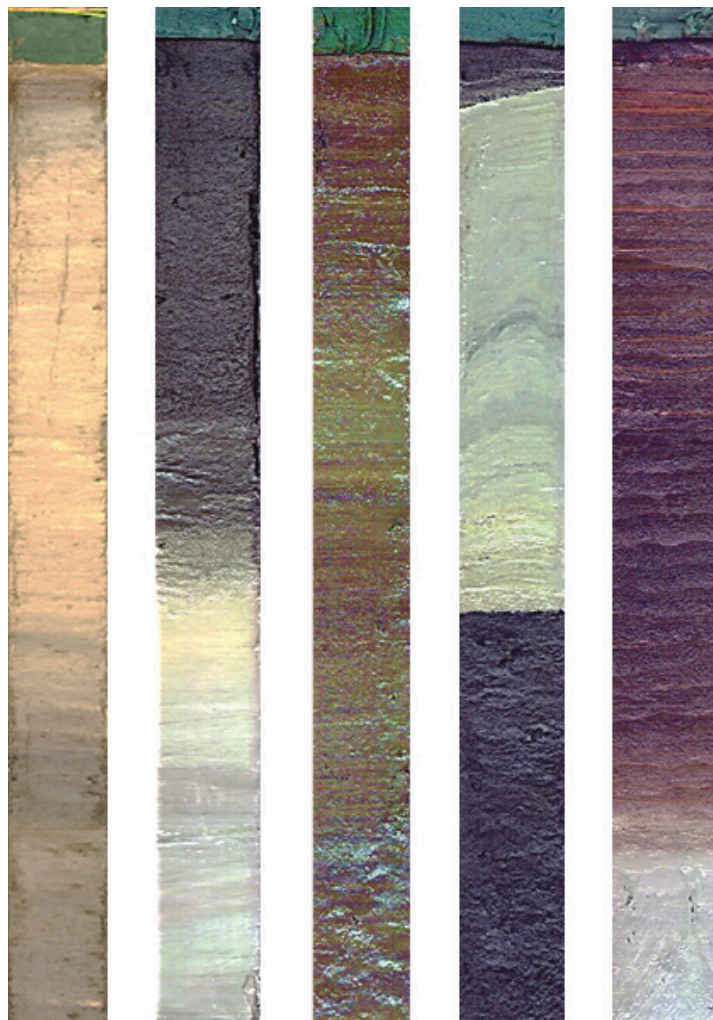


Kombinerade effekter av olika typer av miljöpåverkan på svenska sjöar

Fjärdermyggor från sediment som modellorganism visar hur kombinationseffekter av olika typer av miljöpåverkan på den ekologiska statusen i sjöar ser ut

Simon Belle



Kombinerade effekter av olika typer av miljöpåverkan på svenska sjöar

Fjädermyggor från sediment som modellorganism visar hur
kombinationseffekter av olika typer av miljöpåverkan
på den ekologiska statusen i sjöar ser ut

av Simon Belle

Naturvårdsverket

Tel: 010-698 10 00

E-post: registrator@naturvardsverket.se

Postadress: Naturvårdsverket, SE-106 48 Stockholm

Internet: www.naturvardsverket.se

ISBN 978-91-620-7186-8

ISSN 0282-7298

© Naturvårdsverket 2025

Tryck: Arkitektkopia AB, Bromma 2025

Omslagsfoto: Simon Belle

Förord

Här presenteras resultaten från forskningsprojektet ”Kumulativa effekter av klimatförändringar och eutrofiering på sjöar, CENTURION” med rapporten *Kombinerade effekter av olika typer av miljöpåverkan på svenska sjöar*. Projektet är ett av sju projekt som genomförts inom forskningssatsningen Kumulativa effekter på miljön. Med forskningsområdet ville Naturvårdsverket och Havs- och vattenmyndigheten stödja forskning som bidrar till utveckling av metoder och analysverktyg för att kvalitativt och kvantitativt bedöma belastning av kumulativa effekter på ekosystem i miljöbedömningar.

Projektet har finansierats med medel från Naturvårdsverkets miljöforskningsanslag.

Rapporten har skrivits av Simon Belle (Sveriges lantbruksuniversitet).

Rapporten har granskats för vetenskaplig kvalitet av Jan P. Karlsson (Umeå universitet) och för praktisk relevans av Eva Sörenson (Havs- och vattenmyndigheten) och Clara Neuschütz (Naturvårdsverket).

Författarna svarar för rapportens innehåll.

Naturvårdsverket i april 2025

Marie Uhrwing
Avdelningschef, Hållbarhetsavdelningen

Innehåll

Förord	3
Sammanfattning	5
Summary	7
1. Inledning	9
1.1 Klimatförändring och övergödning	9
1.2 Försurning, kalkning och klimatförändring	12
1.3 Specifika forskningsfrågor och hypotes	14
2. Metod	15
2.1 Val av plats	15
2.2 Data om klimatförändringar	15
2.3 Sedimentprovtagning och kärndatering	18
2.4 De kumulativa effekterna av klimatförändringar och markanvändning	18
2.4.1 Strategi för uppdelning av sediment-kärnan	18
2.4.2 Analys av subfossila fjädermyggor och beräkning av BQI	19
2.4.3 Analys av data	20
2.5 Omprövning av de kombinerade effekterna av försurning, klimatförändringar och kalkning	21
2.5.1 Delmängd av sjöar och kärnstrategi för skivning	21
2.5.2 Analys av subfossila fjädermyggor	22
2.5.3 Analys av data	22
3. Resultat	24
3.1 Kombinerade effekter av klimatförändringar och markanvändning	24
3.2 Inverkan av försurning, kalkning och klimatförändringar på fjädermyggor	27
4. Diskussion	31
4.1 Kombinerade effekter av klimatförändringar och markanvändning på svenska sjöar	31
4.2 Andra exempel på olika typer av miljöpåverkan under de senaste 100 åren	33
4.3 Mot utveckling av nya tekniker för tillämpad paleolimnologi	35
4.3.1 Historisk Pb-förorening av sjösediment som kronologiska markörer	35
4.3.2 Användning av sedimentpigment för att rekonstruera tidigare näringsämneskoncentrationer i sjöar	36
4.3.3 Stabil isotop av kol i subfossila fjädermyggor för att spåra energiflöden i näringsvävar	38
5. Slutsatser och förslag	40
Tack	43
Källhänvisning	44
Publikationer	51

Sammanfattning

Akvatiska ekosystem påverkas i allt högre grad av olika typer av miljöpåverkan. Det handlar bland annat om klimatförändringar och övergödning, som ofta är de viktigaste storskaliga drivkrafterna bakom ekologiska förändringar i sjöar. Den globala förändringstakten (t.ex. förändrad temperatur och övergödning) har ökat drastiskt under Antropocen, och därför har både ekosystemförvaltare och forskare börjat intressera sig för att förstå de kumulativa effekterna av olika typer av miljöpåverkan.

I undersökningen som presenteras i den här rapporten använde vi subfossila (i.e., som samlats med tiden i sjösediment) fjädermyggor för att bedöma tidsmässiga förändringar i sjöars ekologiska status under de senaste seklen. Undersökningen omfattar 16 referenssjöar och 14 påverkade sjöar spridda över olika ekoregioner i Sverige. Syftet var att kvantifiera de kumulativa effekterna av klimatförändringar och markanvändning på sjöar, och visa hur deras effekter kan variera regionalt.

Resultaten visar att klimatförändringarnas effekt på referenssjöarnas ekologiska status varierar regionalt. Effekten är mer uttalad i nordligare sjöar. Det beror på dominans av många kallvattenarter, som är mer benägna att försvinna som svar på små temperaturvariationer. Klimatförändringarna förutspås bli en viktig drivkraft för miljömässiga och biologiska förändringar inom kort. Studien understryker det akuta behovet av att bättre förstå och kvantifiera klimatförändringarnas effekter på sjöar, och i synnerhet på de biologiska mått som används för att bedöma deras ekologiska status (dvs. förändrade referensförhållanden). Dessutom revideras referensförhållandena sällan i bedömningsprogrammen, vilket innebär att klimatförändringarnas effekter på sjöar och deras samhällen inte beaktas. Framtida forskning måste ifrågasätta om referensförhållandena fortfarande är tillämpliga på grund av pågående och framtida klimatförändringar. Risken är att vi överkorrigerar ett tryck som förändrad markanvändning (och slösar bort resurser) för att försöka nå ett referenstillstånd som baseras på ett annat klimat och tillhörande biologiska mätvärden som inte är relevanta för nuvarande förhållanden.

Fjädermyggor kända positiva samtolerans mot temperatur och övergödning (t.ex. kallstenoterma arter som också är indikatorer på oligotrofa förhållanden, och omvänt) förväntades ge antagonistiska effekter. De kumulativa effekterna av klimatförändringar och markanvändning skiljer sig dock kraftigt åt; de är synergistiska i ekoregionen boreala högländet och antagonistiska i ekoregionen centralslätten. Vi föreslår att förhållandena före störningen (dvs. artsammansättning och känslighet för miljöpåverkan) spelar en nyckelroll när det gäller kombinations-effekter av olika typer av miljöpåverkan i sötvatten. Fjädermyggsamhällen i boreala sjöar har historiskt sett dominerats av kallstenoterma arter, som minskar i antal eller försvinner när temperaturen ökar. I sådana sjöar påverkar markanvändningen främst de kvarvarande varmvattenarterna, och därför påverkar klimatförändringar och markanvändning distinkta grupper av fjädermyggor (inom sammansättningen). Detta leder till högre taxonomisk omsättning och synergistiska effekter. Framtida forskning bör försöka att bättre förstå och införliva ekologin hos arter i samhällen som fanns före störningen när man försöker kvantifiera effekterna av olika typer av miljöpåverkan på sjöar.

Sammanfattningsvis bidrar vår studie till förståelsen av kombinerade effekter av globala förändringar på sjöar. Resultaten bekräftar dominansen av antagonistiska interaktioner mellan temperatur och markanvändning, och även av mellan temperatur, användning, försurning och kalkning. Det indikerar att närvaron av en andra miljöpåverkan ofta maskerar temperatureffekter i sjöar. Sammantaget är detta resultat uppmuntrande, eftersom det innebär att restaurering av sjöar som fokuserar på det mest påverkande miljöproblemet förblir en rimlig restaureringsåtgärd trots pågående klimatförändring.

Summary

Aquatic ecosystems are increasingly affected by numerous environmental pressures and stressors, among which climate change and eutrophication are often the main large-scale drivers of ecological changes in lakes. As the rate of global change has drastically accelerated during the Anthropocene, understanding the cumulative impacts of multiple stressors has gained attention from both ecosystem managers and scientists.

We used subfossil chironomids (Diptera; Nematocera) to assess temporal changes in lake ecological status over the last cirka 100 years in 16 reference and 14 impacted lakes spread across different ecoregions in Sweden. By comparing subfossil chironomid assemblages, associated Benthic Quality Index values and their temporal trends, we aimed to quantify the cumulative effects of climate change and land use on lakes and unravel how their effects may vary regionally.

Results show that the effect of climate change on the ecological status of the reference lakes varied regionally, being more pronounced in northern lakes due to the predominance of many cold water species which are more prone to disappear in response to small variations in temperature. As climate change is forecasted to be a key driver of environmental and biological changes shortly, our study stresses the urgent need to better understand and quantify the effect of climate change on lakes and especially on the biological metrics used to assess their ecological status (i.e., shifting baselines). Furthermore, reference conditions are often seldom revised in assessment programs, thus excluding the effect of climate change on lakes and their communities. Future research must question whether reference conditions are still applicable due to ongoing and future climate change. Otherwise, we risk over-correcting a pressure like land-use change (and wasting resources) to try and reach a reference condition that is based on a different climate, and associated biological metrics, that are not relevant to current conditions.

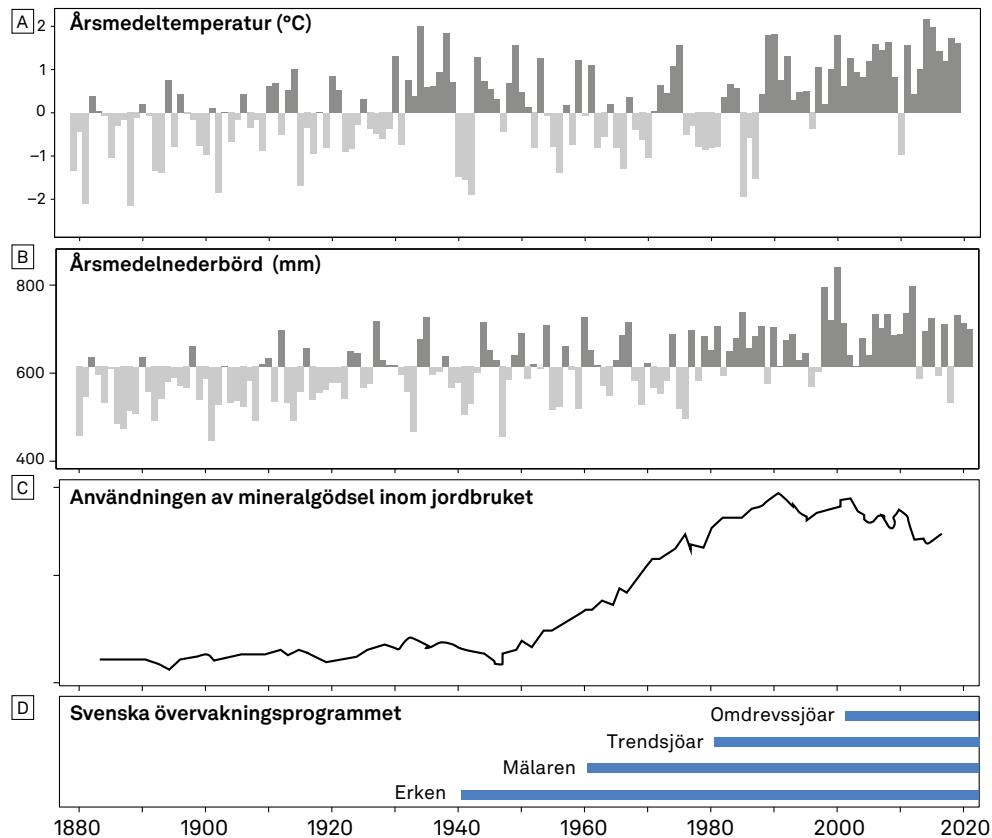
The known positive co-tolerance of chironomid species to temperature and eutrophication (e.g., cold stenotherm species also being indicators of oligotrophic condition, and conversely) was anticipated to induce antagonistic effects. However, the cumulative effects of climate change and land use strongly differ across the landscape, being synergistic in the boreal forest ecoregion and antagonistic in the mixed forest ecoregion. We suggest that the pre-disturbance conditions (i.e., species composition and pressure sensitivities) play a key role in regulating the interactions between multiple pressures in freshwaters. Chironomid assemblages of boreal lakes are historically predominated by cold and stenotherm species, which are more prone to decrease in abundance or disappear as temperatures increase. In such lakes, land use mainly affects the remaining warmer water species, and therefore climate change and land use impact distinct groups of chironomid species within the assemblage leading to higher taxonomic turnover and synergistic effects. Future research should try to better understand and incorporate the ecology of species of pre-disturbance communities when aiming to quantify the effects of multiple stressors on lakes.

In summary, this study contributes to understanding the combined effects of global changes on lakes. Results confirm the predominance of antagonistic interactions between temperature and land use, and also acidification and liming, and indicate that the presence of a second environmental driver often suppresses temperature effects. Overall, this finding is encouraging as it implies that restoration of lakes that focuses on the most impactful pressure remains a plausible restoration measure despite lake warming.

1. Inledning

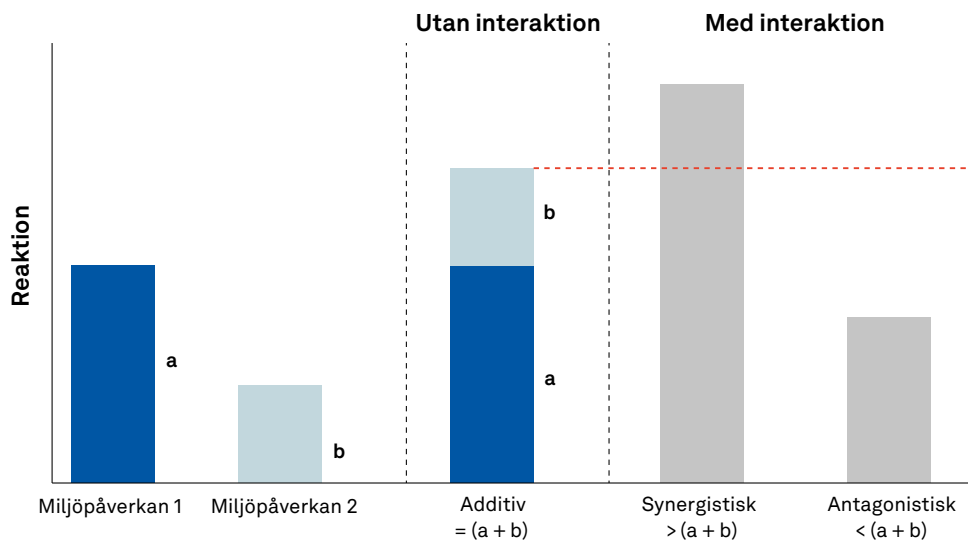
1.1 Klimatförändring och övergödning

Akvatiska ekosystem påverkas i allt högre grad av många miljöproblem samtidigt. Globala klimatförändringar (t.ex. förändrad temperatur och nederbörd) och övergödning är ofta de viktigaste storskaliga drivkrafterna bakom ekologiska förändringar i sjöar (Jeppesen et al. 2010). Eftersom de globala förändringarna har accelererat drastiskt under Antropocen (Steffen et al. 2015; se även Figur 1A, 1B och 1C) har både ekosystemförvaltare och forskare börjat intressera sig för att förstå de kumulativa effekterna av olika påfrestningar.



Figur 1. Tidsmässiga förändringar i årsmedeltemperatur (A) och årsmedelnederbörd (B) i Sverige under perioden 1880–2020. Alla data visas som anomalier från respektive medelvärden över hela tidsserien (Sveriges meteorologiska och hydrologiska institut; <https://smhi.se>). Tidsmässiga förändringar i användningen av mineralgödsel inom jordbruket sedan 1880 (C). Panel D visar utvecklingen av det svenska övervakningsprogrammet genom åren och illustrerar bristen på långsiktiga kontinuerliga tidsserier av övervakningsdata för de flesta svenska sjöar (modifierad från Fölster et al. 2014).

