

# INFORMATION

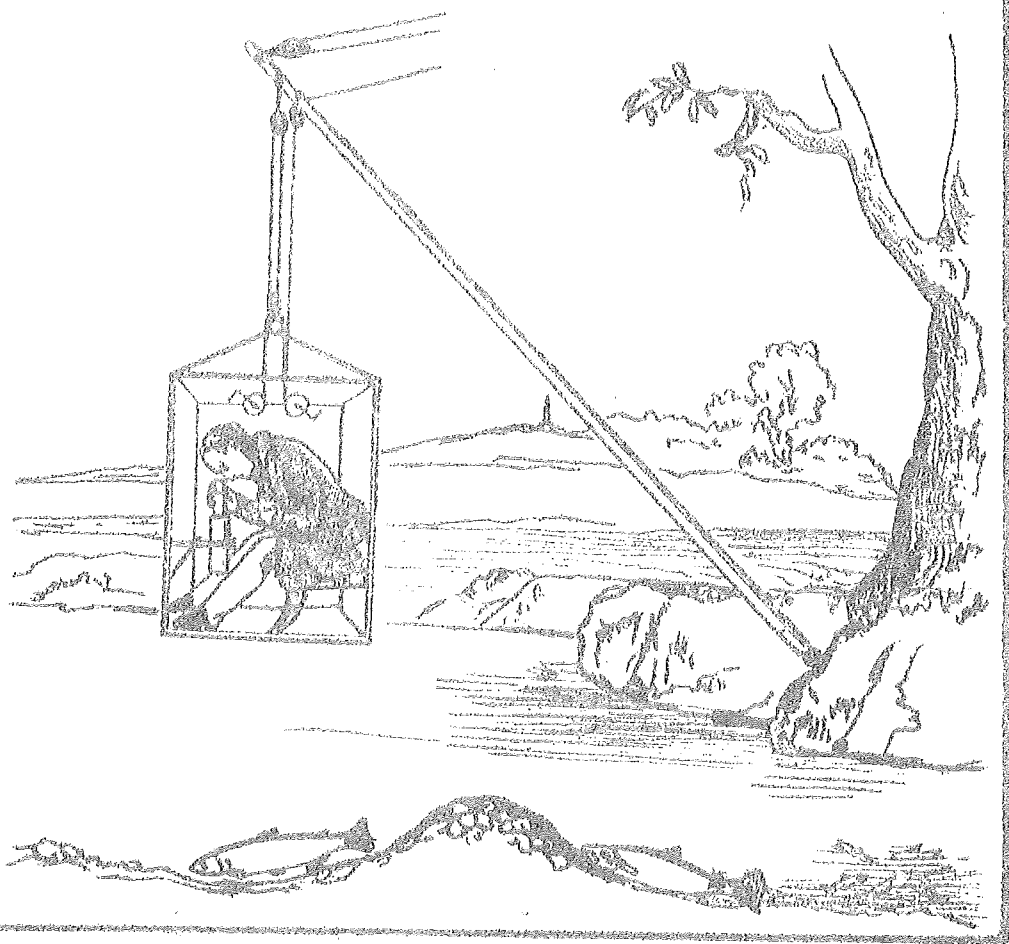
från SÖTVATTENSLABORATORIET, DROTNINGHOLM

Nr 10 1971

Fiskpredation och eutrofiering - en litteraturöversikt

av

Göran Milbrink



# FISKPREDATION OCH EUTROFIERING - EN LITTERATURÖVERSIKT

Göran Milbrink

INLEDNING	2
DEN ÖSTLIGA SKOLAN	3
Burkförsök	5
Lellak	5
Kajak	7
Straskraba	7
DEN VÄSTLIGA SKOLAN	8
EXEMPEL FRÅN SVERIGE OCH NORGE PÅ STORLEKSBEROENDE PREDATION	13
OFULLSTÄNDIGA ELLER FELAKTIGA TOLKNINGAR AV EUTROFIERINGS-- PROCESSEN I ÄLDRE LITTERATUR	14
FISKENS FÖRMÅGA ATT FÖRÄNDRA VATTNETS TROFIGRAD	15
CYKLOMORFOS SOM PREDATIONSNEDSÄTTANDE FAKTOR HOS STÖRRE CLADOCERER (BROOKS, 1966)	16
AVSLUTNING	17
LITTERATUR	17

## INLEDNING

Eutrofiering av ett vatten kan ske på två principiellt olika sätt nämligen dels genom direkt gödning med salter och dels, sannolikt inte minst viktigt, genom fiskens förmåga att omforma sin miljö.

Inom den traditionella limnologin har man oftast inte alls beaktat fiskens omdanande inverkan genom selektivt predationstryck.

Man utgår som regel från det klassiska schemat över inbördes relationer: Fysikaliska och kemiska faktorer - fytoplankton - zooplankton - fisk. Mycket liten uppmärksamhet har ägnats det motsatta förloppet, antytt av exempelvis LINDEMAN (1942). Inom terrester ekologi framstår det emellertid som självklart att t.ex. vissa högre djur som kor och får utövar en landskapsomdanande effekt genom sin betning. Det finns frapperande exempel (bl.a. från karpodling) på hur vattensamlingar radikalt skiftat karaktär enbart genom fiskens inverkan på lägre nivåer i näringskedjan.

En viss sammansättning av kemiska och fysikaliska storheter, en specifik sammansättning av fytoplankton eller högre submers vegetation, av zooplankton eller bottenfauna har varit avgörande för var ett vatten skall placeras på trofiskalan. Däremot har ringa uppmärksamhet fästs vid det faktum att fisksammansättningen kan medföra en "skenbar" förskjutning av balansen både i eutrof resp. oligotrof riktning.

Det finns även belegg för att vissa evertebrater kan förändra ett vattens trofistatus i en viss riktning. Detta gäller i särskilt hög grad för rika kräftvatten (jmf. ABRAHAMSSON, 1966). En kräftrik mindre sjö kan utseendemässigt skilja sig högst avsevärt från liknande sjöar men utan kräftor genom att vassar och övrig submers vegetation betas ned till oigenkännlighet, och stranden får ett kargt, oligotroft utseende.

Från karpodling i central-Europa och sydost-Asien har man sedan länge praktiskt känt till att fisken aktivt kan förändra sin miljö.

Det var först under 50-talet som man gjordes uppmärksam på vad fiskens selektiva predation i mindre vattensamlingar kan åstadkomma. Då etablerade sig två skolor för studium av denna effekt, en östlig och en västlig.

Den östliga initierades i Tjeckoslovakien av HRBACEK och LELLAK i mitten av 50-talet. Ett annat känt namn är STRASKRABA.

Även i Polen intresserade man sig tidigt för problemet. Där startade man 1956 en undersökning över hur olika besättningstäthet av karp inverkar på planktonsammansättningen (GURZEDA, 1960; GRYGIEREK, 1962, HILLBRICHT-ILKOWSKA, 1963, 1964, SPODNIIEWSKA, 1962, WOLNY, 1962). Samtliga nämnda kunde rapportera samma generella utvecklingsförlopp, fastän i olika dammar. Även KAJAK har under 60-talet framgångsrikt arbetat med problemet.

Den västliga skolan i USA, har dominerats av namn som BROOKS, DODSON, GALBRAITH, WELLS m.fl. Man inriktade sig här på ett tidigt stadium på att jämsides med rena dammförsök (i bl.a. Wisconsin) registrera vad som händer i "de stora sjöarna" i takt med den pågående eutrofieringen. Vilken roll spelar här fiskens selektiva predation?

## DEN ÖSTLIGA SKOLAN

HRBACEK och medarbetare började undersöka små dammar i Elbes källområde i Böhmen. Dessa dammar var då överbesatta av olika fiskarter. Särskilt zooplankton-sammansättningen noterades noggrant under de första åren. Jämförelser mellan dammar med eller utan fiskbesättning har härvid givit följande generella utvecklingstendenser (HRBACEK, 1958, 1962a, HRBACEK et al., 1961, HRBACEK och NOVOTNA-DVORAKOVA, 1965, NOVOTNA och KORINEK, 1966): Där fiskpopulationerna var oförändrat stora utvecklades små zooplanktonarter såsom *Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Thermocyclops oithonoides*, *Thermocyclops crassus* och stora mängder rotatorier. Bland nätfytoplankton fanns koloniflagellater som *Dinobryon*, *Uroglena* och *Synura*. Fytoplanktonrikedomen var stor och härmed förstås att siktdjupet var relativt obetydligt och transparensen låg.

Man kunde också konstatera ett definitivt beroende vad gäller artsammansättningen hos zooplankton av vattnets storlek och djup. *Daphnia cucullata* och *D. hyalina* var mera allmänna bara i de största dammarna. Rotatorierna *Hexarthra* och *Polyarthra euryptera* och flagellaten *Volvox* var likaså begränsade till djupare dammar.

