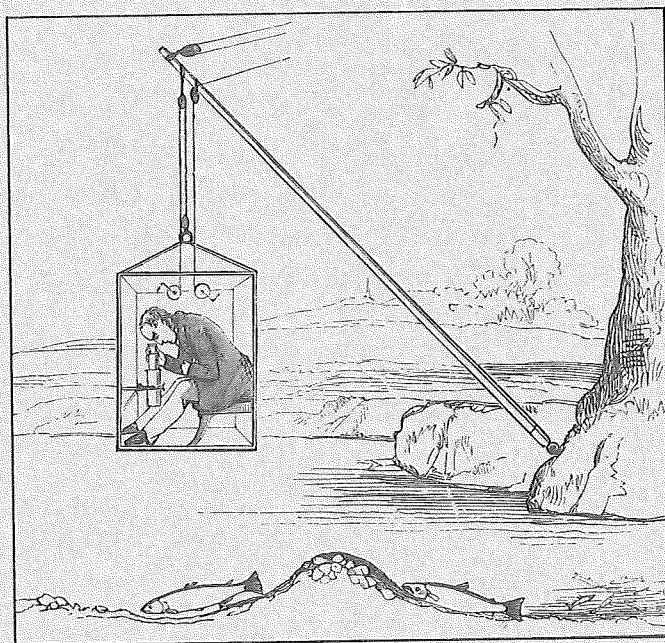


Information från

SÖTVATTENS- LABORATORIET

Drottningholm



THOROLF LINDSTRÖM

**Betning och predation — en summarisk översikt
av kanadensisk forskning i pelagiska ekosystem.**

BETNING OCH PREDATION - EN SUMMARISK ÖVERSIKT AV KANADENSISK
FORSKNING I PELAGISKA EKOSYSTEM

Thorolf Lindström

| | |
|---|----|
| INLEDNING, PRELIMINÄRA MODELLER | 2 |
| A BETNINGENS EFFEKT | 3 |
| A 1 Bras d`Or Lake, Nova Scotia, studier av G.H. Geen och B.T. Hargrave | 3 |
| A 2 De Stora Sjöarna i Ontario, Kenora-området i Winni- peg och Churchill River, studier av Ontario fiskeri- undersökningsenhet och Freshwater Institute i Winni- peg | 3 |
| A 3 Great Central Lake på Vancouver-ön, studier från Nanaimo biologiska station | 4 |
| A 4 Moskitofisk (<i>Gambusia</i>) och djurplankton i damm- experiment, San Diego | 4 |
| B DJURPLANKTON OCH PLANKTONÄTANDE FISKARS PREDATION | 5 |
| B 1 En definitionsfråga. Uppgift om planktonätande arter | 5 |
| B 2 Bras d`Or Lake, G.H. Geen och B.T. Hargrave | 5 |
| B 3 Experimentella studier av djurplankton vid Toronto- universitetet, C.W. Burns, J.F. Haney, J.W. MacMahon, R. Peters, F.H. Rigler | 6 |
| B 4 West Blue Lake, studier vid Manitoba-universitetet, R.K. Bell, F.J. Ward och B. Wong | 6 |
| B 5 Djurplanktons filtreringsarbete, sammanfattning. Toronto-universitetet och Manitoba-universitetet | 7 |
| B 6 Studier vid Freshwater Institute och Manitoba- universitetet i Winnipeg | 8 |
| B 7 Predationseffekter, regionala översikter från Manitoba och British Columbia | 9 |
| B 8 Sockeyelaxens ungar och deras predation på djurplank- ton under deras första levnadsår, British Columbia, F.J. Ward och P. Larkin, W. Johnson, D. Narver, H. Smith, R.J. Le Brasseur, O.D. Kennedy | 9 |
| B 9 Kootenay Lake, förändringar i djurplankton under 15 år, E.R. Zyblut, T.G. Northcote | 10 |

| | | |
|------|--|----|
| B 10 | Matematisk modell för storleksstyrd avbetningsmekanism | 10 |
| B 11 | British Columbias bidrag till belysning av predationsproblematiken | 11 |
| | LITTERATUR | 11 |
| | SUMMARY: GRAZING AND PREDATION - A SHORT SURVEY OF CANADIAN RESEARCH IN PELAGIC ECOSYSTEMS | 14 |

INLEDNING, PRELIMINÄRA MODELLER

Produktion i ett ekosystem kan framställas som en pyramid, där basen utgöres av primärproduktionen t ex produktionen av växtplankton. Nästa skiva eller våning i pyramiden kan vara djurplankton, som betar av en del av algproduktionen, förvaltar denna näringsmängd och levererar en del vidare till produktionen i nästa våning eller skiva i pyramiden, de planktonätande fiskarna d v s predatorer (som i sin tur äts av andra fiskar etc). Det har tagit lång tid och kostat mycket forskning att beskriva energins transport genom ett sådant system och de anpassningar i den matematiska modellen, som måttliga ändringar i solenergi och när-salter motiverar i ett tämligen stabilt varaktighetstillstånd.