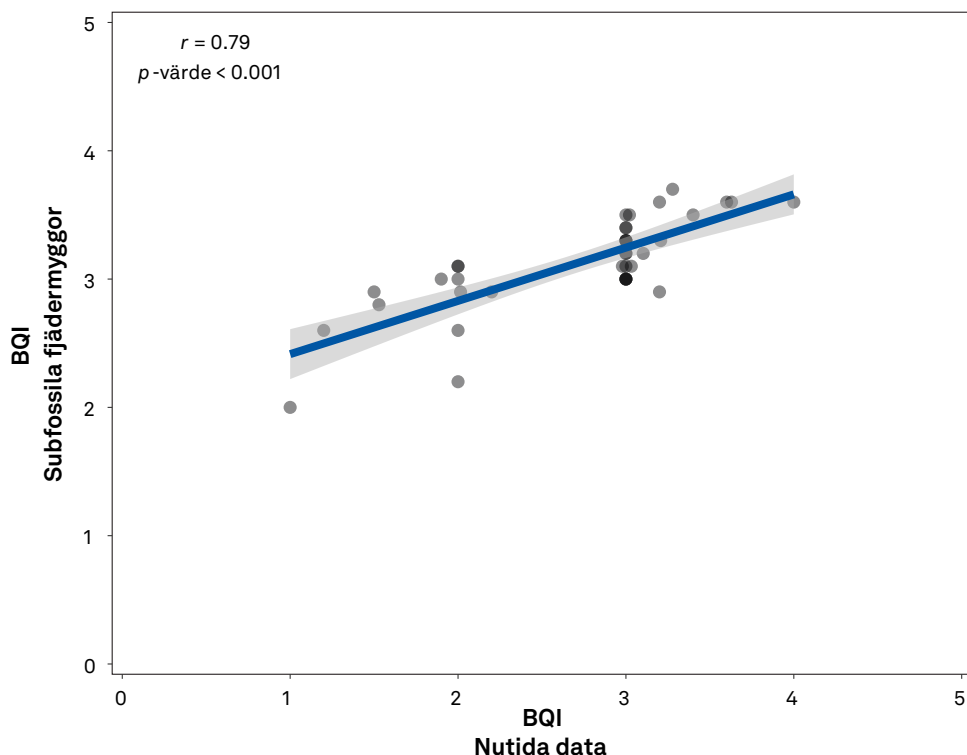
Interaktioner mellan olika typer av miljöpåverkan kan ge upphov till komplexa effekter som minskar eller förstärker summan av varje miljöpåverkan (Folt et al. 1999). Effekterna är därför svåra att förutse. Interaktioner är synergistiska när den kombinerade effekten är större än summan av varje miljöpåverkan, och antagonistiska när den kombinerade effekten är mindre än summan av varje tryck (Figur 2). Teoretiska modeller som förutsäger den kumulativa effekten av olika typer av miljöpåverkan baseras ofta på begreppet samtolerans som definieras av Vinebrooke et al (2004). Modellerna förutsäger t.ex. att om två belastningar påverkar samma uppsättning arter i en samling (positiv samtolerans), bör deras kumulativa effekter vara mindre än summan av deras individuella effekter (nedan kallade antagonistiska effekter). Med andra ord förväntas exponering för en miljöpåverkan i kombination med positiv samtolerans minska effekterna av det andra trycket, vilket leder till antagonistiska interaktioner mellan trycken. Tidigare empiriska studier har visat att antagonistiska effekter dominerar i sötvattensjöar (Côté et al. 2016; Jackson et al. 2016; Birk et al. 2020) och att lokala belastningar ofta maskerar temperatureffekter i sötvatten (Morris et al. 2022). Det finns dock lite kunskap om hur flera olika belastningar påverkar sjöarnas ekologiska status, särskilt i Sverige.



Figur 2. Schematisk bild av reaktioner på två belastningar när de förekommer: separat (miljöpåverkan 1, miljöpåverkan 2), tillsammans utan interaktion (additiv) eller tillsammans och med interaktion (synergistisk och antagonistisk). Den streckade linjen representerar tröskelvärdet för icke-additiva interaktioner. Modifierad från Folt et al. (1999).

Biologiska index är ofta responsbaserade metoder som använder utvalda arter, kombinationer av arter eller hela samhällen för att kvantifiera effekterna av miljöpåverkan på akvatiska ekosystem (t.ex. Johnson et al. 1993). Dessa metoder anses vara relativt enkla och tillförlitliga och används ofta för att utvärdera den ekologiska statusen hos akvatiska ekosystem. De utgör hörnstenen i många nationella övervakningsprogram (Poikane et al. 2016). Benthic Quality Index (BQI; Wiederholm 1980) är ett ofta använt biologiskt index för att bedöma sjöars ekologiska status (Vitecek et al. 2021) och har använts i svenska övervakningsprogram sedan 1980-talet (Johnson och Goedkoop 2007). I korthet använder BQI-metoden fjädermygglarver som indikatorarter (Arthropoda; Diptera; Nematocera; icke-bitande myggor med larver som lever i ytliga sjösediment), klassificerade i fem toleransgrupper som sträcker sig från oligotrofa (dvs. låga näringsämnen och höga syreförhållanden) till eutrofa (dvs. höga näringsämnen och låga syreförhållanden) typer. Även om BQI kalibrerades för att kvantifiera effekterna av övergödning i sjöar (Wiederholm 1980), är det också känt att fjädermyggor reagerar starkt på temperaturfluktuationer (Heiri et al. 2011; Stivrins et al. 2021). Följaktligen uppvisar många typer av fjädermyggor en positiv samtolerans mot övergödning och klimatförändringar. Å ena sidan tenderar fjädermygga som indikerar eutrofa förhållanden att vara mer motståndskraftiga mot förändringar i närings- och syreförhållanden än de mest känsliga arterna. Exempelvis tolererar *Chironomus plumosus* vanligtvis ett bredare spektrum av miljöförhållanden (t.ex. syre- och fosforkoncentrationer) än *Heterotrissocladius marcidus*, som lever kvar under ett specifikt och smalare spektrum av förhållanden (Verbruggen et al. 2011; Luoto 2011). Å andra sidan är fjädermyggor som indikerar oligotrofa förhållanden också kallvattenarter, medan eutrofa fjädermyggor tenderar att vara varmvattenarter och vanligtvis kan tolerera ett bredare temperaturintervall (Heiri et al. 2011). I detta sammanhang av positiv samtolerans förväntas markanvändning och klimatförändringar ömsesidigt minska sina individuella effekter, vilket leder till kumulativa effekter och antagonistiska interaktioner.

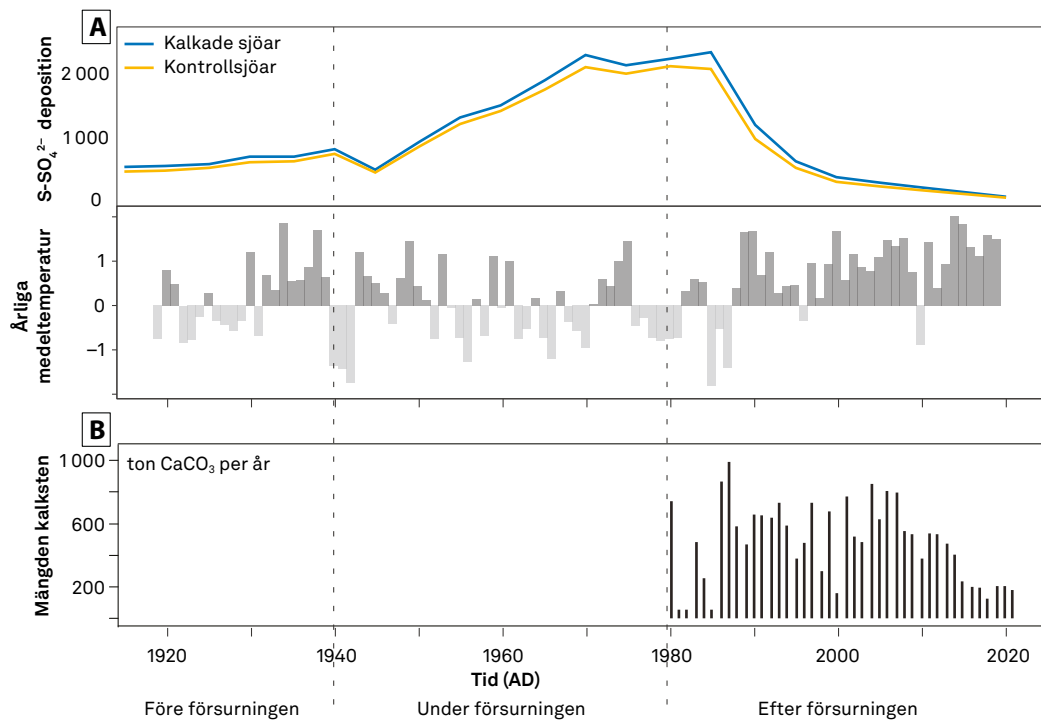
På grund av bristen på långsiktiga övervakningsdata för de flesta sjöar (Figur 1D) är det svårt att på ett tillförlitligt sätt kvantifiera effekterna av klimatförändringar och deras kombinerade effekter med andra miljöpåverkan på sjöars ekologiska status. För att kringgå bristen på övervakningsdata är en lovande metod att använda sjösediment som naturliga arkiv. Det gör det möjligt för oss att bedöma sjöars ekologiska status genom att kvantifiera i vilken grad dagens status avviker från historiska förhållanden. Användningen av en paleolimnologisk metod är nyckeln till att reda ut de kumulativa effekterna av klimatförändringar och övergödning på sjöar, genom att den tillhandahåller kontinuerliga biologiska register som täcker en rad olika miljöförhållanden under en betydligt längre tidsperiod än moderna övervakningsprogram (Smol 2010). Specifikt producerar fjädermygglarver rester av exoskelett (dvs. huvudkapslar) efter varje larvbyte som vanligtvis är välbevarade i sjösediment (Walker 2001), vilket gör att vi kan identifiera subfossila fjädermyggor till morfotypnivå. Subfossila fjädermyggor kan sedan användas för att beräkna samma biologiska index som används i nationella övervakningsprogram, i synnerhet BQI. Det ger värdefulla insikter om tidigare förändringar i sjöarnas ekologiska status (Ilyashuk et al. 2003). Dessutom har tidigare resultat visat att subfossila fjädermyggor kan fungera som viktiga surrogat för bioindikatorer i akvatiska ekosystem, eftersom BQI beräknat med hjälp av subfossila data starkt korrelerar med BQI värdena beräknade från de nutida samhällena (se även Figur 3 i denna studie och Jyväsjärvi et al. 2010).



Figur 3. Korrelation mellan BQI beräknat med hjälp av nutida data (<https://miljodata.slu.se/mvm/>) och subfossila fjädermyggor i 37 svenska sjöar. Resultaten visade att subfossila BQI-värden korrelerade starkt med de BQI-värden som beräknats utifrån nutida fjädermyggdata. Det statistiska testet visade en stark positiv korrelation mellan de två variablerna (p -värde <math>< 0,05</math>).

1.2 Försurning, kalkning och klimatförändring

Projektet gör det också möjligt att undersöka de kombinerade effekterna av andra frågor som är viktiga för samhället och ekosystemförvaltare under de senaste 100 åren (bland annat försurning och kalkning). De mänskliga betingade utsläppen i atmosfären under förra seklet ledde till ökade sulfatutsläpp som utlöste försurning av otaliga europeiska och nordamerikanska ekosystem (Mylona 1996). Försurningen av akvatiska ekosystem, som är en av de allvarligaste och mest omfattande miljöfrågorna på nordliga breddgrader, ledde till många snabba biologiska förändringar i många sjöar och floder (särskilt i Skandinavien; Skjelkvåle et al. 2005), inklusive effekter på fiskpopulationer, ryggradslösa djur, återvinning av organiskt material, biotiska interaktioner inom näringsvävar och i slutändan sjöproduktivitet (se även Schindler et al. 1989; Fölster et al. 2007). Modellerade data om svavelnedfall för perioden 1880–2020 från det europeiska övervaknings- och utvärderingsprogrammet (EMEP) visade en kraftig ökning av nedfallet från 1940 med en topp cirka 1970, varefter nedfallet förblev konstant fram till 1980 (Figur 4A). Intressant nog kännetecknades försurningens början och maximala avtryck också av låg variabilitet i temperaturfluktuationerna (Figur 4A). Svaveldepositionen följde sedan en stadig minskning till de nivåer som rådde före försurningen omkring år 2000, men perioden efter försurningen präglades av ett varmare klimat med början på 1980-talet.



Figur 4. Panel **A** visar tidsserier (1920–2020) för genomsnittlig atmosfärisk sulfatsvaveldeposition ($S-SO_4^{2-}$) för kalkade sjöar (mörkblå) och kontrollsjöar (orange) från European Monitoring and Evaluation Program, utvecklingen av den årliga medeltemperaturen i Sverige under perioden 1920–2020 (Sveriges meteorologiska och hydrologiska institut; <https://smhi.se>). Panel **B** visar mängden kalksten som årligen tillförs de studerade kalkade sjöarna (uttryckt som ton $CaCO_3$ per år, Belle et al. 2025).

Dessutom blev kalkning ett storskaligt och statligt stött restaureringsprogram på 1980-talet för att mildra effekterna av försurningen av sötvatten (Figur 4B). Trots cirka 50 års kalkning av tusentals sjöar och vattendrag är dess effektivitet fortfarande till stor del omdiskuterad. Kalkningen har bidragit till en ökning av pH-värdet i många försurade vatten, vilket potentiellt kan leda till förbättrad vattenkvalitet för vattenlevande samhällen (Bengtsson et al. 1980). Många studier har dock rapporterat motsägelsefulla resultat för ekologiska reaktioner på kalkning (Hörnström 2002; Clair och Hindar 2005). Vissa studier som fokuserar på ryggradslösa djur i sjöar tyder på en högre förekomst av försurningskänsliga typer efter kalkning (Hultberg och Anderson 1982; Eriksson et al. 1983). Andra studier visar att kalkade sjöar tenderar att ha lägre mångfald och förekomst av ryggradslösa djur jämfört med referenssjöar (Persson och Appelberg 2001; Appelberg och Svensson 2001). Upprepad kalkning antas också förändra ekosystemens naturliga störningsregim (McKie et al. 2006), vilket potentiellt kan leda till en homogenisering av samhällets sammansättningsprocesser (Baho et al. 2014). De potentiella interaktionerna mellan försurning, kalkning och klimatförändringar har dock i stor utsträckning förbisetts.

Fjädermyggor har vanligtvis inte betraktats som känsliga indikatorer på försurning (Wiederholm och Eriksson 1977; Mossberg och Nyberg 1979; Olander 2002), eftersom många arter av fjädermyggor är toleranta mot ett brett spektrum av surhetsgrad i sjövattnet (med pH som vanligtvis ligger mellan 6,0 och 9,0). Motsatta resultat har dock visat att pH kan vara en viktig drivkraft för förändringar i fjädermyggsamhällen (Raddum och Saether 1981; Johnson och Wiederholm 1989; Brodin 1990; Halvorsen et al. 2001), och många fjädermyggararter kan få problem med

kalcium- och natriumreglering utanför detta givna intervall. Toleransen mot sura förhållanden verkar dessutom delvis vara relaterad till förekomsten av hemoglobin i hemolymfan hos fjädermyggelarver (dvs. stammen ”chironomini”; Jernelöv et al. 1981). Sådana syretoleranta typer är också vanligtvis belägna i den varmare änden av temperaturkurvan (Heiri et al. 2011). Det visar i viss mån på en positiv samtolerans mot temperatur och sjövattnets surhetsgrad. En nyligen genomförd metaanalys av de kumulativa effekterna av olika typer av miljöpåverkan på sötvattensekosystemen visade också på antagonistiska effekter mellan klimatförändringar och försurning, där försurningen var den överväldigande miljöpåverkan (Morris et al. 2022). Eftersom intensiteten i de studerade belastningarna drastiskt förändrades under tid (Figur 4), förväntas de kombinerade effekterna av försurning, kalkning och klimatförändringar därför växelvis domineras av den mest påverkande faktorn. Det handlar alltså om försurning under perioden 1960–1980 och sedan klimatförändringar eller kalkning efter 1980.

1.3 Specifika forskningsfrågor och hypotes

Detta projekt syftar till att klargöra de kumulativa effekterna av klimatförändringar och markanvändning på sjöar och att fastställa regional variation över landskapet. Vi använde subfossila fjädermyggor som identifierats från sedimentkärnor som täcker de senaste cirka 100 åren. Dessa kärnor hämtades från 30 sjöar spridda över olika ekoregioner i Sverige med syfte att bedöma tidsmässiga förändringar i sjöarnas ekologiska status och deras svar på klimatförändringar och markanvändning, vilket tar upp följande forskningsfrågor:

Fråga 1: Är antagonistiska effekter den mest förekommande typen av interaktion mellan förändring och markanvändning i svenska sjöar?

Fråga 2: Skiljer sig samspelet mellan klimatförändringar och markanvändning åt mellan olika sjötyper och landskap?

Vi testade följande hypotes:

Hypotes 1: Den förväntade positiva samtoleransen hos fjädermyggarter mot temperatur och övergödning leder till förekomsten av antagonistiska effekter av klimatförändringar och markanvändning i svenska sjöar.

Detta projekt syftar till också att klarlägga de kumulativa effekterna på sjöar av klimatförändringar, försurning och kalkning, med utgångspunkt i följande forskningsfråga:

Fråga 3: Påverkar klimatförändringar, försurning och kalkning i samspel fjädermyggsamhällen i svenska sjöar, och är samspelet i så fall antagonistiskt?

Med hjälp av en delmängd av sjöarna från detta projekt testade vi följande hypotes:

Hypotes 2: Eftersom surhetsgraden i sjövattnet och temperaturoptima hos fjädermyggor i viss utsträckning är positivt associerade, förväntade vi oss vidare att begreppet samtolerans är en giltig förklaring för att förutsäga de kombinerade effekterna av försurning, kalkning och klimatförändringar på fjädermyggsamhällen.

Vi producerar nya resultat som kopplar samman biologiska indikatorer, ekologisk status och olika typer av miljöpåverkan i svenska sjöar. Vi förväntar oss att dessa resultat kommer att leda till mer exakta klassificeringar av ekologisk status och informera förvaltningsbesluten för sjöar under global uppvärmning i Sverige.

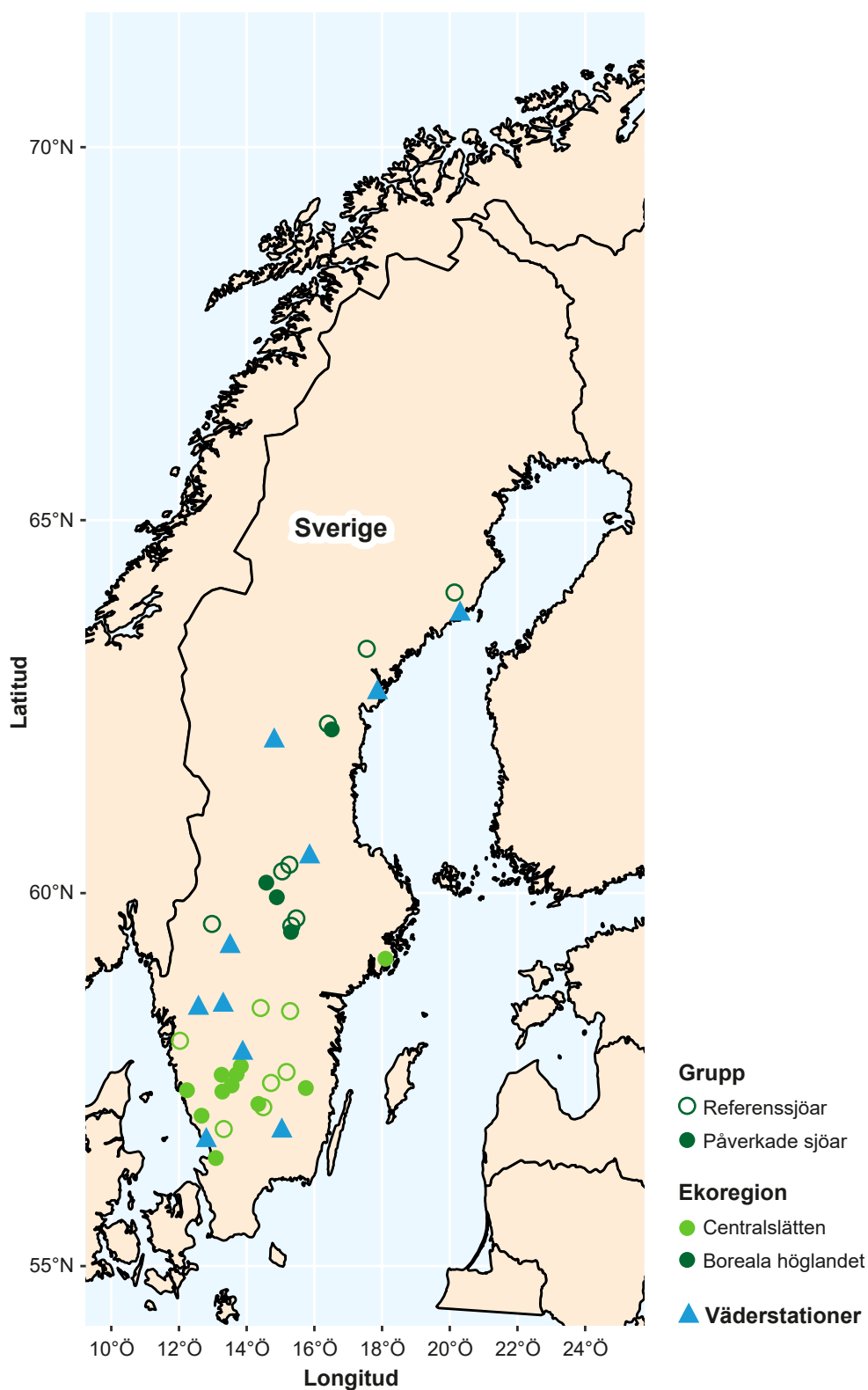
2. Metod

2.1 Val av plats

Sjöarna valdes ut för att täcka stora näringsmässiga och geografiska områden, med inriktning på små och djupa sjöar med relativt små avrinningsområden. Detta eftersom de ekologiska förloppen i sådana ekosystem vanligtvis är lättare att förstå. Tillgången till långsiktiga övervakningsdata om bottenfauna och syrekoncentrationer i den djupaste delen av sjön var ytterligare ett kriterium. Antalet sjöar fastställdes också för att passa projektets tidsram. Vi valde slutligen ut och studerade 30 sjöar belägna över hela Sverige (56°45' N – 64° 03' N). Enligt kriterierna i den nuvarande övervakningsstrategin (Johnson och Goedkoop 2007) tillhör sjöar på sydliga breddgrader centralslätterns ekoregion, medan sjöar som ligger på något högre breddgrader och höjder (> 200 m.ö.h.) tillhör det boreala höglandets ekoregion. Sjöarna delades också in i referenssjöar (skogbeklädda avrinningsområden som i stort sett anses vara opåverkade av jordbruk och tätorter) och lokalt påverkade sjöar (nedan kallade påverkansgruppen; Figur 5) enligt ett liknande förfarande som utvecklats av Johnson et al. (2018). I korthet står denna klassificering för den andel av avrinningsområdet som påverkas av kalhyggesbruk, jordbruk och stadsområden (Tabell 1).