Vid rotenonbehandling försvann omedelbart planktoncrustacéer - cladocerer, copepoder och nauplier - och till stor del rotatorier, planktiska protozoer och alger. Totalfosforhalten ökade påtagligt i fria vattnet för att sedan återgå till samma värden som före behandlingen.

Efter några veckor regenererade plankton snabbt. Först av alla kom protozoer och rotatorier igen samt planktonalger. Efter 3 - 4 månader följde en massutveckling av crustacé-plankton. Artsammansättningen genomgick emellertid en radikal förändring jämfört med före förgiftningen. Vissa arter som fanns rikligt tidigare försvann fullständigt och andra som dithills varit sällsynta gick upp i stora mängder. I de dammar som saknade fisk eller endast innehöll små fiskar dominerade nu stora arter av släktet *Daphnia* över de mindre arterna (HRBACEK och HRBACEKOVÁ-ESSLOVA, 1960, HRBACEK et al., 1961, HRBACEK, 1958, 1962a, HRBACEK och NOVOTNA, 1965, NOVOTNA och KORINEK, 1966, ERTL, 1966, LELLAK, 1966). Efter ett år hade jämvikt inträtt men totala mängden zooplankton var avsevärt lägre än före ingreppet. Crustacéer dominerade plankton, särskilt de större formerna. *Daphnia longispina* och *D. pulex* ökade från noll till stor individtäthet och var särskilt vanliga i litoralen. *Bosmina longirostris* och *Ceriodaphnia* uppträdde endast sporadiskt och andra små cladocerer som *Daphnia cucullata* och *Diaphanosoma brachyurum* försvann. *Cyclops vicinus* och *Diaptomus gracilis* fanns kvar, däremot ej *Thermocyclops* och *Mesocyclops*.

I fisktomma dammar ersätts fytoplankton lätt av rotad submers vegetation, t.ex. *Elodea*. Metabolismen är långsammare än hos fytoplankton. Hela dammens metabolism sjunker, på samma sätt som HRBACEK (1962a) visade, i pelagialen. När de större cladocererna ersätter de mindre minskar syrekonsumtionen, eftersom de större är mera effektiva per viktsenhet. Nannoplanktons reproduktionshastighet är vidare långsammare, eftersom nannoplankton utnyttjas mindre. En minskad nannoplanktontäthet i den pelagiska regionen resulterar i en ökning av transparensen som indirekt påverkar den submersa vegetationens utbredning (STRASKRABA, 1965).

HRBACEK et al. (1961) fann vidare, att när större zooplankton dominerar planktonfaunan uppgår mängderna organiskt kväve och klorofyll i standing crop av nannoseston (de små filtrerbara partiklarna) till endast omkring en tredjedel mot normalt vid en jämviktspopulation av små zooplankton.

Den allmänna utvecklingen i en damm där en tät fiskpopulation slagits ut är såsom den sammanfattas i HRBACEK och NOVOTNA-DVORAKOVA, (1965):

1. Kortvarig uppgång av total-fosforhalten i pelagialen.
2. Utveckling av nannoplankton.
3. Rotatorier kom igen i medeltal en-två månader efter förgiftningen. Värt att notera är att *Keratella quadrata* har en tendens att ersätta *K. cochlearis*.
4. Cladocererna kom tillbaka efter i medeltal tre månader. Före ingreppet fanns framför allt följande cladocerer närvarande: *Bosmina*, *Ceriodaphnia*, *Diaphanosoma* och *Daphnia cucullata*.
5. Tre-åtta månader efter ingreppet visade sig ett antal arter av *Daphnia*, som inte funnits tidigare, exempelvis *D. hyalina*, *D. longispina*, *D. pulex* och *D. curvirostris*. Övriga cladocerer var vid denna tidpunkt i klar minoritet.

Copepoderna föreföll inte att reagera på ett entydigt sätt. Möjligen förelåg en tendens till att *Cyclops vicinus* och *Diaptomus gracilis* ökade sina andelar i plankton, medan *Thermocyclops* och *Mesocyclops* försvann (NOVOTNA och KORINEK, 1966).

Täta fiskpopulationer kan medföra att större mängder totalkväve och totalfosfor tillföres det fria vattnet och den totala metabolismen ökar. Ett vidgat utbyte mellan botten och vatten åstadkommes genom fiskens sökande efter bottendjur. Bottensediment blandas ständigt, vilket innebär en större kontaktyta. En ökad sedimentation kan exempelvis konstateras i skyddande lägen (HRBACEK och NOVOTNA-DVORAKOVA, 1965).

Vid ökande fisktäthet betar fisken, som nämnts, effektivt ned större zooplankton. Biomassan av de mindre formerna som ersätter är ungefär lika stor. De små zooplankterna måste äta mera nannoseston (HRBACEK, 1958). Vinberg, 1950 (enl. HRBACEK, 1958), anger att ökningen i totalmetabolism vid en hundrafaldig storleksminskning hos enskilda zooplankton kan uppskattas till 250 %. Detta medför ökade mängder utsöndrade substanser, som i sin tur kommer algerna tillgodo. De större fiskarna som är bundna till stora zooplankter hänvisas då till bottenfaunan.

Detta resonemang överensstämmer enligt HRBACEK, 1958, väl med fakta i NORDQVIST (1921) och ZIEGELMEIER (1940), fastän nämnda författares slutsatser måste vara fel. I ZIEGELMEIER exempelvis talas det mycket om "Leitformen". Små dammar med balanserade fiskpopulationer kunde indelas i näringsfattiga med stora cladocerer (*Daphnia*), i något gödda med små *Daphnia* och *Cyclops* och i gödda, näringsrika med *Bosmina* och *Ceriodaphnia*. Liknande resonemang återfinns också i LANGHANS (1936), där huvudvikten är lagd på Leitformen.

## Burförsök

För att möjliggöra ett detaljstudium av vad som egentligen händer när en predatororganism sätts in i eller tas bort från ett vatten har många funnit det nödvändigt eller åtminstone önskvärt att starta burförsök i fält.

LELLAK, 1957, 1965, 1966a, 1966b, 1969, KAJAK, 1963, 1964, KAJAK och RYBAK, 1966, HRUSKA, 1966, och STRASKRABA, 1965, har alla redovisat mycket goda resultat från burförsök. LELLAK använde sig mestadels av stora burar om minst 1,5x1,5 m, HRUSKA om 2x2 m medan KAJAK började med väsentligt mindre burar om 0,3x0,3 m.

STRASKRABA däremot inhängnade olika stora partier av dammar och noterade de förändringar som kunde registreras inuti inhägnaderna.

LELLAK och HRUSKA har intresserat sig för bottenfaunans reaktion inför fiskpredation. STRASKRABA arbetade med planktonorganismer och fisk medan KAJAK framför allt ägnat sig åt att studera balansen inom bottenfaunan.

### Lellak

LELLAK lät under ett försök, 1965, karp gå i ett antal burar i två dammar. Mycket stora burar placerades 20-50 cm under vattenytan för att undgå ispåverkan. Burarna var avdelade i tre avdelningar. I den första sattes ingen fisk alls in, i nummer två 2 karpar och i nummer tre 10 karpar. 2 karpar motsvarade genomsnittsbesättningen i dammarna, 10 karpar en stark överbesättning. Bottenprover togs i centrum av burarna, i periferin och utanför. Det fria utbytet mellan bur och omgivning hindrades bara för fisken.

Resultaten antyder att bottenfaunan i fiskdammar påverkas kraftigt av fiskpopulationen också genom direkt betning. LELLAK fann i genomsnitt dubbelst så många djur i de fisktomma burarna som i de andra burarna eller utanför burarna, och följaktligen konsumerades omkring hälften av bottenfaunans naturliga produktion av karp under en säsong.

I motsats till exempelvis ASSMAN, 1962, som fann att ju större en fiskpopulation var inom ett skyddat område desto större var dess benägenhet att beta av bottenfaunan även vid extramatning, upptäckte LELLAK att den största standing crop av bottenfauna inträdde i den överbesatta buren (10 karpar). Standing crop var t.o.m. större än i den fisktomma buren. Samma resultat uppnådde han på olika bottensubstrat.

Förklaringen ger LELLAK på följande sätt. Även om fisken betar på botten mera intensivt så tillåter dess aktivitet en större mängd föda från vattenpelaren att nå botten. I kraftigt överbesatta burar kommer karp att konsumera planktiska filtratorer i större utsträckning och hindra andra crustacéer att ta sig in i burarna från omgivningen. En mera intensiv sedimentation av dött fytoplankton når burarnas sediment jämfört med omgivningens. Fiskarnas exkret kan också gynna bottenfaunan i de överbesatta burarna. Fiskens indirekta effekt på bottenfaunan är av vida större betydelse än den direkta genom konsumtion av bottenfauna.

