på att mängden pigment i provrören mäts. Mängden och typen av pigment per cell varierar med ljusintensitet. Vid en högre ljusintensitet kan cellerna ha en lägre koncentration av pigment. Ljusintensiteten kan också bli högre än optimalt och på så vis hämma tillväxten det finns dock inget i resultatet som indikerar att detta har skett i denna studie (Moore, et al., 1995).

Trots att intentionen varit att ljusintensiteten ska vara stabil varierade intensiteten mellan provrören. Ljusbälmätaren köptes in under försökets gång och det fanns därför ingen möjlighet att kalibrera ljusintensiteten innan försöket startade. Främst stammen från Åkersjön har haft en högre ljusintensitet än övriga stammar. Detta beror troligen på att lysrören varit ojämnt placerade och att ljuset inte spridits tillräckligt. Åkersjön har ett bredare spektrum av temperaturer med högre tillväxt än övriga stammar. Det är svårt att säga hur mycket den ökade ljusintensiteten spelat in för att skapa denna situation.

För Mien, Ivösjön och Åkersjön är ljusintensiteterna vid det 9:onde provröret (17,7 °C) avvikande höga. Detta beror troligtvis på glipor i pappersarken som fungerade som ljusskärmar. Tillväxthastigheten uppvisar inga avvikande värden för dessa provrör och detta har troligtvis inte påverkat resultatet. Detta kan även tala för att Åkersjöns tillväxtmönster främst är relaterat till temperaturen.

4.2 Temperatur

Temperaturen i provrören har varit stabil under försökets gång. Variationen har varit inom 1 °C. Resultatet kan ha påverkats i de provrör som har temperaturer precis i gränsen för vad som tolererats för tillväxt. Cyanobakterierna kan då ha haft möjlighet att tillväxa när temperaturen varit något varmare för att sedan avstanna när temperaturen sänks.

4.3 Jämförelse mellan sjöarna.

Att olika arter av cyanobakterier reagerar olika på temperaturförändringar har visats i tidigare studier av de marina cyanobakterierna *Synechococcus* och *Prochlorococcus* (Fu, et al., 2007). Detta visar att olika arter och stammar troligtvis kommer ha olika reaktioner på ett varmare klimat. Det är också svårt att dra generella slutsatser om cyanobakterier i stort utifrån enskilda stammar.

Mest uttalade optimumtemperaturer hittar man hos Mjölkvattnet (nordlig) och Mien (sydlig). Tillväxthastigheten ökar succesivt med ökad temperatur tills optimum är uppnått. Stammen från Mjölkvattnet har studiens högsta optimumtemperatur på 28,3 °C. Åkersjön (nordlig) och Ivösjön (sydlig) har ett bredare spektrum av temperaturer där tillväxten är hög. Det krävs endast att temperaturen kommer över en relativt låg temperatur för att tillväxten ska vara god.

För Åkersjön är denna gräns skarpare än för Ivösjön där tillväxtökningen sker mer succesivt med ökad temperatur. Detta ger Åkersjön studiens lägsta optimumtemperatur då en tillväxthastighet som är nära den maximala uppnås redan vid 15 °C. För Ivösjön är det möjligt att det breda temperaturoptimumet beror på att kurvan uppvisar ett otydligt mönster och provrör med närliggande temperaturer uppvisar mycket skilda värden för tillväxthastighet. Det är därmed svårt att följa kurvans form och dra tydliga slutsatser om hur stammen har svarat på temperaturen. De högsta tillväxthastigheterna finns dock mellan 21 °C och 28 °C.

Samtliga stammar uppvisar samma mönster på den varma sidan, där tillväxthastigheten snabbt avtar efter ca 28-30 °C.

Att Mien och Åkersjön har ett snävare temperaturoptimum innebär inte att de har en högre maximal tillväxthastighet men deras temperaturoptimum ligger något varmare än för Ivösjön och Mjölkvattnet.

Inga tydliga samband kan ses mellan stammarna från samma region. Både studiens högsta och lägsta optimumtemperatur återfinns hos de nordliga stammarna. Det går därför inte att säga att sydliga stammar skulle ha sitt tillväxtoptimum vid

en högre temperatur än nordliga. Utifrån dessa resultat har stammarna ingen stark miljöanpassning till den miljö de kommer ifrån. Samtliga stammar tolererar höga temperaturer väl vilket stämmer väl överens med tidigare studier gjorda på cyanobakteriers temperaturoptimum (Jöhnk, et al., 2008; Pearl & Huisman, 2009).

