



Miljø- og Energiministeriet
Danmarks Miljøundersøgelser, 1998

Lavvandede søers økologi

– Biologiske samspil i de frie vandmasser

Doktordisputats

Faglig rapport fra DMU, nr. 248

Erik Jeppesen

Afdeling for Sø- og Fjordøkologi

Datablad

Titel:	Lavvandede søers økologi – Biologiske samspil i de frie vandmasser
Undertitel:	Doktordisputats
Forfatter: Afdeling:	Erik Jeppesen Afdeling for Sø- og Fjordøkologi
Serietitel og nummer:	Doktordisputats, Faglig rapport fra DMU nr. 248
Udgiver:	Miljø- og Energiministeriet Danmarks Miljøundersøgelser©
URL:	http://www.dmu.dk
Udgivelsestidspunkt:	Oktober 1998
Layout: Tegninger:	Kathe Møgelvang og Henrik Flagstad Rasmussen Kathe Møgelvang og Juana Jacobsen
Bedes citeret:	Jeppesen, E. (1998): Lavvandede søers økologi – Biologiske samspil i de frie vandmasser. Doktordisputats. Danmarks Miljøundersøgelser. 60 s. - Faglig rapport fra DMU nr. 248. Gengivelse tilladt med tydelig kildeangivelse.
Abstract:	Afhandlingen er en dansk sammenfatning af 25 udvalgte, originale, videnskabelige artikler. I juni 1998 blev afhandlingen accepteret af det Naturvidenskabelige Fakultet ved Københavns Universitet til forsvar for den naturvidenskabelige doktorgrad. I afhandlingen beskrives, hvordan de biologiske samfund og samspil i de frie vandmasser ændres både langs en næringsstof- og en dybdegradient i fersk- og brakvands-søer. Speciel vægt er lagt på den rolle, som fisk og undervandsplanter spiller for lavvandede søers struktur og funktion. Andre emner, der behandles, er årsager til træghed ved ændret næringsstofflørsel samt mulighederne for at bruge biomanipulation som sørestaurerings-værktøj. Forskningsstrategien har omfattet tværgående analyser af data fra mange søer, eksperimenter i hele søer, eksperimentelle forsøg i større indhegninger i feltet samt palæoøkologiske analyser af biologiske rester i søbunden.
Frie emneord:	Søer, lavvandede, ferskvand, brakvand, biologiske samfund, biologiske samspil, fisk, plankton, undervandsplanter, næringsstoffer, massebalancer, indsvingning, sørestaurering, biomanipulation, alternative ligevægts-tilstande.
ISBN:	87-7772-415-1
ISSN:	0905-815X
Papirkvalitet: Tryk: Sideantal: Oplag:	Cyclus Print Silkeborg Bogtryk 60 500
Pris:	kr. 100,- (inkl. 25% moms, ekskl. forsendelse)
Supplerende oplysninger:	Denne danske udgave af doktordisputatsen indeholder ikke de 25 videnskabelige primærartikler. Disse findes kun i den engelske version med titlen: The Ecology of Shallow Lakes - Trophic interactions in the pelagial. Doctors Dissertation - NERI Technical Report No. 247. 420 pp.
Købes hos:	Danmarks Miljøundersøgelser Vejlsøvej 25 Postboks 314 8600 Silkeborg Tlf. 89 20 14 00 Fax. 89 20 14 14

Indhold

Forord	5
1 Oversigt over primærafhandlinger	7
2 Baggrund, forskningsstrategi og afhandlingens hovedtema	9
2.1 Baggrund	9
2.2 Hovedtema og forskningsstrategi	10
3 Prædator kontrol kontra ressource kontrol	13
3.1 Prædationstryk på zooplankton langs en fosforgradient	14
3.2 Sæsonvariation i prædator kontrol	16
3.3 Lavvandede kontra dybe søer	17
4 Alternative ligevægtstilstande i lavvandede søer	21
4.1 Undervandsplanternes stabiliserende rolle	22
4.2 Træghed i respons på en reduktion i næringsstofftilførslen	27
4.3 Søbygård Sø - et eksempel på kemisk betinget træghed og betydningen af fisk	29
4.4 Væng Sø - et eksempel på biologisk træghed og effekten af et indgreb i fiskebestanden	32
4.5 Tværgående analyse af biomanipulationsforsøg	34
4.6 Effekter af fiskeindgreb på næringsstofniveau og næringsstofftilbageholdelse	34
5 Den historiske udvikling i næringsstofniveau og biologiske samfund	37
6 Brakvandssøer	41
7 Resumé og fremtidige forskningsbehov	45
7.1 Resumé	45
7.2 Fremtidige forskningsbehov	46
8 Referencer	49
Danmarks Miljøundersøgelser	60

Forord

Afhandlingen er en dansk sammenfatning af 25 udvalgte primærafhandlinger. Den er i juni 1997 indleveret til Københavns Universitet med henblik på bedømmelse for den naturvidenskabelige doktorgrad.

Arbejdet, som danner grundlaget for afhandlingen, er udført på Miljøstyrelsens Ferskvandslaboratorium og efter dannelsen af Danmarks Miljøundersøgelser (DMU) i 1988 videreført i DMU's afdeling for Ferskvandsøkologi og siden i afdelingen for Sø- og Fjordøkologi. Jeg vil takke min arbejdsplads og skiftende chefer (Carsten Hunding, Torben Moth Iversen og Kurt Nielsen) for gode arbejdsbetingelser. En særlig dybfølt tak skal gå til søgruppens tidligere og nuværende AC'ere (Martin Søndergaard, Torben L. Lauridsen, Jens Peder Jensen, Erik Mortensen, Esben Agerbo, Mogens Erlandsen, Peter Kristensen, Anne Mette Hansen og Ole Sortkjær) og teknikere (Lone Nørgård, Lissa Skov Hansen, Birte Laustsen, Jane Stougaard-Pedersen, Karina Jensen, John Glargaard og Lisbet Sortkjær) for aktivt samspil og hyggeligt samvær i de forløbne år. En speciel stor tak til Martin Søndergaard for det mangeårige tætte parløb både på det faglige plan og i bestræbelserne på at holde gruppen intakt i en tid med markant stigende krav til en ekstern finansiering af aktiviteterne. TAP'ernes overordentligt effektive og højt kvalificerede indsats har været yderst værdifuld. Deres evne til at omsætte kaos til orden har været meget værdsat. Det har også været en glæde at mærke TAP'ernes store interesse og forståelse for prøveakkumuleringen i kælderen!! Det har varmet i svære stunder! Også en meget stor tak til sekretærerne Anne Mette Poulsen og Pia Sørensen for hurtigt og effektivt at omsætte hieroglyffer til tekst og jysk-engelsk til acceptabelt nu-engelsk, og til Kathe Møgelvang, Juana Jacobsen og Henrik Flagstad Rasmussen for hjælp med det grafiske arbejde igennem årene og i forbindelse med afhandlingen.

En stor tak skal også gå til mine udenlandske kollegaer i teamet „The Shallow Lakers“ for inspirerende, frugtbart og fornøjeligt samarbejde og her især til Brian Moss, Marten Scheffer, Marie-Louise Meijer, Harry Hosper, Geoff Phillips, Martin Perrow, Stuart Mitchell, Ellen van Donk, Eddy Lammens og Bjørn Faafeng. Sammen har vi vist, at „shallow lakes“ er kommet for at blive. Specielt stor tak til Brian Moss for på et tidligt tidspunkt sammen med Geoff Phillips at have vist vejen og til Marten Scheffer for sine klare fremstillinger af komplekse problemstillinger. Undervejs er jeg også blevet væsentligt inspireret af Wisconsin-gruppen ledet af Stephen R. Carpenter og James F. Kitchell.

Igennem årene har jeg haft et værdifuldt og frugtbart samarbejde med en lang række personer på danske forskningsinstitutter og i miljøforvaltningerne. Specielt vil jeg fremhæve Torben M. Iversen, som in-

troducerede mig til videnskaben, selv om han forkastede mit oprindelige (og gode) specialeoplæg, og efterfølgende hjalp mig på vej i de første år og siden som min chef; Kaj Sand-Jensen og Niels Thyssen for mange værdifulde diskussioner; Morten Søndergaard for effektivt fagligt samarbejde i SMP-projekter og SMP-ledelse, og John Anderson, Bent Odgaard, Peter Rasmussen samt "lille" og "store" K(C)laus (Klaus Brodersen og Claus Lindegaard) for fornøjeligt samvær og aktiv fælles indsats på mudderbunden. Tak til Søren Berg og Lene Jacobsen for at dele mange våde nætter i feltindhegningerne. Jeg vil også gerne rette en stor tak til miljøteknikerne i amtskommunerne. Mange af resultaterne i denne afhandling er blevet til i en tæt dialog med eller i direkte samarbejde med amtskommunale medarbejdere. Det har været til stor inspiration (forhåbentligt for begge parter). I flere af artiklerne er de amtskommunale overvågningsdata anvendt, og jeg takker for muligheden herfor.

Martin Søndergaard, Bo Riemann, Bent Odgaard, Kurt Nielsen, Peter Kofoed Bjørnsen, Bent Lauge Madsen og Torben Lauridsen takkes for kritisk gennemlæsning af afhandlingen.

Også nogle tanker til mine afdøde forældre, Anna og Aksel Jeppesen, for at give mig en god start samt til mine søskende bestående af (d)ov(re)hovedet Inge, kludekræmmeren Bjarne "Skjern" plus deres respektive familier. Deres interesse har været legendarisk - ikke mindst for, om de nu via skatten finansierede mine rejser til fjerne egne af verden, eller om pengene kom fra andre kanaler.

Min største tak skal gå til Kirsten Christoffersen for fagligt samarbejde, kritiske kommentarer undervejs og til afhandlingen samt for kærlig omsorg og for som regel tålmodigt at have hørt på mine mange begejstrede udgydelser om livet i de lavvandede søer. Hendes kat Rilles store interesse for de dele af afhandlingen, der omhandler fisk, eller måske snarere for tastaturet på den bærbare har kostet adskillige filer undervejs i processen og ca. 1 årsværk. Også en bette tanke til Kirstens nærmeste familie.

Endelig vil jeg takke Carlsbergfondet for økonomisk støtte til færdiggørelsen af afhandlingen. Undervejs har undersøgelserne modtaget værdifuld støtte fra bl.a. Statens Naturvidenskabelige Forskningsråd, Det Strategiske Miljøforskningsprogram, Kommissionen for Videnskabelige Undersøgelser i Grønland, Åge V. Jensens Fond samt fra Miljøstyrelsen og Skov- og Naturstyrelsen.

1 Oversigt over primærafhandlinger

(Primærafhandlingerne findes i den engelske udgave af disputatsen)

Afhandlingerne omfatter vedlagte artikler. Der refereres til de angivne numre i sammenfatningen.

- 1 Jeppesen, E., M. Søndergaard, E. Mortensen, P. Kristensen, B. Riemann, H.J. Jensen, J.P. Müller, O. Sortkjær, J.P. Jensen, K. Christoffersen, S. Bosselmann & E. Dall (1990): Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic temperate lakes 1: cross-analysis of three Danish case-studies. – *Hydrobiologia* 200/201: 205-218.
- 2 Jeppesen, E., J.P. Jensen, P. Kristensen, M. Søndergaard, E. Mortensen, O. Sortkjær & K. Olrik (1990): Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic, temperate lakes 2: threshold levels, long-term stability and conclusions. – *Hydrobiologia* 200/201: 219-227.
- 3 Jeppesen, E., M. Søndergaard, O. Sortkjær, E. Mortensen & P. Kristensen (1990): Interactions between phytoplankton, zooplankton and fish in a shallow, hypertrophic lake: a study on phytoplankton collapses in Lake Søbygård, Denmark. – *Hydrobiologia* 191: 139-148.
- 4 Jeppesen, E., P. Kristensen, J.P. Jensen, M. Søndergaard, E. Mortensen & T. Lauridsen (1991): Recovery resilience following a reduction in external phosphorus loading of shallow, eutrophic Danish lakes: duration, regulating factors and methods for overcoming resilience. – *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 48: 127-148.
- 5 Jeppesen, E., O. Sortkjær, M. Søndergaard & M. Erlandsen (1992): Impact of a trophic cascade on heterotrophic bacterioplankton production in two shallow fish-manipulated lakes. – *Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol.* 37: 219-231.
- 6 Jeppesen, E., M. Søndergaard, E. Kanstrup, B. Petersen, R.B. Henriksen, M. Hammershøj, E. Mortensen, J.P. Jensen & A. Have (1994): Does the impact of nutrients on the biological structure and function of brackish and freshwater lakes differ? – *Hydrobiologia* 275/276: 15-30.
- 7 Jeppesen, E., E. Agerbo Madsen, J. P. Jensen & N. J. Anderson (1996): Reconstructing the past density of planktivorous fish and trophic structure from sedimentary zooplankton fossils: a surface sediment calibration data set from shallow lakes. – *Freshw. Biol.* 36: 115-127.
- 8 Jeppesen, E., J.P. Jensen, M. Søndergaard & O. Sortkjær (1996): Fish-induced changes in zooplankton grazing on phytoplankton and bacterioplankton: a long-term study in shallow hypertrophic Lake Søbygård. – *J. Plank. Res.* 18: 1605-1625.
- 9 Jeppesen, E., M. Erlandsen & M. Søndergaard (1997): Can simple empirical equations describe the seasonal dynamics of bacterioplankton in lakes: an eight year study in shallow hypertrophic and biologically highly dynamic Lake Søbygård, Denmark. – *Microb. Ecol.* 34: 11-26.
- 10 Jeppesen, E., J. P. Jensen, M. Søndergaard, T. Lauridsen, L.J. Pedersen & L. Jensen (1997): Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. – *Hydrobiologia* 342/343: 151-164.
- 11 Jeppesen, E., T. Lauridsen, S.F. Mitchell & C. Burns (1997): Do planktivorous fish structure the zooplankton communities in New Zealand lakes? – *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.* 31: 163-173.
- 12 Jeppesen, E., M. Søndergaard, J.P. Jensen, E. Kanstrup & B. Petersen (1998): Macrophytes and turbidity in brackish lakes with special emphasis on the role of top-down control. In: E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard & K. Christoffersen (Eds.), *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. Ecological Studies. Springer Verlag, 131: 369-380.
- 13 Jeppesen, E., T.L. Lauridsen, T. Kairesalo & M. Perrow (1998): Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton interactions in lakes. In: E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard & K. Christoffersen (Eds.), *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. Ecological Studies. Springer Verlag, 131: 91-114.
- 14 Jeppesen, E., M. Søndergaard, M. Søndergaard, K. Christoffersen, K. Jürgens, J. Theil-Nielsen & L. Schlüter (submitted): Cascading trophic interactions in the littoral zone of a shallow lake.
- 15 Jeppesen, E., J. P. Jensen, J. Windolf, T. Lauridsen, M. Søndergaard, K. Sandby & P. Hald Møller (1998): Changes in nitrogen retention in shallow eutrophic lakes following a decline in density of cyprinids. – *Arch. Hydrobiol.* 142: 129-152.
- 16 Jeppesen, E., M. Søndergaard, J.P. Jensen, E. Mortensen & T. Jørgensen (1998): Cascading trophic interactions from fish to bacteria and nutrients after reduced sewage loading: a 18 year study of a shallow hypertrophic lake. – *Ecosystems* 1: 250-267.