Vid några tidiga burförsök (LELLAK, 1957) i överbesatta karpdammar konstaterade LELLAK oerhört mycket mera djurmateriel i fisktomma burar än utanför burarna. Detta resultat var mest påtagligt för chironomidlarver. Karpen kom uppenbarligen lättare åt chironomidlarver än oligochaeter och nematoder, vilka senare lättare kunde gömma sig i slammet, enligt LELLAK. Chironomidlarverna var vidare väsentligt större i genomsnitt inne i själva buren än utanför, där tydligen nedbetningen inverkade.

Ett mycket karakteristiskt drag i rotenonbehandlade dammar är bottenfaunans stora ökning i individtäthet och standing crop (LELLAK, 1966). Chironomuslarvtyper utvecklas snabbt i enorma mängder. Den plötsliga massutvecklingen av bottenfaunan förklaras med ovanligt kraftigt tillskott av föda från vattenpelaren till botten - ett planktonregn.

Detta näringstillskott genom sedimentation kan ske antingen när den submersa vegetationen tas bort ur en igenvuxen damm eller efter rotenonbehandling.

I en konkret situation relaterad av HRBACEK och NOVOTNA-DVORAKOVA, 1965 inträffade en massutveckling av fytoplankton - *Ceratium* i första hand - när submers vegetation tagits bort. Fytoplanktonorganismerna sedimenterade och bröts ned och kom sålunda bottenfaunan till godo.

Vid en rotenonbehandling gynnas framför allt den temporära bottenfaunan, särskilt chironomider, som snabbt svarar på det extra utbudet sedimenterande fytoplankton genom speciellt goda spridningsmöjligheter. Det extra näringsutbudet medför också att kläckningsperioden kan utsträckas i tiden, i Tjeckoslovakien till långt in i november. Även *Chaoborus*, som är ett alloktont element i bottenfaunan, ökar ofta på ett explosionsartat sätt.

När zooplanktonfaunan gradvis kommer tillbaka ökar fytoplanktonkonsumtionen. Sedimenteringen blir mindre, sedimentens reserver av dött fytoplankton bryts ned och bottenfaunan går tillbaka igen. Dessförinnan uppträder emellertid som regel en kraftig uppgång av oligochaeter, främst tubificider. (jmf. exempelvis ALMQUIST, 1959). I och med att de större *Daphnia*-arterna blir dominerande stryps efter hand tillförseln av fytoplanktonmaterial till bottenfaunan, och även oligochaeterna går tillbaka. Om fiskbeståndet förblir oförändrat lågt är också bottenfaunans standing crop låg (LELLAK, 1966).

Det finns i litteraturen otaliga exempel på hur avloppsutsläpp kan orsaka en enorm ökning av fytoplankton, vilket i sin tur kan medföra en explosionsartad uppgång av bottenfaunan. En dylik bottenfaunauppgång ligger som regel i en fas efter en uppblomstring av fytoplankton.

Fisken påverkar bottenfaunan på två sätt, sammanfattar LELLAK (1966):

1. Direkt genom att beta på botten.
2. Indirekt genom att kontrollera de filtrerande crustacé-plankterna. Fisken påverkar primärproduktionen och därmed näringen till bottenfaunan.

HRBACEK, 1962a, beskriver sambandet mellan fytoplankton - zooplankton - fisk sålunda: a) för stor fisktäthet - små filtrerare - stor nannoplanktonproduktion, b) få fiskar - stora cladocerer - liten produktion av nannoplanktonalger.

LELLAK, 1966a, påpekar att a) påverkar bottenfaunan positivt och b) negativt. Alla nämnda resultat har erhållits från små vatten, men enligt HRBACEK och LELIAK kan man utläsa liknande effekter ur data från större vatten. BALL och HAYNE fann 1952 i the Third Sister Lake i Michigan en högst påtaglig ökning av bottenfaunan en tid efter rotenonbehandling.

#### Kajak

KAJAK, 1964, använde sig som nämnts av små burar om 30x30x30 cm av isolerad järntråd. De var klädda med perlonnät med maskvidden 0,4 mm. Författaren fann att bottenfaunan i burarna ökade mångfalt jämfört med omgivningen. Antalet Tendipedidae var i burarna flera gånger större än i omgivningen, likaså Pallasea och Valvata piscinalis. KAJAK anser det inte självklart att de uppkomna skillnaderna beror på fiskpredation eller predation från evertebrater. Han utesluter inte möjligheten att en "drivhuseffekt", dvs mera tillgång på föda och mera ostördhet än i omgivningen, är den främsta orsaken.

KAJAK och RYBAK, 1966, har särskilt ägnat frågan om hur artificiell gödning påverkar bottenfaunan stor uppmärksamhet. En stor procentuell andel organiskt material i bottensedimenten har man funnit stå i negativ korrelation mot mängden bottenorganismer. Författarna citerar KONSTANTINOV, 1958, som hävdar att ett 0,4-procentigt inslag av jäst i bottensedimenten är tillräckligt för en maximal utvecklingshastighet av chironomider. Här anses näringsvärdet hos planktonalger ligga mycket nära jästens.

KAJAK och RYBAK undersökte hur artificiell gödning inverkar i fält i ovan nämnda burar. Enligt LASTOCKIN, 1949, är potatismjöl ett utmärkt gödningsmedel, och detta testades här med utmärkt resultat. I burarnas botten placerades slamnehållet i ett par bottenhugg (med Ekmanhämtare). Sedan tillsattes bottenorganismer så att en naturlig population tilläts utveckla sig. Försök gjordes också att avskärma burarna från tripton, dvs sedimentande material från pelagialen, genom att täcka över burarnas översida med folie. Gödningsexperimenten visade klart att många bottenorganismer såsom chironomider och oligochaeter gynnades av gödning och snabbt ökade i antal.

KAJAK och RYBAK kunde visa att fiskpredation i burförsöken kunde medföra en 40-procentig nedgång i individtal under en månad. Ett minskat predationstryck kunde högst anmärkningsvärt stimulera produktionen av bottenorganismer.

#### Straskraba

STRASKRABA, 1965, inhägnade ett större Phragmites-bestånd i en damm. Botten var täckt av Batrachium aquatile. Det från fisk skyddade området förändrades till en matta av Batrachium och standing crop av zooplankton ökade upp till 6 gånger. Vid ett annat inhägnadsförsök i en damm lyckades



STRASKRABA skapa en konstgjord litoral i dammens mitt. En ökad sedimentation blev följden, genom att denna fick ske ostört i inhägnaden. Utmärkta betingelser skapades härmed för litorala zooplankton, som ökade enormt. Pelagiska arter avlöstes av litorala. STRASKRABA anser att de litorala arterna är så skyddade av vegetationen att artsammansättningen i allmänhet inte väsentligt förändras med olika fisktäthet.

Detta överensstämmer väl med GAUSE's princip, som säger, att i en heterogen biotop kan inte en djurart helt undertrycka en annan. På skyddade platser finner undertryckta arter en möjlighet att överleva.

I Sverige har burförsök sällan kommit till användning. Ett undantag härvidlag är BERGLUND, 1968 (och BERGLUND, muntlig information), med framgångsrika inhägnadsförsök i öringdammar i samma stil som STRASKRABA skisserat.

TUUNAINEN (1970) visade att bottenpartier som skyddades från fiskpredation fick en dubbelt så hög biomassa som oskyddade partier. I dammar behandlade med rotenon ökade individtäthet och biomassa hos bottenfaunan 50-70 gånger, vilket vida överträffade det resultat man hade skäl att förvänta sig om man enbart tog bort fisken.

En damm överbesatt med  $K_0$ -karp gav en tre gånger större bottenfaunaproduktion än samma damm under ett annat år med en normal besättning av 2-åriga karpar (BORODIC, 1962). Skillnaden kan bero på olika diet hos  $K_0$ - och  $K_2$ -karpar vad gäller filtrerande crustacéer. Karp påverkade sålunda "rëgnet" av fytoplankton till botten.

#### DEN VÄSTLIGA SKOLAN

"Den västliga skolan" har en självklar ledargestalt i BROOKS. Denne har utan att nämnvärt snegla åt den östeuropeiska litteraturen, möjligen med undantag för HRBACEK, dels sammanfattat den ackumulerade kunskap man därtills haft i västvärden om storleksberoende predation och dels med egna undersökningar konfirmerat dessa formulerade tesers allmängiltighet. BROOKS' och DODSON's, 1965, regler om storleksberoende predation har många gemensamma drag med HRBACEKs och LELLAKs slutsatser i samma ämne:

1. Planktiska herbivorer konkurrerar alla om det fina partikulära materialet ( $1 \mu$  till  $15 \mu$  i längd).
2. Större zooplankter konkurrerar mera effektivt och kan ta större partiklar.
3. När predationen är av låg intensitet blir de små planktiska herbivorer utkonkurrerade och ersatta av större former (dominans av större cladocerer och calanoider).
4. När intensiteten i predationen är stor kommer den storleksberoende predationen att eliminera de stora zooplankterna, och detta tillåter de små zooplankterna att bli dominanta.