Hur låga temperaturer som tolereras är av stor betydelse för hur snabbt stammarna kan komma igång att växa på våren. Att kunna komma igång med tillväxt tidigt på våren borde vara viktigast för stammar från norra Sverige där vegetations säsongen är kortare och antalet isfria dagar färre. Inte heller här kan dock några samband mellan stammarna av samma geografiska läge ses. Stammarna från Ivösjön (sydlig) och Åkersjön (nordlig) är de som har högst tillväxt vid låga temperaturer. Upp till 14 °C har stammen från Ivösjön en högre tillväxthastighet än den från Åkersjön. Stammarna från dessa två sjöar borde ha goda förutsättningar för att komma igång med tillväxt tidigt på våren. Stammen från Åkersjön är därmed den stam som främst borde gynnas av en temperaturhöjning där vegetations säsongen i norr förlängs.

Alla stammarna i denna studie har optimumtemperaturer över de nuvarande somarmedeltemperaturerna i sjöarna. Stammarna borde därmed ha en god förmåga att klara av eller gynnas av en höjning av vattentemperaturen. Mjölkvattnet som har en stark ökning av tillväxt med ökad temperatur upp till ca 27-29 °C borde troligtvis vara den stam som främst får en ökad tillväxt vid en ökad temperatur. Sjöarnas form och djup kommer också ha betydelse för hur temperatursituationen i sjön ser ut. Temperaturen i sjön kommer inte vara homogen och medeltemperaturen är endast en indikator om vilka temperaturförhållanden som råder. Vissa delar så som skyddade vikar och vatten nära stranden kommer kunna hålla varmare temperaturer än medeltemperaturen. Dessa varmare delar kan vara lämpliga miljöer för cyanobakterierna som i hög grad gynnas av värme. Varmare vattenpartier kan vara en del i att förklara att exempelvis den undersökta stammen från Mjölkvattnet en optimaltemperatur långt över medeltemperaturen i sjön den är hämtad ifrån. Temperaturförhållande är inte den enda faktorn som cyanobakterierna ska anpassa sig till. Sjöarna skiljer sig även åt när det gäller näringsstatus, pH, ljusstillgång, konkurrerande arter och predatorer. Detta vara en del i att sambanden mellan sjötemperatur och de odlade stammarnas temperaturoptimum är svagt.

4.4 Felkällor

Ett stort mått av subjektivitet finns i plottningen av maximal tillväxthastighet, då en bedömning måste göras av vilka punkter som ska inkluderas i intervallet för maximal tillväxt. Perioden då hastigheten uppnår den för temperaturen maximala är en kort period innan närings- eller koldioxidbrist begränsar tillväxten. Inom denna tidsram finns relativt få mätvärden och ett avvikande värde kan därför få en stor inverkan om det inte exkluderas. I de flesta fall har minst fyra punkter använts, men i undantagsfall har tre tillåtits. Detta när något värde varit tydligt avvikande. För de provrör där tillväxten varit mycket låg har samtliga punkter använts. Genom att använda alla punkter visas att tillväxten varit svag men inte obefintlig. Att använda samma metod som för stammar med god tillväxt, att leta upp tre eller fyra punkter som ger det högsta tillväxtvärdet skulle gett en bild av en starkare tillväxt än vad som kan anses representativt då den totala ökningen av fluorescens över hela odlingsperioden varit mycket liten.

Stammarna som isolerats behöver inte nödvändigtvis vara representativt för den dominerande sammansättningen i sjön utan speglar snarare tillståndet vid provtagningstillfället, då det är störst chans att isolera celler från den stam som är mest frekvent förekommande vid detta tillfälle.

Det hade varit önskvärt med tätare mätningar då cyanobakterierna är i den exponentiella tillväxtfasen. Förbättringar gällande spridningen av ljuset borde också genomföras för att alla provrör ska få samma ljustillgång.

En stor svaghet i studien är att endast två stammar från varje region odlas. Detta kan vara en stor del av orsaken till att inga tydliga samband kan ses mellan tillväxten vid olika temperaturer och stammarnas geografiska ursprung. Önskvärt hade varit att odla fler stammar från varje region för att kunna dra säkrare slutsatser. En upprepad odling av samma stam flera gånger skulle också ge ett säkrare resultat då avvikande värden är lättare att identifiera. Inom tidsramen för denna studie fanns inte utrymme för fler odlingar och studien ska ses som en pilotstudie för att testa inkubatorn inför större studier med fler odlingar.

4.5 Slutsatser

Inga tydliga skillnader kan observeras mellan stammar insamlade i norra respektive södra Sverige. Detta beror antingen på svagheter i försökets utformning eller att cyanobakterierna inte har en stark miljöanpassning till den miljö de kom-

mer ifrån med avseende på temperatur. Samtliga stammars temperaturoptimum är högre än den nuvarande sjötemperaturen och alla cyanobakteriestammar i denna studie bör gynnas av en varmare temperatur i sjöarna.

I den verkliga situationen i sjöarna är konkurrensen med andra växtplankton viktig. Cyanobakterier bör här ha en ökad fördel i konkurrensen i ett varmare klimat på grund av sitt höga temperaturoptimum i kombination med andra egenskaper som är användbara i den situation som ett varmare klimat skapar. Detta innebär ett potentiellt hot mot vattenkvalitet i badsjöar och dricksvattentäckter.