Inträffar radikala förändringar i systemet, så blir den matematiska beskrivningen mycket mer invecklad. Människan på toppen av pyramiden utrotar stundom vissa fiskarter och då ofta de mest storväxta. Fiskar i sin tur väljer mycket klart storväxta bytesformer, och kommer en ny planktonätande fisk in i ett vatten kan den genom sin predation utrota vissa djurplanktonarter. En genomgång av litteraturen över radikala förändringar, som sammanhänger med att predatorerna väljer bytesdjur efter storlek och bytesdjuren i sin tur väljer föda efter storlek återfinnes i Information 10/1971, G. Milbrink. Vilka populationer av fisk, djurplankton och växtplankton som kommer att överleva och vilka som utrotas, när hela systemet kommer i gungning om fisket ändras radikalt eller nya fiskarter tillkommer, beror inte bara på storleksurval utan även på predatorns syn och snabbhet, bytets rörlighet och förmåga att undgå upptäckt, de betande djurplanktons kapacitet att sopa rent på växtplankton och flytta till nya områden. Ibland kan ett djurs storlek vara en god mätare på andra egenskaper t ex snabbhet. I stort sett är det dock omöjligt att göra upp matematiska modeller över vad som händer under sådana "mellanspel", som förefaller närmast tumultartade, för den som vant sig vid att analysera stabila, långvariga tillstånd.

Vad man däremot kan göra, det är att jämföra sjöar med olika fiskarter och olika planktonarter (Nilsson och Pejler) eller notera förändringar vid tillförsel av när-salter eller nya arter till ett vatten. Av dessa studier kan man dra slutsatser om de mekanismer, som har varit eller är i funktion under tumultartade mellanspel, utan att man därför siktar till den mera precisa beskrivning av utvecklingen, som en matematisk modell innebär. Målet är att lära känna hur t ex varje enskilt djurplanktonbestånd klarar attacken från en effektivare predator, och hur beståndet kan tillskansa sig tillräckligt av det födoutbud som växtplankton ger och detta under konkurrens med andra djurplanktonbestånd, och hur den vunnna energin utnyttjas inom beståndet (används för tillväxt, reproduktion etc). Man vill också veta hur djurplankton med vandringer kan röra sig mellan risker och chanser och därmed uppnå bästa möjliga hushållning med energin. Slutsumman av detta och mycket annat blir överlevnad eller utrotning under förändringens tumulttillstånd. Det är en oerhört lång väg fram till ett sådant vetande, och man måste tills vidare hjälpa sig fram med förenklingar

i form av preliminära modeller. Redan den inledningsvis skisserade produktionspyramiden, som beskriver ett stabilt tillstånd, är en grovt förenklad modell.

A BETNINGENS EFFEKT

A 1 Bras d'Or Lake, Nova Scotia, studier av G.H. Geen och B.T. Hargrave

Vikten eller volymen av en viss växtplanktonart per kubikmeter eller något annat liknande täthetsmått (biomassa) kan inte användas för att mäta artens betydelse som föda för djurplankton. Relationen mellan nyproduktion av växtplankton per kubikmeter och timme och biomassan av växtplankton varierade i den aktuella marina miljön mellan 7,0 och 1,0. Denna brist på samvariation mellan produktion och täthet är en välkänd företeelse från många vitt skilda undersökningar, och vad som än dikterar variationen, så är det tydligt att djurplankton har störst intresse av den mängd växtplankton som nybildas per dygn. De påverkar även själva denna produktion genom sin betning. I det aktuella exemplet var de tillgängliga fosfor- och kvävekoncentrationerna så låga, att de skulle ha förbrukats på ett par dygns produktion av växtplankton, om näringsämnen i fråga inte ständigt regenererades. Experiment med plastcylindrar nersänkta i sjön med och utan instängda djurplankton, pekar på att djurplankton utsöndrar de näringssalter som kan hålla i gång produktionen av växtplankton, som sen kan avbetas etc (sönderfallande organiskt material är en annan källa till närsalter).

A 2 De Stora Sjöarna i Ontario, Kenora-området i Winnipeg och Churchill River, studier av Ontario fiskeriundersökningsenhet och Freshwater Institute i Winnipeg

Det finns skillnader i trofigrad och närsalthalter mellan de övre och nedre Stora Sjöarna, och genom mänsklig inverkan ökar eutrofieringen fram till dess det kanadensiska-amerikanska avtalet av 1972 får verkan. Mycket drastiska svängningar i bestånden av planktonätande fiskarter har ju också inträffat under senare decennier. De naturliga variationerna i närsalter förstärkt av förorening är av sådana dimensioner, att de överskuggar en del andra effekter, såsom betningseffekter av djurplankton på växtplankton, och dessutom anser man sig inom Ontarios undersökningsenhet sakna grundmaterial från tiden före de drastiska förändringarna i de Stora Sjöarna. Varken här eller i de nedan refererade studierna vid det federala Winnipeginstitutet förnekar man förekomsten av betningseffekter.