5. Vid moderat predation drabbar detta mera de större zooplankterna som då inte kan undertrycka de små.

De större cladocererna filtrerar mycket mera effektivt än de små (BROOKS och DODSON, 1965, BURNS och RIGLER, 1967). De tar också omhand de större alger som de små inte kan ta. Detta förklarar sannolikt det ofta observerade undertryckandet av populationer av mindre zooplankter (BROOKS och DODSON, 1965).

De flesta sötvattensfiskar lever av zooplankton kort efter kläckningen. Somliga fortsätter med detta ute i fria vattnet även i vuxna stadier. Det finns emellertid få obligata planktivorer i sötvatten, eftersom utbudet av plankton året runt i de flesta sjöar är begränsat.

De flesta sötvattensfiskar är fakultativa planktivorer. Undantag är sötvattenspopulationer av anadroma marina arter. De fakultativa planktivorer lever av zooplankton, när stora former, speciellt *Daphnia*, finns rikligt men slår över till annan föda, småfisk och bottendjur, när de stora zooplankterna fattas.

Planktivora fiskar är i hög grad selektiva i sitt födoval i den mängd av former som finns i zooplankton. I allmänhet föredras större zooplankton före mindre och cladocerer före calanoider av samma storlek. Cyclopoida copepoder intar en mellanroll (BERG och GRIMALDI, 1965, 1966a, BROOKS, 1968, IVLEV 1961).

Få sötvattensfiskar är helt beroende av zooplankton under sin livscykel. Det mest frapperande exemplet är "alewife" - *Alosa pseudoharengus* och *A. aestivalis*. De är havsfiskar som bl.a. introducerats i de stora sjöarna. Det har förekommit både oavsiktlig och avsiktlig inplantering. I sista fallet som föda åt "game-fish". Bestånd av "alewife" har etablerats i sjöar, dammar och vattendrag nära Atlantkusten dit *Alosa* går upp varje år för att leka. *Alosa* är pelagisk till vanan och håller sig ifrån litoralen och bottenzonerna och är helt beroende av zooplankton. Experiment har visat att *Alosa* först väljer *Daphnia* och sedan copepoder. När dessa tunnats ut, väljer *Alosa* successivt mindre crustacéer för att slutligen välja copepod-naupler t.o.m. mindre än 200  $\mu$  och *Bosmina longirostris*, på vilka naturliga populationer veterligen kan leva (BROOKS, 1968).

Maganalyser visar emellertid att större "alewives" i Lake Michigan gärna kompletterar den rena zooplanktondieten med *Pontoporeia*, särskilt nära botten (MORSELL och NORDEN, 1968).

*Perca flavescens*, olika öringar och caracinen *Alestes baremosa* fann GALBRAITH, 1967, och GREEN, 1967, vara fixerade till *Daphnia* över 1,2 mm längd. När dessa daphnior inte finns tillgängliga väljer de småfisk och bentiska evertebrater. De tar exempelvis inte copepoder, som f.ö. är lika stora som *Daphnia* (GALBRAITH, 1967). Detta trots att gälräfständerna mycket väl kan kvarhålla väsentligt mindre crustacéer än de som fisken föredrar. Populationer av coregonider är intermediära i detta avseende. De är varken obligat planktivora som *Alosa* eller ställer om sin diet efter tillgången på lämplig föda som nämnda gula abborre m.fl. gör. Den selektiva predationen på större zooplankton får som följd, att standing crop av dessa blir mindre i jämförelse med konkurrenter såsom calanoider, vilka inte betas nämnvärt.

GALBRAITH observerade förändringarna i sammansättningen av zooplankton i framför allt en liten Michigan-sjö, där tre populationer planktivora fiskarter hade etablerat sig nämligen i första hand regnbåge men även nors (*Osmerus mordax*) och fathead minnows (*Pimephales promelas*). Sjön hade tidigare varit utan fisk i 4 år. Under dessa år hade *Daphnia pulex* vuxit sig stark och i genomsnitt blivit könsmogen vid 1,8 mm längd. De blev ofta 3 mm långa. Detta var den dominerande herbivoren. Under sommaren efter introduktionen av regnbåge var *Daphnia* större än 2 mm mycket ovanliga och sommaren 4 år senare fanns inga alls med en längd överstigande 1,5 mm. Medellängden hos *Daphnia* före introduktionen var 1,4 mm och 4 år senare endast 0,8 mm. Av denna anledning uppnådde alltför få individer längden 1,2 mm som erfordras för reproduktion. Arten slogs mer eller mindre ut. Den ersattes av arterna *Daphnia galeata* och *retrocurva*. *Bosmina* sp. ökade i samband med detta likaså *Chydorus - troligen sphaericus*. Copepoderna, som inte betades av regnbågen, blev något mera talrika (GALBRAITH, 1967).

GALBRAITH noterade att *Daphnia* större än 1,3 mm minskade från 54 % till 5 %.

GRYGIEREK (1962, 1965) påvisade ökad reproduktionshastighet hos *Daphnia longispina* under perioder, när fiskpopulationerna var av betydande storlek.

*Bosmina longirostris* svarar bättre på fiskens tryck än exempelvis den större *Daphnia longispina* genom en mera intensiv reproduktion, enl. GURZEDA 1960.

Introduktion av *Alosa* fick än mer vittgående följder i en liten sjö i Connecticut (BROOKS och DODSON, 1965).

En undersökning av Crystal Lake 10 år efter att planktivora populationer var med säkerhet etablerade avslöjade att de stora *Leptodora* kondtii, en *Mesocyclops*-art och några *Daphnia*-arter hade förlorat sin dominans i zooplankton. I stället hade *Bosmina longirostris* och två mindre cyclopida copepoder övertagit den ledande rollen. En *Cyclops*-art ansågs ha hållit sig kvar genom att adulterna av arten gärna uppehåller sig vid stranden och nära botten, där *Alosa* inte uppehåller sig (BROOKS, 1969).

Zooplanktonsammansättningen som är resultatet av *Alosa*s födoaktivitet är exakt densamma som i kustsjöar - t.ex. Linsley Pond - där *Alosa* varit etablerad sedan länge. Här är *Bosmina* helt dominerande, och DEEVEY, 1942, har kunnat konstatera med hjälp av mikrofossil att så har varit fallet under lång tid.

I Lago Maggiore finns åtminstone 4 fiskarter som är zooplanktonberoende och etablerade sedan länge. Det är "the Mediterranean shad" - *Alosa fictus*, en benlöja - samt två olika populationer av *Coregonus* (BERG och GRIMALDI, 1966) med liknande födovänor (BROOKS, 1969).

Enligt TONOLLI, 1962, är *Diaptomus vulgaris* den klart dominerande arten i sjön (45 % av zooplankton), och *Daphnia hyalina* följer härnäst (35 % när alla utvecklingsstadier räknas). TONOLLI kunde visa att fisken åt *Daphnia hyalina* i största möjliga utsträckning och endast under de årstider när denna art saknades eller uppträdde i mycken ringa utsträckning

föredrogs copepoder, framför allt Cyclops. Denna preferens för Daphnia och Cyclops gör, att Diaptomus gynnas. Fytoplankton gynnas självklart av eutrofiering. Mindre självklart är, att planktiska herbivorer kan gynnas. Den ytterst påtagliga ökningen av fyto- och zooplankton i Lake Erie är ett bra exempel på denna effekt (BEETON, 1965, BRADSHAW, 1964, CHANDLER, 1940, DAVIS, 1964).

SLOBODKIN, 1954 visade att i frånvaro av predatorer var populationerna av planktiska herbivorer beroende av mängderna tillgängligt partikulärt material.

Predationstrycket är trolig orsak till att standing crop av zooplankton sällan ökar proportionellt mot den tillgängliga mängden föda vid gödning. Ökning av nannoplankton gynnar alla planktiska herbivorer, medan ökning av exempelvis kiselalger bara gynnar vissa stora former (BROOKS, 1969). Bäst respons på kraftig gödning visar Oscillatoria och andra blågröna alger.

MINDER, 1938, påvisade i Zürichsjön den successiva ökningen av *O. rubescens*.

Blågröna alger och i synnerhet stora kolonier av dessa kan inte utnyttjas av riktiga planktiska herbivorer. Men de erbjuder utmärkt föda åt *Chydorus sphaericus* som är en vanlig litoral-art och "bottom dweller" (BROOKS, 1969).

*Chydorus* saknas som regel i öppet vatten men kan uppträda i enorma individantal i pelagialen när blågröna alger blommar. I starkt eutrofa vatten är dess uppträdande i pelagialen en utmärkt indikator. Det är uppenbart att herbivorerernas extensiva nyttjande av nannoplankton kan gynna blågröna alger genom att mera näring frigöres (BROOKS, 1969).