5 Referenser

Ahlgren, G., Lundstedt, L., Brett, M. & Forsberg, C., 1990. Lipid composition and food quality of some freshwater phytoplankton for cladoceran zooplankters. *Journal of Plankton Research*, 12(4), ss. 809-818.

Boyd, C. E., 2000. *Water Quality*. Dordrecht, Nederländerna: Kluwer Academic Publishers Group.

Carey, C. C. o.a., 2012. Eco-physiological adaptations that favour freshwater cyanobacteria in a changing climate. *Water Research*, Volym 46, ss. 1394-1407.

Dauta, A., Devaux, J., Piquemal, F. & Bonnich, L., 1990. Growth rate of four freshwater algae in relation to light and temperature. Volym 207, ss. 221-226.

Drakare, S. & Liess, A., 2010. Local factors control the community composition of cyanobacteria in lakes while heterotrophic bacteria follow a neutral model. *Freshwater Biology*, Volym 55, ss. 2447-2457.

Elliot, J. A., 2012. Is the future blue-green? A review of the current model predictions of how climate change could affect pelagic freshwater cyanobacteria. *Water research*, Volym 46, pp. 1364-1371.

Fu, F.-X.o.a., 2007. Effects of increased temperature and CO₂ on photosynthesis, growth and elemental ration in marine *Synechococcus* and *Prochlorococcus*. *Journal of Phycology*, Volym 43, ss. 485-496.

IPCC, 2007. *Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007*, Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Janssen, F., Neuman, T. & Schmidt, M., 2004. Inter-annual variability in cyanobacteria blooms in the Baltic Sea controlled by wintertime hydrographic conditions. *Marine Ecology Progress Series*, Volym 275, ss. 59-68.

- Jöhnk, K. D. o.a., 2008. Summer heatwaves promote blooms of harmful cyanobacteria. *Global Change Biology*, Volym 14, ss. 495-512.
- Lampert, W. & Sommer, U., 2007. *Limnoecology*. 2:a red. New York: Oxford University Press.
- Madigan, M. T., Martinko, J. M., Dunlap, P. V. & Clark, D. P., 2009. *Biology of Microorganism*. 12:e red. San Fransisco, USA: Pearson Benjamin Cummings.
- Markensten, H., Moore, K. & Persson, I., 2010. Simulated lake phytoplankton composition shifts toward cyanobacteria in a future warmer climate. *Ecological Applications*, 20(3), ss. 752-767.
- Moore, L. R., Goericke, R. & Chisholm, S. W., 1995. Comparative physiology of *Synechococcus* and *Prochlorococcus*: influence of light and temperature on growth, pigments, fluorescence and absorptive properties. *Marine Ecology Progress Series*, Volym 116, ss. 259-275.
- Paerl, H. W. & Paul, V. J., 2011. Climate change: Links to global expansion of harmful cyanobacteria. *Water Research*, Volym 46, ss. 1349-1363.
- Pearl, H. W. & Huisman, J., 2009. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms. *Environmental Microbiology Reports*, Februari, ss. 27-37.
- Raab, B., Syrén, M. & Vedin, H., 2004. *Sveriges Nationalatlas - Klimat, sjöar och vattendrag*. 2a red. Gävle: Sveriges Nationalatlas.
- Rydin, E. o.a., 2008. Compensatory nutrient enrichment in an oligotrophicated mountain reservoir - effects and fate of added nutrients. *Aquatic Sciences*, Volym 70, ss. 323-336.
- SMHI, 2011. *Klimatindikator - vegetationsperiodens längd*. [Online] Available at: <http://www.smhi.se/kunskapsbanken/klimat/vegetationsperiod-1.6270> [Använd 2012-11-09].
- SMHI, u.d. *Isläggning och islossning*. [Online] Available at: http://bizmet.smhi.se/bizmet/prods/whl_is.php [Använd 2012-11-09].
- Stainer, R. Y., Kunisawa, R., Mandel, M. & Cohen-Bazire, G., 1971. Purification and Properties of Unicellular Blue-Green. *Bacteriological Reviews*, 35(2), ss. 171-205.
- Walsby, A. E., 1994. Gas vesicles. *Microbiological Review*, Volym 58, ss. 94-144.

Weyhenmeyer, G. A. o.a., 2011. Large geographical differences in the sensitivity of ice-covered lakes and rivers in the Northern Hemisphere to temperature changes. *Global Change Biology*, Volym 17, ss. 268-275.

Whitton, B. A. & Potts, M., 2000. *The Ecology of Cyanobacteria*. Dordrecht(Nederländerna): Kluwer Academic Publishers.

Wiedner, C., Rücker, J., Brüggemann, R. & Nixdorf, B., 2007. Climate change affects timing and size of populations of an invasive cyanobacterium in temperate regions. *Oecologia*, Volym 152, ss. 473-484.

Tack

Till Stina Drakare för handledning