I Kenora-området nära Winnipeg görs försök med avsiktlig eutrofiering genom tillsättning av närsalter, för att man skall få mer kunskap om de effekter alla moderna samhällens recipienter är utsatta för. Längre norr ut i Canada gör Winnipeginstitutet

regionala studier av olikheter mellan sjöar i den mycket näringsfattiga "urbergsskölden" kring Hudson Bay och näringsrikare vatten väst och syd om skölden. Det väsentliga temat i alla dessa undersökningar är skillnader i närsaltnhalter och effekten därav på vattnens växt- och djurliv. Om betningseffekter på växtplanktons täthet finns, så har de inte haft sådan omfattning att de "slagit igenom" i undersökningarna. Kontrasterna i närsalter är också mycket stora, och som ett exempel kan nämnas att en av de grunda "pot-hole"-sjöarna intill präriedistriktet hade halter av totalfosfor och totalkväve som låg mellan 1 000 och 4 000 μg per liter och mycket höga magnesium-, natrium- och sulfatjonkoncentrationer (distriktet är det som av Northcote och Larkin kallas området med salina sjöar).

A 3 Great Central Lake på Vancouver-ön, studier från Nanaimo biologiska station

Den viktigaste laxen på kanadensiska västkusten lever som unga i mycket näringsfattiga insjöar i det nederbördsrika och "urlakade" kustområdet. Primärproduktionen är låg, och genom gödsling hoppas man kunna öka produktionen och längden vid utvandring på sockeye-ungarna. Ett försök i stor skala har startats i Great Central Lake (där primärproduktionen före försöket låg vid 5 g C per kvadratmeter och år). Sjön är $1,5 \times 33 \text{ km}^2$, och 5 ton ammoniumfosfat+ammoniumnitrat tillsattes per vecka till ett centralt område av ca 8 km^2 storlek under sommarhalvåret.

I huvudsak förblev sammansättningen av växtplankton oförändrad och samma gäller dess totala mängd per m^3 (bortsett från en viss ökning i startskedet) och siktdjupet. Detta var viktigt, eftersom man inte ville revolutionera de ekologiska näringskedjor, som leder fram till produktion av laxungar, och inte ville framkalla symptom på eutrofiering. Sjön förblev sommartid ungefär lika fattig på fritt nitratkväve och fosfatfosfor som förr, och de tillförda resurserna togs snabbt om hand av en fördubblad primärproduktion, som i sin tur successivt betades ner av en ökad djurplanktonpopulation. En del detaljer återstår att klara ut. Ett intressant men förmodligen olösligt problem är följande: har någon viss växtplanktongrupp större andel än övriga i den ökade primärproduktionen, och blev den då i högre grad än övriga utnyttjad av djurplankton fast detta inte syns i den procentuella sammansättningen av växtplankton?

A 4 Moskitofisk (Gambusia) och djurplankton i dammexperiment, San Diego

Som en motvikt till ovanstående skall en ny undersökning av fiskpredation och djurplanktonbetning refereras. Experimentet ägde rum i plastdammar vid San Diego-universitetet, och i de dammar där moskitofisken fick härja fritt minskade djurplankton, rotatorier och insekter. När djurplanktons betning därmed upphörde, blommade en blågrön alg i stora kvantiteter. Sammanhanget är ej helt klart då just blågröna alger är en olämplig föda för djur-

plankton (Arnold). Inga uppgifter lämnas om primärproduktionen, men oorganiskt löst fosfor minskade, vilket både antyder en ökad förbrukning från växtplanktons sida och en minskad utsöndring från djurplankton och insekter. Det finns en viss antagonism mellan växtplankton och makroskopiska, större växter, vilken antas vara orsak till att trådalgen *Spirogyra* minskade när den blågröna algen blomnade, men *Chara* (som ej har samma höga krav på ljus) drabbades ej av blomningen.

Milbrink redogör för ett större antal undersökningar där betningseffekter påvisats på växtplanktons täthet. En uppgift för framtida forskning är att precisera storleken av dessa betningseffekter i relation till andra faktorer, som kan påverka växtplankton, och fastställa i vilken utsträckning och i vilka situationer betningseffekter kan väntas slå igenom i tätheten (biomassan) av olika växtplanktonarter - biomassan är ju lättare att observera än produktionen. Kanske är betningseffekterna otydligast i stora, kalla och näringsfattiga vatten?

B DJURPLANKTON OCH PLANKTONÄTANDE FISKARS PREDATION

B 1 En definitionsfråga. Uppgift om planktonätande arter

Det är stundom oklart vad som menas med planktonätande fisk då man i Canada ofta räknar in Mysider och Gammarider i planktonföda (så sker inte här nedan).

Det är intressant att jämföra dieten för deras Lake whitefish med svenska storväxta sikars. Lake whitefish äter sällan plankton efter första året, och om den tar *Daphnia pulex* (*pulicaria*), räknas detta som ett avsteg från dess normal föda. Pelagiska, småväxta sikbestånd, som vi har så gott om i Sverige, är sällsynta i Canada. En dvärgform beskrevs av Kennedy från Lake Opeongo redan 1943 men har nästan hunnit bli bortglömd. Däremot finns det gott om planktonätare och pelagiska småväxta bestånd inom ciscoe-gruppen. I västra Canada är sockeye-ungarna de intressanta planktonpredatorerna.