2.2 Data om klimatförändringar

Långsiktiga meteorologiska data laddades ner från Sveriges meteorologiska och hydrologiska instituts databas (<https://www.smhi.se>). Väderstationer valdes ut baserat på datatillgänglighet (som täckte perioden 1895–2020) och avstånd till studieplatserna (där stationerna Halmstad, Karlstad, Skara, Vänersborg, Växjö och Jönköping representerade ekoregionen centralslätten och stationerna Umeå, Sveg, Falun och Härnosand representerade ekoregionen boreala höglandet; Figur 5). Månatliga medeltemperaturer användes sedan för att beräkna den genomsnittliga årstemperaturen för perioden 1895–1905 (karaktäriserande klimat för bottenproven, se nedan) och perioden 2015–2020 (karaktäriserande klimat för topproven). Skillnader beräknades för att kvantifiera temperaturförändringen under den period som omfattas av top- och bottenproven.



Figur 5. Karta som visar var studieplatserna och väderstationerna är belägna. Öppna cirklar representerar referenssjöar och slutna cirklar representerar påverkade platser, medan slutna trianglar visar väderstationer. Färgerna hänvisar till de olika ekoregionerna centralslätten (ljusgrön) och boreala höglandet (mörkgrön).

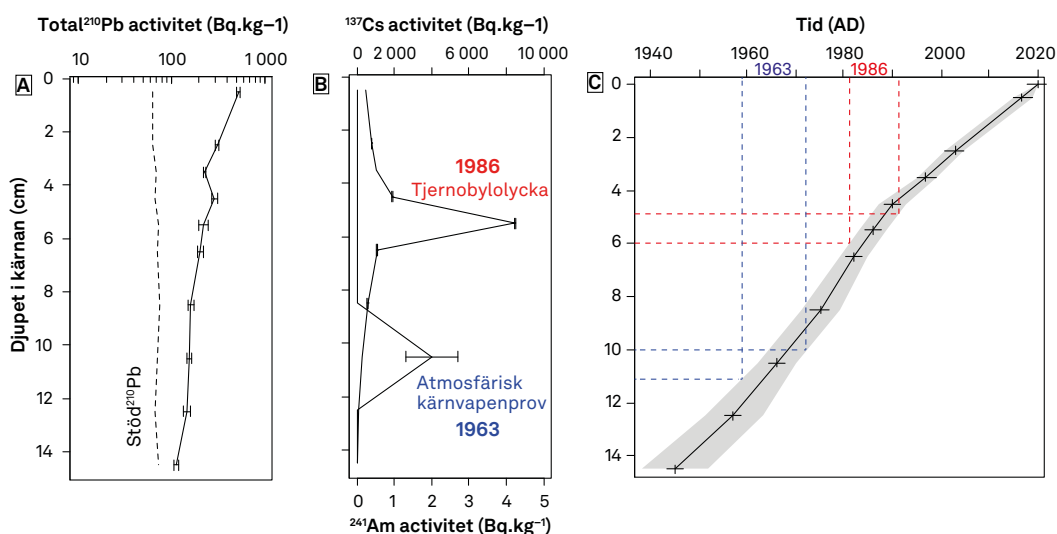
Tabell 1. Avrinningsområdets egenskaper och vattenkemiska variabler. Studieplatserna grupperades enligt deras ekoregion (boreala höglandet vs. centralslätten) och trycktyper (lokalt påverkade vs. referenssjöar).

Avrinningsområdet		Sjöar	Kalhyggesbruk – log				Stadsområden (%)				Jordbruk (%)			
Ekoregion	Grupp	n	Min	Max	Median	Medeltal	Min	Max	Median	Medeltal	Min	Max	Median	Medeltal
Boreala höglandet	Påverkade sjöar	4	0,05	0,06	0,06	0,06	0,01	0,05	0,03	0,03	0,00	0,22	0,10	0,10
Boreala höglandet	Referenssjöar	8	0,00	0,09	0,04	0,04	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00
Centralslätten	Påverkade sjöar	11	0,00	0,05	0,03	0,03	0,00	0,50	0,00	0,05	0,01	0,14	0,07	0,07
Centralslätten	Referenssjöar	7	0,03	0,05	0,04	0,04	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,05	0,02	0,04

Vattenkemiska variabler		Kalkning	Absorbans 420 nm				Total fosfor (µg.L ⁻¹)				Syrekonzentration			
Ekoregion	Grupp	n	Min	Max	Median	Medeltal	Min	Max	Median	Medeltal	Min	Max	Median	Medeltal
Boreala höglandet	Påverkade sjöar	1	0,1	0,1	0,1	0,1	77	26,0	12,4	14,6	0,2	8,8	6,0	5,3
Boreala höglandet	Referenssjöar	2	0,0	0,3	0,1	0,1	2,5	8,8	6,2	6,1	0,0	9,9	6,7	6,2
Centralslätten	Påverkade sjöar	5	0,0	0,5	0,1	0,2	3,6	37,8	7,0	8,7	1,1	6,4	3,6	3,5
Centralslätten	Referenssjöar	3	0,0	0,2	0,1	0,1	4,0	16,0	8,1	8,3	4,6	11,3	7,7	7,9

2.3 Sedimentprovtagning och kärndatering

I juni och juli 2020 hämtades sedimentkärnor från sjöarnas djupaste punkt med hjälp av en gravitationskärna (9 cm i diameter: UWITEC). Alla sedimentkärnor delades sedan vertikalt i två halvor i laboratoriet. En delad kärna från varje sjö skars kontinuerligt i 1 cm tjocka prover och daterades med ^{210}Pb , ^{137}Cs , ^{241}Am vid Environmental Radioactivity Laboratory på Liverpool University enligt Appleby et al. (1986) och Appleby et al. (1992). Datumen beräknades med hjälp av modellen Constant Rate of Supply (se även Figur 6; Appleby och Oldfield 1978, Appleby 2002).

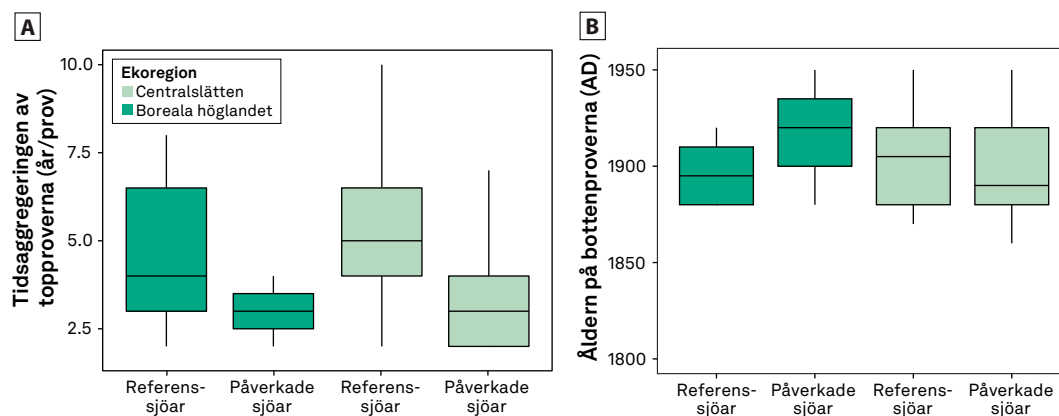


Figur 6. Exempel på den radiometrisk kronologin för sedimentkärnan som hämtades från Västra-Rännöbosjön 2020. Djupprofiler för nedfallande radionuklider som visar (A) total och stödd ^{210}Pb och icke stödd ^{210}Pb och (B) ^{137}Cs , och ^{241}Am -koncentrationer mot djupet i kärnan. C: Ålders-djup-modellen för kärnan beräknades med hjälp av en Constant Rate of Supply-modell (CRS), och djupen 1986 och 1963 föreslogs av $^{137}\text{Cs}/^{241}\text{Am}$ -registreringen. ^{210}Pb -dateringarna var otvetydiga och tyder på en relativt enhetlig sedimentationshastighet. Resultaten överensstämmer med $^{137}\text{Cs}/^{241}\text{Am}$ -registreringen genom att de placerar 1986 inom 5–6 cm-skivan och 1963 inom 10–11 cm-skivan. Den grå skuggningen representerar osäkerheten i ålders-djup-modellen för varje sedimentlager.

2.4 De kumulativa effekterna av klimatförändringar och markanvändning

2.4.1 Strategi för uppdelning av sediment-kärnan

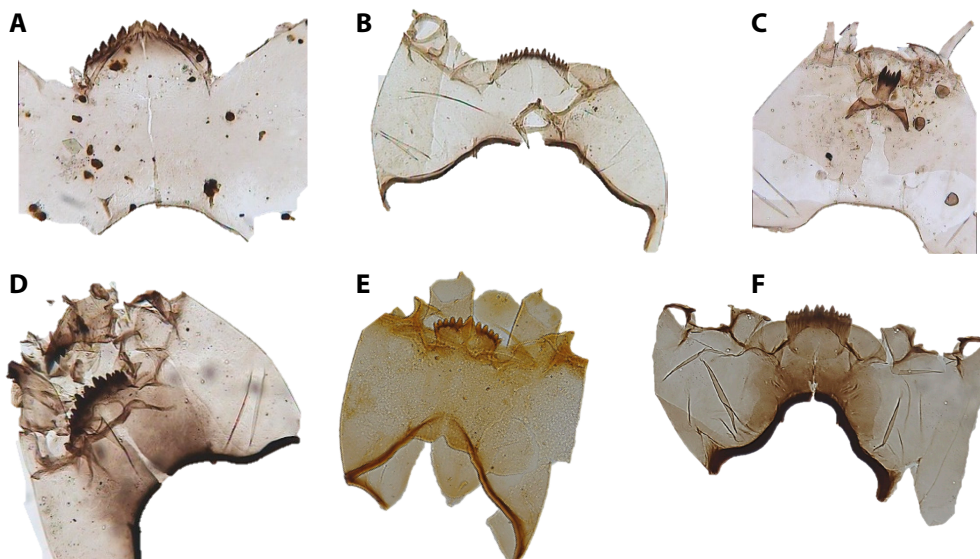
Den översta 1 cm av varje sedimentkärna samlades in och representerade dagens förhållanden (nedan kallade topprov). Tidsaggregeringarna (som antalet år som omfattas av topproverna) varierar mellan sjökategorierna och är lägre i påverkade sjöar (Figur 7A). Ytterligare ett 1 cm tjockt prov togs för mellan 150 och 70 år sedan i varje sedimentkärna (dvs. kärnans djup varierar beroende på sedimentationshastigheten) för att representera historiska förhållanden (kallas bottenprov). Det fanns ingen signifikant skillnad i åldern på bottenproverna mellan varje miljöpåverkansgrupp och ekoregion (Figur 7B), och historiska referenser togs därför runt 1900.



Figur 7. Låddiagram som visar **A** tidsaggregeringen av topproverna (uttryckt som antalet år som de 1 cm tjocka proverna omfattar), vilket visar att sedimentationshastigheten var högre i påverkade sjöar jämfört med referenssjöar, oavsett ekoregion. I panel **B** visar låddiagram åldern på bottenproverna för varje miljöpåverkangrupp inom varje ekoregion. Det statistiska testet visade ingen signifikant skillnad mellan åldrarna på bottenproverna (Kruskal-Wallis-test, p -värde $> 0,05$).

2.4.2 Analys av subfossila fjädermyggor och beräkning av BQI

Fjädermyggshuvudkapslar sorterades och identifierades för hand från varje prov av vått sediment (cirka 15 g) enligt Walker (2001). I korthet sköljdes proverna successivt med NaOH (10 %) och siktades genom en sikt med 100 μm maskvidd. Huvudkapslarna sorterades sedan för hand från siktresterna under ett stereomikroskop och monterades i en vattenlösning på objektglas. Sammansättningen av fjädermyggor identifierades till morfotypnivå (eller den finaste taxonomiska enheten) under mikroskop med hjälp av Brooks et al. (2007) och Rieradevall och Brooks (2011). Exempel på subfossila huvudkapslar visas i Figur 8.



Figur 8. Exempel på huvudkapslar av subfossila fjädermyggor som hittades i sjösediment under detta projekt med (A) *Psectrocladius sordidellus*-typ; (B) *Sergentia coracina*-typ; (C) *Procladius*; (D) *Chironomus anthracinus*-typ; (E) *Micropsectra insignilobus*-typ; och (F) *Polypedilum nubeculosum*-typ.

Baserat på de identifierade subfossila fjädermyggsamlingarna beräknade vi sedan Benthic Quality Index (Wiederholm 1980; Johnson och Goedkoop 2007) som klassificerar 12 indikator typer i 5 toleransgrupper, med de högsta vikterna tilldelade indikatorer på oligotrofi och förhållanden med hög syrehalt och de lägsta vikterna tilldelade arter som kan tolerera eutrofi och förhållanden med låg syrehalt. BQI beräknas som det abundansviktade genomsnittet av 12 indikator typers poäng (se nedan) och har värden mellan 0 (inget av de 12 typerna har registrerats) och 5.

$$BQI = \sum_{i=0}^{12} \frac{(k_i \times n_i)}{N}$$

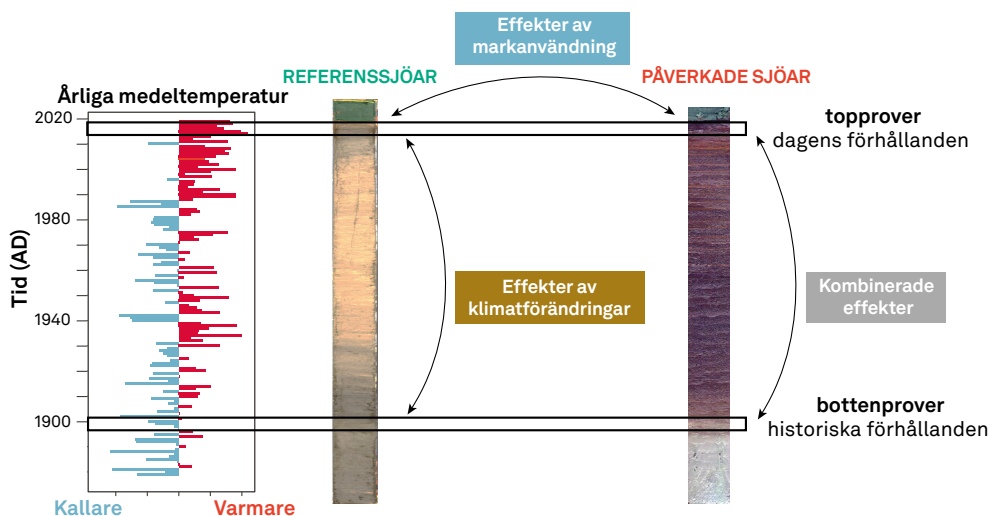
i representerar varje indikator taxon; k_i är vikten för varje indikator typ som återspeglar dess eutrofiaffinitet (Tabell 2); n_i är förekomsten av indikator typ i , och N är summan av n_i .

Tabell 2. Fjädermyggsindikator typer och deras motsvarande koefficient (k) som återspeglar deras tolerans mot övergödning som används för att beräkna det modifierade BQI (Johnson och Goedkoop 2007).

Indikator typer (i)	k_i
<i>Chironomus plumosus</i> -typ	1
<i>Chironomus anthracinus</i> -typ	2
<i>Sergentia coracina</i>	3
<i>Stictochironomus</i> sp.	3
<i>Tanytarsus</i> sp.	3
<i>Micropsectra</i> sp.	4
<i>Paracladopelma</i> sp.	4
<i>Heterotanytarsus apicalis</i>	4
<i>Heterotrissocladius grimshawi</i>	4
<i>Heterotrissocladius marcidus</i>	4
<i>Heterotrissocladius maeaeri</i>	4
<i>Heterotrissocladius subpilosus</i>	5

2.4.3 Analys av data

Vi beräknade medelvärdet av skillnaderna mellan BQI-värdena för top- och bottenprover av referenssjöar i varje ekoregion (Figur 9). Detta för att kvantifiera klimatförändringarnas nettoeffekter på sjöarnas ekologiska status och för att testa om dessa effekter skiljer sig åt regionalt. Vi uppskattade markanvändningseffekterna och effekterna av andra lokala miljöpåverkan genom att beräkna skillnaden mellan de genomsnittliga BQI-värdena för top-proven av påverkade sjöar och referenssjöar i varje ekoregion. För att kvantifiera de kumulativa effekterna av klimatförändringar och markanvändning på sjöarnas ekologiska status och för att avgöra om dessa effekter skiljer sig åt i landskapet, beräknade vi slutligen medelvärdet av skillnaderna mellan BQI-värdena för top- och bottenprover av påverkade sjöar i varje ekoregion (Figur 9). För att identifiera potentiella icke-additiva interaktioner mellan belastningar jämförde vi summan av effekterna av de enskilda belastningarna (dvs. hypotetisk additiv effekt) med deras observerade kumulativa effekter på BQI-värdena (se Figur 2). Om den observerade kombinerade effekten var större än den hypotetiska summan definierades interaktionerna mellan belastningarna som synergistiska. Samma sak gällde omvänt: om de kombinerade effekterna var mindre definierades interaktioner som antagonistiska.



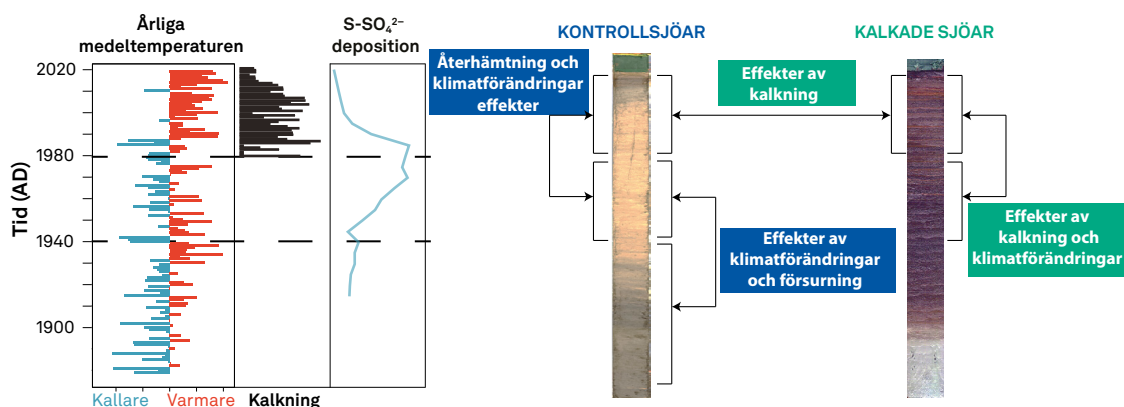
Figur 9. Konceptuell bild av provtagningsstrategin. Den består i att jämföra dagens förhållanden (topprovet) och historiska förhållanden (bottenprovet) mellan referenssjöar och påverkade sjöar i olika ekoregioner för att kvantifiera nettoeffekterna av klimatförändringar och markanvändning och deras kombinerade effekter. Fotografierna visar två sedimentkärnor som togs upp under projektet. Färgförändringar över djupet i kärnan illustrerar potentiella förändringar i miljöförhållandena.