- 17 Jeppesen, E., M. Søndergaard, B. Kronvang, J.P. Jensen, L.M. Svendsen & T. Lauridsen (1998): Lake and catchment management in Denmark. In: D. Harper, A. Ferguson, B. Brierley & G. Phillips (Eds.), Ecological basis for lake and reservoir management. – Hydrobiologia.
- 18 Jensen, J.P., E. Jeppesen, P. Kristensen, P.B. Christensen & M. Søndergaard (1992): Nitrogen loss and denitrification as studied in relation to reductions in nitrogen loading in a shallow, hypertrophic lake (Lake Søbygård, Denmark). – Int. Revue gesamt. Hydrobiol. 77: 29-42.
- 19 Jensen, J.P., E. Jeppesen, K. Olrik & P. Kristensen (1994): Impact of nutrients and physical factors on the shift from cyanobacterial to chlorophyte dominance in shallow Danish lakes. – Can. J. Fish. Aquat. Sci. 51: 1692-1699.
- 20 Lauridsen, T., L.J. Pedersen, E. Jeppesen & M. Søndergaard (1996): The importance of macrophyte bed size for cladoceran composition and horizontal migration in a shallow lake. – J. Plank. Res. 18: 2283-2294.
- 21 Meijer, M-L., E. Jeppesen, E. Van Donk., B. Moss, M. Scheffer, E. Lammens, E. Van Nes, J.A. Berkum, G. J. de Jong, B.A. Faafeng & J.P. Jensen (1994): Long-term responses to fish-stock reduction in small shallow lakes: Interpretation of five year results of four biomanipulation cases in the Netherlands and Denmark. – Hydrobiologia 275/276: 457-466.
- 22 Scheffer, M., S.H. Hosper, M.-L. Meijer, B. Moss & E. Jeppesen (1993): Alternative equilibria in shallow lakes. – Trends Ecol. Evol. 8: 275-279.
- 23 Schriver, P., J. Bøgestrand, E. Jeppesen & M. Søndergaard (1995): Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton-phytoplankton interactions: large-scale enclosure experiments in a shallow eutrophic lake. – Freshw. Biol. 33: 255-270.
- 24 Søndergaard, M., E. Jeppesen & S. Berg (1997): Pike (*Esox Lucius* L.) stocking as a biomanipulation tool. 2. Effects on lower trophic levels in Lake Lyng (Denmark). – Hydrobiologia 342/343: 319-325.
- 25 Aaser, H.F., E. Jeppesen & M. Søndergaard (1995): Seasonal dynamics of the mysid *Neomysis integer* and its predation on the copepod *Eurytemora affinis* in a shallow hypertrophic brackish lake. – Mar. Ecol. Prog. Ser. 127: 47-56.

2 Baggrund, forskningsstrategi og afhandlingens hovedtema

2.1 Baggrund

De danske søer er gennemgående meget næringsrige og uklare, det sidste på grund af en høj vækst af mikroskopiske alger (fytoplankton). Vandets gennemsigtighed (sigtdybden) er således mindre end 1 m om sommeren i 65% af søerne og mindre end 2 m i 90% af søerne (Kristensen et al. 1990). Sådan har det imidlertid ikke altid været. Undersøgelser foretaget ved århundredeskiftet og i første halvdel af dette århundrede samt studier af dyre- og planterester i søbunden peger på, at de fleste danske søer for mellem 50 og 200 år siden var klarvandede (afsnit 5). De lavvandede søer havde en udbredt undervandsvegetation, og ud fra erfaringer fra endnu klarvandede søer må det antages, at de havde et rigt dyreliv under søoverfladen og mange vandfugle, som knopsvane (*Cygnus olor*), blishøns (*Fulica atra*) og forskellige arter af dykænder (Fig. 1). Siden er søerne blevet næringsberiget (eutrofieret) som følge af afvanding, spildevandstilledning samt ibrugtagning af fosfatholdige vaskemidler og kunstgødning.

En forøget næringsstofftilførsel har ført til en række ændringer i søernes biologiske samfund (Fig. 1-3). I toppen af fødekæden, hvor fiskene befinder sig, er der sket markante ændringer. Aborre (*Perca fluviatilis*) og gedde (*Esox lucius*), som begge er potentielle rovfisk, var tidligere dominerende fiskearter

i danske søer. I takt med eutrofieringen har de mistet deres betydning, og i stedet er skalle (*Rutilus rutilus*) og brasen (*Abramis brama*) blevet dominerende (Fig. 3). Samtidig er biomassen af fisk steget (Fig. 2). Skalle og brasen æder bl.a. zooplankton (de er zooplanktivore), hvorfor øget dominans af disse arter og den større biomasse har betydet øget prædationstryk på zooplankton. Med færre zooplankton er zooplanktonets græsningstryk på fytoplanktonet mindsket. Forholdet mellem biomassen af zooplankton og fytoplankton i danske søer falder således fra 0,5-0,8 i de næringsfattige søer til mindre end 0,2, når fosforkoncentrationen overstiger 0,10-0,15 mg P l⁻¹ (Fig. 2). Dette sidste er så lavt, at zooplankton ikke vil kunne kontrollere fytoplankton, som i næringsrige søer typisk kan have turnover-tider på 0,5-2 dage (Reynolds 1984). Med aftagende græsningstryk og øget næringsstofftilførsel er biomassen af fytoplankton steget, og det har betydet mindsket sigtdybde, hvilket så igen har forringet undervandsplanternes vækstbetingelser. Planterne er forsvundet eller gået stærkt tilbage, og dermed er fødegrundlaget for en række fuglearter også væk. Resultatet er blevet en sø med store bestande af skalle og brasen, masseforekomst af fytoplankton, få eller ingen undervandsplanter og en meget reduceret fuglebestand domineret af fiskeædende arter som toppet lappedykker (*Podiceps cristatus*) (Fig. 1-3).

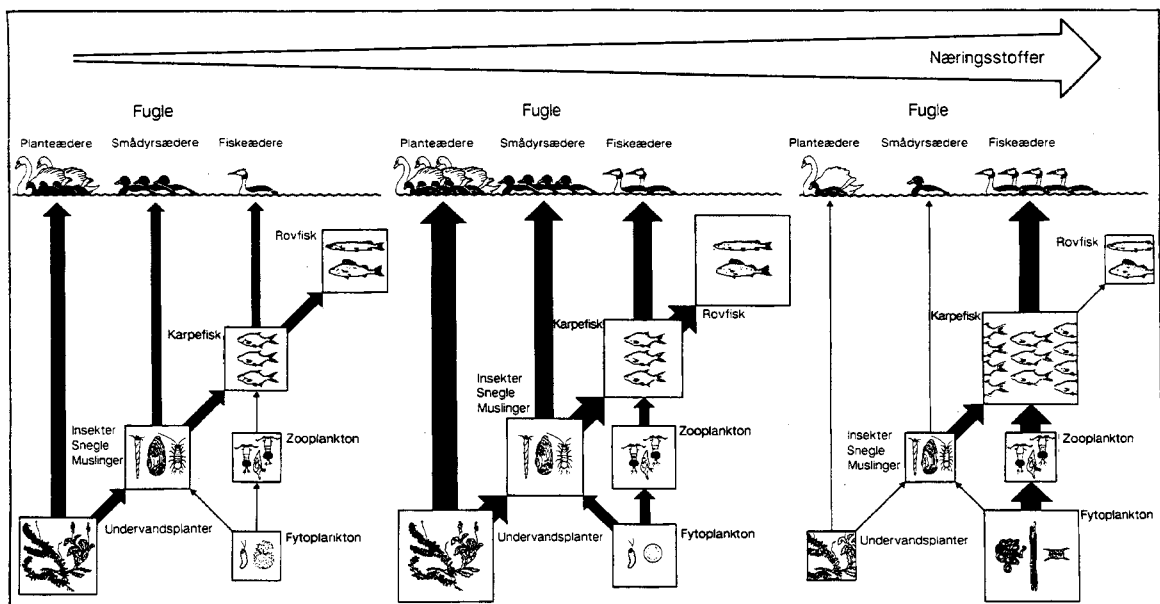


Fig. 1. Skitse af hvordan de biologiske samfund og betydning af nogle procesveje ændres, når tilførslen af næringsstof øges (fra venstre mod højre). Hovedparten af de danske søer befinder sig i dag i den højre side af skalaen, mens de i sidste århundrede typisk lå til venstre. Delvis efter Andersson et al. (1990).

I disse år gøres der en stor indsats for at mindske næringsstoffiltførslen til søerne. Der er således i de sidste 20 år sket en markant nedgang i tilførslen fra spildevand, både fordi der er etableret fosforrensning og i nogle tilfælde også kvælstofrensning på anlæggene, og fordi spildevandet er afskåret fra nogle søer. Endvidere arbejdes der på at forbedre kapaciteten til at tilbageholde og omsætte næringsstofferne i oplandet til søerne, f.eks. ved at etablere bræmmer langs vandløb, retablere vådområder,

ændre vedligeholdelsespraksis og ved at føre kanaliserede vandløb tilbage til deres oprindelige snoede forløb m.v. Disse foranstaltninger og hidtil især indgreb over for spildevand har medført en betydelig nedgang i fosforkoncentrationen i vandløb, der løber til søer (17). Det har dog kun sjældent ført til en umiddelbar forbedring af miljøtilstanden i søerne. Det kan skyldes, at den eksterne tilførsel ikke er reduceret i tilstrækkelig grad. Der kan nemlig først forventes væsentlige ændringer i de biologiske samfund og sigtddyden, når fosforkoncentrationen er bragt ned under 0,1-0,2 mg P l⁻¹ (Fig. 2).

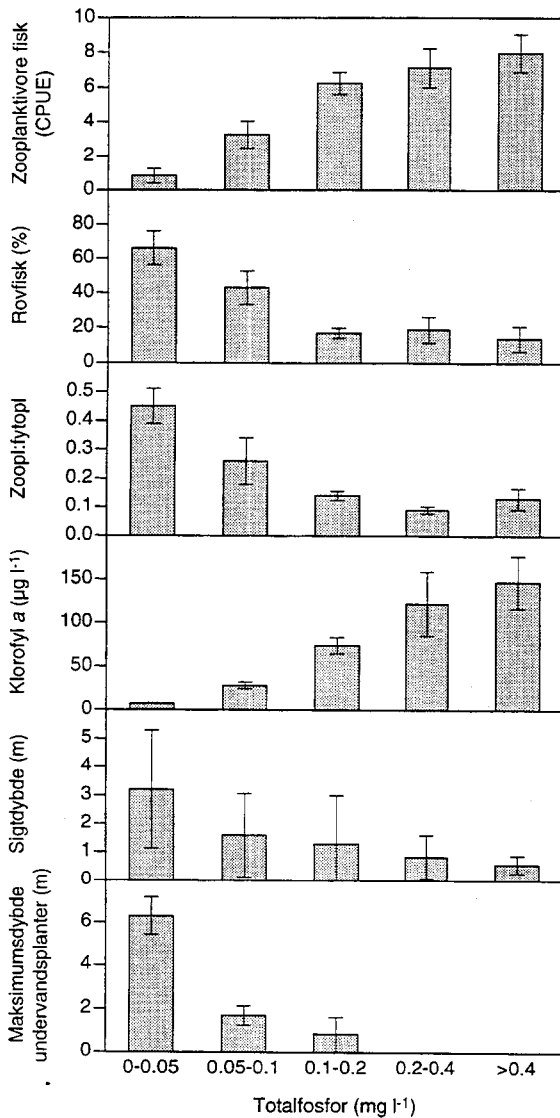


Fig. 2. Biomasse af zooplanktivore fisk (CPUE, fangst pr. net i biologiske oversigtsgarn, 14 maskevidder mellem 6,25-75 mm) i august i danske søer afbildet mod sommerrmiddelkoncentrationen af totalfosfor i søvandet (n = 65). Ligeledes er vist procentdelen af rovfisk, sommerrmiddel (1. maj - 1. okt.) af zooplankton:fytoplankton biomasseforholdet, koncentrationen af klorofyl a i epilimnion, sigtddyden og maksimumsdybden for undervandsplanter versus totalfosfor. Middelt ± SD for de fem fosforgrupper er vist. Bemærk, at x-aksen ikke er lineær. Effekten af ændringer i totalfosfor på de biologiske samfund og fysisk-kemiske variable er særlig stor ved lave fosforkoncentrationer, mens der kun sker små ændringer, når totalfosfor er større end 0,1-0,2 mg P l⁻¹ (fra 17).

Men selv når den eksterne næringsstofftilførsel er reduceret tilstrækkeligt, har der ofte vist sig at være en træghed mod forbedringer (afsnit 4). Der kan gå 10-30 år eller mere, før en ny ligevægt har indstillet sig, tilpasset den lavere næringsstofftilførsel (4, 17). For at fremskynde forbedringen foretages der i dag mange steder sørestaureringer. I Danmark har de omfattet fysisk-kemiske metoder f.eks. sedimentfjernelse, som i Brabrand Sø ved Århus (*Århus Kommune og Århus Amtskommune 1996*) eller iltning af bundvand. Iltningen kan ske ved at tilføre ren ilt til bundvandet som i Hald Sø ved Viborg (*Rasmussen 1995*) eller nitrat som i Lyng Sø ved Silkeborg (*M. Søndergaard & E. Jeppesen, unpubl.*). Desuden anvendes biologiske metoder som opfiskning af karpes fisk som skalle og brasen, udsætning af rovfisk eller beskyttelse og udplantning af undervandsplanter (afsnit 4).

2.2 Hovedtema og forskningsstrategi

Den typiske danske sø er lavvandet. 52% af de ca. 500 søer, som er registreret i sødatabasen på DMU, har en middeldybde på mindre end 2 m og kun 3% en middeldybde på mere en 10 m (*Kristensen et al. 1990*). Alligevel har søforskningen indtil for få år siden været koncentreret omkring de dybe søer. Frem til midten af 1980'erne var de mest intensive og længerevarende økologiske studier således gennemført i Esrom Sø (f.eks. *Jónasson 1972, 1977*), Furesøen (*Berg et al. 1958*) og Mossø (*Riemann & Mathiesen 1977*). Også i udlandet har søforskningen med få undtagelser været koncentreret om dybe søer. De lavvandede søer afviger imidlertid på afgørende punkter fra dybe søer. De dybe søer er ofte sommerlagdelte, hvor et varmt overfladelag er adskilt fra et koldt bundlag. Det betyder ringere udveksling af næringsstoffer og ilt mellem bund- og overfladelag om sommeren end i de lavvandede søer, som typisk er fuldt opblandede. En lav vanddybde betyder endvidere, at en større del af det stof, som produceres i vandmasserne, sedimenteres og omsættes i søbunden, og hvis lysforholdene ellers tillader det, at en større del af primærproduktionen foregår på søbundens overflade. Bunden i lavvandede søer spiller derfor en langt større rolle i stofomsætning og i reguleringen af de biologiske samfund i de frie

vandmasser end i dybe søer – den bentisk-pelagiske kobling er større. Dertil kommer, at byttedyr i de frie vandmasser har vanskeligere ved at skjule sig for deres prædatorer i lavvandede søer. Endelig kan en større del af søarealet koloniseres af undervandsplanter i de lavvandede søer, og disse planter har vist sig at have overordentlig stor regulerende virkning på søerne. Det er derfor åbenbart, at den økologiske indsigt, som er opnået ved studier af dybe søer, kun delvist kan overføres til lavvandede søer.