B 2 Bras d'Or Lake, G.H. Geen och B.T. Hargrave

De djurplanktonformer som studerats i denna marina miljö var medelstora, filtrerande copepoder. Deras effektivitet i att svepa av växtplankton ökar inom intervallet 2-15 μ (diameter eller längd på växtplankton). Nauplier och rotatorier har sin betning förlagd till växtplankton m m i 1-5 μ -registret. Studier av djurplanktons födoval fortsätter av Geens medarbetare vid Simon Fraser-universitetet. Även andra faktorer spelar roll vid födoval t ex växtplanktons form. Inga definitiva bevis erhöles för att detritus spelar någon roll i djurplanktons föda. Beräkningar visar att djurplankton tar hand om åtminstone en mycket stor del av den dagliga primärproduktionen.

B 3 Experimentella studier av djurplankton vid Toronto-universitetet, C.W. Burns, J.F. Haney, J.W. MacMahon, R. Peters, F.H. Rigler

Man har ibland framställt djurplanktons filtrering av växtplankton som en enkel process där alla partiklar mellan två yttre storleksgränser fastnar i filtret och sväljs, men flera undersökningar har pekat på att processen är mer invecklad, att filtreringen är effektivast inom ett snävare storleksintervall, och att vissa partiklar kan undvikas - beroende på deras form eller kemiska egenskaper - genom att de kastas bort innan födan slussas ner i matsmältningskanalen eller genom att filtreringshastigheten minskar. Under vissa omständigheter kan filtreringen helt inställas. Temperaturen påverkar också filtreringshastigheten. I Toronto-universitetet har man experimentellt studerat dessa urvalsmekanismer, dels genom utfodring i laboratoriet med fyra olika mikroorganismer från 2 à 3 μ till 40 à 60 μ (1), eller med konstgjorda plastkulor (2), dels genom att studera födointagningen i den naturliga miljön i närvaro av jäst märkt med en radio-isotop (3).

(1) *Daphnia magna* som utfodrades med olika mikroorganismer höll maximal fart på filtreringsmaskineriet om inte födan i omgivningen nådde en viss koncentration, olika för de fyra olika mikroorganismerna. I koncentrationer över denna kritiska nivå slog *Daphnia* av på takten och filtrerade med ungefär konstant resultat (födovikt per tidsenhet).

(2) *Daphnia pulex* (*pulicaria*) och *galeata* gjorde ett visst urval när de utfodrades med konstgjorda plastkulor mellan 1 och 22 μ d v s deras filtreringsmekanism var inte lika effektiv i hela registret. Under vissa försöksbetingelser kunde också olikhet mellan de två arterna spåras.

(3) Beräkningar över mängden intagen föda visar stora variationer i naturen och *Daphnia* tär på resurserna betydligt mer än t ex *Bosmina* och *Diatomus*, beräknat per individ.

Eftersom forskarna tillhör en utpräglad experimentellt lagd skola drar de inga omfattande slutsatser om vad dessa resultat betyder för konkurrens mellan arterna under helt naturliga förhållanden.

B 4 West Blue Lake, studier vid Manitoba-universitetet, R.K. Bell, F.J. Ward och B. Wong

I West Blue Lake har man undersökt betydelsen av detritus i *Daphnia*s föda med hjälp av radioaktivt kol. Geen och Hargrave tvekade om detritus hade någon betydelse och i Torontoskolans experimentella undersökningar antydde att detritus, om det ingick i födan, kunde ha lågt näringsvärde och ge viss symptom på svält. I West Blue Lake gjordes en beräkning av hur mycket detritus och hur mycket växtplankton som gick in i ("inkorporerades") i *Daphnia*s vävnader vid olika temperaturer. Bestämningarna gjordes dels experimentellt och dels i plasttankar nersänkta i sjön. Eftersom också vertikalvandringarna var kända och detritus nedanför en viss nivå dominerade helt, och temperaturen var låg, kunde man göra följande beräkning: inkorporeringen av

detritus var inte lika effektiv som inkorporeringen av växtplankton, och eftersom temperaturen dessutom var lägre i den zon där detritus dominerar så blev dess betydelse som föda ganska blygsam^x, i trots av att djuren vistades under den ljusa delen av dygnet nere i ett område som var fritt från levande växtplankton. Det är framförallt temperaturen som bestämmer hur mycket föda som skall inkorporeras. Möjligheten att födans kvalitet (näringsvärde) har viss betydelse för utfallet av filtreringsarbetet biträdades av författarna.

B 5 Djurplanktons filtreringsarbete, sammanfattning. Toronto-universitetet och Manitoba-universitetet