Icke-parametriska Kruskal-Wallis-tester användes för att testa betydelsen av tidsmässiga förändringar i BQI-värden för varje miljöpåverkansgrupp och ekoregion. Eftersom det är svårt att få fram tillförlitliga p -värden i sådana komplexa och starkt obalanserade experimentella mönster bör p -värdena behandlas med försiktighet. Alla statistiska analyser och diagram utfördes med hjälp av programvaran R 4.4.0 (endast R-paket som medföljer R-basen användes; R Core Team 2024).

2.5 Omprövning av de kombinerade effekterna av försurning, klimatförändringar och kalkning

2.5.1 Delmängd av sjöar och kärnstrategi för skivning

För att på nytt undersöka försurningens effekter på skandinaviska sötvattenssjöar valde vi ut en delmängd på 8 sjöar bland de 30 sjöar som beskrivs ovan. För dessa platser fanns det också tillförlitliga ålders-djup-modeller som täckte de senaste 100 åren. Inga lokala förvaltningsåtgärder (t.ex. kalkning) har vidtagits för att mildra försurningseffekterna (<https://kalkdatabasen.lansstyrelsen.se>). Det innebär att vi antar att sjöarna följer en naturlig återhämtning efter att det atmosfäriska nedfallet började minska (Figur 10). För att undersöka kalkningens effekter på sammansättningen av fjädermyggor valde vi ytterligare fyra kontrollsjöar (ej kalkade) och fyra kalkade sjöar från södra Sverige (Figur 10). En halva av varje sedimentkärna delades kontinuerligt med 1 cm mellanrum, och antalet prov varierade mellan 8 och 20 per kärna.



Figur 10. Konceptuell bild av provtagningsstrategin som består av att jämföra ekologiska förlopp mellan kontrollsjöar och kalkade sjöar för att kvantifiera de kombinerade effekterna av klimatförändringar, försurning och kalkning på sammansättningar av fjädermyggor. Fotografierna visar två sedimentkärnor som hämtades under projektet. Färgförändringar över djupet i kärnan illustrerar potentiella förändringar i miljöförhållandena.

2.5.2 Analys av subfossila fjädermyggor

Fjädermyggornas huvudkapslar sorterades för hand och identifierades enligt beskrivningen ovan. Data uttrycktes sedan som relativa abundansen. Endast typer som förekom i minst två prover, med en minsta relativ abundans på mer än 2 %, inkluderades i ytterligare analys.

2.5.3 Analys av data

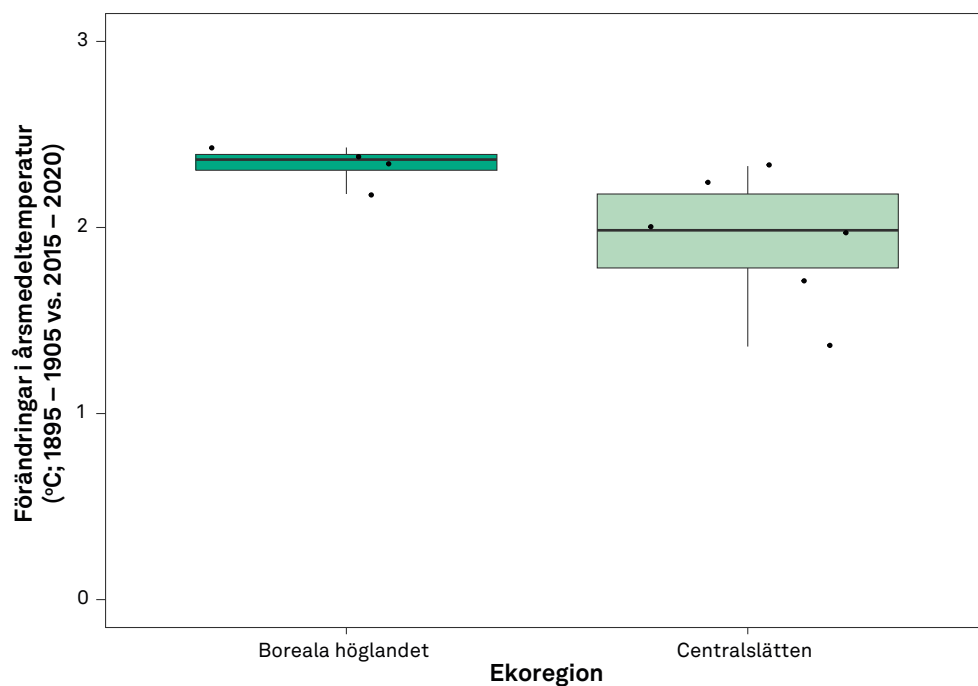
För att studera hur försurningen påverkade sammansättningen av fjädermyggor användes en begränsad hierarkisk klusteranalys med Bray-Curtis-avstånd och CONISS-länkningsmetod på varje sedimentkärna, för att identifiera skillnader mellan perioder med enhetlig taxonomisk sammansättning. Detrended correspondence analysis (DCA) utfördes också på fjädermyggas data för att sammanfatta tidsmässiga mönster i fjädermyggornas taxonomiska sammansättning. DCA producerar poäng för både prover (dvs. sedimentlager) och fjädermyggstyper för ordinationsaxlar, motsvarande platserna för proverna och morfotyperna längs DCA-axlarna. Provpöngen för DCA:s första axel (DC1-axeln) extraherades och grupperades enligt följande tre perioder: fram till 1960 (dvs. den ökande försurningsperioden), 1960–1980 (dvs. den högsta $S-SO_4^{2-}$ depositionen) och efter 1980 (dvs. naturlig återhämtning under accelererande miljöförändringar; Figur 4). Antalet perioder valdes för att fånga de viktigaste ögonblicken i de senaste ekologiska banorna och för att få ett tillräckligt antal prover inom varje period. Tidsmönster i DC1-poäng kommer att bidra till att sammanfatta taxonomisk omsättning och kvantifiera om fjädermyggssamlingar återhämtat sig från försurning.

För att studera effekterna av kalkning på fjädermyggssamlingar vis utfördes icke-metrisk multidimensionell skalning (NMDS) baserad på en Bray-Curtis dissimilarity matrix. Syftar var att utforska likheten mellan trender i samlingsstruktur under studieperioden mellan sjö grupper (kalkade sjöar vs. kontrollsjöar). För att kvantitativt mäta tidsmässiga förändringar i olikheten inom grupperna använde vi prover som representerade perioderna före försurning, under försurning och efter försurning (cirka 1900, 1970 och 2020). Vi beräknade arealerna för det konvexa skrovet som omfattade alla observationer för varje sjö grupp (kalkade sjöar jämfört med kontrollsjöar). En minskning av det konvexa skrovets yta indikerar att proverna ligger närmare varandra i NMDS-plotten. Detta återspeglar en mer likartad taxonomisk sammansättning av fjädermyggor och en minskning av olikheten inom gruppen. Alla statistiska analyser och diagram utfördes med hjälp av programvaran R 4.4.0 (med R-paketet i R base och "vegan" paketet; Oksanen et al. 2017; R Core Team 2024).

3. Resultat

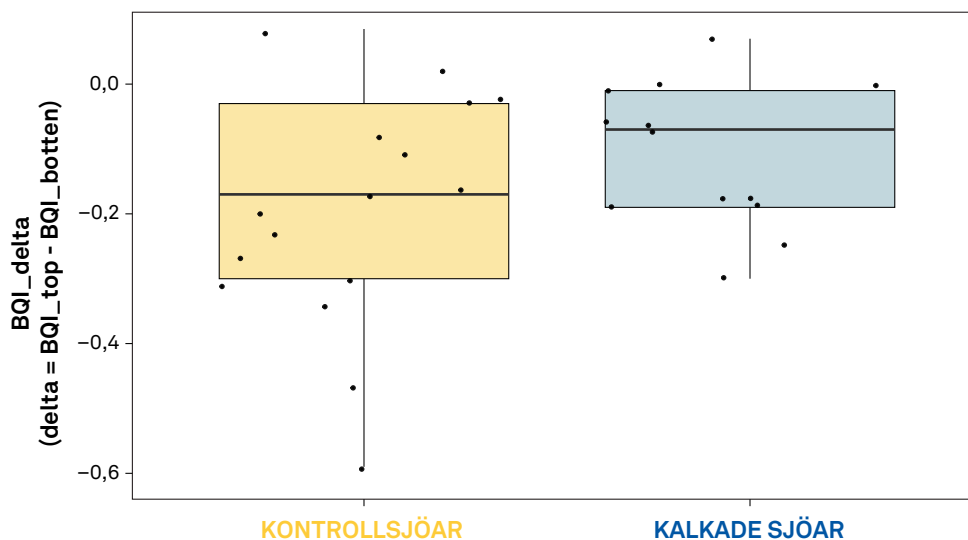
3.1 Kombinerade effekter av klimatförändringar och markanvändning

Tidsförändringar i den genomsnittliga årliga lufttemperaturen visade på ökning på upp till 2,4 °C mellan perioderna 1895–1905 och 2015–2020. Temperaturökningarna var något högre i ekoregionen boreala höglandet ($2,3 \pm 0,1$ °C) än i ekoregionen centralslätten ($1,9 \pm 0,3$ °C; Figur 11). På grund av den begränsade tillgången till långsiktiga klimatdata bör resultaten behandlas med försiktighet och kommer endast att användas för att ge insikter om klimatförändringarnas omfattning i de olika ekoregionerna.



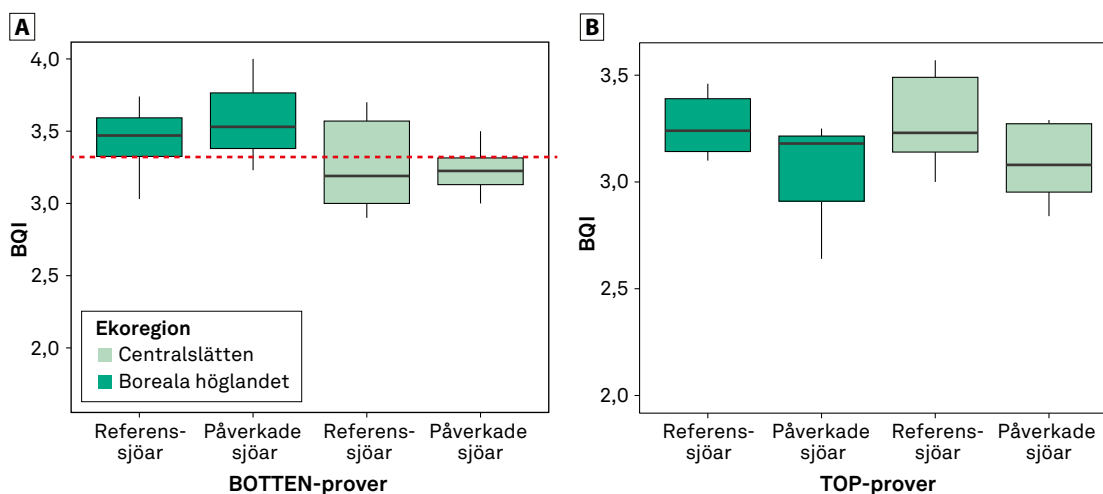
Figur 11. Tidsmässiga förändringar i årsmedeltemperaturen mellan perioderna 1895–1905 och 2015–2020 (SMHI; <https://smhi.se>). Färgerna avser ekoregionerna centralslätten (ljusgrön) och boreala höglandet (mörkgrön), och prickarna representerar de olika åren.

Totalt identifierades 3 697 huvudkapslar till morfotypnivå. Ingen signifikant effekt av kalkning på BQI-värden hittades eftersom skillnaderna i tidsmässiga förändringar ($BQI_{\text{delta}} = BQI_{\text{top}} - BQI_{\text{botten}}$) inte skilde sig mellan kalkade och kontrollerade (okalkade) sjöar (Figur 12; Kruskal-Wallis test, p -värde $> 0,05$). Eftersom de kalkade sjöarna var jämnt fördelade i alla grupper (tabell 1) valde vi att behålla de kalkade sjöarna i de fortsatta analyserna.



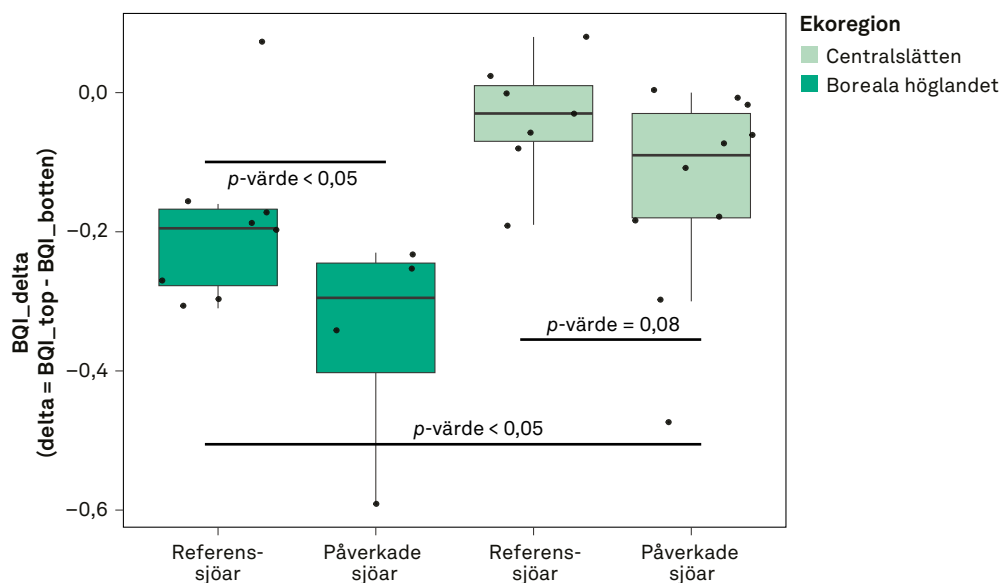
Figur 12. Låddiagram som visar tidsmässiga förändringar i BQI (BQI_delta = BQI_top - BQI_botten) för kalkade (mörkblå) och kontroll (orange) sjöar.

Inga större skillnader i BQI beräknat för bottenprover observerades mellan miljöpåverkangrupper (påverkade sjöar jämfört med referenssjöar; Figur 13A). Referenssjöar och påverkade sjöar har liknande BQI_botten-värden i ekoregionen centralslätten. Liknande mönster hittades även i ekoregionen boreala höglandet. BQI_botten-värdena var dock högre i sjöar i ekoregionen boreala höglandet än i ekoregionen centralslätten (Figur 13A). När BQI_top-värdena beräknades med hjälp av subfossila fjädermyggdata från top-prover skilde de sig inte åt med miljöpåverkangrupp i de olika ekoregionerna (Figur 13B). Påverkade sjöar tenderade att ha liknande BQI_top i både blandade och boreala höglandet ekoregion, och referenssjöar från båda ekoregionerna visade liknande BQI_top-värden. BQI_top-värdena för påverkade sjöar var dock i allmänhet lägre än för referenssjöar i båda ekoregionerna (Figur 13B)



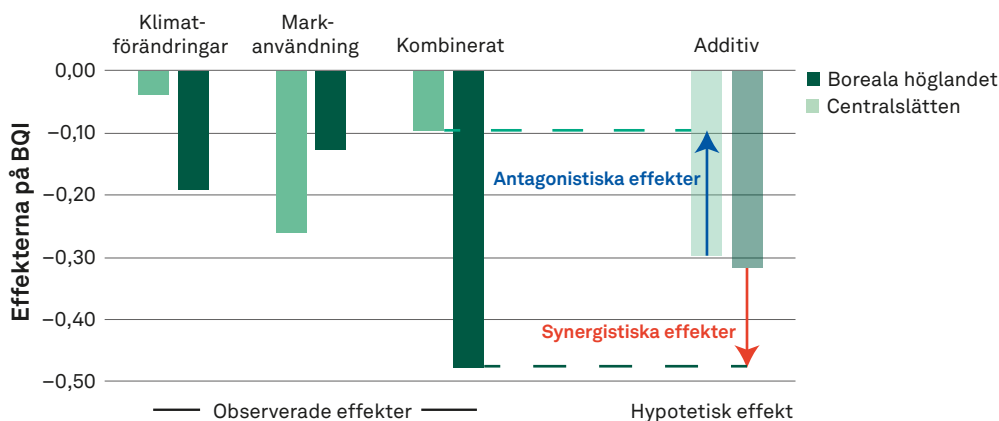
Figur 13. Låddiagram som visar BQI-värden för botten- (A) och top-prover (B) från de olika grupperna (referens vs. påverkade sjöar) i de två ekoregionerna. Färgerna hänvisar till ekoregionerna centralslätten (ljusgrön) och boreala höglandet (mörkgrön). I panel A har en streckad linje dragits för att bättre visualisera skillnaderna mellan ekoregionerna.

Överlag var BQI_top-värdena i allmänhet lägre än BQI_botten-värdena, vilket resulterade i negativa BQI_delta-värden (med $BQI_delta = BQI_top - BQI_botten$) som observerades i både miljöpåverkangrupper och ekoregioner (Figur 14). Dessutom rapporterades större BQI_delta-värden för påverkade sjöar inom varje ekoregion (Kruskal-Wallis-test, med p -värde $< 0,05$ och p -värde = 0,08 för ekoregioner i central-slätten respektive boreala höglandet). I de flesta fall observerades också större BQI_delta-värden för sjöar som ligger i ekoregionen boreala höglandet, oavsett deras miljöpåverkangrupper (Kruskal-Wallis-test, p -värde $< 0,05$, Figur 14). Intressant nog är de tidsmässiga förändringarna i BQI som rapporterats i referenssjöar i ekoregionen boreala höglandet mycket större än de som observerats för påverkade sjöar i ekoregionen central-slätten.



Figur 14. Låddiagram som visar tidsmässiga förändringar i BQI ($BQI_delta = BQI_top - BQI_botten$) i referenssjöar och påverkade sjöar i ekoregionerna central-slätten (ljusgrön) och boreala höglandet (mörkgrön). För varje parvis jämförelse rapporterades p -värden från Kruskal-Wallis-tester.

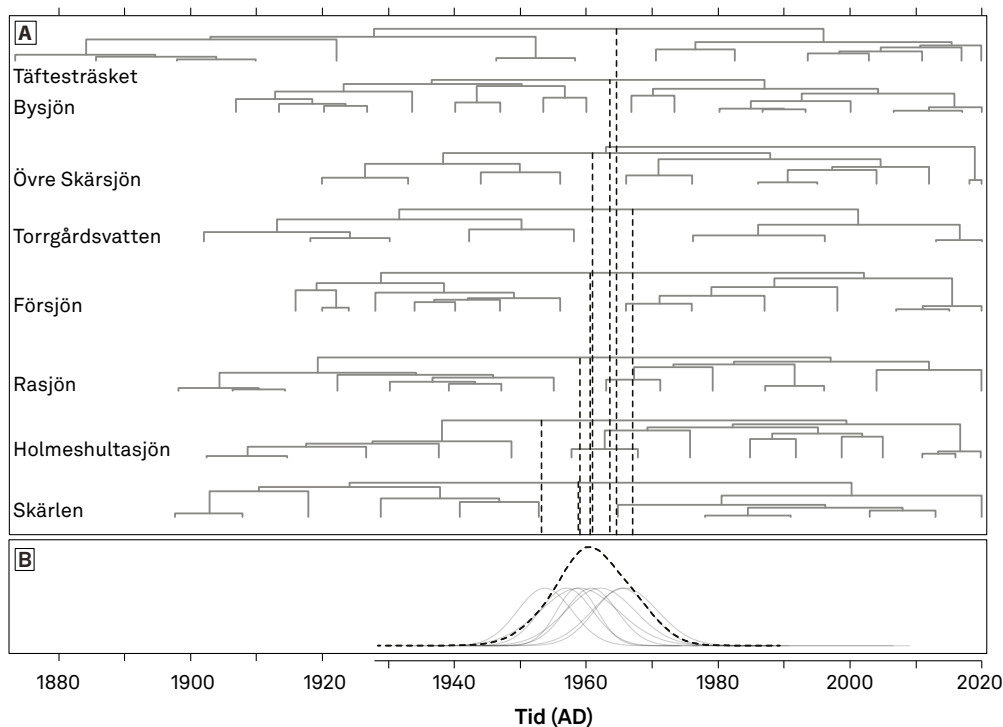
Vi beräknade effekten av varje påverkan och jämförde summorna med de observerade kumulativa effekterna på BQI-värdena, för att identifiera potentiella icke-additiva interaktioner mellan påverkansfaktorerna. I ekoregionen central-slätten visade resultaten att den individuella effekten av klimatförändringar på BQI-värden var mycket lägre än effekten av markanvändning. Vidare var de kumulativa effekterna av klimatförändringar och markanvändning lägre än deras hypotetiska additiva effekter (Figur 15). Det tyder på antagonistiska interaktioner mellan klimatförändringar och markanvändning. Däremot visade resultaten från boreala skogssjöar en lägre individuell effekt av markanvändning på BQI-värden än klimatförändring, medan de kumulativa effekterna av klimatförändring och markanvändning var högre än deras hypotetiska additiva effekter (Figur 15). Det tyder på synergistiska interaktioner mellan klimatförändring och markanvändning.