HRBACEK, 1964, fann att vissa arter av *Daphnia* hade större benägenhet att uppträda i samband med blomning av blågröna alger än andra zooplankter. Algerna var *Aphanizomenon flos-aquae* och *Microcystis aeruginosa*. Han fann vidare att större *Daphnia*-arter är vanligare i kombination med blomning av blågröna alger än andra. Det överensstämmer väl med jämförande undersökningar över filtreringsförmåga (BROOKS och DODSON, 1965).

Coregonider och salmonider slås lätt ut i djupa sjöar under förorening. Eftersom de förra är fakultativa planktivorer minskar härvid predationstrycket på zooplankton under en övergångsperiod. Olika varmvattenstoleranta planktivorer kan ta vid. P.g.a. selektiva predationspreferenser kan omsvängningar av zooplanktonsammansättningen bli följderna (BROOKS, 1969). Det har visat sig från de stora sjöarna i Amerika att proportionerna mellan olika zooplanktonarter förändras något vid eutrofiering men att det sällan sker någon drastisk förändring i artsammansättningen (BROOKS, 1969). Det faktum att *Bosmina coregoni* ofta försvinner vid kulturell påverkan och att *Chydorus sphaericus* dyker upp i pelagialen kan enligt BROOKS ibland vara missvisande.

Lake Erie är nu starkt eutrof (BEETON, 1969, DAVIS, 1964). Varken fytoplankton eller näringsstandard har däremot förändrats tillnärmelsevis lika drastiskt i Lake Michigan som i Lake Erie. Sjön kan fortfarande betraktas som oligotrof (BEETON, 1965, DAMANN, 1945, 1960).

Standing crop av zooplankton i Lake Erie har ökat (BRADSHAW, 1964). De planktivora populationerna har genomgått stora förändringar. Lake Erie hyste förr stora populationer av coregonider (BEETON, 1965). Reproduktionsmöjligheterna är nu begränsade, och fiskdöden tidvis stor. Coregoniderna har ersatts av yellow perch (gul abborre) och smelt (*Osmerus mordax*), d.v.s. varmtoleranta planktivorer. Stora predatorer som walleye har minskat stort. Det verkar sannolikt att de stora fakultativa planktivorererna har betat ned de stora *Daphnia*-arterna och härmed gynnat de mindre zooplankterna. Den stora *Daphnia pulex* finns inte längre kvar i Lake Erie och den medelstora *D. galeata* har passerats av den lilla *D. retrocurva* i individtäthet (BROOKS, 1969). *Diaphanosoma* ratas av många planktivorer och har ökat avsevärt på samma sätt som beskrives av BERG och GRIMALDI (1965, 1966a). Calanoider ratas också i stor utsträckning av fakultativa planktivorer, och *Diaptomus siciloides* och 5 andra arter har ökat kraftigt (Davis, 1962).

I Lake Michigan har coregoniderna, av många arter, lidit svårt av nejonögats framfart sedan 1940 (SMITH, 1964). Endast den lilla, långsamväxande *Coregonus hoyi* har bibehållit sina stora numerärer, eftersom nejonogat inte ger sig på så småvuxna arter i någon större utsträckning. "Alewife" och smelt har blivit allt vanligare. Från slutet av 20-talet kan man förmoda att predationstrycket på zooplankton har minskat successivt. Nämnas bör emellertid att unga *C. hoyi* huvudsakligen lever av zooplankton.

*Daphnia galeata* har ökat medan *Bosmina coregoni* har försvunnit från den fortfarande oligotrofa Lake Michigan. Troligt är att predationstrycket har lättat, och att de större arterna har gynnats (BROOKS och DODSON, 1965).

WELLS, 1960, upptäckte att *Diaptomus oregonensis* ökade från sällsynthet till dominans mellan åren 1927 och 1954. Arten är tämligen stor, vilket också överensstämmer med ovanstående resonemang. Övergången till större zooplankton med effektivare filtreringsmekanism kan ha varit en faktor att räkna med vid sjöns åldrande. Detta kan ha bevarat de oligotrofa dragen, trots att sjön fått mottaga ständigt ökade näringsmängder.

I Lake Erie minskar ständigt kroppsstorleken hos de planktiska herbivorererna, och de kan sannolikt inte hålla stånd mot den ökande biomassan fytoplankton (BROOKS, 1969).

Många studier har visat, att *Bosmina coregoni longispina* ersättes vid gödning av *Bosmina longirostris*, som är avsevärt mindre. 1938 rapporterade MINDER, att *B. coregoni* försvann ur plankton i nedre Zürichsjön omkring 1911, efter det att Zürich stad släppt sitt avfall där i 50 år.

Försiktighet måste emellertid enligt BROOKS rekommenderas vid uttydandet av *Bosmina*-förändringar, eftersom dessa kan vara resultat av predationsförändringar och inte av den allmänna näringsnivån. Om predationstrycket hastigt ökar kan *B. coregoni*, 2-3 gånger större än *B. longirostris*, inte finnas kvar och inte heller andra större zooplankter.

Detta hände i Crystal Lake efter uppblomstringen av *Alosa aestivalis* (BROOKS och DODSON, 1965). Det behöver alltså inte nödvändigtvis vara fråga om gödning. *Alosa* är mycket effektivare än de fakultativa coregoniderna och salmoniderna.

Men varför uppträder Alosa just när en sjö håller på att bli kraftigt eutrofierad, frågar sig BROOKS, 1969, och ger en trolig förklaring: Alosa pseudoharengus är helt beroende av pelagiskt plankton, och exempelvis Linsley Pond kunde tidigare inte hysa en tillräckligt tät population av zooplankton för att ge föda åt Alosa året runt. Anadroma "spawners" kom troligen in i sjön tidigare, men eftersom Alosa är obligat planktivor fanns inte näringsunderlag, förrän sjön blev ordentligt gödd. Gången är troligen denna (jmf. MINDER - Zürichsjön) att både vid artificiell gödning och i fråga om en naturligt åldrande recipient medför den förändrade vattenkemin (med åtföljande syrebrist i hypolimnion) en förändring av den planktivora fiskfaunan (coregonider och salmonider ersättes) som i sin tur påverkar sammansättningen av zooplankton.

WELLS (1970) följde zooplanktonpopulationerna i sydöstra Lake Michigan under perioden 1954 till 1966. Han kunde konstatera, att de största formerna av cladocerer (*Leptodora kindtii*, *Daphnia galeata* och *D. retrocurva*), de största copepoderna (*Limnocalanus macrurus*, *Epischura lacustris* och *Diaptomus sicilis*) och de största cyclopida copepoderna (*Mesocyclops edax*) gick kraftigt tillbaka, varav några t.o.m. blev ytterst sällsynta från att under 1954 ha varit allmänt förekommande nämligen *Daphnia galeata* och *Mesocyclops edax*.

Vissa medelstora eller små arter ökade i antal: *Daphnia longiremis*, *Holopedium gibberum*, *Polyphemus pediculus*, *Bosmina longirostris*, *B. coregoni*, *Ceriodaphnia* sp., *Cyclops bicuspidatus*, *Cyclops vernalis* och *Diaptomus ashlandi*.

Det finns starka belägg för att förändringarna berodde på selektiv predation utövad av "alewife". Alosa var mindre vanlig i sydöstra Lake Michigan 1954 men hade ökat till enorma indvidtal 1966. Under våren 1967 uppträdde massdöd bland "alewives" och arten förblev mindre vanlig under 1968. Zooplanktonsammansättningen hade 1968 återgått till den som rådde 1954 fastän vissa arter fortfarande var fåtaligt representerade såsom *Daphnia galeata* och *Mesocyclops edax*.

Medelstorleken hos *Daphnia retrocurva* över huvud taget och för könsmogna individer i synnerhet minskade märkbart mellan 1954 och 1966 men ökade mellan 1966 och 1968.

#### EXEMPEL FRÅN SVERIGE OCH NORGE PÅ STORLEKSBEROENDE PREDATION

SVÄRDSON (1968) ger några slående exempel från Sverige och Norge på hur känsliga evertebrater på kort tid försvinner när en fiskart introducerats i ett tidigare fisktomt vatten. Till de mest predationskänsliga evertebraterna hör utan tvekan bladfotingarna *Polyartemia forcipata*, *Branchinecta paludosa* och *Lepidurus arcticus* i nordliga vatten. *P. forcipata* exempelvis har gradvis försvunnit ur den tidigare fisktomma Pieskejaure efter introduktion av röding- och öringyngel från 1961 och framåt (KARLSSON och NILSSON, 1968, AASS, 1969). Tilläggas bör att *Polyartemia* tidigare bildade mycket täta bestånd i Pieskejaure och gör så fortfarande i mindre

sjöar i närheten. Det finns också otaliga exempel på hur den stora cladoceren *Daphnia magna*, som är extremt känslig för predation, är helt hänvisad till skyddade miljöer såsom småvåtar och hållkar.