Daphnior låter sin filtreringsapparat arbeta för full maskin när födan ligger under en viss kritisk koncentration, olika för olika föda. Ovanför denna koncentration slår de av på takten och filtrerar nu ungefär samma volym föda per tidsenhet oavsett födans art och storlek (med vissa undantag) och detta gäller föda i form av bakterier, jäst, alger och förhållandevis jättestora urdjur. Denna filtreringshastighet vid lägre födotillgång och denna födo-stat vid riklig tillgång är dock inte helt fix och oberoende av födans art. Temperaturens inverkan har nämnts. Man har diskuterat strukturer i födan, som får djuren att stöta bort den framför munnen, gifter (i vissa algbestånd) som verkar på djuret sedan substansen kommit in i kroppen, fyllnadsgraden i tarmkanalen och näringsvärdet hos födan (detritus/bakterier). Erbjuder man Daphnior föda i blandad storlek så tar de mer av vissa storlekar, även om de äter föda i ett bredare storleksregister. Med det varierande utbud av föda som finns i naturen blir situationen svår att analysera, men alla är ense om att sådana studier är nödvändiga framtidsprojekt. Vilken föda som är viktigast bland det utbud, som mikroorganismer i naturen erbjuder, är svårt att bestämma, eftersom olika partiklar förändras olika snabbt i djurplanktons tarmkanal och passerar tarmkanalen olika fort. I den mån detritus ingår i födan är det enligt mikrobiologer omöjligt att avgöra, om det är detritus som sådan eller den därmed följande bakteriefloran som är viktig, därför att detritus och bakterier utgör en enhet, som inte låter sig experimentellt skiljas. Återstår också frågor om vad det kostar i energibudgeten för en individ, att mätta sig på den ena eller andra typen av föda. Det som är avgörande för en populations framtid är ju, om individerna kan samla nog föda till en tillräckligt billig arbetskostnad etc, för att ha råd med de extra energiförluster, som reproduktionen för med sig. Särskilda substanser kan också vara nödvändiga, och de kan vara svåra att komma över eller förekomma i föda som djuren måste konkurrera om (Taub, Dollar och Arnold, som arbetar på andra institutioner).

^x 15% av dygnets föda kan nämnas som ett riktvärde

Eftersom man vet att planktonätande fiskar kan framkalla en förändring i djurplankton, så att storväxta arter utrotas och mindre arter tar överhand, respektive att stora arter kan konkurrera ut de småväxta när trycket från fisken släpper, så är det angeläget att få lära känna mekanismen i konkurrensen mellan planktonarter i den fas, när storväxta återtar sin dominans. De experimentella undersökningarna ger inget säkert svar på detta, men de pekar på att konkurrens om växtnäringen kan vara en viktig faktor. Detta styrks genom flera uppskattningar av djurplanktons konsumtion av föda i naturen, som pekar på att djurplankton nästan dagligen betar av det mesta av den produktion växtplankton, som tillkommit under dygnet.

B 6 Studier vid Freshwater Institute och Manitoba-universitetet i Winnipeg

Några planktonstudier av forskare vid Winnipeginstitutet (FRB) följer den klassiska linjen: djurplanktons sammansättning är en följd av växtplanktontillgången, som i sin tur speglar näringsstandarderna och temperaturen. Patalas som redogör för polska planktonundersökningar anger, att *Daphnia cucullata* var större i mesotrofa sjöar än i oligotrofa och eutrofa, och att sex underarter av *Bosmina coregoni* kan ordnas i en sekvens, som karakteriserar sjöar av olika näringsstandard. Från de mycket produktiva pot-hole-sjöarna, som varje år besätts med mycket stora kvantiteter ungfisk, kunde bara ett fall av förändring i näringsfaunan rapporteras. En Amfipod (*Hyallorella*) hade försvunnit vid en besättning med regnbåge som uppgick till mer än 1 000/hektar. Avkastningen från dessa sjöar kan uppgå till flera hundra kg/hektar.

Samexistensen av fisk och den stora *Daphnia*-formen *D. pulicaria* (*pulex*) i West Blue Lake ger en viktig information om predationens effekt. De två vanliga fiskarna i sjön är yellow perch och en gösart. Den viktigaste planktonätaren i pelagen är abborren *D. v. s.* dess årsungar under försommaren och högsommaren, och de äter då nästan endast *D. pulicaria*. De två *Diaptomus*- och *Cyclops*arter som finns är mindre till storleken. I mitten på augusti har abborrarna flyttat in till litoralzonen, men lever fortfarande på *D. pulicaria*. Tillväxten och överlevnaden av abborren anges som god, troligen på grund av riklig tillgång på planktonföda. Äldre abborre övergår till annan diet. Tack vare sin ringa storlek väljer abborrarna i början *Daphnior* som är mindre än genomsnittet i sjön. Under denna tid växte ungarnas gap relativt sett mycket snabbt. Efter mitten på juli synes de vara kapabla att ta *Daphnior* i alla storlekar, och gapets tillväxt var inte lika snabb i fortsättningen. Det intressanta med denna undersökning är att predationen på *Daphnior* drabbade en ovanlig storleksfraktion (i regel brukar det vara de största som äts), och att predatorerna endast var fiskyngel, som visserligen är talrika, men som knappast kan göra så starka uttag ur en planktonpopulation, som t ex sikens gör i en *Bosminapopulation* upp till den fas, när sikens årsklass når sin största sammanlagda

vikt och förbrukar störst mängd energi. *Daphnia pulicaria*-beståndet är alltså trots allt bara måttligt hotat av predationen. Det kan nämnas att sikungar skyggar för *Daphnior* och inte förtär dem i maximal utsträckning under försommaren, trots att de då kan äta föda som ligger i samma storlek.

B 7 Predationseffekter, regionala översikter från Manitoba och British Columbia

Regionala översikter av fiskarter och planktonarter, som visar att stora planktonformer finns när planktonätande fisk saknas, har gjorts vid Freshwater Institute i Winnipeg FRB (enligt muntligt meddelande, materialet är ännu ej publicerat). Planktonätare betyder framförallt ciscoe i denna del av Canada. Opublicerade regionala översikter av samma typ och med samma resultat har utförts vid British Columbias Fish and Wildlife, och i denna provins är planktonätare i stor utsträckning liktydigt med ungar av sockeye under deras första år.