Da jeg i 1984 blev bedt om at starte en søgruppe ved det daværende Miljøstyrelsens Ferskvandslaboratorium i Silkeborg (nu DMU), var det naturligt, at interessen blev koncentreret om lavvandede søer. Ud over at det er den hyppigst forekommende søtype i Danmark, er det også de lavvandede søer, som har været udsat for den stærkeste eutrofiering. Det kunne derfor forventes, at trægheden mod forbedring var særlig stor for disse søer. Vi har koncentreret forskningsindsatsen om retableringsfasen, der følger efter en reduktion i næringsstofftilførslen, og om mulighederne for at fremskynde forbedringer i

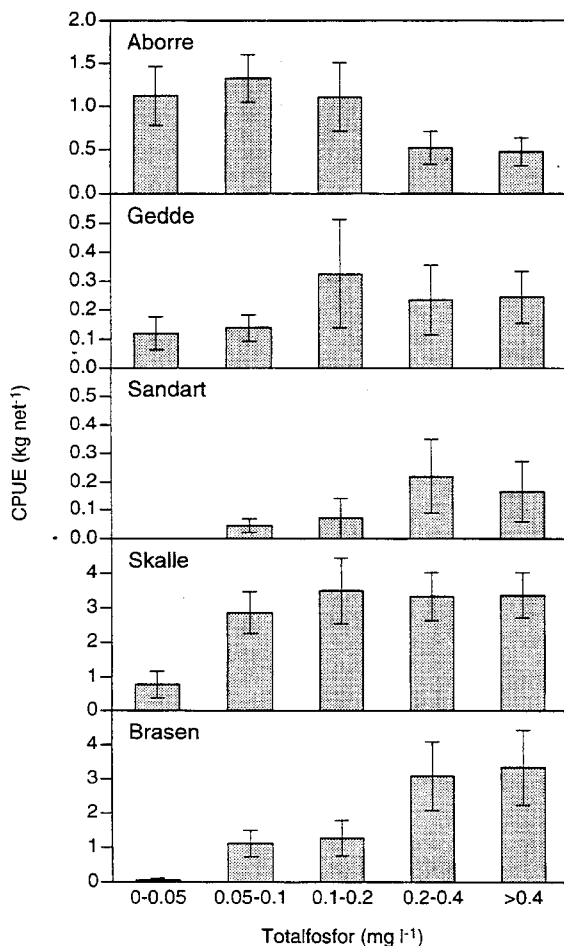


Fig. 3. Biomassen (CPUE, fangst pr. net i biologiske oversigtsgam \pm SD, jvf. Fig. 2) af forskellige kvantitative betydende fiskearter i danske søer afbildet mod middelkoncentrationen af totalfosfor om sommeren (E. Jeppesen, upubl.)

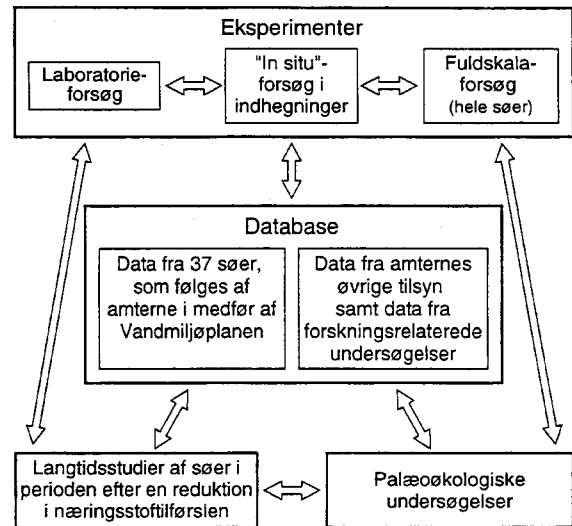


Fig. 4. Skitse af forskningsstrategien i Søgruppen på DMU. Der arbejdes interaktivt på mange niveauer, og der er et tæt samspil mellem forskning og den amtskommunale overvågning.

miljøtilstanden ved sørestaurering. Vi har anvendt en flerstrengt forskningsstrategi (Fig. 4), som har omfattet tværgående analyser af data fra mange søer og langtidsstudier i søer, som er ved at indstille sig på en ny ligevægt efter en reduktion i næringsstofftilførslen. Vi har endvidere gennemført felteksperimenter i fuld skala og i eksperimentelle indhegninger, og i nogle tilfælde er disse forsøg fulgt op af eksperimenter i laboratoriet. Endelig har vi i de seneste år inddraget en palæoøkologisk synsvinkel i forskningen.

Emnet for afhandlingen er lavvandede søers økologi. Hovedvægten er lagt på de biologiske samspil i de frie vandmasser, og jeg vil endvidere illustrere, hvordan den opnåede viden har kunnet anvendes i forbindelse med sørestaurering. Hovedparten af afhandlingen omhandler ferskvandssøer, men i et afsluttende kapitel vil jeg diskutere biologisk struktur og samspil i brakvandssøer, der på afgørende punkter afviger fra forholdene i ferskvandssøer. Kapitel 3 omhandler regulerende faktorer i fødekæden i de frie vandmasser. Hovedvægten er lagt på at diskutere fisk og herunder fiskeyngelens rolle, og hvordan deres betydning ændres langs en næringsstofgradient og gennem sæsonen. Desuden diskuteres forskelle mellem dybe og lavvandede søer. Kapitel 4 fokuserer på, hvordan de lavvandede søers økosystem ændres ved stigende og faldende næringsstofftilførsel, herunder hvad der betinger træghed. Desuden diskuteres muligheden af, at der ved intermediære næringsstoffkoncentrationer kan optræde alternative ligevægtstilstande samt årsager hertil. Endelig vurderes det, om søenes tilstandsforbedring efter en reduktion i næringsstofftilførslen kan fremmes ved indgreb i det biologiske system (biomanipulation). I kapitel 5 præsenteres en metode til at beskrive den historiske udvikling i søers biologiske samfund og miljøtilstanden ud fra analy-

ser af dyre- og planterester i søbunden. Der vises endvidere eksempler på rekonstruktion af antallet af zooplanktivore fisk. Kapitel 6 omhandler brakvandssøer, der på en række punkter afviger fra møn-

stret, man finder i ferskvandssøerne. Endelig gives der i kapitel 7 et kort resumé, og der peges på fremtidige forskningsbehov inden for emneområdet.

3 Prædator kontrol kontra ressourcekontrol

Der har i de senere år været en intens debat om, hvad der regulerer de biologiske samfund og samspil i søers frie vandmasser. Hvis man går 10-20 år tilbage var den fremherskende holdning med få undtagelser (f.eks. *Hrbáček et al. 1961, Brooks & Dodson 1965, Brooks 1969*), at fødekæderne primært er reguleret „fra nedenu“ dvs. via de tilgængelige ressourcer, eksempelvis at fytoplankton reguleres af næringsstoffer og lys, og zooplankton af fytoplankton, etc. Dette kaldes ressourcekontrol eller „bottom up control“ (sensu *McQueen et al. 1986*). Samme tankegang lå også til grund for de omfattende IBP-undersøgelser, som gennemførtes verden over i perioden 1965-1975, og som havde til formål at bestemme primærproduktion samt energiflow igennem fødekæder i bl.a. limniske systemer (*Golterman 1990*). Siden har man imidlertid erkendt, at forholdene er mere komplicerede, og at fødekæderne i nogle tilfælde er stærkt reguleret „fra oven“ (kaldet prædator kontrol eller „top down control“), dvs. at zooplankton er reguleret af fisk og fytoplankton af zooplankton, etc. (*Carpenter et al. 1985; Gulati et al. 1990; Carpenter & Kitchell 1993; Mortensen et al. 1994*). Der er dog forskellige opfattelser af, hvordan balancen mellem ressourcekontrol og prædator kontrol ændres langs en næringsstofgradient.

Persson et al. (1988) har med udgangspunkt i Fretwell's (1977) og Oksanen et al.'s (1981) arbejder i terrestriske miljøer fremført, at græsningstrykket på fytoplankton vil afhænge af antallet af fødekædeled, og at det vil være stort i søer med et lige antal led (f.eks. søer med kun zooplankton og fytoplankton eller søer med rovfisk, zooplanktivore fisk, zooplankton og fytoplankton), og lavt i søer med et ulige antal led. Prædator kontrollen skulle derfor være størst i fødekæder med et lige antal led (2, 4, etc.) og ressourcekontrollen størst i fødekæder med et ulige antal led.

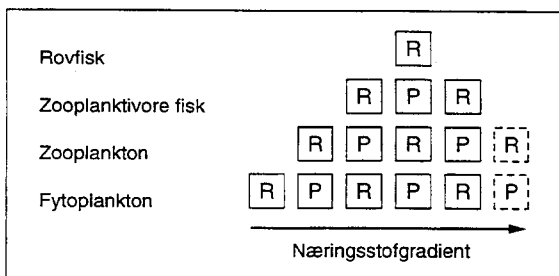


Fig. 5. Illustration af udviklingen i antallet af fødekædeled langs en næringsstofgradient i de frie vandmasser i søer. R = ressourcekontrol, P = prædator-/græsning kontrol. Den toleddede kæde ved de højeste næringsstofniveauer er tilføjet af forfatteren, ellers efter Persson et al. (1988).

Persson et al. (1988) fremførte endvidere, at der med stigende næringsstofforsyning vil ske en gradvis stigning i antallet af fødekædeled fra ét led i de mest næringsfattige søer (fytoplankton) over to led (+ zooplankton) til tre led (+ zooplanktivore fisk) og fire led (+ rovfisk), hvorefter fødekæden i næringsrige søer vil reduceres til tre led, fordi rovfisk bliver uden betydning. Her kunne tilføjes et toleddet system i de mest næringsrige søer, hvor også de zooplanktivore fisk mindskes i betydning på grund af hyppig fiske død (Fig. 5) (se afsnit 4.3).

Der er flere illustrative eksempler, som støtter hypotesen (*Persson et al. 1992; Wurtsbaugh 1992; Hansson 1992*). Der er dog også mange undtagelser både fra søer og vandløb (*Leibold 1990; Flecker & Townsend 1994; McIntosh & Townsend 1994; Mazumder 1994; Brett & Goldman 1996*). Disse afvigelser kan eksempelvis forklares ved adfærsændringer hos fisk og deres byttedyr, som mindsker prædationsrisikoen (*McIntosh & Townsend 1994*), og ved ændringer i sammensætning af primærproducenter i retning af græsningresistente former ved høj tæthed af græssere. Desuden forekommer der på hvert fødekædeniveau ofte flere arter med variabel følsomhed for potentielle predatorer, og nogle arter optræder på flere fødekædeniveauer eller ændrer fødevalg med alderen. Simple fødekæder forekommer derfor kun sjældent i naturen.

Baseret på statistiske analyser af eksperimentelle data anførte *McQueen et al. (1986, 1989)*, at ressourcekontrollen er størst i bunden af fødekæden (f.eks. mellem næringsstoffer og fytoplankton), men aftager op gennem fødekæden, og omvendt, at prædator kontrollen er størst i toppen af kæden og aftager nedefter (Fig. 6). De anførte endvidere, at prædator kontrol er størst i næringsfattige søer og lav i næringsrige søer, bl.a. fordi sidstnævnte søtype domineres af blågrøn alger, som vanskeligt kan håndteres af zooplankton. I direkte modstrid hermed anførte *Sarnelle (1992)*, at ændringer i biomassen af zooplanktivore fisk har størst virkning på fytoplankton (via zooplankton) i næringsrige søer.

Endelig har *Elser & Goldman (1990)* og *Carney & Elser (1990)* argumenteret for, at zooplanktonets græsningstryk på fytoplankton er:

- lavt i næringsfattige søer, fordi næringsstilgængeligheden er lav, og zooplanktonet domineres af vandlopper, som ikke er så effektive græssere som de store cladocæer.

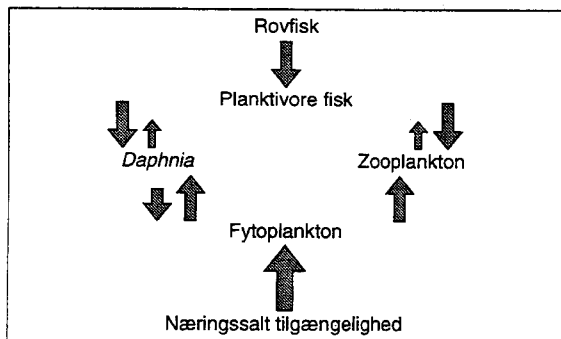


Fig. 6. Illustration af ændringer i betydningen af ressource- og prædator kontrol gennem fødekæden. Længden af pilene angiver styrken af regressionssammenhænge mellem fødekædeniveauerne (hældningen) og bredden forklaringsprocenten (r^2). Figuren indikerer, at fytoplankton især reguleres af næringsstoffer og kun er påvirket væsentligt af zooplankton, når *Daphnia* er til stede. Zooplanktonets vækstkapacitet påvirkes af fytoplankton, men den realiserede biomasse af prædation fra zooplanktivore fisk. Endelig kan de zooplanktivore fisk være stærkt reguleret af rovfisk (omarbejdet efter McQueen et al. 1986).

- højt i middelnæringsrige søer, hvor zooplankton domineres af den effektive græsser, *Daphnia*.
- lavt i næringsrige søer, fordi fytoplanktonet her domineres af græsningsresistente arter af eksempelvis blågrønalg.

Især i de seneste år har flere undersøgelser peget på betydningen af at inddrage næringsstofrecirkulation i vurderingen af styrken af prædator- og resourcekontrol (McNaughton 1988; DeAngelis 1992; Sterner & Hessen 1994; Hessen 1997). Kulstof(C): kvælstof(N):fosfor(P) forholdet i vævet varierer nemlig betydeligt både inden for arter på et givet fødekædeled, hvilket kan få afsmittende, indirekte virkninger på de biologiske samspil. Eksempelvis vil en forøgelse i prædationstrykket på zooplankton mindske cladoceer: vandloppeforholdet, fordi fiskene oftest præderer selektivt på cladoceer. Dette vil mindske N:P forholdet i de stoffer, som zooplankton udskiller, fordi N:P forholdet i vandlopper er større end i cladoceer, og dermed vil der potentielt være større risiko for dominans af blågrønalg (Sterner et al. 1992; Hessen 1997).