NILSSON och PEJLER (under prep.) fann att den större *Heterocope saliens*, som uppträder i röding-öringsjöar, ersattes av den mindre *H. appendiculata*, när sik hade tillåtits invandra. *H. borealis* är också en större art som uppträder i "rödingsjöar". Författarna har också funnit klara indikationer på att den specifika sammansättningen av laxfiskar i fjällsjöarna i högsta grad bestämmer vilka *Daphnia*-arter som förekommer i plankton. Exempelvis större arter såsom *Daphnia rosea* förekommer oftast inte i sjöar med fasta sikbestånd.

LÖTMARKER, 1964, kunde konstatera att större arter tillhörande *Daphnia longispina*-gruppen dominerade i "rödingsjöar" i fjällen, medan mindre arter såsom *Daphnia cristata* var den vanligaste arten i siksjöar på lägre nivå.

#### OFULLSTÄNDIGA ELLER FELAKTIGA TOLKNINGAR AV EUTROFIERINGSPROCESSEN I ÄLDRE LITTERATUR

När man skärskådar äldre litteratur som behandlar planktonekologi finner man påfallande ofta noteringar om kvalitativa och kvantitativa förändringar i planktonsammansättning, vilka inte ställs i direkt relation till fiskens aktivitet eller förklaras över huvud taget.

NOVOTNA och KORINEK, 1966, belyser ovanstående med några exempel:

WEIMANN, 1938, 1939, 1942, behandlar i detalj relationerna mellan fiskproduktion och kvantitativ och kvalitativ sammansättning av plankton i små dammar. Han tyckte sig ha klara belägg för att små cladocerer såsom *Bosmina*, *Ceriodaphnia* och *Diaphanosoma* liksom stor rotatorietäthet var typiska för "lågproduktiva dammar". Detta bör sammankopplas med det faktum att dammarna var överbesatta med fisk.

CONTAG, 1931, gjorde iakttagelser som överensstämmer väl med HRBACEK's teorier. Han överbesatte naturliga dammar och studerade fiskens predation på pelagiskt och litoralt plankton och på benthos. Han fann att fisk som konsumerat all lättillgänglig föda sedan kan välja organismer som de aldrig intresserar sig för under normala förhållanden. Planktonsammansättningen i små experimentdammar med täta fiskpopulationer förändrades under året. I stället för större cladocerer som *Daphnia*-arter dök mindre cladocerer upp t.ex. *Bosmina longirostris* och rotatorier.

D'ANCONA och VOLTERRA D'ANCONA, 1937, beskriver förändringar i plankton i Lago di Nemi 1929-1933. Regleringen av sjön medförde vattensänkning med 21 m, d.v.s. halva sjöns djup. Under den största vattensänkningen 1933 observerades stora förändringar i planktonfaunan. Större cladocerer av släktet *Daphnia* försvann. I stället kom mindre cladocerer som *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia quadrangula* och *reticulata*.

Författarna är uppenbarligen av den åsikten att temperaturförhållandena var avgörande. En mera trolig förklaring är att fiskfaunan blev mera koncentrerad i den mindre vattenvolymen. Observationerna stöder HRBACEK, som antar att antalet fiskar och sammansättningen av fiskpopulationen är avgörande för de biologiska (plankton), kemiska (syre, pH) och fysikaliska (transparens) förändringarna i vattenmassan.

HAYNE och BALL, 1956, hänför bottenfaunans starkt ökade produktionsförmåga vid introduktion av fisk i ett antal dammar till helt okända faktorer. Författarna beskriver vad som händer med bottenfaunan när fisk tas bort ur en damm. Bottenfaunan som helhet svarar mycket snabbt med en stark ökning (t.o.m. 20%/dag) av biomassan under den första tiden för att sedan öka mindre snabbt och slutligen stanna av på en viss nivå. Denna förmåga till självbegränsning i frånvaro av fiskpredation kan inte HAYNE och BALL förklara nöjaktigt. Man nämner orsaker som näringstillgång, föroreningar och samspel mellan predator och bytesdjur.

Det ligger nära till hands att förklara självbegränsningen med att större zooplankton successivt ökar i antal, när fisk slagits ut, och i allt högre grad utnyttjar fytoplanktonöverskottet. Härvid blir sedimentationen av dött fytoplankton till bottensedimenten allt mindre liksom bakteriebiomassan i sedimenten, vilket medför näringsbrist för bottenfiltrerande organismer som chironomider och oligochaeter.

#### FISKENS FÖRMÅGA ATT FÖRÄNDRA VATTNETS TROFIGRAD

HRBACEK et al. 1961 belyste tidigt de långtgående konsekvenser fiskpredationen kan innebära för vattenkemin (total-kväve och total-fosfor), för fysikaliska karakteristika såsom siktdjup och transparens och för nannoplankton. Han framhåller (1962a), att när större *Daphnia*-arter dominerar, och fiskavbetningen är obetydlig, kan en damm ha alla drag som utmärker ett oligotroft vatten, men när smärre zooplanktiska herbivorer dominerar, och fiskavbetningen är betydande, kan dammen ha alla de klassiska tecknen på eutrofi.

PROWSE, 1969, redogör för försök med gräskarp (*Ctenopharyngodon idellus*) och olika *Tilapia*-arter i dammar i Malaya, igenvuxna med högre vegetation bestående av bl.a. *Eichhornia*, *Pistia*, *Lemna* och *Spirodela*.

Effektiva fytoplanktonätande *Tilapia*-arter och silverkarp (*Hypophthalmichthys molitrix*) avlägsnar genom sitt betande, menar PROWSE, näringsämnen från den allmänna cirkulationen av salter, och efter hand sänks näringsstandarderna tills betingelserna för vattenblomning inte längre existerar. Han påpekar att även om resonemanget är teoretiskt, finns det en viss praktisk erfarenhet av att den i eutrofieringssammanhang vanliga alg-successionen kan kastas om, och vattenblomning upphöra. Detta innebär att vattnets i fråga trofigrad sänks.



CYKLOMORFOS SOM PREDATIONSNEDSÄTTANDE FAKTOR HOS STÖRRE CLADOCERER  
(BROOKS, 1966)

Förändringar i kroppsform hos många limniska cladocerer (särskilt *Daphnia* och *Bosmina*) är kännetecknen på s.k. cyklomorfos, d.v.s. årstidsbetingade förändringar i kroppsformen från generation till generation. Även vissa rotatorier genomgår liknande förändringar.

BROOKS, 1966, ser fenomenet cyclomorfos hos cladocerer som ett viktigt led i samspelet mellan rov- och bytesdjur. Många har lockats att söka utreda det egentliga orsakssammanhanget. Till mera namnkunniga tidiga teoretiker hör bl.a. WESENBERG-LUND, 1908, och WOLTERECK, 1928.

BROOKS' hypotes grundar sig på storleksrelationen mellan vissa perifera, transparenta partier (såsom hjälm hos *Daphnia* och delar av carapace hos *Bosmina*) och centrala delen av kroppen såsom thorax, abdomen och huvudets basala del. Genom att perifera, transparenta strukturer tillväxer extra kraftigt fram till omkring midsommar hindras den centrala delen, som är väl synlig för en predator, att växa sig alltför stor och härmed äventyra djurets säkerhet under högsommaren, när fiskpredationen är som störst (jmf. JACOBS, 1965). Under midsommartid när de perifera partierna är som störst, är alltså den centrala delen just vid könsmognadens inträdande som minst.

Det är ett välkänt faktum, att under denna period är stora honor som regel ovanliga och hela populationen gles, vilket kan ses som en konsekvens av fiskpredation.

Honor som utvecklats när vattentemperaturen är lägre har ett större centralt kroppsparti vid könsmognadens inträdande, medan de perifera strukturererna är små beroende på låg relativ tillväxthastighet.

HALL, 1964, har demonstrerat att tidsperiodens längd från kläckning till ovariernas mognad beror enbart på temperaturen hos *Daphnia*. Det är troligt att förhållandet är detsamma hos andra cladocerer.

Före könsmognadens inträdande tar de snabbt växande perifera partierna i anspråk en större del av det tillväxtmaterial som cirkulerar i hämolymfan. Den minskande tillgången på cirkulerande tillväxtmaterial medför att den mera långsamväxande centrala delen uppnår en mindre storlek vid könsmognadens inträdande än vad som annars skulle vara fallet om inte de perifera partierna tog tillväxtmaterialet i anspråk. (Detta har delvis bekräftats av Jacobs' laboratorieförsök med *D. galeata*).

Senare kräver de snabbt växande oocyterna större delen av den tillgängliga näringen, vilket medför att tillväxten för såväl centrala som perifera kroppspartier minskar.

Genom naturlig selektion som mera gynnar en högre tillväxthastighet i nära nog genomskinliga, perifera kroppspartier än i mera synliga, centrala kroppspartier har organismer med cyklomorfos möjlighet att bibehålla en hög assimilationsintensitet under högsommaren utan att för den skull vara iögonfallande, när predationen är som störst.