B 8 Sockeyelaxens ungar och deras predation på djurplankton under deras första levnadsår, British Columbia, F.J. Ward och P. Larkin, W. Johnson, D. Narver, H. Smith, R.J. Le Brasseur, O.D. Kennedy

Under sitt första levnadsår äter sockeyeungarna djurplankton. Tre sjöar med sockeye-reproduktion har blivit särskilt omsorgsfullt studerade i British Columbia, Shuswap Lake i ett biflöde till Fraser River, Babine Lake i ett biflöde till Skeena River och Great Central Lake i ett mindre vattendrag på Vancouver-ön.

I Shuswap Lake uppträder en stor variation i sockeye-årsklassernas storlek från år till år och de är infogade i en fyraårscykel med en mycket dominerande årsklass per cykel. Ward och Larkin har visat att planktontillgången är låg under år med hög täthet av sockeye-ungar i sjön, helt i överensstämmelse med Rickers klassiska undersökning i Cultus Lake. Denna avbetning under år med stor population av laxungar har ingen följdverkan på planktontillgången följande år, och djurplankton är alltså inte särskilt hårt avbetat under tre av åren i en fyraårscykel.

I ett av Babine Lakes tillflöden har lekkanaler inrättats för att höja produktionen av laxsmolt till nära nog det dubbla. Redan tidigare fanns tecken på att födotillgången för ungarna i sjön inte var tillräcklig för en optimal tillväxt, och man har ställts inför problemet att eventuellt behöva öka produktionen av djurplankton som föda i denna ganska fattiga sjö. I den mindre Great Central Lake på Vancouver-ön har vägledande experiment satts i gång med de gödslingsförsök, som har beskrivits ovan. Denna sjö är ytterligt näringsfattig på grund av sitt läge i ett område med enorm nederbörd och urlakad berggrund, och genom gödslingen har man kommit upp i en primärproduktion, som ligger i närheten av Babine Lakes. Djurplankton ökade till en tiodubbling av vikten (biomassan) och tog omhand ökningen i primärproduktionen.

Antal sockeye-ungar och deras tillväxt ökade inte riktigt i samma grad, och Le Brasseur och Kennedy menar, att detta beror på att laxungarna vandrar vertikalt och endast tillbringar en mindre del av dygnet i den planktonrika, övre delen av sjön - som konsekvens av de vandringsimpulser som Brett närmare analyserat - medan djurplankton inte vertikaltvandrar i denna sjö i nämnvärd utsträckning. Efter första årets experiment betonades starkt, att sammansättningen av djurplankton inte hade ändrats, men senare har ganska stora svängningar inträffat enligt muntligt meddelande. I författarnas tolkning av dessa svängningar spelar predationseffekter en underordnad roll. Man fäster bl a stor vikt vid att näringssalterna injicierats i djupare skikt i sjön det tredje året i avsikt att få en ökad produktion i ett djuplager, där laxungarna vistades en stor del av dygnet.

Det finns tydliga skillnader i djurplanktonsammansättningen i de tre sjöarna, den mycket oligotrofa Great Central Lake, Babine Lake där Johnson påvisat tecken på otillräcklig födotillgång och där Brett antar att laxungarnas vertikaltvandring framkallas just av födounderskott och slutligen Shuswap där årsklasserna av laxungar inte är beroende av födotillgången och under de flesta år inte gick så hårt åt djurplanktonbeståndet. Att i detalj tolka dessa olikheter i djurplanktonsammansättning mellan sjöarna måste rimligtvis göras av en biolog, som är väl insatt i materialet och själv arbetat med dessa sjöar.

B 9 Kootenay Lake, förändringar i djurplankton under 15 år, E.R. Zyblut, T.G. Northcote

I denna sjö, där indianlax är en viktig konsument av djurplankton, har mängden (biomassan) av djurplankton ökat två-tre gånger under loppet av dessa 15 år. Närsalttillgången och primärproduktionen har ökat avsevärt under samma period på grund av fosfattetillförsel från en fabrik, och dessutom har Mysis introducerats. Den viktigaste förändringen i artsammansättningen är att Daphnia och Bosmina minskat men Diaphanosoma ökat, och Zyblut anser, att ett storleksstyrt urval av stora Cladocerer när indianlaxen tar sitt byte förklarar förändringen tillsammans med ett antal andra faktorer, som också varit aktiva under denna 15-årsperiod. Northcote betonar ökningen i copepoder, som tillgodosgjort sig den ökade primärproduktionen, och i sin tur kan underhålla ett större bestånd av indianlax, vilken lever på copepoder under sina första år. Eftersom indianlax är en viktig planktonpredator, borde den vara ansvarig för eventuella förändringar i artsammansättningen, men någon sådan verkan kan inte utläsas ur Northcotes redogörelse.

B 10 Matematisk modell för storleksstyrd avbetningsmekanism

Parker och Sibert har utarbetat en speciell matematisk modell för storleksstyrt näringsval.