I flere af de kommende afsnit vil jeg diskutere disse hypoteser med udgangspunkt i egne undersøgelser.

3.1 Prædationstryk på zooplankton langs en fosforgradient

Den stigende biomasse af zooplanktivore fisk, som er observeret i danske søer, når fosforkoncentrationen stiger (Fig. 2 og 3), kunne indikere, at prædator kontrollen på zooplankton er størst i næringsrige søer. Det behøver dog ikke at være tilfældet. I næringsfattige søer er væksten af zooplankton på populationsniveau generelt lavere end i næringsrige søer på grund af lavere føde-

koncentration (Lampert & Muck 1985). Zooplanktonet har derfor på trods af en lavere fisketæthed forventeligt sværere ved at kompensere for prædation fra fisk end i næringsrige søer. Dertil kommer, at vandets gennemsigtighed er større, hvilket gør zooplanktonet mere synligt for visuelt jagende, zooplanktivore fisk. Endelig kan rovfisk helt mangle i disse søer, f.eks. hvis fiskebestanden, som tilfældet er i nogle søer, alene består af dværgformer af fjeldørred (*Salvelinus alpinus*) (Hofer & Medgyesy 1997), eller de kan være svagt repræsenteret i andre ørred dominerede søer (tendens til treleddet kæde, jvf. Persson et al. 1988). Man kunne derfor forestille sig, at prædationstrykket på det større zooplankton er unimodalt relateret til næringsstofniveauet, dvs. at prædationstrykket er:

- højt i næringsfattige søer på grund af lav vækst af byttedyrs zooplankton, klart vand og manglende eller svagt udviklet rovfiskebestand.
- lavt i moderat næringsrige søer, hvor der er mere føde til rådighed for zooplankton, hvor der er relativt mange rovfisk til at kontrollere zooplanktivore fisk og hvor undervandsplanter yder skjul for zooplankton.
- lavt i middelnæringsrige søer, hvor vandet er uklart, hvilket kan give zooplankton et refugium mod visuelt jagende prædatorer, og hvor der fortsat er et vist prædationstryk fra rovfisk på zooplanktivore fisk.
- højt i meget næringsrige søer, hvor fiskebestanden er totalt domineret af zooplanktivore fisk og forekommer i stort antal.

For at belyse denne problemstilling nærmere har vi foretaget en tværgående analyse af data fra en række norske og danske søer. Dette datasæt udmærker sig ved at dække en væsentligt større næringsstofgradient end alle tidligere analyser. I analysen fokuserede vi på *Daphnia*, som på grund af sin størrelse er særlig sensitiv over for prædation fra fisk (Brooks & Dodson 1965). Vi fandt, at andelen af *Daphnia* i procent af den totale biomasse af cladoceer var højest ved 0,05-0,10 mg P l⁻¹ (median = 70%) og aftog markant til lave værdier (<7%) ved de højeste og laveste fosforkoncentrationer (Fig. 7). Dette stemmer godt med hypotesen. Det har tidligere været hævdet, at mangel på *Daphnia* i de næringsfattige søer skyldes, at de calanoide vandlopper har en konkurrencemæssig fordel ved lave fødekonzentrationer (McNaught 1975), men senere studier af Lampert & Muck (1985) og Schulze et al. (1995) har ikke kunnet bekræfte dette. I begge studier var tærskelkoncentrationen for positiv vækst på niveau med det, man finder i overordentligt næringsfattige søer (Schulze et al. 1995). I næringsfattige, fisketomme søer i bjergområder og i arktiske egne er det da også *Daphnia* (*D. pulex* eller *D. pulicaria*) og ikke calanoide vandlopper, der typisk dominerer det filtrerende zooplankton (Røen 1977;

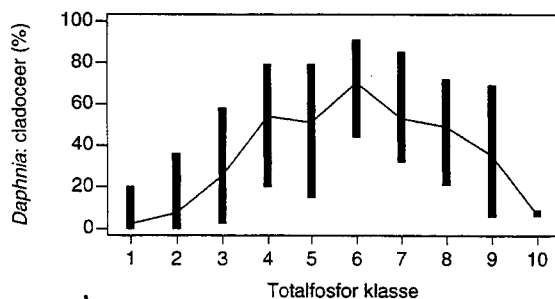


Fig. 7. Box-plot diagram, der viser *Daphnia*'s andel af den totale biomasse af cladoceer ("dafnier") om sommeren i 300 norske og danske søer med forskellig totalfosforindhold i søvandet. Median samt 25 og 75% fraktile er angivet.

Klasse (mg P l^{-1}): 1 = 0-0,003; 2 = 0,003-0,006; 3 = 0,006-0,0125; 4 = 0,0125-0,025; 5 = 0,025-0,050; 6 = 0,050-0,1; 7 = 0,1 - 0,2; 8 = 0,2-0,4; 9 = 0,4-0,8; 10 \geq 0,8. *Daphnia*'s andel er højest ved 0,05-0,1 mg P l^{-1} . (E. Jeppesen, B. Faafeng, J.P. Jensen & D. Hessen, upubl.).

Anderson 1980; Gliwicz 1985; Paul et al. 1996). At zooplankton i de næringsfattige søer synes at være særlig sensitivt over for fiskeprædation understøttes af, at introduktion af potentielt zooplanktivore ørreder kan føre til en markant reduktion eller total elimination af *Daphnia* spp. i disse søer (Anderson 1980; Paul et al. 1996).

Undersøgelser på New Zealand

For yderligere at belyse fiskenes rolle i næringsfattige søer foretog vi sammen med kollegaer på University of Otago undersøgelser i en række lavvandede søer i den sydlige del af New Zealand. Den fremherskende opfattelse har været, at fisk ikke påvirker mængden og sammensætningen af zooplankton væsentligt i new zealandske søer (Chapman et al. 1975, 1985; Burns & Xu 1990; Burns 1992). Denne opfattelse er baseret på det faktum, at der kun findes få obligate zooplanktivore fiskearter i disse søer, og at disse arter kun forekommer i nogle søer (Chapman et al. 1985). Der er ligeledes kun få invertebratprædatorer i de frie vandmasser (Chapman et al. 1985; Burns 1992), og endelig tyder en del undersøgelser på fødebegrænsning som en central regulerende faktor (Burns 1979, 1992; Chapman et al. 1985).

Erfaringer fra de danske søer taler dog for en betydelig effekt af prædation fra fisk i new zealandske søer (11). For det første har yngelen af de ofte talrigt forekommende, men overvejede bentisk-levende, endemiske arter, som f.eks. common bully (*Gobiomorphus cotidianus*) og upland bully (*Philypnodon breviceps*), en planktonisk levevis i de første måneder af deres liv (Staples 1975). Tilmed gyder både common og upland bully flere gange i løbet af sommeren, hvilket ifølge vore erfaringer (6) skulle medføre et vedvarende højt yngelprædationsstryk på zooplanktonet. For det andet er arter af ørred (*Salmo trutta*, *Oncorhynchus mykiss*) dominerende top-prædatorer i mange af søerne. Disse arter æder foruden fisk også invertebrater som snegle, krebs og insekter i new zealandske søer (Mitchell et al., unpubl. results), og de er derfor formentligt relativt svage prædatorer i sammenligning med f.eks.

aborre og gedde. Dertil kommer, at ørred også æder de større former af zooplankton (f.eks. Swift 1970; Lynott et al. 1995; Sægrov et al. 1996). For det tredje er zooplanktonsamfundet helt domineret af små arter, og endelig er biomasseforholdet mellem zooplankton og fytoplankton i de fleste af søerne lavt i forhold til nordeuropæiske søer (Malthus & Mitchell 1990).

Med udgangspunkt i danske undersøgelser af fiskenes regulerende rolle foretog vi en sammenlignende analyse af data fra limnologiske undersøgelser i udvalgte new zealandske og danske søer (11). Vi konkluderede, at zooplanktonsamfundet i de new zealandske søer i høj grad synes styret af prædation fra fisk, måske endda i højere grad end i danske søer med tilsvarende næringsstofkoncentrationer. For at underbygge hypotesen foretog vi indhegningsforsøg i den næringsrige Tomahawk Lagoon. Resultaterne viste, at larver af common bully næsten helt eliminerede *Daphnia carinata* (den mest udbredte *Daphnia*-art) ved en tæthed på 8-16 nul- og etårige fisk m^{-2} . Til sammenligning kan tætheden af zooplanktivore fisk nå maksimumsværdier på 114-208 m^{-2} i new zealandske søer (Staples 1975; Rowe & Chisnall 1997). Desuden gennemførte vi studier i 25 lavvandede søer med forskellige næringsstofniveauer (fra 0,002-0,17 mg P l^{-1}) og fisketæthed (E. Jeppesen, et al., submitted). Resultaterne viste, at blandt cladoceerne var *D. carinata* dominerende i de fiskefrie søer, selv ved lave fosforkoncentrationer. Middelstore cladoceer, som *Ceriodaphnia*, dominerede i næringsfattige til moderat næringsrige søer, når der var fisk til stede, selv i lave tætheder, mens små og middelstore arter dominerede i næringsrige søer med stor fisketæthed.

Disse resultater understøtter hypotesen om, at prædation fra fisk spiller en central regulerende rolle for zooplanktonsamfundet i new zealandske søer. Resultaterne støtter ligeledes vores opfattelse af, at prædationsstrykket på store arter er stort i næringsfattige søer med fisk.

Effekter på fytoplankton

Vores resultater peger således på, at prædatorer kontrollen på det større zooplankton er stor i næringsfattige og næringsrige søer og lavere i middelnæringsrige søer. Spørgsmålet er så, om denne forskel i prædationskontrol på zooplankton har afsmittende virkning på det næste led i fødekæden, fytoplanktonet. Den tværgående analyse af de dansk-norske data viste, at forholdet mellem biomassen af zooplankton og fytoplankton om sommeren var relativt konstant og højt (~0,5) i fosforintervallet 0,003-0,050 mg P l^{-1} og herefter faldt jævnt ved øget fosforkoncentration (E. Jeppesen, B. Faafeng, J.P. Jensen & D. Hessen, unpubl.). Dette kunne tyde på, at den formodede høje prædatorer kontrol på zooplankton i de næringsrige søer kanaliseres ned gennem fødekæden, mens det samme ikke er tilfældet i de næringsfattige søer. Et skift til dominans af mindre zooplanktonarter har tilsyneladende ikke

samme virkning i næringsfattige søer som i næringsrige søer, måske fordi fytoplanktonet i de næringsfattige søer er stærkt ressourcekontrolleret og derfor ikke kan udnytte den formodede svagere græsningskontrol fra zooplankton. Selv om man skal være forsigtig med at drage for sikre konklusioner ud fra empiriske relationer og biomasseratioer, så tyder resultaterne på, at de afsmittende virkninger (kaldet kaskadevirkninger, *Carpenter et al. 1985*) på fytoplankton af ændringer i bio-

massen af zooplanktivore fisk er størst i næringsrige søer. Dette støtter hypotesen fremsat af Sarnelle (1992), men er i modstrid med McQueen et al.'s (1986) og Elser & Goldman's (1990) hypoteser.

3.2 Sæsonvariation i prædator kontrol

Den tværgående analyse af sødata, som er beskrevet i det foregående afsnit, var baseret på sommergennemsnitsdata. Der kan imidlertid være betydelige variationer i græsningsstrykket på fytoplankton gennem sæsonen (*Sommer et al. 1986*). Ud fra analyser af data fra danske søer fandt vi, at sæsonmønstret i græsningsstrykket på fytoplankton ændredes markant med ændret fosforkoncentration (10; Fig. 8). I de mere næringsfattige søer er det potentielle græsningstryk på fytoplankton højt i forsommeren, lavt midt på sommeren, og i nogle søer højt igen i sensommeren. Med stigende fosforkoncentration mindskedes forårs- og efterårstoppens størrelse imidlertid for til sidst næsten helt at forsvinde i søerne med meget høje fosforkoncentrationer og høj tæthed af zooplanktivore fisk (11). Samtidigt øgedes varigheden af sommerminimumet. Det har tidligere været hævdet, at den markante nedgang i zooplanktonets græsningstryk, som ses i mange søer midt på sommeren, kan tilskrives masseforekomst af blågrønalger, idet disse ofte er vanskeligt håndterbare for zooplankton. Desuden kan blågrønalger være toksiske, og endelig har de en forholdsvis lav næringsværdi for mange arter af zooplankton (se f.eks. review af *Bernardi & Guisanni 1990*). Vi fandt dog også en nedgang i søer, som var domineret af spiselige fytoplanktonarter som grøn-alger, og at mønstret gentog sig fra år til år i søer, som i nogle år var domineret af blågrønalger og i andre år af grøn-alger (*Windolf et al. 1993*). Dominans af blågrønalger synes derfor ikke at være den væsentligste grund til nedgangen i græsningsstrykket på fytoplankton om sommeren, hvilket er i modstrid med hypoteserne fremsat af McQueen et al. (1986) og Elser & Goldman (1990).

Fiskeyngelens rolle – eksempel fra Lyngsø

En række nyere undersøgelser peger på, at fiskeyngelen kan yde et stort prædationstryk på zooplankton om sommeren (f.eks. *Mills & Forney 1983*; *Cryer et al. 1986*; *Crowder et al. 1987*; *Mills et al. 1987*; *Luecke et al. 1990*), og yngelen optræder netop talrigt i de frie vandmasser på det tidspunkt, hvor græsningsstrykket på fytoplankton reduceres i danske søer. Prædation fra fiskeyngel vil også kunne forklare vore observationer af, at varigheden af perioden med lavt græsningstryk aftager med aftagende fosforkoncentration. De næringsfattige danske søer har som tidligere nævnt en høj rovfiskeprocent (Fig. 2 og 3) og kan derfor hurtigere og mere effektivt decimere antallet af yngel med et reduceret prædationstryk på zooplankton og dermed en hurtigere retablering af et højt græsningstryk på fytoplankton til følge (Fig. 8).