Figur 15. Förändringar i BQI som svar på klimatförändringar och markanvändning när de inträffar separat eller kombinerat. I varje ekoregion summerades de observerade effekterna av varje enskild påverkan för att beräkna en hypotetisk additiv effekt (ljus- och mörkgröna skuggningar till höger) och jämfördes med de observerade kumulativa effekterna av de två påverkansfaktorerna. Om den observerade kombinerade effekten är större än den hypotetiska summan definieras interaktionerna mellan belastningarna som synergistiska. Samma sak gäller omvänt: om de kombinerade effekterna är mindre än summan definieras interaktionerna som antagonistiska. Färgerna avser ekoregionerna centralslätten (ljusgrön) och boreala höglandet (mörkgrön).

3.2 Inverkan av försurning, kalkning och klimatförändringar på fjädermyggor

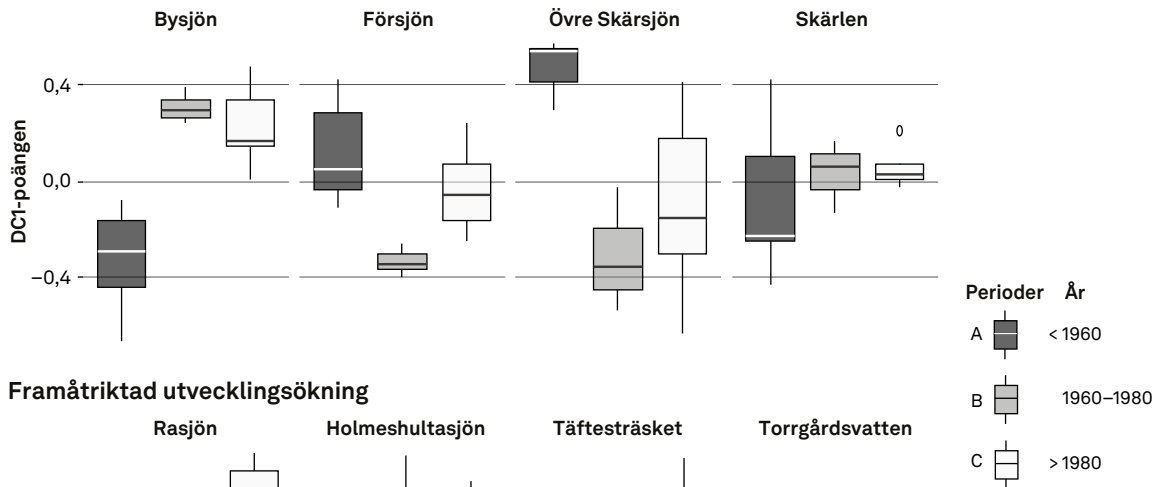
Subfossila fjädermyggor analyserades från de åtta sedimentregistren och 8 141 fjädermyggshuvudkapslar identifierades i 111 sedimentprover. Med hjälp av begränsad hierarkisk klusteranalys som tillämpades på data om fjädermyggsamlingar, avslöjade vi betydande förändringar i fjädermyggsamhällets sammansättning över tid (Figur 16A). Dendrogramer visade omfattande förändringar i samhällets sammansättning som inträffade omkring 1960 i alla sedimentkärnor (Figur 16B). Det taxonomiska skiftet 1960 markerade också skillnaden mellan de två huvudklustren av prover som hade den mest liknande taxonomiska sammansättningen, med undantag för Övre Skärsjön där tre kluster observerades. De flesta skillnaderna i ålder för dessa stora taxonomiska förändringar kan förklaras av osäkerheter i ålders-djup-modellerna, eftersom de olika sannolikhetsfördelningarna till stor del överlappade varandra (Figur 16B). Dessutom motsvarade dessa synkrona förändringar i fjädermyggornas taxonomiska sammansättning höga mänskliga betingade S-SO₄²⁻ depositioner i Sverige (Figur 4A).



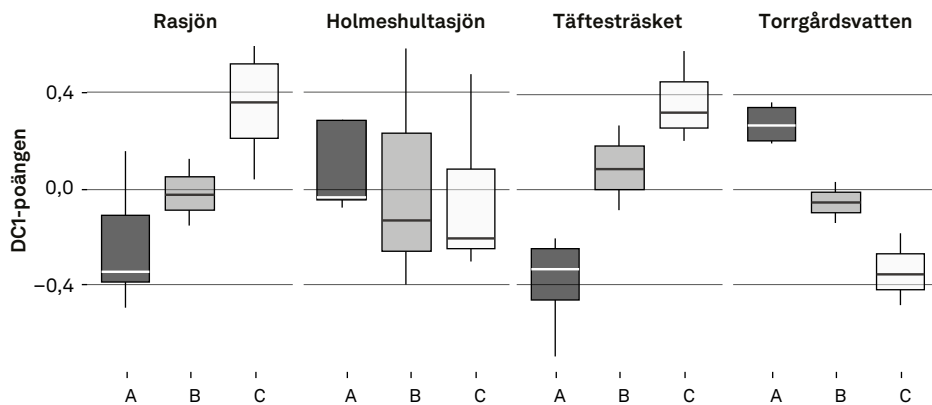
Figur 16. **A:** Klusterdiagram som visar tidsmässiga förändringar i den taxonomiska sammansättningen som rapporterats i åtta svenska sjöar under de senaste 150 åren. Sjöarna är rangordnade efter sin latitud (t.ex. nordliga platser längst upp). **B:** Sannolikhetsfördelningen för åldersförändringar härledd från osäkerheter i modeller för ålders-djup. När alla registreringar kombineras inträffar förändringar i den taxonomiska sammansättningen av fjädermyggor cirka 1960. De flesta skillnaderna kan förklaras av osäkerheter i ålders-djup-modellerna, vilket framgår av stora överlappar mellan sannolikhetsfördelningarna.

Provpöängen för DC1-axeln som utfördes på data om fjädermyggornas sammansättning grupperades enligt tre perioder som motsvarade ökande försurning (fram till 1960), högsta S-SO₄²⁻-deposition (1960–1980) och naturlig återhämtning under accelererande miljöförändringar (efter 1980). De temporala mönstren i DC1-poängen visade en hög temporal omsättning i den taxonomiska sammansättningen av fjädermyggor och kontinuerliga temporala förändringar mellan de olika perioderna (Figur 17). DC1-axelns provpöäng visade en konsekvent ökning eller minskning över tid för fyra sjöar, där DC1-poängen nådde maximala eller minimala värden under den senaste perioden (Figur 17 nedre panelen). Däremot uppvisade endast fyra sjöar en liten tillbakagång, där DC1-poängen nådde maximala eller minimala värden under perioden 1960–1980 (Figur 17 övre panelen). Mer uttalade tillbakagångstrender observerades i Försjön och Övre Skärsjön.

Svagt bakåtriktad utvecklingsökning

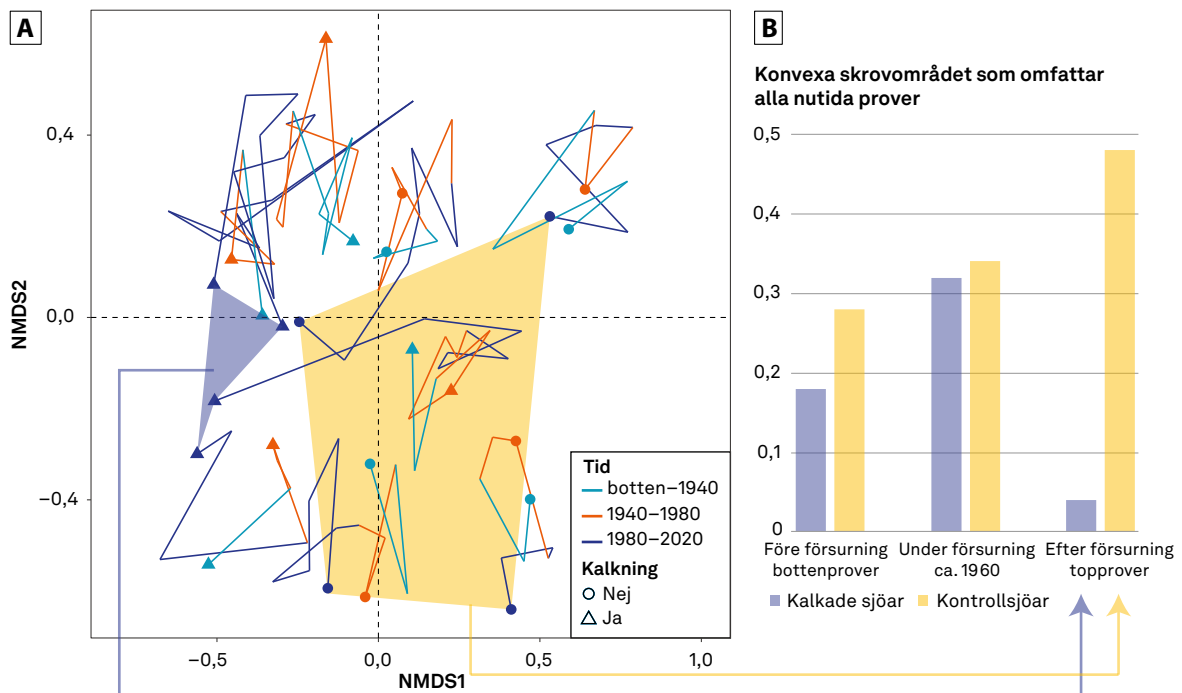


Framåtriktad utvecklingsökning



Figur 17. Låddiagram som visar poängen för den första axeln i DCA (detrended correspondence analysis; DC1-poäng) som tillämpats på den taxonomiska sammansättningen av fjädermyggor i de åtta undersökta sjöarna. Varje låddiagram representerar följande tre perioder: försurningsperioden (A i svart; < 1960), sulfatdepositionens topp (B i grått; 1960–1980) och återhämtningsperioden (C i ljusgrått; > 1980). Sjöarna är också grupperade efter tidstrender i DC1-poäng, som visar en svagt bakåtriktad utveckling (övre panelen) eller framåtriktad utveckling (nedre panelen).

Totalt identifierades 8 794 subfossila fjädermyggshuvudkapslar i 116 sedimentprover. NMDS visade att de äldsta proverna från varje registrering och dagens prover från varje sjöregistrering var belägna i olika områden i ordinationsdiagrammet (Figur 18A), vilket indikerar att dagens fjädermyggsamlingar skilde sig från de försurade. I båda sjögrupperna var den konvexa skrovytan under en viss period lägre under försurade förhållanden än i mitten av försurningsperioden (Figur 18B). Det visar på en liknande respons på försurning som kännetecknas av ökande taxonomiska olikheter inom gruppen. Olikheterna i sammansättningen av fjädermyggor i kontrollsjöarna har dock fortsatt att öka under perioden efter försurningen, medan de kalkade sjöarna har blivit mycket mer lika varandra efter att kalkningen påbörjades (Figur 18B). Vår studie visade därför att en drastisk minskning av olikheten i fjädermyggsammansättningarna mellan kalkade sjöar observerades när kalkningen fortskred. Olikheterna i sammansättningarna/antalet sammansättningar låg i allmänhet under de försurade nivåerna.



Figur 18. **A:** NMDS-ordination (Non-metric multidimensional scaling) som visar tidstrender för fjädermyggsamhällen i kalkade sjöar (representerade av trianglar) och kontrollsjöar (cirklar) under de senaste 100 åren. Linjefärgerna avser perioderna före försurning (blå), försurning (orange) och efter försurning (lila). **B:** Stapeldiagram som visar det konvexa skrovområdet som omfattar alla observationer som beräknats med prover från tre sedimentlager: prover från tiden före försurningen, prover runt cirka 1970 och nutida prover. Detta för att kvantitativt mäta tidsmässiga förändringar i olikhet inom grupper under perioderna före försurningen, under försurningen respektive efter försurningen. Kalkade sjöar representeras av mörkblå staplar och kontrollsjöar av orange staplar. Exempel på det konvexa skrovområde som omfattar alla nutida prover för de kalkade (mörkblå skuggning) och kontrollerade (orange skuggning) sjöarna ges också.

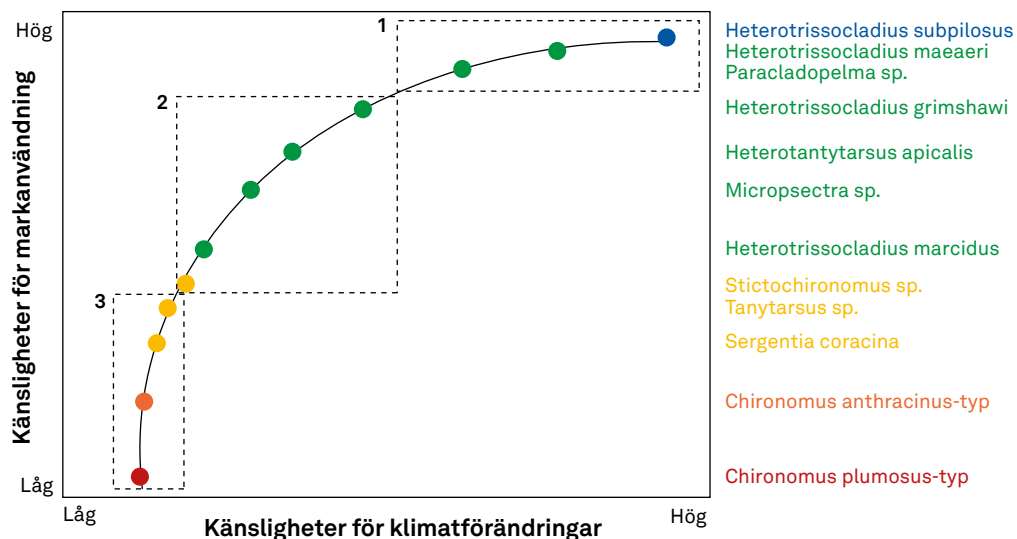
4. Diskussion

4.1 Kombinerade effekter av klimatförändringar och markanvändning på svenska sjöar

Vi jämförde BQI-värden och deras tidsmässiga trender för att kvantifiera de kumulativa effekterna av klimatförändringar och markanvändning på sjöar. Vi ville visa hur dessa två belastningar kan samverka för att påverka BQI-värden över landskapet (Belle et al. 2024). Sjöar verkar reagera starkt på markanvändningen, med konsekvent lägre BQI-värden som rapporteras för påverkade sjöar (på liknande sätt som hos Kansanen et al. 1990; Hynynen et al. 2004; Jyväsjärvi et al. 2010). Vår studie bekräftar att BQI är en tillförlitlig indikator på den ekologiska statusen i skandinaviska sjöar (se även Poikane et al. 2016). Detta dagens BQI-värden var likartade i sjöar som påverkats på liknande sätt av markanvändning (se miljöpåverkan kriterier i Tabell 1). Resultaten tyder också på att jordbruksmarkanvändning är den överväldigande drivkraften för förändringar som påverkar vattenförhållandena i sjöar (ofta kännetecknat av låg syresättning av bottenvatten och höga näringskoncentrationer, Akinawo 2023), vilket i slutändan påverkar chironomidsamhällets sammansättning och driver på minskningar av BQI. Sammantaget överensstämmer dessa resultat med tidigare studier som rapporterar att lokala belastningar ofta maskerar effekterna av klimatförändringar på sjöar (Nöges et al. 2016; Morris et al. 2022).

Vi rapporterade emellertid också en stark nettoeffekt av klimatförändringarna på sjöarnas ekologiska status, vilket återspeglades av stora minskningar av BQI i referenssjöar och skillnader mellan ekoregioner. Sammantaget hade sjöar i ekoregionen boreala höglandet (dvs. på högre latituder och höjder) högre historiska BQI-värden, eftersom sammansättningarna vanligtvis består av typer som finns i kallare miljöer och också har de högsta poängen i BQI (Tabell 2; Wiederholm 1980; Johnson och Goedkoop 2007). När temperaturen ökade från 1900-talets början och fram till i dag (Figur 9; Schimanke et al. 2022), perioder som representeras av botten- respektive topproverna, förlorade fjädermyggsamlingarna i boreala referenssjöar vanligtvis sina kallvattenlevande myggor, vilket resulterade i de relativt stora klimatinducerade minskningarna av BQI-värden som observerades i dessa boreala sjöar. Medan arter med de högsta poängen är strikta kallvattenlevande myggor (t.ex. *Heterotrissocladius subpilosus*; Luoto 2009; Heiri et al. 2011), är fjädermyggor med lägre poäng mer varmvattenlevande arter som tolererar ett bredare spektrum av miljöförhållanden som temperatur och andra belastningar (t.ex. *Chironomus anthracinus*-typ; Stivrins et al. 2021). Som ett resultat dominerades referenssjöar i ekoregionen centralslätten ofta av mer temperaturtoleranta fjädermyggor och påverkades därför mindre av klimatförändringarna under de senaste cirka 100 åren. Slutligen förväntas klimatförändringarna vara ojämna över landskapet (dvs. vanligtvis förvärras de på högre breddgrader och höjder; Schimanke et al. 2022; Lind et al. 2023). Detta kan ytterligare förstärka de observerade mönstren, med högre amplituder av klimatförändringar som påverkar kallstenoterma samhällen i de nordligaste akvatiska ekosystemen.

För att klargöra de kumulativa effekterna av klimatförändringar och markanvändning på sjöar jämförde vi summan av varje enskilt miljöpåverkan med observerade kumulativa effekter på BQI-värden. Fjädermyggsarter är kända för att uppvisa positiv samtolerans mot temperatur och övergödning (t.ex. kallstenoterma arter som också är indikatorer på oligotrofa förhållanden, och omvänt). Vi förväntade oss att hitta antagonistiska effekter av klimatförändringar och markanvändning, i likhet med studier som rapporterar övervägande antagonistiska effekter för andra taxonomiska grupper i sötvattensjöar (Coté et al. 2016; Jackson et al. 2016; Birk et al. 2020; Morris et al. 2022). I vår studie visade klimatförändringar och markanvändning emellertid kontrasterande interaktioner över landskapet, med antagonistiska effekter observerade i centralslätterns ekoregion och synergistiska effekter observerade i den boreala ekoregionen. Vi antar att de observerade kontrasterande interaktionerna mellan belastningarna kan förklaras av skillnader i den historiska sammansättningen av fjädermyggor och potentiella asymmetriska förhållanden mellan känsligheten för de studerade belastningarna (Figur 19). Fjädermyggsammansättningarna i sjöar från ekoregionen centralslätten består huvudsakligen av mer varmvatten- och termotoleranta typer (Figur 19; zonerna 2 och 3). I sådana ekosystem påverkar klimatförändringar och markanvändning samma uppsättning arter inom sammansättningen, vilket leder till typiska antagonistiska effekter. Däremot domineras fjädermyggsamlingarna i boreala sjöar historiskt sett av kallstenoterma arter (Figur 19; zonerna 1 och 2) som är mer benägna att minska i antal eller försvinna med ökande temperaturer. Markanvändningen påverkar därför främst de kvarvarande arterna i varmare vatten, som endast påverkas marginellt av förändrade klimatförhållanden. Klimatförändringar och markanvändning påverkar därför olika grupper av fjädermyggsarter inom sammansättningen, vilket leder till högre taxonomisk omsättning och synergistiska effekter. De historiska förhållandena i ekosystemen (dvs. arten och ekologin hos de arter som fanns före störningarna) verkar spela en viktig roll när det gäller att fastställa samspelet mellan olika typer av miljöpåverkan.