## AVSLUTNING

Fiskens roll som predatorer på lägre djur, torde hittills ha mycket underskattats. Den får följderna inte bara för dessa djurs anatomi och ekologi utan även för deras numerär s.k. standard crop.

Fiskens roll vid eutrofiering har sannolikt sin tillämpning även på stora och medelstora sjöar (jmf "de stora sjöarna" i Amerika) och det är uppenbart att många äldre tiders limnologiska undersökningar kan vara i behov av omprövning vad gäller slutsatser om trofistatus eller primära eutrofieringsorsaker.

Det skulle föra för långt att här ge exempel på ytterligare (limnologiska eller enbart zoologiska, botaniska, fiskeribiologiska eller t.o.m. fysikalisk-kemiska) undersökningar, där fiskens omdanande roll mer eller mindre omedvetet försumrats.

Det räcker med att konstatera att ytterst få undersökningar har vidkänt fisken någon som helst möjlighet att påtagligt förändra sin miljö.

## LITTERATUR

- Aass, P. 1969. Crustacea, especially *Lepidurus arcticus* Pallas, as brown trout food in Norwegian mountain reservoirs. Rep.Inst.Freshw.Res. Drottningholm 49:183-201.
- Abrahamsson, S. 1966. Dynamics of an isolated population of the crayfish *Astacus astacus* Linné. OIKOS 17:96-107.
- 1969. Signalkräftan - erfarenheter från USA och aspekter på dess inplantering i Sverige. Fauna och Flora 3:109-116.
- Almquist, E. 1959. Observations on the effect of rotenone emulsives on fish food organisms. Rep.Inst.Freshw.Res.Drottningholm 40:146-160.
- D'Ancona, U. 1953. The stability of lake planctonic communities. Verh. int.Ver.Limnol. 10:31-47.
- och L. Volterra D'Ancona. 1937. Esperienze in natura sul plancton del Lago di Nemi. Int.Rev.ges.Hydrobiol. 35:467-482.
- Anderson, J.M. 1950. Some aquatic vegetation changes following fish removal. J.Wildlife Mgmt. 14:206-209.
- Assman, A.V. 1962. Outeating of natural food from carp at various food regime and various denseness of fish stock. Trudy Inst.Morfol.Zivot. AN SSSR 42:64-119. (På ryska.)
- Ball, R.C. and D.W. Hayne. 1952. Effects of the removal of the fish population on the fish-food organisms of a lake. Ecology 33:41-48.
- Beeton, A.M. 1965. Eutrophication of the St. Lawrence Great Lakes. Limnol. Oceanogr. 10:240-254.

- Beeton, A.M. 1969. Changes in the Environment and Biota of the Great Lakes. I Eutrophication. Nat.Acad.Sci.Washington D.C.:150-187.
- Berg, A. och E. Grimaldi. 1965. Biologia delle due forme di coregone (Coregonus sp.) del Lago Maggiore. Mem.Ist.Ital.Idrobiol. 18:25-196.
- 1966a. Biologia dell'agone (Alosa ficta lacustris) del Lago Maggiore. Mem.Ist.Ital.Idrobiol. 20:41-83.
- 1966b. Ecological relationships between planktophagic fish species in the Lago Maggiore. Verh.int.Ver.Limnol. 16:1065-1073.
- Berglund, T. 1968. The Influence of Predation by Brown Trout on Asellus in a Pond. Rep.Inst.Freshw.Res.Drottningholm 48:77-101.
- Borodic, N.D. 1962. Seasonal change of the biomass of bottom animals and their influence on the productivity of fish-ponds. Acta soc.Zool. Bohemoslov. 26:308-315.
- Bradshaw, A.S. 1964. The crustacean zooplankton picture: Lake Erie 1939-49-59; Cayuga 1910-51-61. Verh.int.Ver.Limnol. 15:700-708.
- Brooks, J.L. 1966. Cyclomorphosis, Turbulence and Overwintering in Daphnia. Verh.int.Ver.Limnol. 16:1653-1659.
- 1968. The effects of prey-size selection by lake planktivores. Syst. Zool. 17:272-291.
- 1969. Eutrophication and Changes in the Composition of the Zooplankton. I Eutrophication. Nat.Acad.Sci.Washington D.C.:236-255.
- och S.I. Dodson. 1965. Predation, body size, and composition of plankton. Science 150:28-35.
- Burns, C.W. och F.H. Rigler. 1967. Comparisons of filtering rates of Daphnia in lakewater and in suspensions of yeast. Limnol.Oceanogr. 12:492-502.
- Cahn, A.R. 1939. The effect of carp on a small lake, carp as a dominant. Ecology 10:271-274.
- Chandler, D.C. 1940. Limnological studies of western Lake Erie. I. Plankton and certain physical-chemical data of the Bass Islands Region, from September 1938 to November 1939. Ohio J.Sci. 40:291-336.
- Contag, E. 1931. Der Einfluss verschiedener Besatzstärken auf die natürliche Ernährung zweisömmeriger Karpfen und auf die Zusammensetzung der Tierwelt ablassbarer Teiche. Z.Fisch. 29:569-596.
- Damann, K.E. 1945. Plankton studies of Lake Michigan. I. Seventeen years of Plankton data collected at Chicago, Illinois. Amer.Midl.Nat. 34:769-796.
- 1960. Plankton studies of Lake Michigan. II. Thirty-three years of continuous plankton and coliform bacteria data collected from Lake Michigan at Chicago, Illinois. Trans.Amer.Micro.Soc. 79:397-404.
- Davis, C.C. 1962. The plankton of the Cleveland Harbor area of Lake Erie, 1956-1957. Ecol.Monogr. 32:209-247.
- 1964. Evidence for the eutrophication of Lake Erie from phytoplankton records. Limnol.Oceanogr. 9:275-283.

- Deevey, Jr., E.S. 1942. Studies on Connecticut lake sediments. III. Biostratonomy of Linsley Pond. *Amer.J.Sci.* 240:233-264, 313-338.
- Dineen, C.G. 1953. An ecological study of a Minnesota pond. *Amer.Midl. Nat.* 50:349-379.
- Ertl, M. 1966. Zooplankton and Chemistry of two backwaters of the Danube River. *Hydrobiol.Stud. Prague.* 1.:267-295.
- Galbraith, M.G. 1967. Size-selective predation on *Daphnia* by rainbow trout and yellow perch. *Trans.Amer.Fish.Soc.* 96:1-10.
- Green, J. 1967. The distribution and variation of *Daphnia lumholzi* (Crustacea:Cladocera) in relation to fish predation in Lake Albert, East Africa. *J.Zool.* 151:181-197.
- Grygierek, E. 1962. The influence of increasing carp fry population of crustacean plankton. *Roczn.Nauk Rol. (B)* 81:189-210.
- 1965. Wplyw ryb na faune shorupiakov planktonowych. The effect of fish on Crustacean plankton. *Roczn.Nauk Rol. (B)* 86:147-168. (På polska, engelsk sammanfattning.)
- Gurzeda, A. 1960. Influence of the pressure exerted by carp fry on the quantitative dynamics of Tendipedidae and Cladocera. *Ekol.polsk. (B)* (6):257-268. (Engelsk sammanfattning.)
- Hall, D.J. 1964. An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galeata mendotae*. *Ecology* 45(1):94-112.
- Hayne, W.D. and R.C. Ball. 1956. Benthic productivity as influenced by fish predation. *Limnol.Oceanogr.* 1:162-175.
- Hillbricht-Ilkowska, A. 1963. Effect of carp fry as predators on some rotifer (Rotatoria) species. *Bull.Acad.Pol.Sci.cl.* 2(11):87-89.
- 1964. The influence of the fish population on the biocenosis of a pond, using Rotifera fauna as an illustration. *Ekol.Polsk. (A)* XII (28):453-503.
- Hrbacek, J. 1958. Typologie und Produktivität der teichartigen Gewässer. *Verh.int.Ver.Limnol.* 13:394-399.
- 1959a. Density of the fish population as a factor influencing the distribution and speciation of the species in the genus *Daphnia*. *Proc. XVth Int.Congr.Zool.London:*794-796.
- 1959b. Circulation of water as a main factor influencing the development of the helmets in *Daphnia cucullata* SARS. *Hydrobiologia* 13 (1/2): 170-185.
- 1962a. Species composition and the amount of the zooplankton in relation to the fish stock. *Rozpravy CSAV, rada MPV* 72(10):1-116.
- 1962b. Relations of planktonic Crustacea to different aspects of pollution. I Biological problems in water Pollution. Robert A. Taft Sanitary Engineering Center, U.S. Public Health Service, Cincinnati, Ohio: 53-57.
- 1964. Contribution to the ecology of water-bloom forming blue-green algae - *Aphanizomenon flos aquae* and *Microcystis aeruginosa*. *Verh. int.Ver.Limnol.* 15:837-846.