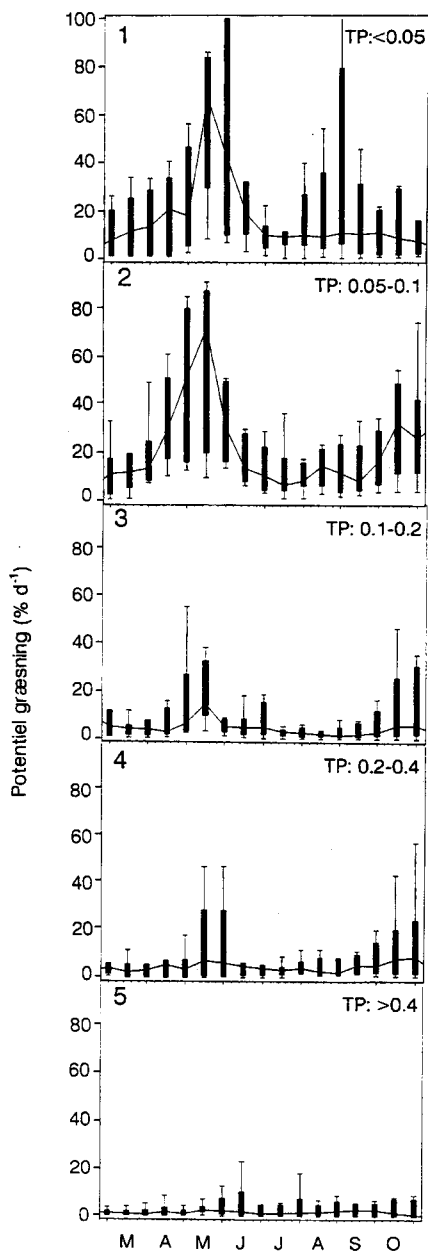


Fig. 8. Sæsonvariation i zooplanktonets potentielle græsningstryk på fytoplankton (% af fytoplanktonbiomassen, som er konsumeret pr. dag) afbildet mod sommermiddelkoncentrationen af totalfosfor (mg l^{-1}). Kurven viser medianværdien, 25-75% samt 10-90% fraktillerne. Hver fosforkoncentrationsinterval omfatter 6-10 søer. Det potentielle græsningstryk er beregnet ud fra den antagelse, at cladocæer og vandlopper konsumerer en fytoplanktonmængde svarende til henholdsvis 100% og 50% af deres biomasse pr. dag (fra 10).

Til belysning af fiskeyngelens betydning gennemførte vi fuldskala-eksperimenter i den næringsrige Lyng Sø (24; Berg et al. 1997). Over en femårsperiode blev der hver forsommer udsat geddeyngel i vekslende tæthed (0-3.600 ha⁻¹) med det formål at skabe forskelligt prædationstryk på yngel af de zooplanktivore fisk. Det lykkedes at opnå en betydelig gradient i tætheden af yngel over perioden (17-272 fisk net⁻¹), uden at der samtidig skete væsentlige ændringer i antallet af ældre fisk (Berg et al. 1997). Sideløbende skete der markante ændringer i tætheden af zooplankton, fytoplankton, fosforkoncentrationen og sigtddybden, hvilket indikerer kaskadevirkninger (Fig. 9). Med stigende tæthed af fiskeyngel steg koncentrationen af klorofyl og totalfosfor samt antallet af hjuldyr markant, mens sigtddybden og *Daphnia* spp.'s andel af antallet af cladoceer faldt betydeligt (24). Resultaterne understøtter således hypotesen om, at fiskeyngel kan have en væsentlig regulerende effekt på zoo- og fytoplankton. Effekter af skiftende yngelrekruttering i Søbygård Sø peger i samme retning (8, 16, se afsnit 4.3).

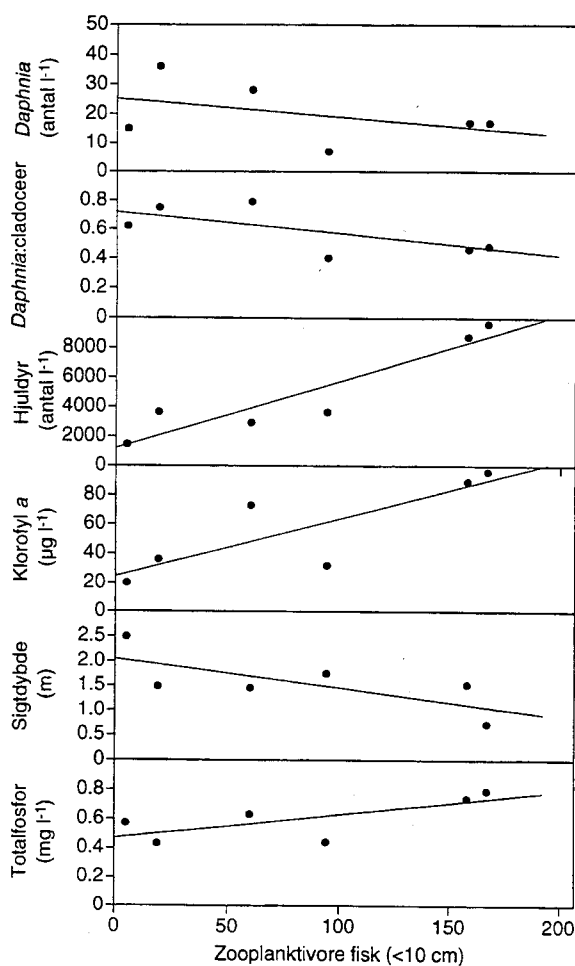


Fig. 9. Antallet af *Daphnia* og deres andel af det totale antal cladoceer, antallet af hjuldyr, klorofyl *a*, sigtddybden og middelmiddelt koncentrationen af totalfosfor i søvandet om sommeren afbildet mod antallet (CPUE) af zooplanktivore fisk (<math><10\text{ cm}</math>) i Lyng Sø igennem 6 år, hvor 0+ gedder (*Esox lucius*) blev udsat i forskelligt antal (0-3.600 individer ha⁻¹). CPUE er fangst pr. net i biologiske oversigtsgarn, jvf. Fig. 2 (fra 24).

Fiskeyngel synes altså at have en væsentlig indflydelse på zooplanktonets græsningskapacitet om sommeren i de næringsfattige og middelnæringsrige søer, mens dens betydning på kort sigt synes mindre i de meget næringsrige søer, fordi biomassen af fisk >0+ er tilstrækkelig stor til at kontrollere zooplanktonet året igennem (Fig. 8). I disse søer er cladoceerne da også hele året totalt domineret af små former som *Bosmina longirostris* (11). Fødebegrænsning kan ikke forklare det lave zooplanktongræsningsstryk, da fytoplanktonet i disse søer typisk domineres af grøn-alger, som er udmærket føde for nogle zooplanktonarter, bl.a. *Daphnia* spp.

3.3 Lavvandede kontra dybe søer

De empiriske data, som danner grundlag for Fig. 2, omfatter både lavvandede og dybe søer. Der synes imidlertid at være væsentlige forskelle i de biologiske samfund og samspil i henholdsvis dybe, lagdelte søer og lavvandede fuldtopblandede søer (10).

Større prædator kontrol i lavvandede søer

Tværgående analyser af data fra mange søer peger på, at biomassen og produktionen af fisk pr. arealenhed ved et givet næringsstofniveau er uafhængig af søens dybde (Hanson & Leggett 1982; Downing et al. 1990). Det betyder, at biomassen af fisk pr. volumenenhed er væsentligt større i lavvandede søer end i dybe søer (10). Det er derfor nærliggende at antage, at fiskenes prædationstryk på zooplankton alene af den grund stiger med aftagende middeldybde. Dertil kommer, at zooplankton i lavvandede søer (uden bundplanter) har vanskeligere ved at skjule sig for prædatorer. Det er således kendt, at zooplankton kan reducere risikoen for prædation fra fisk ved at foretage vertikale døgnvandring (f.eks. Lampert 1993). De søger skjul ved bunden eller på dybt vand i dagtimerne. Om natten, hvor de på grund af mørket er mindre udsatte for prædation fra de visuelt jagende fisk, vandrer de op i overfladelaget for at søge føde (Ringelberg 1991; Lampert 1993). Det er oplagt, at den lavere vanddybde og den høje koncentration af fisk i forening gør vertikal migration til et mindre effektivt antiprædator-beskyttelsesmiddel i lavvandede søer.

En forskydning i balancen mellem zooplankton og bunddyr peger også på et højere prædationstryk fra fisk i lavvandede søer (10). Hvis man ser bort fra meget vindeksponerede søer, er biomassen og produktionen af bunddyr generelt større i lavvandede søer (Hanson & Peters 1984; Lindegaard 1994). Det skyldes især, at det organiske materiale, som sedimenterer i de lavvandede søer på grund af den kortere sedimentationsvej, er væsentligt mindre nedbrudt end i dybe søer. Lave iltkoncentrationer i bundvandet i lagdelte søer kan ligeledes bidrage til en lavere produktion af bunddyr (Wiederholm 1976;

Jónasson 1972). Da zooplanktonbiomassen pr. areal-
 enhed er mindre i lavvandede søer aftager forholdet
 mellem biomassen af zooplankton og zoobenthos
 meget markant med aftagende middeldybde (22
 gange større i en sø med en middeldybde på 10 m

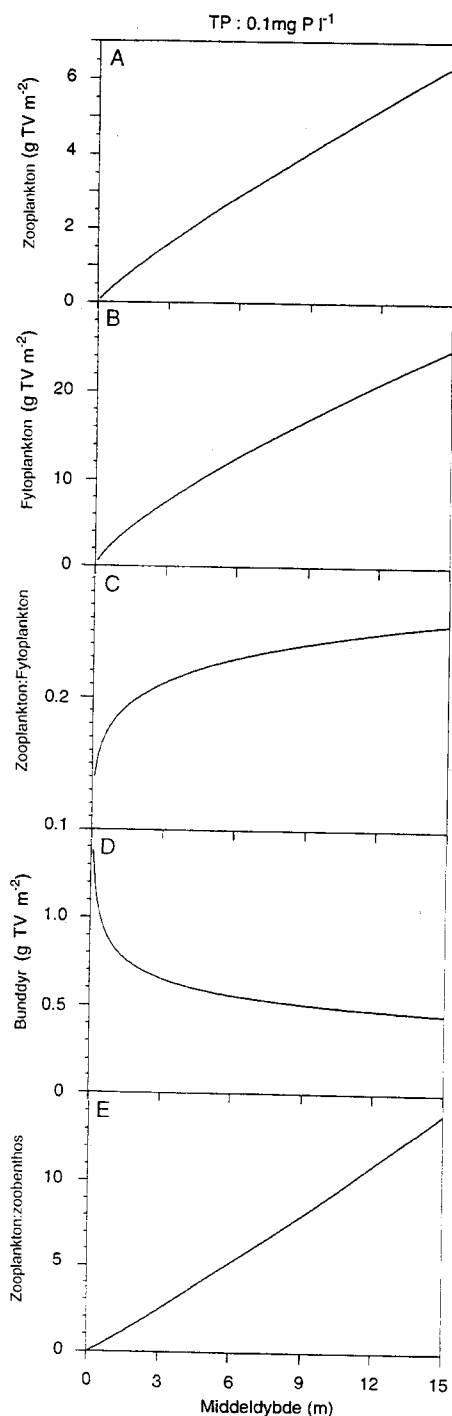


Fig. 10. Ændringer i biomasse pr. arealenhed af zooplankton og
 fytoplankton, forholdet mellem biomassen af zooplankton og
 fytoplankton pr. arealenhed, zoobenthosbiomassen og forholdet
 mellem biomassen af zooplankton og zoobenthos langs en dybde-
 gradient i søer med en totalfosforkoncentration i epilimnion på
 0,1 mg P l⁻¹. Kurverne i A og B er baseret på regressionsligninger
 fra danske søer, mens D kurven er baseret på en ligning fra *Hanson
 & Peters (1984)* (fra 10).

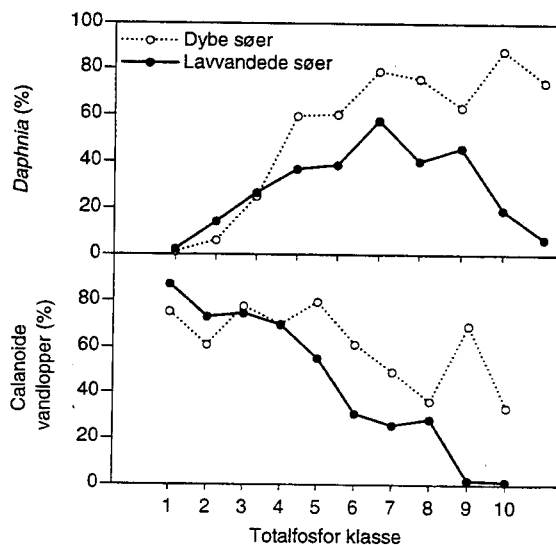


Fig. 11. Medianværdier af *Daphnia*'s andel i procent af den totale
 biomasse af cladoceer (medianværdi) og calanoide vandlopplers
 andel af den totale biomasse af vandloppler i dybe (>5 m) og lav-
 vandede søer (≤5 m) norske og danske søer afbildet mod middel-
 koncentrationen af totalfosfor i søvandet om sommeren (klasse-
 inddeling som i Fig. 7). Når totalfosfor er større end 0,0125 mg
 P l⁻¹, er andelen af *Daphnia* og af calanoide vandloppler størst i
 dybe søer. (*E. Jeppesen, B. Faafeng, J.P. Jensen & D. Hessen, unpubl.*)

end i en på 1 m, Fig. 10). De fleste zooplanktivore
 fisk er fakultativt zooplanktivore, idet de også le-
 ver af bunddyr. Den højere produktion af bunddyr
 i lavvandede søer muliggør, at fiskene i disse søer
 kan opretholde en større biomasse, end hvis zoo-
 plankton var den eneste fødekilde. Da fiskene hurtig
 kan skifte fra en bentisk til en pelagisk levevis,
 vil de have et større potentiale for at kontrollere
 zooplanktonet end i dybe søer.

Opfattelsen af, at fiskenes prædationstryk på zoo-
 plankton er størst i de lavvandede søer, understøt-
 tes af tværgående analyser af data fra danske og
 norske søer (*E. Jeppesen, B. Faafeng, J.P. Jensen & D.
 Hessen, unpubl.*, Fig. 11). Over en fosforkoncentration
 på 0,012-0,025 mg TP l⁻¹ var *Daphnia* i procent af
 biomassen af cladoceer og andelen af calanoide
 vandloppler i procent af alle vandloppler således
 større i dybe søer end i lavvandede søer (Fig. 11).
 De calanoide former af vandloppler er generelt
 mere udsatte for prædation fra fisk end cyclopoide
 former (*Winfield 1986*), og andelen af calanoide
 vandloppler kan således ligesom andelen af *Daphnia*
 være en indikator for, hvor stort prædationstrykket
 er fra fisk (11). Med et større prædationstryk på
 zooplankton bliver der derfor et lavere græsnings-
 tryk på fytoplankton, hvilket bekræftes af, at bio-
 masseforholdet mellem zooplankton og fytoplankton
 aftager med aftagende middeldybde (Fig. 10).