Figur 19. Hypotetiska känsligheter för klimatförändringar och markanvändning hos de indikatorer som används i BQI. Namnens färger återspeglar deras poäng i BQI (se metoder). Sjöar som domineras av taxa som tillhör ruta 1 bör uppvisa synergistiska interaktioner mellan klimatförändringar och markanvändning, medan sjöar som domineras av arter från rutorna 2 och 3 bör uppvisa antagonistiska effekter.

Sammantaget överensstämmer dessa resultat med tidigare studier som visar att lokala belastningar ofta dämpar klimatförändringarnas effekter på sjöar (Nöges et al. 2016; Morris et al. 2022). Våra resultat är därför uppmuntrande eftersom de tyder på att förvaltningsåtgärder bör inriktas på att mildra effekterna av lokala belastningar (t.ex. näringsämnen från jordbruksmark och stadsområden). Dessa insatser bör leda till betydande förbättringar av sjöarnas ekologiska status (se även Brown et al. 2013). Vid synergistiska effekter mellan temperaturförändringar och markanvändning bör denna förvaltningsstrategi vara särskilt effektiv (dvs. leda till en ännu större återhämtning än förväntat). Förekomsten av många kallstenoterma arter i kombination med mer uttalade klimatförändringar i de boreala regionerna gör det dock svårt att definiera lämpliga mål för att mäta restaureringen (se även Free et al. 2024). När interaktioner är antagonistiska kan dessutom mildring av lokala påfrestningar resultera i en större inverkan av ökande temperaturer på sjöar och deras samhällen.

4.2 Andra exempel på olika typer av miljöpåverkan under de senaste 100 åren

Vi har på nytt undersökt de kombinerade effekterna av försurning, kalkning och klimatförändringar i svenska sjöar, med hjälp av paleolimnologiska rekonstruktioner fokuserade på temporala förändringar i subfossila fjädermyggor under de senaste cirka 100 åren. Den period som omfattas av denna studie präglas av markanta taxonomiska förändringar i fjädermyggsamlingar i skandinaviska sjöar, sannolikt drivna av ett komplext samspel mellan klimatförändringar, försurning och kalkning. Vår studie visar att en omfattande förändring i den taxonomiska sammansättningen av fjädermyggor inträffade omkring 1960, en period som kännetecknas av hög svaveldeposition men låga och stabila klimatfluktuationer (Belle och Johnson 2024). Trots starka bevis för lägre svaveldeposition och kemisk återhämtning från försurning efter 1980 visar alla sjöregister inte en återgång till försurade sammansättningar, vilket tyder på att kemisk återhämtning från försurning sannolikt spelar en begränsad roll för att driva taxonomiska förändringar i de studerade sjöarna. Resultaten tyder därför på att de taxonomiska mönster som observerats under perioden efter försurning sannolikt drivs av ytterligare viktiga drivkrafter för förändringar i fjädermyggsamlingar, såsom ökande temperatur från mitten av 1970-talet. Vi antog att de ekologiska banor som observerats under försurning och efterföljande samtidiga klimat- och miljöförändringar åtminstone delvis kunde förklaras av en positiv samtolerans. Faktum är att vissa fjädermyggarter som driver de observerade taxonomiska förändringarna som betraktas som syrekänsliga typer (t.ex., *Tanytarsus lugens*-typ; *Microtendipes pedellus*-typ; *Polypedilum nubeculosum*-typ) tenderar att förekomma i den kallare änden av temperaturgradienten, medan syretoleranta typer (t.ex., *Sergentia coracina*-typ; *Chironomus anthracinus*-typ; *Chironomus plumosus*-typ; Henrikson et al. 1982; Brodin 1993; Orendt 1999; Olander 2002; Kubovčik och Bitušik 2006) förekommer i den varmare änden av temperaturgradienten (Heiri et al. 2011). Eftersom

perioden kännetecknades av ett skifte i den överväldigande miljöpåverkan, från försurningsdominerat under perioden 1960–1980 till klimatdominerat efter 1980, drevs de kombinerade effekterna av försurning och klimatförändringar därför successivt av den mest påverkande drivkraften. Resultaten stöder väl tidigare resultat som visar att kombinerade effekter av klimatförändringar och försurning faller inom kategorin antagonistiska, och att effekterna av försurning på sjöar, när svaveltoppen nåddes, i hög grad översteg effekterna av klimatförändringar (Morris et al. 2022).

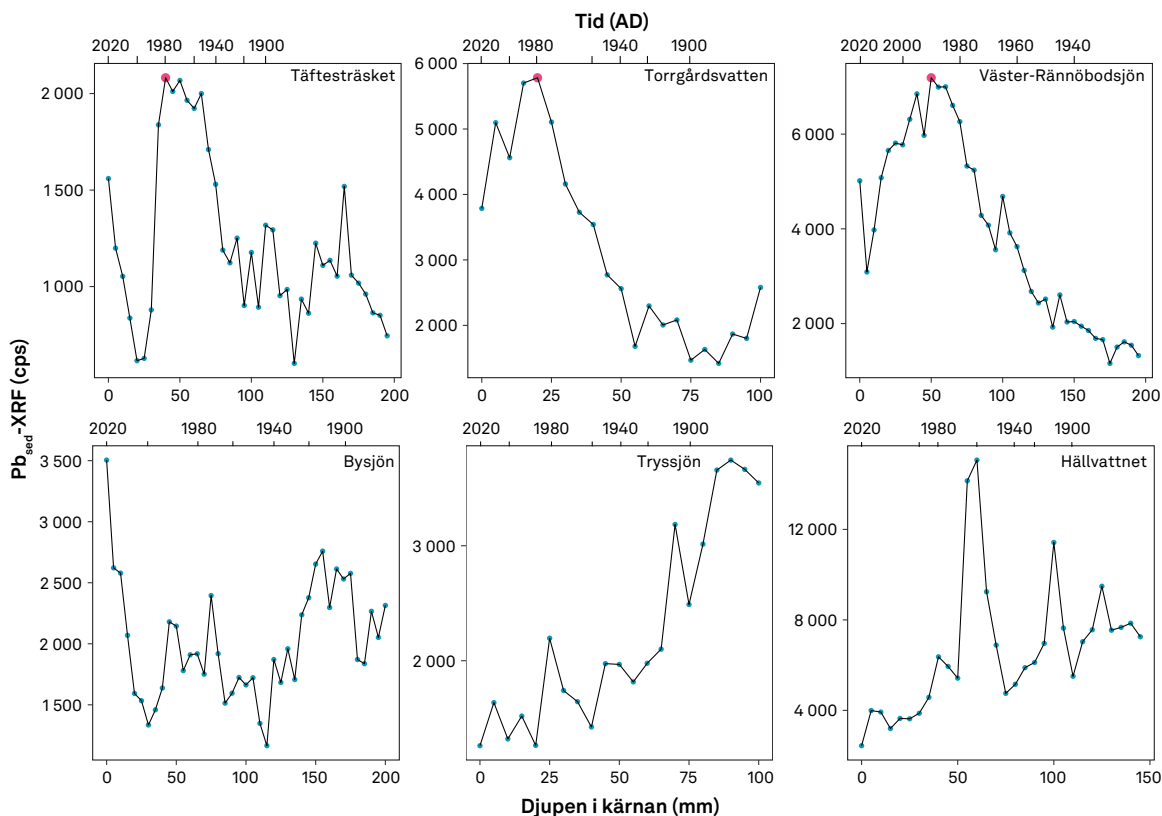
Dessutom följde kalkade sjöar och (okalkade) kontrollsjöar olika ekologiska förlopp under perioden efter försurningen. Resultaten visade att kalkningen sannolikt gynnade urvalet av liknande typer av fjädermyggor i kalkade sjöar. Detta mönster ger kompletterande empiriska bevis för kalkningens effekter på vattenlevande samhällen genom en stark taxonomisk homogenisering av samlingarna av fjädermyggor. Vår studie visade också på starka effekter av kalkning på vattenkemi och sedimentära egenskaper i kalkade sjöar. Detta stödjer tidigare resultat som visar på förändringar i vattenkvalitet efter kalkning (Bengtsson et al. 1980). Bland annat observerades högre pH-värden i de kalkade sjöarna (genomsnittligt pH på $6,7 \pm 0,2$) än i kontrollsjöarna (genomsnittligt pH på $5,9 \pm 0,5$), och pH-variationen mellan sjöarna var också mycket lägre i de kalkade sjöarna. Vattnets surhetsgrad kan vara en viktig drivkraft för förändringar i fjädermyggsamhällen (se även Verbruggen et al. 2011). Därför kan vi anta att kalkningsinducerade förändringar i sjövattnets surhetsgrad mot circumneutrala förhållanden och den lägre variationen i pH och andra miljövariabler som visas i kalkade sjöar ledde till den observerade taxonomiska homogeniseringen av fjädermyggsamhällen. Detta resultat indikerar också att kalkningens effekter på fjädermyggorna maskerar temperatureffekterna, och begreppet samtolerans verkar därför vara en giltig förklaring för att förutsäga de kombinerade effekterna av kalkning och klimatförändringar på fjädermyggorna. Sammantaget är dessa resultat i linje med tidigare studier som tyder på att kalkning har negativa effekter på vattenlevande samhällen, t.ex. lägre komplexitet i näringsväven i kalkade sjöar jämfört med andra sjötyper (Angeler och Goedkoop 2010) och lägre mångfald av ryggradslösa bottendjur (Appelberg och Svensson 2001). Dessutom kan taxonomisk homogenisering teoretiskt sett minska ekosystemens långsiktiga motståndskraft. Detta eftersom ökad likhet i sammansättningen mellan sjöar minskar skillnaderna i ekosystemens dynamik (Wang och Loreau 2016). Man kan exempelvis förvänta sig att ekosystem med en liknande artsammansättning är mer benägna att reagera på samma sätt på miljöförändringar. Vår studie väcker frågor om kalkningens påverkan på skandinaviska sjöars motståndskraft i större rumsliga skalor och deras förmåga att hantera pågående och framtida klimat- och miljöförändringar.

4.3 Mot utveckling av nya tekniker för tillämpad paleolimnologi

4.3.1 Historisk Pb-förorening av sjösediment som kronologiska markörer

Vi försökte utveckla en kostnadseffektiv och snabb teknik för att tidsbestämma sedimentkärnor med hjälp av den historiska föroreningen av sjösediment med bly (Pb) som kronologisk markör (Renberg et al. 2001). Den historiska Pb-föroreningen av sjösediment, som orsakades av 1900-talets användning av blyhaltigt bränsle, ledde normalt till en topp under 1970-talet och en minskning av Pb-koncentrationen efter att blyhaltigt bränsle förbjöds 1974. Tidsmässiga förändringar i Pb-koncentrationen i sjösediment kan spåras med hjälp av XRF core scanning för att icke-destruktivt förvärva högupplösta oorganiska geokemiska data (Bertrand et al. 2024).

Hälften av de delade kärnorna transporterades till Stockholms universitet för att skannas var 5:e mm med hjälp av en ITRAX XRF Core Scanner (Cox Analytical Systems). XRF-mätningar utfördes med hjälp av ett Mo-rör, inställt på 30 kV och 30 mA, under 60 sekunder för att hitta relativa blykoncentrationer i sediment (Pb_{sed} -XRF). Elementintensiteterna uttrycktes som antal räkningar per tidsenhet per ytenhet (cps).



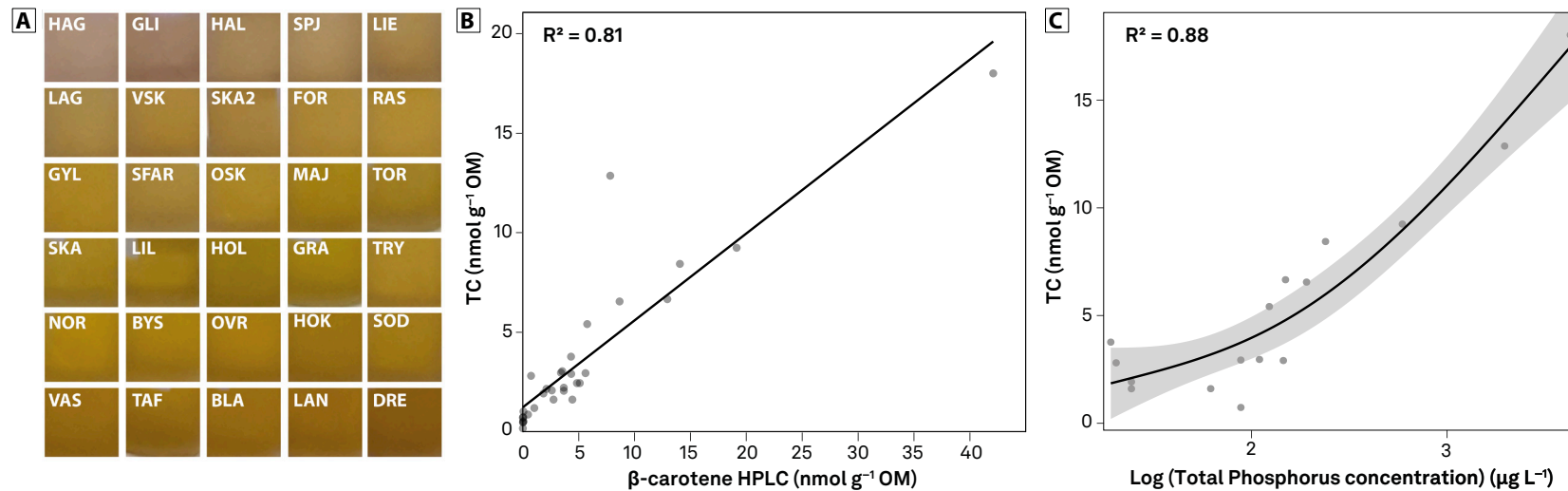
Figur 20. Förändringar i Pb-koncentrationen längs sedimentkärnorna i utvalda sjöar mätt med XRF-kärnskanning. I de övre panelerna indikerar röda punkter Pb-toppen i slutet av 1970-talet enligt Renberg et al. (2001). Det matchar överlag de datum som ges av den konventionella radiometriska dateringen (övre x-axeln; observera att osäkerheten i ålders-djup-modellerna inte anges i figuren).

En topp i Pb-koncentrationen följt av en snabb nedgång visades i flera sedimentregister (Figur 20, övre panelerna), och åldrarna för Pb-toppen enligt de konventionella ålders-djup-modellerna var något äldre än väntat (cirka 1980). Det fanns dock ingen tydlig Pb-topp i flera andra register (Figur 20, nedre panelerna), vilket sannolikt beror på att Pb antingen förekommer i för låga koncentrationer i registren eller att den sedimentologiska matrisen stör för mycket för att det ska gå att få fram en signal. Ytterligare undersökningar behövs därför för att identifiera de mekanismer som ligger bakom avsaknaden av Pb-toppen i slutet av 1970-talet i sådana register, och för att kontrollera om fokuseringen enbart på register med identifierbara Pb-toppar inte medför felaktigheter i urvalet av sjöar (när det gäller sjötyper, geografiska områden etc.). Eftersom XRF-kärnskanning är betydligt billigare än radiometrisk teknik (~ 500 kr/kärna för XRF-kärnskanning jämfört med 9 500 kr/kärna för en skissad radiometrisk datering), verkar spårning av Pb-toppen i slutet av 1970-talet vara ett bra komplement till de konventionella radiometrisk teknikerna. Det kan göra det möjligt att studera ett stort antal sedimentregistreringar när paleolimnologi utförs med låg tidsupplösning (t.ex. topp/botten metoden) och täcka en bred rumslig skala. För högre tidsupplösning bör dock radiometrisk datering fortfarande vara den teknik som prioriteras.

4.3.2 Användning av sedimentpigment för att rekonstruera tidigare näringsämneskoncentrationer i sjöar

Befintliga metoder för att rekonstruera tidigare näringsämneskoncentrationer i sjöar är vanligtvis kostsamma och tidskrävande, och tillförlitligheten i modellslutsatserna kan ibland ifrågasättas (Witak et al. 2017). För att utveckla ett nytt kostnadseffektivt och enkelt verktyg för att rekonstruera tidigare näringsämneskoncentrationer i svenska sjöar testade vi potentialen i att använda absorptionsbaserad kvantifiering av sedimentära pigment. Resultaten publicerades i Belle et al. (2022).

Kortfattat extraherades ~1 g färskt sediment med 10 ml 90 % aceton i 50 ml centrifugrör. Blandningen förvarades i frysen (-20 °C) över natten (12 h). Följande dag analyserades 3 mL av pigmentextraktet med en UV-VIS-spektrofotometer (Lambda 365) i steg om 0,1 nm och med en spektral bandbredd på 1 nm i en UV-mikrokyvett på 1 cm (optisk väg). Relativa koncentrationer av enskilda sedimentpigment utvärderades genom "spectral deconvolution" med hjälp av en modifierad Gauss-peak-metod utvecklad av Thrane et al. (2015). Alla karotenoidpigment samlades sedan i en total karotenoidgrupp (TC). Fotosyntetiska sedimentpigment analyserades också genom att använda en omvänd fas högpresterande vätskekromatografi (HPLC; enligt Leavitt och Hodgson 2002) vid Estonian University of Life Sciences (Tartu, Estland) för att testa giltigheten av extraktions- och kvantifieringsstegen i den nyutvecklade metoden. Peakidentifiering och HPLC-kvantifiering gjordes med kommersiellt tillgängliga externa standarder från DHI Company (Danmark), och endast resultaten för β -karoten visas i Figur 21.



Figur 21. **A:** Bilder av pigmentprover som extraherats från de 30 undersökta sjöarna enligt Belle et al. (2022). Proverna är rangordnade från det ljusaste (längst upp till vänster) till det mörkaste extraktet (längst ner till höger) för att återspegla sedimentär pigmentkoncentration. I varje bild förkortas sjöarna med en tre- eller fyrbokstavskod. **B:** Resultaten visade en stark korrelation mellan HPLC- och absorbans-baserad kvantifiering av karotenoidpigment. **C:** Samband mellan totalfosforkoncentrationer i sjövattnet (uttryckt i $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) och totala karotenoidkoncentrationer i sediment (TC; uttryckt i nmol g OM^{-1}). Fosfordata logtransformerades för att stabilisera variansen.

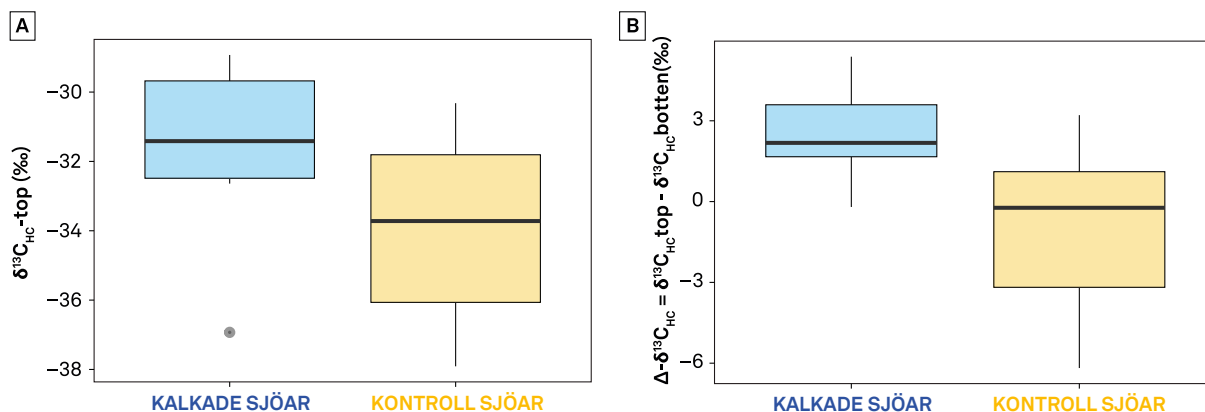
Pigmentextraktens färger tydde på stora variationer i sedimentär pigmentkoncentration i sjösediment (Figur 21A). Absorbans-baserad pigmentkvantifiering visade god överensstämmelse med HPLC-resultaten (Figur 21B). Den absorbans-baserade metoden var också billigare än HPLC-metoderna (med en kostnad på < 10 kr/prov jämfört med ~350 kr/prov). Sammantaget konstaterades ett positivt samband mellan TC och fosforkoncentrationen i sjövattnet (Figur 21C). Resultaten visade dock också starkare samband mellan TC och fosforkoncentrationen i sjövattnet i den högre änden av fosforgradienten. Det tyder på att denna metod sannolikt inte fångar upp små variationer i fosforkoncentrationen i näringsfattiga sjöar (den dominerande typen av sjöar i Sverige). Dessutom, även om det inte visas här, föreslogs problem med potentiella pigmentnedbrytningar vid försök att rekonstruera tidsmässiga förändringar (Belle et al. 2022). I det här skedet är denna nya absorbans-baserade teknik för att rekonstruera tidigare fosforkoncentrationer i svenska sjöar tyvärr inte lämplig för näringsfattiga sjöar i Sverige.