B 11 British Columbias bidrag till belysning av predationsproblematiken

I de sjöar, som presenterats här, har visserligen vissa olikheter i planktonsammansättningen kunnat noteras, men det är inte särskilt uppenbart att olikheterna återför sig till olikheter i laxungarnas predationstryck på djurplankton. Sjöarnas karaktär varierar mellan rätt skilda ytterligheter. En primärproduktion på 6 till 12 gram C per kvadratmeter och år anges för Great Central Lake, vilket ligger under eller i paritet med Babine Lake. I Babine Lake anges ett värde på 55 mg C per kvadratmeter och dygn under sommarförhållanden, som i sin tur kan jämföras med 380 à 900 mg C per kvadratmeter och dygn sommartid för den starkt fosforförorenade Kootenay Lake. Shuswap torde ligga närmare Babine än Kootenay. Trots naturliga och av människan framkallade variationer i näringsstandard, så är huvudintrycket en förvånansvärd stabilitet i dessa system. Det är i stort sett samma dominerande planktonformer, som går igen i sjö efter sjö, även om en närmare analys kan komma att påvisa effekter av storleksselektiv predation (Tabell 1). Det finns ju heller inte några verkligt radikala olikheter i fiskartsammansättningen!

Utom denna stabilitet vid "förstoring" av näringsstandard, kan British Columbia bidra till predationsproblematiken med en omsorgsfull teoretisk analys av predation, inte bara genom den omenämnda storleksselektionsmodellen, utan också genom att en stor andel i universitetets forskningsvolym vid Institute for Animal Resource Ecology riktats mot predationsmodellernas teori. Lika betydelsefullt för predationsproblematiken fisk-djurplankton är de mycket omsorgsfullt genomarbetade analyserna av Great Central Lakes och Babine Lakes biologi. Man vet var olika planktonarter går, var laxungarna går, hur de och plankton rör sig under vertikalvandringar dygnet runt. Man kan beräkna födokonsumtion, energivinst och energiförbrukning för plankton och fisk, och man är alltså mycket väl underrättad om sådana fakta som behövs för att förstå, hur just dessa arter kan överleva tillsammans.

LITTERATUR

Föregående uppsats är sammanställd med ledning av muntliga uppgifter erhållna vid studiebesök i Canada 1972 samt följande litteratur.

INLEDNING

Milbrink, G. 1971. Fiskpredation och Eutrofiering - en litteraturöversikt. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (10). 22 p.

Nilsson, N.-A. och B. Pejler, 1973. On the relation between fishfauna and zooplankton composition in North Swedish lakes: Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm 53. (Under tryckning.)

A BETNINGENS EFFEKT

A 1 Geen, G.H. och B.T. Hargrave, 1966. Primary and secondary production in Bras d'Or Lake, Nova Scotia. Verh.int. Ver.Limnol. 16: 333-340.

Hargrave, B.T. och G.H. Geen, 1968. Phosphorus excretion by zooplankton. Limnol.& Oceanogr. 13(2): 332-342.

- och G.H. Geen, 1970. Effects of copepod grazing on two natural phytoplankton populations. J.Fish.Res.Bd Canada 27(8): 1395-1403.

A 2 Northcote, T.G. och P.A. Larkin, 1963. Western Canada. Ur Limnology in North America. Red.: D.G. Frey. Madison. p. 451-485.

A 3 Parsons, T.R., K. Stephens, M. Takashi, R.J. LeBrasseur, O.D. Kennedy, W.E. Barraclough och D. Robinson, 1972. The fertilization of Great Central Lake. Fish.Bull.U.S. 70(1): 13-48.

A 4 Hurlbert, S.H., J. Zedler och D. Fairbanks, 1972. Ecosystem alterations by mosquitofish (*Gambusia affinis*) predation. Science 195(4022): 639-641.

Milbrink, G. 1971. Fiskpredation och Eutrofiering - en litteraturöversikt. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (10). 22 p.

Arnold, D.E. 1971. Ingestion, assimilation, survival and reproduction by *Daphnia pulex* fed seven species of blue-green algae. Limnol.& Oceanogr. 16(6): 906-920.

B DJURPLANKTON OCH PLANKTONÄTANDE FISKARS PREDATION

B 1 Kennedy, W.A. 1943. The whitefish, *Coregonus clupeaformis* (Mitchill), of Lake Opeongo, Algonquin Park, Ontario. Univ.Toronto biol.Ser. 51: 21-66.

B 2 Se A 1!

B 3 Burns, C.W. och F.H. Rigler, 1967. Comparison of filtering rates of *Daphnia rosea* in lake water and in suspensions of yeast. Limnol.& Oceanogr. 12(3): 492-505.