Større næringsstoffilgængelighed i lavvandede søer

Der er altså flere forhold, som peger på, at fiskenes
 regulerende rolle er større i lavvandede søer end i
 dybe søer. Dette forstærkes yderligere af, at kon-

trollen via næringsstoffer formentligt er lavere i de lavvandede søer, fordi der om sommeren er højere næringsstofkoncentrationer i den fotiske zone end i dybe søer med samme årsmiddelkoncentration (10). Det skyldes, at næringsstoffer, som frigøres fra søbunden, er i direkte kontakt med fytoplanktonet i lavvandede søer, mens de i de dybe, lagdelte søer forbliver i hypolimnion, til springlaget brydes i efteråret (nogle fytoplanktonarter kan dog via vandringer hente næringsstoffer i hypolimnion). Desuden fanges næringsstoffer, som sedimenterer med fytoplankton i hypolimnion i de lagdelte søer, mens de via nedbrydning i søbunden hurtigt vender tilbage til den fotiske zone i de lavvandede, fuldt-opblandede søer. Endvidere er temperaturen højere i bundvandet i lavvandede søer, hvilket stimulerer omsætningen og frigørelsen af næringsstoffer under aerobe forhold (Kamp Nielsen 1974; Jensen & Andersen 1992). Endelig kan den større prædation på bunddyr og detritus i lavvandede søer alt andet lige medføre en større næringsstoffrigivelse fra søbunden til vandfasen (Pérez-Fuentetaja et al. 1996;

Persson 1997) end i dybe søer. Det er karakteristisk, at forskellen i fosforkoncentrationen om sommeren i de to søtyper øges med øget årsmiddelfosforkoncentration (Fig. 12). Det samme er tilfældet for klorofyl *a*. Dog er der ikke en større klorofylkoncentration i lavvandede søer, når fosforkoncentrationen er lavere end $0,1 \text{ mg P l}^{-1}$. Det er netop i disse søer, man finder udbredt undervandsvegetation, som kan øge prædator kontrollen (jvf. afsnit 4).

Forskelle i fytoplanktondominans

Den mere effektive kontakt mellem søbunden og de frie vandmasser er formentligt også afgørende for, at fytoplanktonsamfundets respons på øget næringsstofftilførsel bliver forskellig. Tværgående analyser af data fra danske og norske søer (J.P. Jensen, B. Faafeng & E. Jeppesen, upubl. samt 19) har vist, at biomasseandelen af blågrøn alger i næringsrige søer på vore breddegrader som hovedregel er væsentligt mindre i lavvandede søer end i dybe søer. Desuden er grøn alger ofte dominerende i de meget næringsrige, lavvandede søer, hvor blågrøn alger

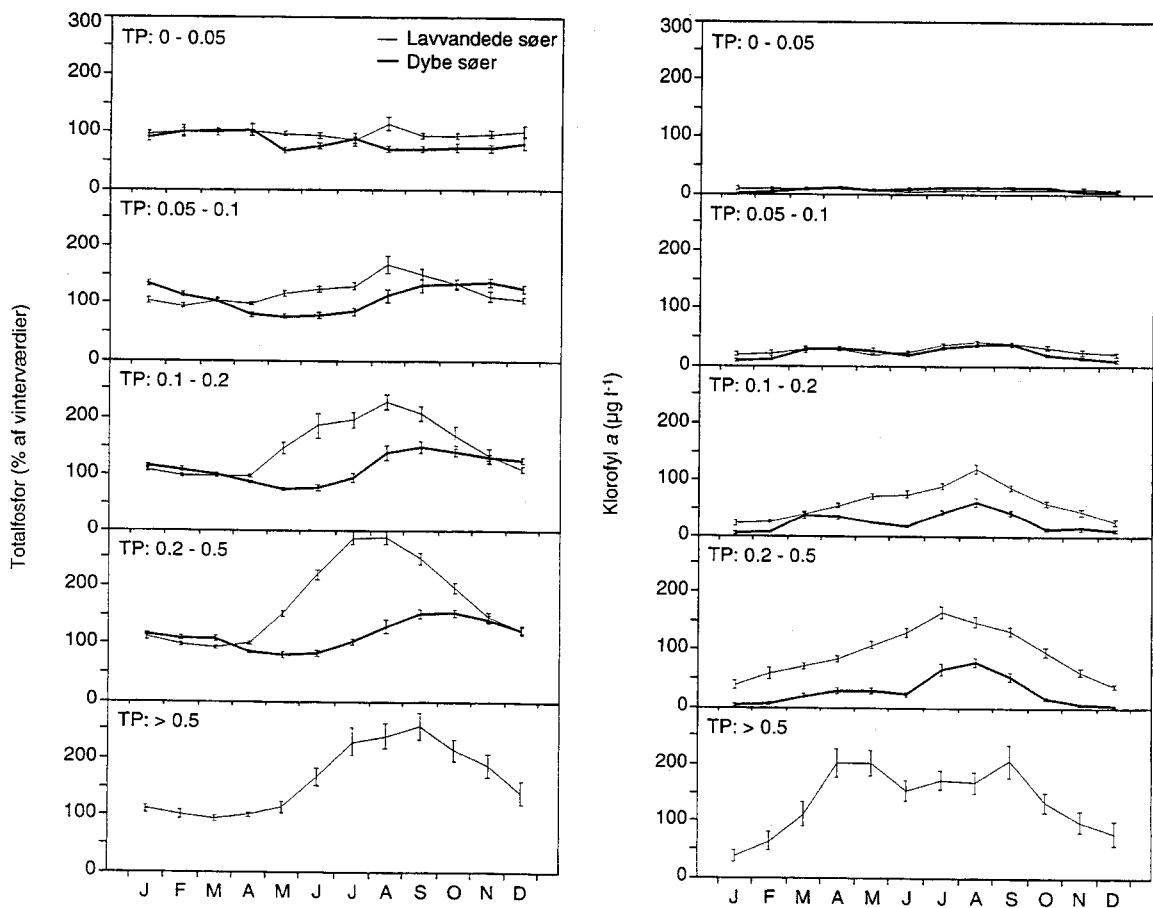


Fig. 12. Venstre: Sæsonvariation i koncentrationen af totalfosfor i epilimnion, udtrykt som procent af gennemsnittet i perioden 1. jan. til 1. apr. i en række danske søer med forskellige årsmiddelværdier af totalfosfor (TP, mg l^{-1}). Datasættet er inddelt i søer med en middeldybde $\leq 5 \text{ m}$ ($n = 101$) og $> 5 \text{ m}$ ($n = 42$). Højre: De tilhørende værdier for klorofyl *a*. Bemærk, at forskellen i totalfosfor om sommeren mellem lavvandede og dybe søer øges med øget totalfosforkoncentration, og at klorofyl *a* i de lavvandede søer ikke øges om sommeren i de to laveste fosforkategorier på trods af en øget fosforkoncentration. Det er netop ved disse fosforkoncentrationer, at undervandsplanter ofte er udbredt i lavvandede søer (fra 10 og E. Jeppesen & J.P. Jensen, upubl.)

forbliver dominerende i dybe søer. Årsagerne til disse forskelle er kun dårligt belyst. Blågrøn alger er karakteriseret ved at have stor evne til at holde på næringsstoffer (bl.a. lav specifik sedimentationshastighed) og ved at have relativt lave væksthastigheder (Reynolds 1984). De dominerende grøn alger (*Scenedesmus*, *Chlorella*) er hurtigtvoksende i næringsrige miljøer, men har høj tabsprocent ved sedimentation. Denne forskel bidrager til, at grøn alger har større betydning i de lavvandede, fuldtopblandede søer, hvor næringsstoffer, som nævnt ovenfor, løbende tilføres fra søbunden (1, 19). I lagdelte, dybe søer er der i højere grad behov for at bibeholde næringsstofferne i den fotiske zone. I de lavvandede søer forekommer der endvidere vindinduceret ophvirvling af bundmateriale (Kristensen et al. 1992) og temperatursvingninger både på døgnbasis og fra dag til dag (3). Det må antages at medføre pulsvis frigivelse af næringsstoffer fra søbunden til vandfasen (19), hvilket i laboratorieforsøg er vist at kunne favorisere grøn alger (Sommer 1985).

Det har været hævdet, at de mest næringsrige søer på grund af et højt pH niveau ($\text{pH} > 9,5$) vil være domineret af blågrøn alger, som har en lav halv-mætningskonstant for CO_2 -optagelse, hvorfor de vil have en konkurrencemæssig fordel ved lave CO_2 -koncentrationer (Shapiro 1990). Imidlertid fandt vi (19), at grøn alger i danske søer dominerede ved de højeste pH-værdier, som i enkelte tilfælde nåede helt op på 11 (1). Her burde blågrøn alger ifølge Shapiros teori være totalt dominerende. Senere studier har bekræftet vores iagttagelser (Beklioglu & Moss 1996). Hvad der er årsagen til disse forskelle er ikke fuldt afklaret. Måske skyldes det, at der i lavvandede søer sker løbende frigørelse af CO_2 fra

søbunden, så søvandet konstant er overmættet med CO_2 (19), eller at de får tilført CO_2 , når de cirkulerer over søbunden.

Ligeledes har det været hævdet, at dominans af blågrøn alger fremmes af et lavt forhold mellem koncentrationen af totalkvælstof og totalfosfor (Smith 1983), fordi heterocystbærende blågrøn alger kan binde frit kvælstof og dermed kompensere for en lav kvælstoftilførsel. Vi fandt imidlertid, at ikke-heterocystbærende blågrøn alger og grøn alger var dominerende ved de laveste kvælstof-fosforforhold (Fig. 13), mens de heterocystbærende arter oftere dominerede i situationer, hvor nitrat fortsat var til stede i søerne (19). Vor analyse pegede på, at det i højere grad er forskel i fosforaffinitet, som styrer dominansen i de lavvandede danske søer, så de heterocystbærende arter optræder ved lavere fosforkoncentrationer end ikke-heterocystbærende former (19).

Det kan konkluderes, at flere forhold peger på større prædator kontrol og en svagere ressourcekontrol i lavvandede søer end i tilsvarende dybe søer, samt at den større bentisk-pelagiske kobling i lavvandede søer har stor betydning for fytoplanktonets mængde og sammensætning. Som vi skal se i næste afsnit, vil udbredt undervandsvegetation dog i høj grad kunne påvirke disse forhold.

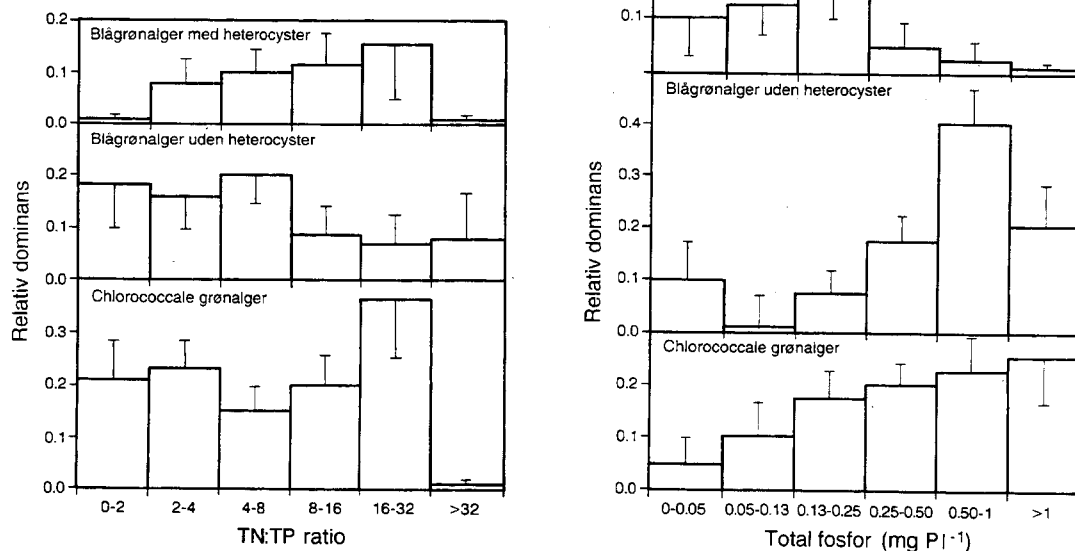


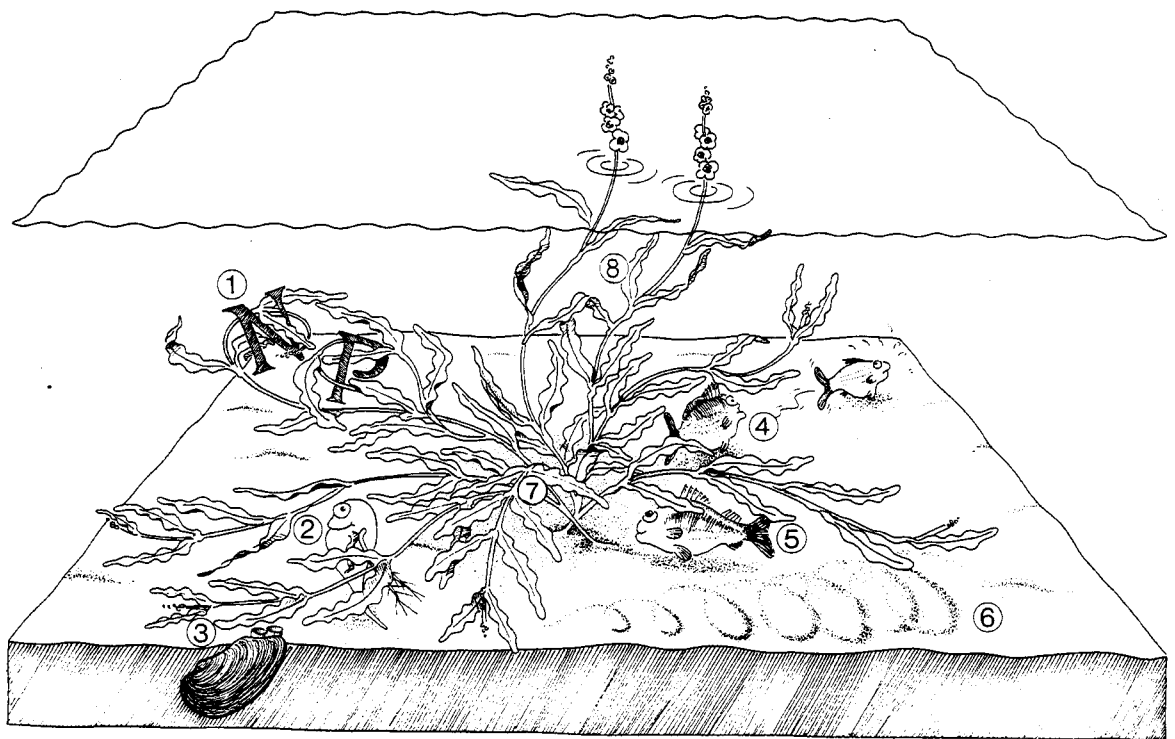
Fig. 13. Andelen af sommerprøver med dominans af blågrøn alger (\pm heterocystbærende) eller chlorococcale grøn alger afbildet mod forholdet mellem kvælstof og fosfor på vægtbasis (TN:TP) og mod koncentrationen af totalfosfor. Bemærk, at blågrøn alger uden heterocyster ikke dominerer ved specielt lave TN:TP-forhold, men ved de lavere fosforniveauer. Desuden er grøn algeres dominans størst ved de højeste fosforkoncentrationer (fra 19).