4.3.3 Stabil isotop av kol i subfossila fjädermyggor för att spåra energiflöden i näringsvävar

Energiflödena genom akvatiska näringsvävar är av grundläggande betydelse för sjö-ekosystemens funktion och är nyckeln till vår förståelse av hur de reagerar på olika belastningar, men de har i stor utsträckning förbisetts. Fjädermyggshuvudkapslar är också kemiskt välbevarade i sediment (Verbruggen et al. 2010). Analys av stabila kolisotoper i HC ($\delta^{13}\text{C}_{\text{HC}}$) ger därför kvantitativa och kvalitativa insikter i kolflödena genom sjöarnas näringsvävar (Belle et al. 2017). Kortfattat leder skillnader i kolisotopfraktionering hos primärproducenter (dvs. akvatiska kontra terrestra producenter) och bakterier (t.ex. metanotrofa bakterier) till basala födoresurser som skiljer sig åt i sina $\delta^{13}\text{C}$ -värden (Whiticar 1999; Karlsson et al. 2003; Vuorio et al. 2006). $\delta^{13}\text{C}_{\text{HC}}$ kan därför användas för att rekonstruera långsiktiga förändringar i de födoresurser som ingår i larvernas biomassa och deras reaktion på variationer i miljöförhållandena (Frossard et al. 2013; Belle et al. 2017; Belle et al. 2024). Eftersom sedimentlevande fjädermygglarver utgör en viktig trofisk länk mellan primärproducenter och fisk (Wagner et al. 2012) kan analys av stabila isotoper av kol i fjädermyggshuvudkapslar belysa multipla effekter på kolflöden genom sjöars näringsvävar. Genom att kombinera taxonomiska (som tillämpats i de olika delarna ovan) och isotopiska metoder med hjälp av subfossila fjädermyggor kan vi därför bättre reda ut effekterna av flera belastningar på sjöar och deras samhällen.

Med hjälp av top- och bottenproverna utfördes analyser av stabila kolisotoper på huvudkapslar från fjädermyggor som tillhörde det fjärde stadiet (enligt rekommendationer från Frossard et al. 2013) av morfotyperna *Sergentia coracina*-typ, *Chironomus plumosus*-typ och *Chironomus anthracinus*-typ som identifierats med hjälp av Brooks et al. (2007). Dessa morfotyper lever vanligen i sjöars profundalzoner och tillhör den funktionella födogruppen depositionsätare (Berg 1995). *Sergentia coracina*-typ, *Chironomus plumosus*-typ och *Chironomus anthracinus*-typ utgör också en viktig länk mellan basala resurser och högre trofiska nivåer i näringsvävarna. De är därför mycket lämpade för att klarlägga effekterna av atmosfäriskt nedfall på återvinningen av sedimentärt organiskt material och tillhörande mikrobiella samhällen. Slutligen finns dessa typer vanligtvis i stora mängder i svenska sjöar och har stora huvudkapslar vid det fjärde stadiet. Det gör att vi kan få tillräckligt med material för analys av stabila isotoper och på ett tillförlitligt sätt sortera dem i morfotyper med hjälp av ett stereomikroskop. För extraktion av huvudkapslar från

fjädermyggor avflockades sedimentprover i NaOH (10 %). Dessa förbehandlades genom tvättning med HCl-lösning (10 %) och siktades genom ett 100 µm nät. HCl-sköljningen användes för att avlägsna potentiella karbonatföreningar som orsakats av kalkning. Huvudkapslarna sorterades under stereomikroskop tills en minsta massa på 30 µg erhöles. $\delta^{13}\text{C}_{\text{HC}}$ analyserades och uttrycktes som delnotation med Vienna Pee Dee Belemnite och atmosfäriskt kväve som standarder: $\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000$; där $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$. I detta fall var de beräknade analysfelen (1σ) $\pm 0,15 \text{ ‰}$ för analyser som utfördes på låga provvikter ($n = 14$).



Figur 22. Låddiagram som visar (A) den stabila kolisotopsammansättningen i huvudkapslar från fjädermyggor ($\delta^{13}\text{C}_{\text{HC}}$; ‰) i topproverna av kalkade (blå) och okalkade (orange) sjöar, och (B) skillnaderna i $\delta^{13}\text{C}_{\text{HC}}$ -värden mellan top- och bottenproverna av kalkade (blå) och okalkade (orange) sjöar.

Huvudkapslar hittades i tillräckligt antal i både top- och bottenprover från 16 sjöar. Det fanns stora variationer i $\delta^{13}\text{C}_{\text{HC}}$ -värdena mellan olika platser (från $-37,9$ till $-28,9 \text{ ‰}$), och $\delta^{13}\text{C}_{\text{HC}}$ -värdena var överlag högre (dvs. mindre negativa; Figur 22A) i kalkade sjöar. $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{HC}}$ -värdena (som $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{HC}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{HC-top}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{HC-botten}}$) varierade mellan $-6,8$ och $5,3 \text{ ‰}$ (Figur 22B). $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{HC}}$ -värdena var nästan alltid negativa för kontrollsjöar (vilket tyder på mer negativa $\delta^{13}\text{C}_{\text{HC}}$ -värden under den senaste perioden), medan endast positiva $\Delta\delta^{13}\text{C}_{\text{HC}}$ -värden hittades för kalkade sjöar (vilket tyder på en ökning av $\delta^{13}\text{C}_{\text{HC}}$ -värdena efter att kalkningen påbörjades; Figur 22B).

Den observerade ökningen av $\delta^{13}\text{C}_{\text{HC}}$ -värdena som en reaktion på kalkningen orsakades därför sannolikt av förändringar i löst oorganiskt kol som resulterade i produktion av vattenlevande organiskt material (dvs. alger) med högre $\delta^{13}\text{C}$ -värden. Vår studie visar att fjädermyggbiomassan i profundalen av de studerade sjöarna huvudsakligen härrörde från vattenlevande organiskt material (Belle et al. 2025). Därför har en förändring av $\delta^{13}\text{C}$ -värdena för denna dominerande basala resurs sannolikt en större effekt på fjädermyggisotopernas sammansättning än alla andra potentiella reaktioner på flera belastningar (t.ex. inklusive kalkningsinducerade förändringar i sedimentär mikrobiell sammansättning och aktivitet; Gahnström 1995). Vår isotopbaserade studie visar att kalkning maskerar mer komplexa effekter på kolflödena vid basen av näringsväven genom att förskjuta kolisotopbaslinjerna. Denna nya metod för att studera effekterna av flera belastningar på energiflöden i sjöars näringsvävar är tyvärr inte lämplig att använda i det aktuella datasetet. Detta eftersom det innebär att dessa platser måste tas bort för ytterligare analyser, vilket leder till en minskning av den statistiska styrkan. Det verkar dock lovande att tillämpa samma metod på en större uppsättning okalkade sjöar.

5. Slutsatser och förslag

Vår studie bidrar till att förstå de kombinerade effekterna av flera belastningar på sjöar. Vi fann att klimatförändringar och markanvändning visade kontrasterande interaktioner över landskapet. Dessa avvikelser kan förklaras av skillnader i historisk sammansättning av fjädermyggstyper och känslighet för miljöpåverkan. Dessa resultat tyder på att förståelsen av arternas tolerans mot olika belastningar spelar en central roll när man förutsäger de kombinerade effekterna av flera belastningar på sötvattenssjöar. Resultaten visade också att markanvändning ofta dämpar temperatur-effekterna i svenska sjöar. De bekräftade i de flesta fall att antagonistiska interaktioner dominerade i svenska sjöar när temperatur kombinerades med markanvändning, försurning och kalkning (Tabell 3). Detta resultat är uppmuntrande, eftersom det innebär att restaurering av sjöar som fokuserar på det mest påverkande belastning (t.ex. näringsämnesbelastning från jordbruksfält och stadsområden) förblir en rimlig restaureringsåtgärd trots sjöuppvärmningen.

Tabell 3. Sammanfattning av effekterna av olika typer av miljöpåverkan på fjädermygg-samhällen och de föreslagna underliggande mekanismerna.

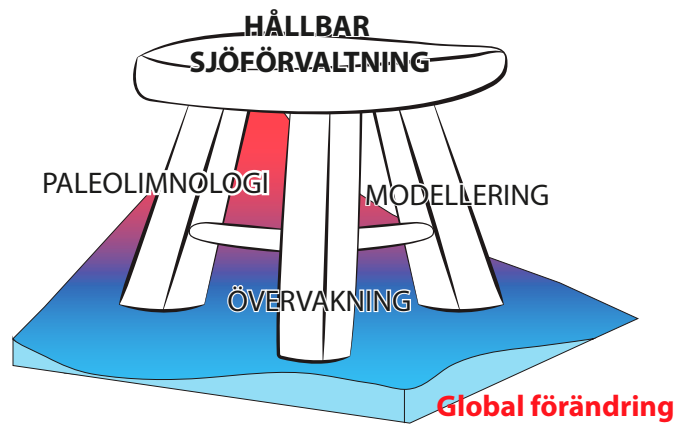
Miljöpåverkan	Ekoregion	Typ	Huvudsaklig miljöpåverkan	Föreslagna mekanismerna
Försurning	Boreala höglandet	Antagonistisk	Försurning	Positiv samtolerans
Klimatförändringar	Centralslätten	Antagonistisk	Försurning	Positiv samtolerans
Kalkning	Boreala höglandet	Antagonistisk	Kalkning	Störningsregim/ Positiv samtolerans
Klimatförändringar	Centralslätten	Antagonistisk	Kalkning	Störningsregim/ Positiv samtolerans
Markanvändning	Boreala höglandet	Synergistisk	-	Positiv samtolerans Dominerats av kall-stenoterma arter
Klimatförändringar	Centralslätten	Antagonistisk	Markanvändning	Positiv samtolerans

Framtida forskning bör försöka att bättre införliva ekologin hos arter i samhällen före störningar (särskilt deras olika känslighet för miljöpåverkan) när man försöker kvantifiera effekterna av flera belastningar på sötvatten (t.ex. Johnson et al. 2017; Johnson et al. 2018). Detta eftersom arter inom varje samhälle ofta har asymmetriska affiniteter och känsligheter för de riktade belastningarna. Vår studie förutsätter också ett strikt synkront scenario (dvs. klimatförändringar och markanvändnings-tryck överlappar varandra) och liknande intensiteten i båda ekoregionerna. Det är sannolikt en överförenkling av det dynamiska och flerdimensionella sammanhang som råder under Antropocen. Till exempel förväntas högre magnituder och säsongsvariationer av temperaturförändringar på högre latituder, och ordningen och tidpunkten för exponeringarna kan också ha förändrats över tid (t.ex. intensifiering av markanvändning som sker tidigare och senare i olika ekoregioner/avrinningsområden; se även MacLennan och Vinebrooke (2021) för en teoretisk ram om ekologiskt minne). Eftersom paleolimnologiska metoder kan ge en kontinuerlig registrering av miljöpåverkanhistoria och dess inverkan på vattenlevande samhällen

bör framtida forskning därför bättre integrera tidsdynamiken för miljöpåverkan och associerade ekologiska svar. Det skulle göra det möjligt för oss att identifiera de mekanismer som ligger till grund för sjöarnas svar på flera tryck. Sammantaget ger dessa resultat nya insikter om hur sjöar och deras ekologiska status reagerar på olika typer av miljöpåverkan, vilket bidrar till att förbättra övervakningen av sötvattensjöar under global förändring.

Resultaten visar också att klimatförändringarnas nettoeffekt på de undersökta sjöarnas ekologiska status varierade regionalt och var mer uttalad i de nordliga sjöarna. Eftersom klimatförändringarna förutspås bli en viktig drivkraft för miljömässiga och biologiska förändringar inom kort understryker vår studie det akuta behovet av att bättre förstå och kvantifiera klimatförändringarnas nettoeffekter på sjöar. Det gäller särskilt de biologiska mått som används för att bedöma deras ekologiska status (dvs. förändrade baslinjer). Eftersom sjöars ekologiska status vanligtvis bedöms som avvikelser mellan dagens status och referensförhållandena, är det av yttersta vikt att referensförhållandena är lämpliga för att man ska kunna fastställa en tillförlitlig ekologisk status och definiera realistiska restaureringsmål. Referensförhållandena revideras dock sällan, vilket innebär att klimatförändringarnas potentiella effekter på sjöar och deras samhällen inte beaktas. Följden blir att de klimatförhållanden som rådde när referensförhållandena fastställdes för flera decennier sedan skiljer sig från de förhållanden som råder när den ekologiska statusen bedöms. Eftersom vi har visat att klimatförändringar kan ha ett betydande inflytande på akvatiska samhällen (så kallade skiftande baslinjer) kan det vara olämpligt att använda referensförhållanden som fastställdes för årtionden sedan i övervaknings- och/eller restaureringsprogram på grund av upplevd uppvärmning. Att göra det kan potentiellt leda till felinformerade förvaltningsbeslut (se även Free et al. 2024). Det är därför av grundläggande betydelse att ifrågasätta om de befintliga referensförhållandena fortfarande är tillämpliga i samband med klimatförändringarna. Annars riskerar vi att överkorrigera ett tryck som förändrad markanvändning (och slösa bort resurser) för att försöka nå ett referenstillstånd som baseras på ett annat klimat, och på tillhörande biologiska mått, som inte är relevanta för nuvarande förhållanden.

Slutligen kan ekosystemförvaltare välja mellan tre huvudsakliga metoder (övervakning, modellering och paleolimnologi) för att bedöma sjöars ekologiska status och hantera förvaltningsfrågor. Detta sammanfattas av den trebenta pallen i Figur 23. Varje metod ger unika insikter om miljö kvaliteten som inte kan uppnås fullt ut med hjälp av de andra metoderna. I det här konceptet gör snabba globala förändringar golvet ojämnt. Exempel på sådana förändringar är kulturell övergödning, accelererande klimatuppvärmning, föroreningar som ger upphov till nya problem. Därför uppnås den säkraste och mest hållbara sjöförvaltningen när alla metoder används samtidigt. Paleolimnologiska studier erbjuder unika möjligheter att dra lärdomar från det förflutna för att bättre kunna förvalta sötvattens ekosystem och förutse framtida förändringar. Ytterligare metodutveckling bör därför eftersträvas för att göra paleolimnologi mer lättillgänglig för ekosystemförvaltare.



Figur 23. Konceptuellt diagram som visar en trebent pall som illustrerar de tre huvudsakliga metoder som används för miljöbedömning. Den snabba utvecklingen av klimat- och miljöförhållanden (som gör golvet instabilt) gör det fördelaktigt att ha tre ben, eftersom det ger större flexibilitet och anpassningsförmåga i sjöförvaltningen.

Tack

Denna studie är en del av projektet CENTURION (Kumulativa effekter av klimatförändringar och övergödning på svenska sjöar; anslagsnummer: NV-802-0047-19) finansierat av Naturvårdsverket till Simon Belle (SLU). Jag tackar Kari Stange och Henrik Appelgren (Naturvårdsverket) och Hanna Gustavsson (Havs- och Vattenmyndigheten) för deras intresse och stöd under hela projektet. Jag vill också tacka Eva Sörenson (Havs- och Vattenmyndigheten), Clara Neuschütz (Naturvårdsverket) och Jan Karlsson (Umeå universitet) för värdefulla kommentarer på tidigare versioner av denna rapport.

Jag tackar Jenny Nilsson, Joachim Place och Daniel Goedkoop för hjälp under fältarbetet, Simon Hallstan och Stefan Hellgren (SLU) för att ha hämtat övervaknings- och GIS-data från våra IVM databaser, Malin Kylander och Carina Johansson (Stockholms universitet) för XRF-skanning av sediment kärnor, Peter Appleby och Gayane Piliposian (University of Liverpool, Storbritannien) för hjälp med datering av sedimentkärnor samt Ilmar Tönno och Rene Freiberg (Estonian University of Life Sciences) för pigmentanalys med HPLC-teknik. Jag vill också tacka Jenny Ekman och Jonas Lundholm (SLU) för hjälp med analys av stabila isotoper. Ett särskilt tack riktas slutligen till Elise Delcamp och Bella Strid för att de har utfört ett tillförlitligt arbete inom ramen för sina kandidatprojekt.

Jag är också tacksam mot Richard Johnson, Willem Goedkoop, Stina Drakare, David Angeler, Brian Huser och Jens Fölster (Institutionen för vatten och miljö, SLU) för deras konstruktiva kommentarer och diskussioner i olika aspekter av detta projekt, samt den administrativa och tekniska personalen, särskilt Marcus Korvela och Maria Kristi, vid Institutionen för vatten och miljö; SLU, för deras värdefulla stöd under projektet.

Källhänvisning

Akinawo, S. O. (2023). Eutrophication: Causes, consequences, physical, chemical and biological techniques for mitigation strategies. *Environmental Challenges*, 12, 100733.

Angeler, D. G., & Goedkoop, W. (2010). Biological responses to liming in boreal lakes: An assessment using plankton, macroinvertebrate, and fish communities. *Journal of Applied Ecology*, 47(2), 478–486.

Angeler, D. G., Allen, C. R., Uden, D. R., & Johnson, R. K. (2015). Spatial Patterns and Functional Redundancies in a Changing Boreal Lake Landscape. *Ecosystems*, 18(5), 889–902.

Appelberg, M., & Svenson, T. (2001). Long-Term Ecological Effects of Liming—The Iselaw Programme. *Water, Air, and Soil Pollution*, 130(1), 1745–1750.

Appleby, P. (2002). Chronostratigraphic Techniques in Recent Sediments. In *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments* (Vol. 1, pp. 171–203).

Appleby, P. G., & Oldfield, F. (1978). The calculation of lead-210 dates assuming a constant rate of supply of unsupported ^{210}Pb to the sediment. *CATENA*, 5(1), 1–8.

Appleby, P. G., & Oldfield, F. (1992). *Applications of lead-210 to sedimentation studies*. Clarendon Press.

Appleby, P. G., Nolan, P. J., Gifford, D. W., Godfrey, M. J., Oldfield, F., Anderson, N. J., & Battarbee, R. W. (1986). ^{210}Pb dating by low background gamma counting. *Hydrobiologia*, 143(1), 21–27.

Baho, D. L., Drakare, S., Johnson, R. K., Allen, C. R., & Angeler, D. G. (2014). Similar Resilience Attributes in Lakes with Different Management Practices. *PLOS ONE*, 9(3), e91881.

Belle, S., Delcamp, E., Nilsson, L. J., Freiberg, R., Appleby, G. P., Piliposian, T. G., & Tönno, I. (2022). Use of sedimentary algal pigment analyses to infer past lake-water total phosphorus concentrations. *Journal of Paleolimnology*, 68(4), 415–426.

Belle S., Drakare S., Johnson K. R. Liming-induced taxonomic homogenization of chironomid assemblages in Scandinavian lakes as unraveled by paleolimnological reconstructions. *Journal of Environmental Management*. *In press*.

Belle, S., Huser, B., & Johnson, R. K. (2024). Cumulative effects of climate change and land use on the ecological status of Scandinavian lakes show contrasted interactions in different ecoregions: The role of pre-disturbance conditions in assessing ecological status. *Ecological Indicators*, 169, 112879.

Belle, S., & Johnson, R. K. (2024). Acidification of freshwater lakes in Scandinavia: Impacts and recovery of chironomid communities under accelerating environmental changes. *Hydrobiologia*, 851 (3), 585–600.

Belle, S., Luoto, T. P., Kivilä, H. E., & Nevalainen, L. (2017). Chironomid paleo diet as an indicator of past carbon cycle in boreal lakes: Lake Kylmänlampi (Kainuu province; Eastern Finland) as a case study. *Hydrobiologia*, 785(1), 149–158.