- Hrbacek, J. 1969. Relations between some environmental parameters and the fish yield as a basis for a predictive model. *Verh.int.Ver.Limnol.* 17:1069-1081.
- , M. Dvorakova, V. Korinek och L. Prochazkova. 1961. Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton association. *Verh.int.Ver.Limnol.* 14:192-195.
  - och M. Hrbackova-Esslova. 1960. Fish stock as a protective agent in the occurrence of slow-developing dwarf species and strains of the genus *Daphnia*. *Int.Rev.ges.Hydrobiol.* 45:355-358.
  - -1966. The Taxonomy of the Genus *Daphnia* and the Problem of "Biological Indication". *Verh.int.Ver.Limnol.* 16:1661-1667.
  - och M. Novotna-Dvorakova. 1965. Plankton of four backwaters related to their size and fish stock. *Rozpravy CSAV, rada MPV 75, (13):1-65.*
- Hruska, V. 1961. An attempt at a direct investigation of the influence of the carp stock on the bottom fauna of two ponds. *Verh.int.Ver.Limnol.* 14:732-736.
- 1966. The changes of benthos in Slapy Reservoir after establishing Orlik Reservoir and their influence upon the fish stock. *Verh.int.Ver.Limnol.* 16:741-746.
- Ivlev, V.S. 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes. Yale Univ.Press, New Haven, Conn. 302 pp. (Översättning från ryska.)
- Jacobs, J. 1965. Significance of morphology and physiology of *Daphnia* for its survival in predator-prey experiments. *Naturwissenschaften* 52(6): 141-142.
- 1966. Predation and Rate of Evolution in Cyclomorphic *Daphnia*. *Verh.int.Ver.Limnol.* 16:1645-1652.
- Kajak, Z. 1963. The effect of experimentally induced variations in the abundance of *Tendipes plumosus* L. larvae on intraspecific and interspecific relations. *Ekol.Polsk. (A)* 11(15):355-367.
- 1964. Experimental investigations of benthos abundance on the bottom of Lake Sniardwy. *Ekol.Polsk.(A)* 12(2):11-31.
  - och J. Rybak. 1966. Production and some trophic dependences in benthos against primary production and zooplankton production of several Masurian lakes. *Ver.int.Ver.Limnol.* 16:441-451.
- Karlsson, R. och N.-A. Nilsson. 1968. Rödingen och öringen i Pieskejaure. Nedbetning av näringsfaunan i en tidigare fisktom sjö. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (14). 19 pp.
- Konstantinov, A.S. 1958. *Biologija chironomid i ich razvedenie.* Saratov. 362 pp.
- Langhans, W. 1936. Planktonorganismen als Indikatoren zur Beurteilung von Karpfenteichen. *Z.Fisch.* 34:385-399.
- Lastočkin, D.L. 1949. Biocenozy sapropelej v ich vzaimootnošenii s sapropelevoj sredoj. *Trudy Lab.sapropelev.otloženij* 3:7-28.
- Lellak, J. 1957. Der Einfluss der Fresstätigkeit des Fischbestandes auf die Bodenfauna der Fischteiche. *Z.Fisch.* 6:621-633.

- Lellak, J. 1965. The food supply as a factor regulating the population dynamics of bottom animals. *Mitt.int.Ver.Limnol.* 13:128-138.
- 1966a. Influence of the removal of the fish population on the bottom animals of five Elbe backwaters. *Hydrobiol.Stud.* 1. Prague:323-380.
  - 1966b. Zur Frage der experimentellen Untersuchung des Einflusses der Fresstätigkeit des Fischbestandes auf die Bodenfauna der Teiche. *Verh.int.Ver.Limnol.* 16:1383-1391.
  - 1969. The regeneration-rate of bottom fauna populations of the fish ponds after wintering or summering. *Verh.int.Ver.Limnol.* 17:560-569.
- Lindeman, R.L. 1942. The trophic dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 399-418.
- Lindström, T. 1958. Observations sur les cycles annuels des planctons crustacés. Dualisme des populations Copépodes - Répercussion des années froides. *Rep.Inst.Freshw.Res.Drottningholm* 39:99-145.
- Lötmarker, T. 1964. Studies on planktonic crustacea in thirteen lakes in northern Sweden. *Rep.Inst.Freshw.Res.Drottningholm* 45:113-189.
- Minder, L. 1938. Der Zürichsee als Eutrophierungsphänomen. *Geol. Meere Binnengewässer* 2(2):284-299.
- Morsell, J.W. och C.R. Norden. 1968. Food habits of the alewife, *Alosa pseudoharengus* (Wilson), in Lake Michigan. *Proc.11th Conf.Great Lakes Res.* 1968:96-102.
- Nilsson, N.-A. 1971. Effects of Introduction of Salmonids into Barren Lakes (under prep.).
- Nordquist, H. 1921. Studien über das Teichzooplankton. *Lunds Univ. Årsskrift, N.F.* 17 123 pp.
- Novotna, M. och V. Korinek. 1966. Effect of the fishstock on the quantity and species composition of the plankton of two backwaters. *Hydrobiol. Stud.* 1 Prague:297-322.
- Prowse, G.A. 1960. Vegetation changes in experimental ponds. *Proc. Centenary and Bicentenary Congr.Biol.Singapore*, 1958:288-291.
- 1969. The role of cultured pond fish in the control of eutrofication in lakes and dams. *Verh.int.Ver.Limnol.* 17:714-718.
- Slobodkin, L.B. 1954. Population dynamics in *Daphnia obtusa* Kurz. *Ecol. Monogr.* 24:69-88.
- Smith, S.H. 1964. Status of the deepwater cisco populations of Lake Michigan. *Trans.Amer.Fish.Soc.* 93:155-163.
- Spodniewska, J. 1962. Phytoplankton development in ponds varying in the density of carp-fry population. *Bull.Acad.polon.Sci.* 2, 10:305-309.
- Straskraba, M. 1965. The effect of fish on the number of invertebrates in ponds and streams. *Mitt.int.Ver.Limnol.* 13:106-127.
- 1966. Interrelations between zooplankton and phytoplankton in the Reservoirs Slapy and Klicava. *Verh.int.Ver.Limnol.* 16:719-726.
  - och V. Straskrabova. 1969. Eastern European Lakes. I Eutrophication. *Nat.Acad.Sci.Washington D.C.*:65-97

- Svärdson, G. 1968. Ålens som kräftpredator. *Zool.Revy* 30(2):61-72.
- Tonolli, V. 1962. L'attuale situazione del popolamento planctonico del Lago Maggiore. *Mem.Ist.Ital.Idrobiol.* 15:81-134.
- Tuunainen, P. 1970. Relations between the benthic fauna and two species of trout in some small Finnish lakes treated with rotenone. *Ann.Zool. Fennici* 7:67-120.
- Vaas, K.F. och A. Vaas van Oven. 1954. Studies on the production and utilization of natural food in Indonesian carp ponds. *Hydrobiologia* 12(4):308-392.
- Vinberg, G.G. 1950. Intensyvnost' obmena i razmery rakoobraznych. *Z. obsc.Biol.* 11:367-380.
- Weimann, R. 1938. Planktonuntersuchungen in niederschlesischen Karpfenzuchtgebiet. *Z.Fisch.* 36:109-183.
- 1939. Über Plankton, Düngung und Fischerträge in niederschlesischen Karpfenteichen. *Arch.Hydrobiol.* 34:659-693.
- 1942. Zur Gliederung und Dynamik der Flachgewässer. *Arch.Hydrobiol.* 38:481-524.
- Wesenberg-Lund, C. 1908. Plankton investigations of Danish lakes. General Part. *Dan.freshw.biol.lab.* 5. Nordisk Förlag, Köpenhamn. 389 pp.
- Wells, L. 1960. Seasonal abundance and vertical movements of planktonic Crustacea in Lake Michigan. *Bull.U.S.Fish Wildl.Serv.* 60:343-369.
- 1970. Effects of alewife predation on zooplankton populations in Lake Michigan. *Limnol.Oceanogr.* 15:556-565.
- Wójcik-Migala, I. 1965. Wpływ narybku karpia na dynamikę fauny dna. (The effect of young carp on the dynamik of bottom fauna.) *Rocz. Nauk Rol. (B)* 86(2):195-214. (Engelsk sammanfattning.)
- Wolny, P. 1962. Przydatność oczyszczonych ścieków miejskich do hodowli ryb. (The use of purified town sewage for fish rearing.) *Rocz. Nauk Rol. (B)* 81(2):231-250. (Engelsk sammanfattning.)
- Woltereck, R. 1928. Über die Spezifität des Lebensraumes, der Nahrung und der Körperformen bei pelagischen Cladoceren und über "ökologische Gestaltssysteme". *Biolog.Zbl.* 48:521-551.
- Ziegelmeier, E. 1940. Die qualitative und quantitative Verteilung des Zooplanktons in einigen grossen Fischteichen der Bartschniederung mit besonderer Berücksichtigung der Cladoceren und Copepoden. *Arch. Hydrobiol.* 36:495-551.