4 Alternative ligevægtstilstande i lavvandede søer

Sammenhængen mellem den biologiske struktur og fosforniveauet, som er beskrevet i Fig. 2 og afsnit 3, kunne give det indtryk, at ændringer i de biologiske samfund sker gradvist i takt med ændringer i næringsstoffertilførslen. Dette er også den klassiske opfattelse (Phillips *et al.* 1978), ifølge hvilken det antages, at ændringerne langs en næringsstofgradient i lavvandede søer først og fremmest er betinget af ændringer i den indbyrdes konkurrence mellem primærproducenter. Øget næringsstoffertilførsel stimulerer væksten af fytoplankton og epifyter, hvilket forringer lysklimaet for undervandsplanter, som så mindskes i udbredelse. Herved frigøres næringsstoffer, som yderligere stimulerer væksten af fytoplankton. En selvforstærkende proces er igangsat, og en fortsat øget tilførsel af næringsstoffer vil gradvist føre til, at undervandsplanterne forsvinder og erstattes af et fytoplankton-domineret samfund.

Imidlertid har den forskning, som vi har gennemført i samarbejde med især hollandske og engelske kollegaer, radikalt ændret på opfattelsen af årsags-

sammenhængene (2,4; Moss 1989, 1990; Scheffer 1990 – sammenfattet i 20). Vores hypotese er, at næringsfattige, lavvandede søer er klarvandede (humøse søer dog undtaget) og har, medmindre de fysiske eller klimatiske forhold forhindrer det, en udbredt undervandsvegetation. Hvis søerne ikke er meget næringsfattige, forekommer rovfisk så talrigt, at de er i stand til at kontrollere zooplanktivore fisk. Hvis næringsstoffertilførslen øges, sker der ikke umiddelbart ændringer i den trofiske struktur. Systemets produktion og biomasse øges, men tilbagekoblinger og op-hobning af næringsstoffer i vandplanterne forhindrer markante forandringer (Fig. 1). Rovfisk yder et stort prædationstryk på zooplanktivore fisk, hvilket muliggør, at zooplankton kan kontrollere fytoplankton, og snegle kan kontrollere epifyter på planternes overflader. Dertil kommer en række andre effekter af planterne, som fastholder den klarvandede tilstand (Fig. 14 og afsnit 4.1). Øges næringsstoffertilførslen yderligere, nås på et tidspunkt en tærskel, hvor dette feedback-system bryder sammen, og der sker et brat skift til en uklar tilstand med høj



- | | |
|---|---|
| ① Holder på næringsstoffer (N, P) | ⑤ Giver skjul for små abborer og små gedder |
| ② Giver skjul for zooplankton | ⑥ Stabiliserer bundmaterialet, reducerer resuspension og øger sedimentation |
| ③ Medfører større tæthed af muslinger og andre filtratorer | ⑦ Øger denitrifikation |
| ④ Favoriserer små abborer i fødekædekonkurrence med små skaller | ⑧ Kan udskille kampstoffer |

Fig. 14. Undervandsplanter kan via en række mekanismer stabilisere den klarvandede tilstand i søer (omarbejdet efter Jeppesen *et al.* 1989).

fytoplanktonbiomasse, få eller ingen undervandsplanter og total dominans af zooplanktivore fisk. Denne tilstand har indbygget en række nye feedback-mekanismer, som vanskeliggør et skift tilbage til den klarvandede tilstand. Når næringsstofftilførslen reduceres, vil der derfor være en træghed mod et skift til den klarvandede tilstand, der især er betinget af de mange zooplanktivore fisk, samt i nogle tilfælde også et for højt græsningstryk på vandplanter fra planteædende fugle. Såfremt der ikke sker en større forskydning i systemet enten i form af et kunstigt indgreb (f.eks. biomanipulation) eller ad naturlig vej (f.eks. fiskedød ved længerevarende isdække), vil skiftet til den klarvandede tilstand finde sted ved et lavere næringsstofniveau end det, der førte til den uklare tilstand (Fig. 15).

Vores hypotese understøttes af både empiriske iagttagelser (20, 2, 4, 10, 13, 14; *Blindow et al. 1993; Moss et al. 1996*), fuldskala- og indhegningsforsøg (1, 14, 15, 18, 19, 21) og teoretiske modeller (*Scheffer 1989, 1990, 1997; Scheffer & Jeppesen 1997*). Den teoretiske mulighed af, at økosystemer kan have mere end en ligevægtstilstand, er ikke af nyere dato (*Noy-Meir 1975; May 1977; Uhlmann 1980*), men der er hidtil kun relativt få empiriske data, som støtter den (*Scheffer 1997*).

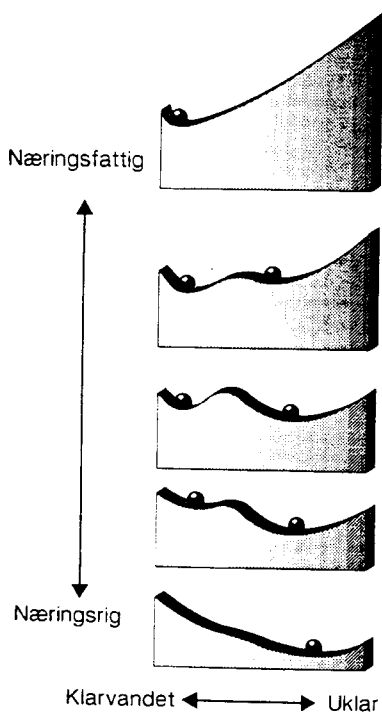


Fig. 15. Illustration af hvorledes lavvandede søer reagerer på ændringer i næringsstofftilførslen. Ved lav næringsstofftilførsel er søerne klarvandede, øges næringsstofftilførslen er to tilstande mulige, men der skal en større ændring i økosystemet til for at bringe søerne over i den uklare tilstand. Ved fortsat stigning i tilførslen bringes søerne lettere over i den uklare tilstand, mens det bliver sværere at bringe dem tilbage til den klarvandede tilstand. Til sidst findes der kun en stabil tilstand – den uklare sø. Tilbageturen efter en formindskelse i næringsstofftilførslen viser tilsvarende træghed (fra 22 og *Scheffer 1990*).

4.1 Undervandsplanternes stabiliserende rolle

Undervandsplanterne spiller som nævnt en vigtig rolle for, at oprindeligt næringsfattige søer kan forblive i en klarvandet tilstand, når der sker en moderat forøgelse i næringsstofftilførslen. En af grundene hertil er, at planternes biomasse stiger. Det betyder øget næringsstoffiksering i planter og potentielt også i epifyterne på planternes overflade (*Sand-Jensen & Borum 1991*). En del af de tilførte næringsstoffer er derfor ikke tilgængelige for fytoplankton om sommeren. Desuden kan undervandsplanterne indirekte mindske mængden af tilgængelige næringsstoffer. De mindsker resuspension af søbunden (*James & Barko 1990; Dieter 1990; Hamilton & Mitchell 1996*), som ellers ofte fører til en øget næringsstoffrigivelse til vandfasen (*Søndergaard et al. 1992*). Nogle undersøgelser tyder endvidere på, at det større overfladeareal, som planterne bidrager med, fremmer denitrifikationen og dermed kvælstoftabet fra søen (*Weisner et al. 1994*). Dårlige iltforhold i bunden af plantebælterne, ikke mindst om natten (*Frodge et al. 1990*), antages at have samme virkning. Endelig kan undervandsplanterne lokalt reducere mængden af tilgængeligt lys for fytoplanktonet (*Wetzel 1983; Pokorny et al. 1984*).

Indirekte effekter

Planternes effekt på næringsstoffer og lysforhold er imidlertid ikke hele forklaringen på, at undervandsplanterne kan fastholde en klarvandet tilstand. En analyse af data fra 210 danske ferskvandssøer har således vist, at søer med en plantedækning på mere end 30% er mere klarvandede end søer med samme fosforkoncentration, men uden eller med lav dækningsgrad af planter (2, 4; Fig. 16). Dette gælder også søer, som har planter nær bredden og åbent vand i midten, hvorfor effekten må række ud over det plantedækkede areal. Det samme mønster er fundet for søer i Florida (*Canfield et al. 1984*). Nyere undersøgelser fra Norge (*Faafeng & Mjælde 1997*) og Holland (*Scheffer 1997*) peger ligeledes på, at søer med mange undervandsplanter er mere klarvandede, end man skulle forvente ud fra fosforniveauet. En række indirekte effekter har været foreslået som forklaring på dette fænomen. Undervandsplanter fremmer sedimentation (*Van den Berg et al. 1997*) og mindsker som nævnt resuspension (*James & Barko 1990; Dieter 1990*), og dette kan i sig selv give klarere vand i lavvandede søer, hvor den vindinducerede resuspension i fravær af undervandsplanter kan være betydelig. Som eksempel kan nævnes Arresø, hvor målinger og modellering peger på, at sigtddybden alene på grund af resuspension er under 1 m i 50% af tiden (*Kristensen et al. 1992*).

Resuspension kan også mindskes via planternes effekt på fiskebestanden. Bentivore fisk som brasen (*Abramis brama*) kan via fødesøgningen på bunden ophvirvle sediment med ofte betydelig øget koncen-

tration af suspenderet stof til følge (Lammens 1986; Meijer et al. 1990; Breukelaar et al. 1994). Brasen trives i næringsrige søer uden planter, men mister deres betydning i planterige søer, og det betyder mindre resuspension i disse søer. Forbedrede lysforhold med sigt til bunden betyder øget vækst af trådalger og mikrobentiske alger, hvilket ligeledes kan mindske resuspensionsrisikoen (Delgado et al. 1991). Opfattelsen af, at undervandsplanter påvirker suspenderet stof underbygges af resultater fra new zealandske søer, hvor Hamilton & Mitchell (1996) fandt, at mængden af suspenderet stof ved en given vindpåvirkning var negativt korreleret til dækningsgraden af undervandsplanter.

Det har været hævdet, at det stillestående vand omkring planterne via en øget sedimentation af fytoplankton skulle mindske biomassen af fytoplankton (Meijer & Hoesper 1997). Det stemmer dog ikke med vores iagttagelser: Hvis græsningstrykket fra filtratorer var lavt, fandt vi i både næringsrige ferskvands- og brakvandssøer høje biomasser af fytoplankton i plantebælterne selv ved meget høje dækningsgrader (6, 14, 21). Dette skyldes formentligt, at fytoplankton med lav specifik sedimentationsrate, f.eks. blågrøn-alger og selvbevægelige former, bliver dominerende i det stillestående vand mellem planterne (23).

Udskillelse af kampstoffer fra undervandsplanterne, som hæmmer fytoplankton, har været set som en anden forklaring på, at planterige søer er særligt klarvandede. I laboratorieforsøg har Wiium Andersen et al. (1982) vist, at svovlforbindelser, som kan ekstraheres fra kransnålsalger, har en negativ virkning på fotosyntesen af fytoplanktonkulturer i koncentrationer på få $\mu\text{mol l}^{-1}$. Det er dog fortsat uklart, i hvor høj grad kampstoffer spiller en rolle under naturlige forhold (Sand-Jensen & Borum 1991).

Undervandsplanterne kan også forbedre vilkårene for fytoplanktonfiltratorer. Store muslinger, som *Anodonta* og *Unio*, kan optræde talrigt i vegetationen, og undersøgelser har vist, at unioider kan yde et betydeligt græsningstryk på fytoplankton i lavvandede søer (Ogilvie & Mitchell 1995). I tilknytning til planterne finder man endvidere en række små, filtrerende krebsdyr som *Sida*, *Simocephalus* og *Eurycercus*, og beregninger tyder på, at de også kan mindske biomassen af fytoplankton i vegetationen betydeligt (Stansfield et al. 1997), men hvorvidt deres effekt rækker ud over det plantedækkede areal er uafklaret.

Effekter på fisk og zooplankton

Endelig kan planterne forbedre vilkårene for zooplankton på to måder. For det første kan undervandsplanterne fremme rovfisk som aborre og gedde på bekostning af zooplanktivore fisk som skalle og brasen. Gedden er således knyttet til vegetationen (Grimm & Backx 1990). Endvidere har aborre en konkurrencemæssig fordel frem for skalle

i vegetationen, mens det omvendte er tilfældet på åbent vand (Persson 1991). Aborres fordel i vegetationen skyldes både, at den er en bedre jæger i et struktureret miljø, men også at den er bedre til at udnytte plantetilknyttede invertebrater (Persson et al. 1988). I søer med undervandsplanter får aborren derfor bedre mulighed for at nå rovfiskestadiet. Flere rovfisk betyder færre skalle og brasen, mindsket prædationstryk på zooplankton og dermed lavere biomasse af fytoplankton.

For det andet kan undervandsplanterne virke som refugium for zooplankton. Timms & Moss (1984) konkluderede ud fra undersøgelser i Hoverton Great Broad, at det større zooplankton var koncentreret i vegetationen i dagtimerne, men vandrede mod åbent vand om natten. De argumenterede med, at zooplanktonet anvendte planterne som refugium i dagtimerne som et forsvar mod prædation fra visuelt jagende fisk. Dermed kan undervandsplanter på indirekte vis påvirke vandets klarhed, idet en øget overlevelse af zooplankton vil øge græsningstrykket på fytoplanktonet både i vegetationen i dagtimerne og ude på åbent vand om natten.

Døgnundersøgelser i en række danske, nordamerikanske og new zealandske søer har bekræftet Timms & Moss' hypotese. Der foregår ofte en betydelig horisontal vandring mellem vegetationen og åbent vand (10, 14, 20; Lauridsen & Buentk 1996; Lauridsen et al. 1997). Vandringsintensiteten synes størst i søer med høj tæthed af zooplanktivore fisk (Watt & Young 1994; Lauridsen et al. 1998). Zooplanktonets

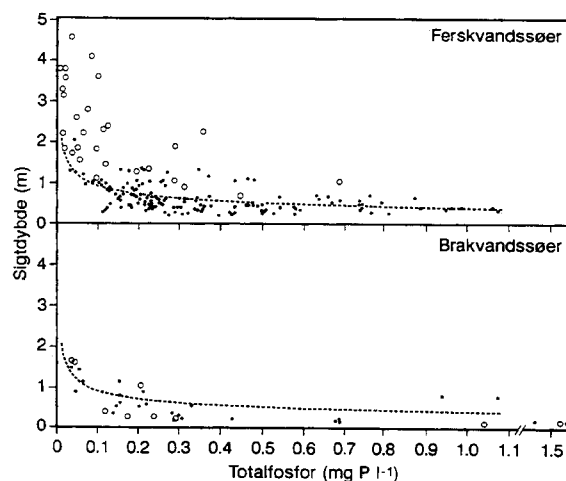


Fig. 16. Sommermiddelsigt dybden afbildet mod sommermiddelt-koncentrationen af totalfosfor i lavvandede, danske ferskvands- og brakvandssøer. o søer med en dækning af undervandsplanter på mere end 30%, • med lav (<30%) eller ukendt dækning af undervandsplanter. Hvert punkt repræsenterer en sø og er et tidsvægtet gennemsnit for alle data indsamlet mellem 1. maj og 1. okt. Den brudte linje indikerer en eksponentialkurve udarbejdet af Kristensen et al. (1990) på grundlag af data fra ferskvands-søer med lav dækning af undervandsplanter. Ved et givent fosfor-niveau er ferskvandssøer med udbredt undervandsvegetation mere klarvandede end søer uden. Det samme er ikke tilfældet i brakvandssøer (fra 6).