- Belle, S., Otsing, E., Tammert, H., & Kisand, V. (2024). Drivers and resilience of methane-derived carbon contribution to chironomid biomass in boreal lakes. *Aquatic Sciences*, 86(1), 22.
- Bertrand, S., Tjallingii, R., Kylander, M. E., Wilhelm, B., Roberts, S. J., Arnaud, F., Brown, E., & Bindler, R. (2024). Inorganic geochemistry of lake sediments: A review of analytical techniques and guidelines for data interpretation. *Earth-Science Reviews*, 249, 104639.
- Bengtsson, B., Dickson, W., & Nyberg, P. (1980). Liming Acid Lakes in Sweden. *Ambio*, 9(1), 34–36.
- Birk, S., Chapman, D., Carvalho, L., Spears, B. M., Andersen, H. E., Argillier, C., Auer, S., Baattrup-Pedersen, A., Banin, L., Beklioglu, M., Bondar-Kunze, E., Borja, A., Branco, P., Bucak, T., Buijse, A. D., Cardoso, A. C., Couture, R.-M., Cremona, F., de Zwart, D., ... Hering, D. (2020). Impacts of multiple stressors on freshwater biota across spatial scales and ecosystems. *Nature Ecology & Evolution*, 4(8), 1060–1068.
- Brodin, Y.-W. (1990). Midge Fauna Development in Acidified Lakes in Northern Europe. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 327(1240), 295–298.
- Brodin, Y.-W., & Gransberg, M. (1993). Responses of insects, especially Chironomidae (Diptera), and mites to 130 years of acidification in a Scottish lake. *Hydrobiologia*, 250(3), 201–212.
- Brooks, S. J., Langdon, P., & Heiri, O. (2007). The Identification and Use of Palaeartic Chironomidae Larvae in Palaeoecology. Quaternary Research Association, Technical Guide, 10.
- Brown, C. J., Saunders, M. I., Possingham, H. P., & Richardson, A. J. (2013). Managing for Interactions between Local and Global Stressors of Ecosystems. *PLOS ONE*, 8(6), e65765.
- Clair, T. A., & Hindar, A. (2005). Liming for the mitigation of acid rain effects in freshwaters: A review of recent results. *Environmental Reviews*, 13(3), 91–128.
- Côté, I. M., Darling, E. S., & Brown, C. J. (2016). Interactions among ecosystem stressors and their importance in conservation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1824), 20152592.
- Eriksson, F., Hörnström, E., Mossberg, P., & Nyberg, P. (1983). Ecological effects of lime treatment of acidified lakes and rivers in Sweden. *Hydrobiologia*, 101(1), 145–163.
- Fölster, J., Andrén, C., Bishop, K., Buffam, I., Cory, N., Goedkoop, W., Holmgren, K., Johnson, R., Laudon, H., & Wilander, A. (2007). A Novel Environmental Quality Criterion for Acidification in Swedish Lakes—An Application of Studies on the Relationship Between Biota and Water Chemistry. In P. Brimblecombe, H. Hara, D. Houle, & M. Novak (Eds.), *Acid Rain—Deposition to Recovery* (pp. 331–338). Springer Netherlands.
- Fölster, J., Johnson, R. K., Futter, M. N., & Wilander, A. (2014). The Swedish monitoring of surface waters: 50 years of adaptive monitoring. *Ambio*, 43 Suppl 1(Suppl 1), 3–18.

- Folt, C. L., Chen, C. Y., Moore, M. V., & Burnaford, J. (1999). Synergism and antagonism among multiple stressors. *Limnology and Oceanography*, 44(3part2), 864–877.
- Free, G., Poikane, S., Solheim, A. L., Bussettini, M., Bradley, C., Smith, J., Caroni, R., Bresciani, M., Pinardi, M., Giardino, C., & van de Bund, W. (2024). Climate change and ecological assessment in Europe under the WFD – Hitting moving targets with shifting baselines? *Journal of Environmental Management*, 370, 122884.
- Frossard, V., Belle, S., Verneaux, V., Millet, L., & Magny, M. (2013). A study of the $\delta^{13}\text{C}$ offset between chironomid larvae and their exuvial head capsules: Implications for palaeoecology. *Journal of Paleolimnology*, 50(3), 379–386.
- Gahnström, G. (1995). The effects of liming on microbial activity and the decomposition of organic material. In L. Henrikson & Y. W. Brodin (Eds.), *Liming of Acidified Surface Waters: A Swedish Synthesis* (pp. 179–191). Springer.
- Halvorsen, G. A., Heneberry, J. H., & Snucins, E. (2001). Sublittoral Chironomids as Indicators of Acidity (Diptera: Chironomidae). *Water, Air, and Soil Pollution*, 130(1), 1385–1390.
- Henrikson, L., Olofsson, J. B., & Oscarson, H. G. (1982). The impact of acidification on Chironomidae (Diptera) as indicated by subfossil stratification. *Hydrobiologia*, 86(3), 223–229.
- Heiri, O., Brooks, S., Birks, H., & Lotter, A. (2011). A 274-lake calibration data set and inference model for chironomid-based summer air temperature reconstruction in Europe. *Quaternary Science Reviews*, 30, 3445–3456.
- Hörnström, E. (2002). Phytoplankton in 63 limed lakes in comparison with the distribution in 500 untreated lakes with varying pH. *Hydrobiologia*, 470(1), 115–126.
- Hultberg, H., & Andersson, I. B. (1982). Liming of acidified lakes: Induced long-term changes. *Water, Air, and Soil Pollution*, 18(1), 311–331.
- Hynynen, J., Palomäki, A., Meriläinen, J. J., Witick, A., & Mäntykoski, K. (2004). Pollution history and recovery of a boreal lake exposed to a heavy bleached pulping effluent load. *Journal of Paleolimnology*, 32(4), 351–374.
- Ilyashuk, B., Ilyashuk, E., & Dauvalter, V. (2003). Chironomid responses to long-term metal contamination: A paleolimnological study in two bays of Lake Imandra, Kola Peninsula, northern Russia. *Journal of Paleolimnology*, 30(2), 217–230.
- Jackson, M. C., Loewen, C. J. G., Vinebrooke, R. D., & Chimimba, C. T. (2016). Net effects of multiple stressors in freshwater ecosystems: A meta-analysis. *Global Change Biology*, 22(1), 180–189.
- Jeppesen, E., Moss, B., Bennion, H., Carvalho, L., DeMeester, L., Feuchtmayr, H., Friberg, N., Gessner, M., Hefting, M., Lauridsen, T., Liboriussen, L., Malmquist, H., May, L., Meerhoff, M., Olafsson, J., Soons, M., & Verhoeven, J. (2010). Interaction of Climate Change and Eutrophication (pp. 119–151).
- Jernelöv, A., Nagell, B., & Svenson, A. (1981). Adaptation to an acid environment in *Chironomus riparius* (Diptera, Chironomidae) from Smoking Hills, NWT, Canada. *Ecography*, 4(2), 116–119.

- Johnson, R. K., Angeler, D. G., Hallstan, S., Sandin, L., & McKie, B. G. (2017). Decomposing multiple pressure effects on invertebrate assemblages of boreal streams. *Ecological indicators*, 77, 293–303.
- Johnson, R. K., Hallstan, S., & Zhao, X. (2018). Disentangling the response of lake littoral invertebrate assemblages to multiple pressures. *Ecological Indicators*, 85.
- Johnson, R., & Goedkoop, W. (2007). Bedömningsgrunder för bottenfauna i sjöar och vattendrag – Användarmanual och bakgrundsdokument (Issue 2007:4) [Report].
- Johnson, R. K., & Wiederholm, T. (1989). Classification and ordination of profundal macroinvertebrate communities in nutrient poor, oligo-mesohumic lakes in relation to environmental data. *Freshwater Biology*, 21(3), 375–386.
- Jyväsjärvi, J., Nyblom, J., & Hämäläinen, H. (2010). Palaeolimnological validation of estimated reference values for a lake profundal macroinvertebrate metric (Benthic Quality Index). *Journal of Paleolimnology*, 44(1), 253–264.
- Kansanen, P. H., Paasivirta, L., & Väyrynen, T. (1990). Ordination analysis and bioindices based on zoobenthos communities used to assess pollution of a lake in southern Finland. *Hydrobiologia*, 202(3), 153–170.
- Karlsson, J., Jonsson, A., Meili, M., & Jansson, M. (2003). Control of zooplankton dependence on allochthonous organic carbon in humic and clear-water lakes in northern Sweden. *Limnology and Oceanography*, 48(1), 269–276.
- Kubovčík, V., & Bitušík, P. (2006). Subfossil chironomids (Diptera, Chironomidae) in three Tatra Mountain lakes (Slovakia) on an acidification gradient. *Biologia*, 61(18), S213–S220.
- Leavitt P.R. & Hodgson D.A. Sedimentary Pigments. In: Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Developments in Paleoenvironmental Research, pp. 295–325. Springer, Dordrecht. (2002).
- Lind, P., Belušić, D., Médus, E., Dobler, A., Pedersen, R. A., Wang, F., Matte, D., Kjellström, E., Landgren, O., Lindstedt, D., Christensen, O. B., & Christensen, J. H. (2023). Climate change information over Fenno-Scandinavia produced with a convection-permitting climate model. *Climate Dynamics*, 61(1), 519–541.
- Luoto, T. P. (2009). Subfossil Chironomidae (Insecta: Diptera) along a latitudinal gradient in Finland: development of a new temperature inference model. *Journal of Quaternary Science*, 24(2), 150–158.
- Luoto, T. P. (2011). The relationship between water quality and chironomid distribution in Finland—A new assemblage-based tool for assessments of long-term nutrient dynamics. *Ecological Indicators*, 11(2), 255–262.
- MacLennan, M. M., & Vinebrooke, R. D. (2021). Exposure order effects of consecutive stressors on communities: The role of co-tolerance. *Oikos*, 130(12), 2111–2121.
- Mckie, B. G., Petrin, Z., & Malmqvist, B. (2006). Mitigation or disturbance? Effects of liming on macroinvertebrate assemblage structure and leaf-litter decomposition in the humic streams of northern Sweden. *Journal of Applied Ecology*, 43(4), 780–791.
- Morris, O. F., Loewen, C. J. G., Woodward, G., Schäfer, R. B., Piggott, J. J., Vinebrooke, R. D., & Jackson, M. C. (2022). Local stressors mask the effects of warming in freshwater ecosystems. *Ecology Letters*, 25(11), 2540–2551.

- Mossberg, P., & Nyberg, P. (1979). *Bottom fauna of small acid forest lakes*.
- Mylona, S. (1996). Sulphur dioxide emissions in Europe 1880–1991 and their effect on sulphur concentrations and depositions. *Tellus B*, 48(5), 662–689.
- Nöges, P., Argillier, C., Borja, Á., Garmendia, J. M., Hanganu, J., Kodeš, V., Pletterbauer, F., Sagouis, A., & Birk, S. (2016). Quantified biotic and abiotic responses to multiple stress in freshwater, marine, and ground waters. *Science of The Total Environment*, 540, 43–52.
- Oksanen, F.J., et al. (2017) Vegan: Community Ecology Package. R package Version 2.4–3. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olander, H., Korhola, A., & Blom, T. (1997). Surface sediment Chironomidae (Insecta: Diptera) distributions along an ecotonal transect in subarctic Fennoscandia: developing a tool for palaeotemperature reconstructions. *Journal of Paleolimnology*, 18(1), 45–59.
- Orendt, C. (1999). Chironomids as Bioindicators in Acidified Streams: A Contribution to the Acidity Tolerance of Chironomid Species with a Classification in Sensitivity Classes. *International Review of Hydrobiology*, 84(5), 439–449.
- 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.
- Poikane, S., Johnson, R. K., Sandin, L., Schartau, A. K., Solimini, A. G., Urbanič, G., Arbačiauskas, K., Aroviita, J., Gabriels, W., Miler, O., Pusch, M. T., Timm, H., & Böhmer, J. (2016). Benthic macroinvertebrates in lake ecological assessment: A review of methods, inter-calibration, and practical recommendations. *Science of The Total Environment*, 543, 123–134.
- R Core Team (2024) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>
- Raddum, G. G., & Sæther, O. A. (1981). Chironomid communities in Norwegian lakes with different degrees of acidification. *SIL Proceedings, 1922–2010*, 21(1), 399–405.
- Renberg, I., Bindler, R., Bradshaw, E., Emteryd, O., & McGowan, S. (2001). Sediment evidence of early eutrophication and heavy metal pollution of Lake Mälaren, central Sweden. *Ambio*, 30(8), 496–502.
- Rieradevall, M., & Brooks, S. (2001). An identification guide to subfossil Tanypodinae larvae (Insecta: Diptera: Chironomidae) based on cephalic setation. *Journal of Paleolimnology*, 25, 81–99.
- Schimanke, S., Joelsson, M., Andersson, S., Carlund, T., Wern, L., Hellström, S., & Kjellström, E. (2022). Observerad klimatförändring i Sverige 1860–2021.
- Schindler, D. W., Kasian, S. E. M., & Hesslein, R. H. (1989). Losses of biota from American aquatic communities due to acid rain. *Environmental Monitoring and Assessment*, 12(3), 269–285.

- Skjelkvåle, B. L., Stoddard, J. L., Jeffries, D. S., Tørseth, K., Høgåsen, T., Bowman, J., Mannio, J., Monteith, D. T., Mosello, R., Rogora, M., Rzychon, D., Vesely, J., Wieting, J., Wilander, A., & Worsztynowicz, A. (2005). Regional scale evidence for improvements in surface water chemistry 1990–2001. *Environmental Pollution* (Barking, Essex: 1987), 137(1), 165–176.
- Smol, J. P. (2010). The power of the past: Using sediments to track the effects of multiple stressors on lake ecosystems. *Freshwater Biology*, 55(s1), 43–59.
- Steffen, W., Broadgate, W., Deutsch, L., Gaffney, O., & Ludwig, C. (2015). The trajectory of the Anthropocene: The Great Acceleration. *The Anthropocene Review*, 2(1), 81–98.
- Stivrians, N., Belle, S., Trasune, L., Blaus, A., & Salonen, S. (2021). Food availability and temperature optima shaped the functional composition of chironomid assemblages during the Late Glacial–Holocene transition in Northern Europe. *Quaternary Science Reviews*, 266, 107083.
- Thrane J-E, Kyle M, Striebel M, Haande S, Grung M, Rohrlack T, Andersen T (2015) Spectrophotometric Analysis of Pigments: A Critical Assessment of a High-Throughput Method for Analysis of Algal Pigment Mixtures by Spectral Deconvolution. *PLOS ONE* 10:e0137645.
- Verbruggen, F., Heiri, O., Reichert, G. J., & Lotter, A. F. (2010). Chironomid $\delta^{18}\text{O}$ as a proxy for reconstructing past lake water $\delta^{18}\text{O}$: A down-core record based on late glacial sediments from Rotsee, Switzerland. *Quaternary Science Reviews*, 29(17–18), Article 17–18.
- Verbruggen, F., Heiri, O., Meriläinen, J. J., & Lotter, A. F. (2011). Subfossil chironomid assemblages in deep, stratified European lakes: Relationships with temperature, trophic state, and oxygen. *Freshwater Biology*, 56(3), 407–423.
- Vinebrooke D. R. L. Cottingham, K., Norberg, J., Marten Scheffer, I. Dodson, S. C. Maberly, S., & Sommer, U. (2004). Impacts of multiple stressors on biodiversity and ecosystem functioning: The role of species co-tolerance. *Oikos*, 104(3), 451–457.
- Vitecek, S., Johnson, R. K., & Poikane, S. (2021). Assessing the ecological status of European rivers and lakes using benthic invertebrate communities: a practical catalogue of metrics and methods. *Water*, 13(3), Article 3.
- Vuorio, K., Meili, M., & Sarvala, J. (2006). Taxon-specific variation in the stable isotopic signatures ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of lake phytoplankton. *Freshwater Biology*, 51(5), 807–822.
- Wagner, A., Volkmann, S., & Dettinger-Klemm, P. M. A. (2012). Benthic–pelagic coupling in lake ecosystems: The key role of chironomid pupae as prey of pelagic fish. *Ecosphere*, 3(2), art14.
- Walker, I. R. (2001). Midges: Chironomidae and Related Diptera. In J. P. Smol, H. J. B. Birks, & W. M. Last (Eds.), *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments: Volume 4: Zoological Indicators* (pp. 43–66). Springer Netherlands.
- Wang, S., & Loreau, M. (2016). Biodiversity and ecosystem stability across scales in metacommunities. *Ecology Letters*, 19(5), 510–518.
- Whiticar, M. J. (1999). Carbon and hydrogen isotope systematics of bacterial formation and oxidation of methane. *Chemical Geology*, 161(1), 291–314.

- Wiederholm, T. (1980). Use of benthos in lake monitoring. *J. Water Pollut. Control Fed.*; (United States), 52:3.
- Wiederholm, T., & Eriksson, L. (1977). Benthos of an Acid Lake. *Oikos*, 29(2), 261–267.
- Witak, M., Hernández-Almeida, I., Grosjean, M., & Tylmann, W. (2017). Diatom-based reconstruction of trophic status changes recorded in varved sediments of Lake Żabińskie (northeastern Poland), AD 1888–2010. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 46(1), 1–17.

Publikationer

Belle S., Fölster J., Goedkoop W., Johnson K. R. (2025) Responses of benthic carbon flows in Scandinavian lakes to atmospheric sulphur and nitrogen depositions: potential influence of nutrient limitation. **Freshwater biology**. 70 (1), e14364.

Belle S., Drakare S., Johnson K. R. (2025) Liming-induced taxonomic homogenization of chironomid assemblages in Scandinavian lakes as unraveled by paleolimnological reconstructions. **Journal of Environmental Management**. 373, 123546.

Belle S., Huser B., Johnson K. R. (2024) Cumulative effects of climate change and land use on the ecological status of Scandinavian lakes show contrasted interactions in different ecoregions: the role of pre-disturbance conditions in assessing ecological status. **Ecological Indicators**. 169, 112879.

Belle S., Johnson K. R. (2024) Acidification of freshwater lakes in Scandinavia: impacts and recovery of chironomid communities under accelerating environmental changes. **Hydrobiologia**. 851 (3), 585–600.

Belle S., Otsing E., Tammert H., Kisand V. (2024) Drivers and resilience of methane-derived carbon contribution to chironomid biomass in boreal lakes. **Aquatic sciences**. 86–22.

Belle S., Delcamp E., Nilsson J. L., Freiberg R., Appleby P. G., Piliposian G. T., Tönno T. (2022) Use of sedimentary algal pigment analyses to infer past lake-water total phosphorus concentrations. **Journal of Paleolimnology**. 68, 415–426.

Rapporten uttrycker nödvändigtvis inte Naturvårdsverkets ställningstagande. Författaren svarar själv för innehållet och anges vid referens till rapporten.

Kombinerade effekter av olika typer av miljöpåverkan på svenska sjöar

Fjädermyggor från sediment som modellorganism visar hur kombinationseffekter av olika typer av miljöpåverkan på den ekologiska statusen i sjöar ser ut

Forskningsprojektet undersökte de kumulativa effekterna av klimatförändringar och markanvändning på sjöar. Fjädermyggor från sediment användes som modellorganism för att påvisa kombinationseffekter av olika typer av miljöpåverkan på den ekologiska statusen i sjöar. Sedimentkärnor från 30 sjöar spridda över olika ekoregioner i Sverige användes till bedömning av tidsmässiga förändringar i sjöarnas ekologiska status och deras svar på klimatförändringar och markanvändning. Syftet var att förbättra kunskapen om de kumulativa effekterna av klimatförändringar och markanvändning på sjöar och att fastställa regional variation över landskapet. Forskarna har även arbetat med att klarlägga de kumulativa effekterna på sjöar av klimatförändringar, försurning och kalkning.

Resultaten kopplar samman biologiska indikatorer, ekologisk status och olika typer av miljöpåverkan i svenska sjöar vilket kan möjliggöra mer exakta klassificeringar av ekologisk status och informera förvaltningsbesluten för sjöar under global uppvärmning i Sverige.

Projektet har finansierats med medel från Naturvårdsverkets miljöforskningsanslag som finansierar forskning till stöd för Naturvårdsverkets och Havs- och vattenmyndighetens kunskapsbehov.



Havs
och Vatten
myndigheten