- Burns, C.W. 1968. The relation between body size of filter-feeding Cladocera and the maximum size of particle ingested. *Limnol. & Oceanogr.* 13(4): 675-678.
- 1969. Particle size and sedimentation in the feeding behaviour of two species of *Daphnia*. *Limnol. & Oceanogr.* 14(3): 392-402.
- Haney, J.F. 1971. An in situ method for the measurement of zooplankton grazing rates. *Limnol. & Oceanogr.* 16(6): 970-977.
- Thesis. Univ. Toronto.
- Mc Mahon, J.W. och F.H. Rigler, 1965. Feeding rate of *Daphnia magna* Straus in different food labeled with radioactive phosphorus. *Limnol. & Oceanogr.* 10(1): 105-114.
- B 4 Bell, R.K. och F.J. Ward, 1970. Incorporation of organic carbon by *Daphnia pulex*. *Limnol. & Oceanogr.* 15(5): 713-726.
- B 5 Se B 3 och B 4!
- Taub, F.B. och A.M. Dollar, 1968. The nutritional inadequacy of *Chlorella* and *Chlamydomonas* as food for *Daphnia pulex*. *Limnol. & Oceanogr.* 13(4): 607-617.
- Arnold, D.E. 1971. Ingestion assimilation survival and reproduction by *Daphnia pulex* fed seven species of blue-green algae. *Limnol. & Oceanogr.* 16(6): 906-920.
- B 6 Patalas, K. 1971. The Crustacean plankton communities of lakes. *Trans. Amer. micr. Soc.* 90: 117-118.
- Wong, B. och F.J. Ward, 1972. Size selection of *Daphnia pulicaria* by yellow perch (*Perca flavescens*) fry in West Blue Lake, Manitoba. *J. Fish. Res. Bd Canada* 29(12): 1761-1764.
- Lindström, T. 1962. Life history of whitefish young in two lake reservoirs. *Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm* 44: 113-144.
- B 8 Great Central Lake: Se A 3!
- Babine Lake:
- Johnson, W.E. 1961. Aspects of the ecology of a pelagic, zooplankton-eating fish. *Verh. int. Ver. Limnol.* 14: 727-731.
- MacDonald, J.G. 1969. Distribution, growth and survival of sockeye fry. *J. Fish. Res. Bd Canada* 26(2): 229-267.
- Narver, D.W. 1970. Diel vertical movements and feeding of underyearling sockeye salmon and the limnetic zooplankton in Babine Lake, British Columbia. *J. Fish. Res. Bd Canada* 27(2): 281-316.
- Brett, J.R. 1971. Energetic responses of salmon to temperature. *Amer. Zoologist* 11: 99-113.

Shuswap Lake:

- Ward, F.J. 1957. Seasonal and annual changes in availability of the adult Crustacean plankters of Shuswap Lake. Progr.Rep.int.Pacif.Salm.Fish.Comm. 4. 56 p.
- och P.A. Larkin, 1964. Cyclic dominance in Adam River sockeye salmon. Progr.Rep.int.Pacif.Salm.Fish.Comm. 11. 116 p.
- B 9 Zyblut, E.R. 1970. Long-term changes in the limnology and macrozooplankton of a large British Columbia lake. J.Fish.Res.Bd Canada 27(7): 1239-1250.
- Northcote, T.G. 1972. Some effects of mysid introduction and nutrient enrichment on a large oligotrophic lake and its salmonids. Verh.int.Ver.Limnol. 18: 1096-1106.
- B 10 Parker, R.R. 1971. Size selective predation among juvenile salmonid fishes in a British Columbia inlet. J.Fish. Res.Bd Canada 28(10): 1503-1510.
- Sibert, J. och R.R. Parker, 1972. A model of juvenile pink salmon growth in the estuary. Tech.Rep.Fish.Res.Bd Canada 321: 1-62. (Manuskript status.)

SUMMARY: GRAZING AND PREDATION - A SHORT SURVEY OF CANADIAN
RESEARCH IN PELAGIC ECOSYSTEMS

A number of Canadian papers are reviewed. The papers are dealing with zooplankton grazing on phytoplankton and fish predation on zooplankton. Information obtained during a visit to Canada in the year 1972 is also included.

Tabell 1. Fyra sjöar i British Columbia med planktonätande laxungar. Planktondjuren är inte rankade på annat sätt än att parentes satts om de mindre allmänna när detta framgår av källorna.

| Namn | Viktigaste planktonätande fiskart | Primärproduktion: mg C/m ² och g C/m ² sommardygn och år | Viktigaste kräftdjursplankton i sjön | Viktigaste kräftdjursplankton i födan |
|--------------------|-----------------------------------|--|--|---------------------------------------|
| Shuswap Lake | Sockeye Indianlax | Oligotrof men troligen mer produktiv än kustregionens sjöar (t ex den följande) | Diaptomus ashlandi Cyclops bicuspidatus Epishura nevadensis Daphnia hyal. mendotae " longiremis Bosmina longirostris Diaphanosoma brachyurum Leptodora kindtii | + (+)? + (+)? + (+)? + (+)? |
| Great Central Lake | Sockeye | 6 à 12 | Diaptomus oregonensis " (kenai) Cyclops bicuspid. th. " (vernalis) Epishura nevadensis Daphnia longiremis " (pulex) Bosmina coregoni Holopedium gibberum (Scapholebris, Polyphemus och Alona) | + + |
| Babine Lake | Sockeye | 55 | Diaptomus ashlandi " pribilofensis Cyclops scutifer Epishura nevadensis Heterocope septentrionalis Daphnia longispina Bosmina coregoni (Holopedium gibberum) | + + + |
| Kootenay Lake | Indianlax | 380-900 | Diaptomus ashlandi " (kenai) Cyclops bicuspidatus th. (Epishura nevadensis) Daphnia galeata mendotae Bosmina coregoni Diaphanosoma leuchtenbergianum (Scapholebris, Leptodora o. Ceriodaphnia | + + |