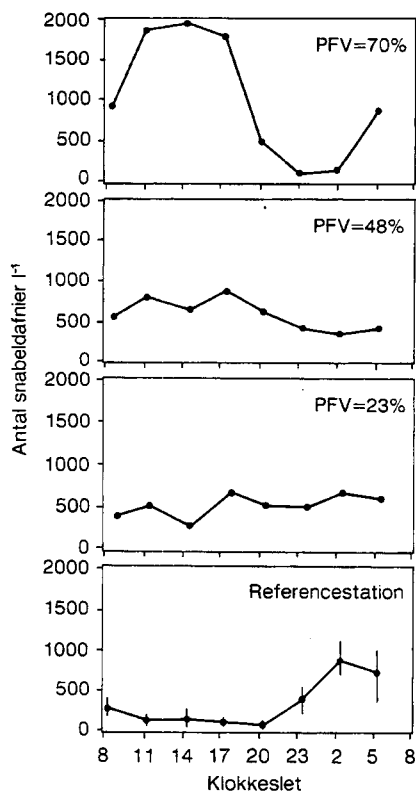


Fig. 17. Døgnvariation i antallet af snabeldafnier, *Bosmina* spp. (hovedsageligt *B. longirostris*) i indhegninger med varierende tæthed af undervandsplanter og på en referencestation (uden planter) i Stigsholm Sø. Gennemsnitstæthed og døgnudsving i antallet (højt om dagen og lavt om natten) var størst ved høj plantetæthed. På referencestationen derimod forekom den højeste tæthed om natten. PFV er % af vandvolumen med planter (fra 10).

evne til at vurdere prædationsrisikoen kan hænge sammen med, at de kan reagere på stoffer udskilt fra fisk (Lauridsen & Lodge 1996). Det er interessant, at ophobningen af zooplankton i vegetationen sker på trods af, at undervandsplanter i nogle tilfælde kan virke frastødende på flere arter af zooplankton (Hasler & Jones 1949; Pennak 1966). Også her synes kemiske stoffer at være involveret (Lauridsen & Lodge 1996). Set isoleret kan det virke hensigtsmæssigt, at zooplanktonet søger at undgå plantebæltet, da der her kan være meget lave koncentrationer af de potentielle fødeemner og høje tætheder af forskellige rovinvertebrater, hvorfor de vegetationsdækkede områder næppe er et attraktivt levested for pelagisk zooplankton (13). I søer med høj fiske-tæthed er signalet fra fiskene dog tilsyneladende større end fra undervandsplanterne, så zooplanktonet søger ind i vegetationen. Dette vil være en hensigtsmæssigt adfærd på populationsniveau, hvis en ringere vækst betinget af den formodede lavere fødekonzentration i vegetationen mere end kompenseres af en lavere prædation end i de frie vandmasser (13).

Eksperimenter i Stigsholm Sø viste, at døgnvandringerne af det større zooplankton mellem vege-

tationsbæltet og det åbne vand var særligt store fra små planteområder (20), hvilket kan skyldes, at zooplankton ofte koncentrerer sig i periferien af planteområderne (Lauridsen & Buenk 1996). Døgnvandringerne var endvidere størst fra tætte planteområder (10, Fig. 17), hvilket kunne forklares ved, at der i disse forsøg kun var få fisk i de tætte områder, hvorfor refugiemuligheder for zooplankton var bedre her end i mere åbne områder (13).

Zooplanktonets refugiemuligheder i vegetationen afhænger imidlertid meget af fiskenes habitatvalg. Fiskeyngelen kan nemlig også anvende vegetationen som refugium mod prædation fra rovfisk (Savino & Stein 1982; Werner et al. 1983; Carpenter & Lodge 1986). Fiskene foretrækker som nævnt ofte de mindre tætte områder (Engels 1988; Phillips et al. 1996; Stiansfield et al. 1997), hvilket kan skyldes, at fødesøgnings-effektiviteten mindskes med øget strukturel kompleksitet, f.eks. i form af en øget plantetæthed (Crowder & Cooper 1979; Savino & Stein 1982; Anderson 1984; Diehl 1988), selv om der dog synes at være undtagelser fra denne regel (Winfield 1986). Konsekvensen af fiskenes tilstedeværelse for zooplankton er ufuldstændigt belyst og vil afhænge af, om fiskene reelt tager føde til sig i vegetationen eller ej (Perrow et al., *unpubl. ms*). Eksempelvis æder små aborrer især i skumringen og ved solopgang, hvor de har forladt littoralzonen (Gliwicz & Jachner 1992). Også mængden af alternative fødekilder og den indbyrdes konkurrence mellem de forskellige arter og aldersgrupper af fisk kan påvirke fødevalget (Persson & Greenberg 1990; Persson 1993) og dermed prædationsrisikoen for zooplankton.

Forholdene kompliceres yderligere, hvis rovfisk også optræder talrigt i vegetationen. På den ene side vil prædationstrykket på zooplankton kunne formindskes, hvis de zooplanktivore fisks aktivitetsniveau mindskes, når der er rovfisk til stede (Bean & Winfield 1995; Jacobsen et al. 1997), eller fordi fiskene skifter til alternative fødekilder, når fourageringsfeltet indskrænkes (Persson 1993). På den anden side kan rovfiskenes tilstedeværelse i vegetationen tvinge de planktivore fisk ind i de tætteste områder (Savino & Stein 1982; Werner et al. 1983; Persson & Eklöv 1995) og dermed forringe zooplanktonets refugiemuligheder yderligere (E. Jeppesen & M. Søndergaard, *unpubl.*).

Forsøg i Stigsholm Sø

Vi har arbejdet intensivt med at belyse, hvordan undervandsplanter indvirker på fisk-zooplankton interaktioner i søer, og særligt intensive studier er gennemført i Stigsholm Sø (10, 13, 14, 23). Vi har også undersøgt de afledede effekter på fytoplankton og mikroorganismer (14, 23; Jürgens & Jeppesen 1998; Søndergaard et al. 1998; Søndergaard & Moss 1998). Først gennemførtes forsøg i 100 m² indhegninger, hvor tæthed af planter samt antallet af fisk (0- og 1-årige hundestejle (*Gasterosteus aculeatus*) og skalle blev varieret (23). Vi fandt høje zooplanktontæt-

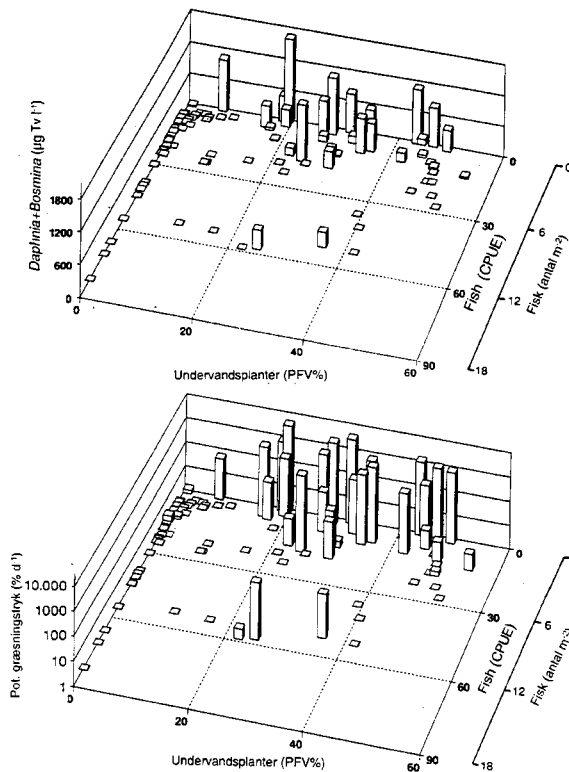


Fig. 18. Biomassen af de dominerende cladoceer (*Bosmina* + *Daphnia*, øvre figur) i de frie vandmasser og deres potentielle græsningstryk på fytoplankton afbildet mod antallet af 0* og 1* skaller (*Rutilus rutilus*) og trepigget hundestejle (*Gasterosteus aculeatus*) og planternes tæthed (% af vandvolumen med planter, PFV) i indhegningseksperimenter i Stigsholm Sø, der omfattede manipulation med tætheden af undervandsplanter (hovedsageligt arter af *Potamogeton*) og fisk. Ved lav fisketæthed fastholdes en høj tæthed af *Daphnia* + *Bosmina* og et højt græsningstryk på fytoplanktonet, forudsat at PFV > 15-20%. Ved fisketætheder på 2-4 m⁻² sker der imidlertid et brat fald i både tæthed og græsningstryk (fra 23).

heder og høje zooplankton:fytoplankton forhold, når det plantefyldte volumen (PFV) oversteg 10-15%, og fisketætheden var lavere end 2 individer m⁻² (Fig. 18). Ved tilsætning af 2-4 fisk m⁻² skete der et skift til små cladoceer og cyclopoide vandlopper, og zooplankton:fytoplankton forholdet mindskedes markant. Når tætheden oversteg ca. 4 fisk m⁻², var der ikke længere væsentlig forskel på effekten ved lave og høje plantetætheder. Cyclopoide vandlopper og hjuldyr dominerede, og zooplankton:fytoplankton forholdet var lavt. Disse forsøg peger på relativt bratte ændringer i refugievirkningen, når givne tærskler i plante- og fisketæthed nås. Reduceret refugievirkning i vegetationen med stigende fisketæthed er også iagttaget af Beklioglu & Moss (1996), ligesom Persson & Eklöv (1995) og Kairesalo et al. (1997) i relativt tæt vegetation fandt markante effekter på zooplankton ved tætheder af 0* aborre på 2-3 individer m⁻² (13).

De betydelige ændringer, der skete i mængden og sammensætningen af zooplankton med ændringer i tætheden af undervandsplanter og zooplanktivore fisk i forsøgene i Stigsholm Sø, havde markant af-

smittende virkning på fytoplankton (Fig. 19). I fravær af fisk, hvor zooplanktongræsningen var høj, var biomassen af fytoplankton tilsvarende lav. *Cryptomonas* og *Chlamydomonas* dominerede på trods af, at netop disse slægter er kendetegnet ved at være en særdeles god fødekilde for zooplanktonet (23, Søndergaard & Moss 1998), hvilket formentligt er betinget af, at disse fytoplanktonslægter via en høj væksthastighed til dels kan kompensere for græsning (23). Ved høj fisketæthed og lavt græsningstryk på fytoplanktonet var biomassen høj og domineret af blågrønalger og koblingsalger (Fig. 19).

Kaskadevirkninger på fytoplankton, ciliater, flagellater og bakterier

For at opnå mere detaljeret indsigt i de biologiske samspil i vegetationen foretog vi nye forsøg i Stigsholm Sø i indhegninger, der havde forskellige tætheder af undervandsplanter (14). Vi målte zooplanktongræsningen direkte og analyserede også for effekter på protozoer og fritlevende bakterier. Vi fulgte også en række andre variable gennem 3-10 dage umiddelbart efter, at det naturlige system var blevet lukket inde. I tæt vegetation (plante fyldt volumen, PFV=50%) dominerede det større zooplankton, som *Daphnia galeata/hyalina*, *Ceriodaphnia* sp. og cyclopoide vandlopper – heraf flere store arter (*Macrocyclops albidus*, *Megacyclops viridis*), mens små arter (hjuldyr, små cyclopoide vandlopper) dominerede ved lav plantetæthed (PFV=24%) og i indhegninger uden planter (Fig. 20). Den totale biomasse af zooplankton var 80 gange større i indhegninger med højt PFV end i indhegninger uden planter (Fig. 21). Denne forskel afspejles også i zooplanktonets græsning. Det større zooplanktons filtreringsrater på både fytoplankton og bakterier var overordentligt høje ved højt PFV (200-300% af vandmassen pr. dag) og kun 2-5% pr. dag ved lav PFV og i indhegninger uden planter (Fig. 20). Det medførte store forskelle i koncentrationen af fytoplankton målt som klorofyl *a* samt i antallet af ciliater, heterotrofe flagellater og bakterier. Der var hhv. 4, 74, 4 og 3 gange højere i indhegninger uden planter (Fig. 20 og 21).

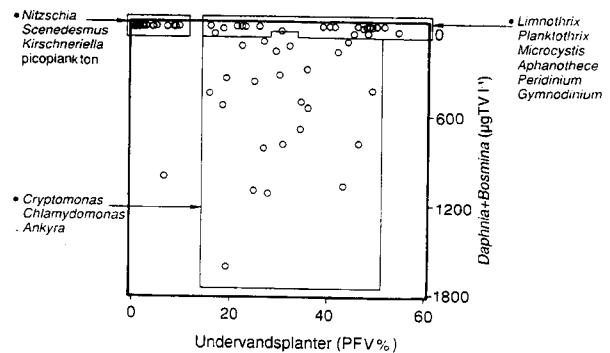


Fig. 19. Skitse, der illustrerer, hvorledes fytoplanktonsamfundet ændres med ændringer i tætheden af undervandsplanter og biomassen af filtrerende zooplankton (*Daphnia* + *Bosmina*) i eksperimenter i Stigsholm Sø (se Fig. 18) (fra 23).

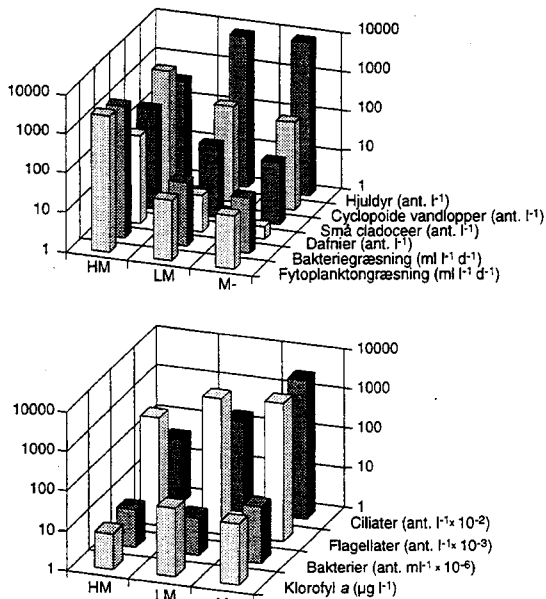


Fig. 20. Antallet af forskellige zooplanktonarter, protozoer og fritlevende bakterier samt klorofyl *a* og zooplanktonets filtreringsrate på fytoplankton og fritlevende bakterier i Stigsholm sø med varierende tætheder af undervandsplanter (HM: plantefyldt volumen (PFV) = 50%, LM: PFV = 24%, M-: uden undervandsplanter). Bemærk den logaritmiske skala. Der var betydelige forskelle i de biologiske samfund i indhegningerne med lavt og højt PFV og mindre forskelle mellem dem med lavt PFV og dem uden undervandsplanter (fra 13).

At zooplankton var hovedansvarlig for strukturforskellene blev eftervist i sideløbende eksperimenter, hvor det større zooplankton blev fjernet fra halvdelen af et sæt prøver fra indhegninger med hhv. højt PFV

og uden planter (Jürgens & Jeppesen 1998). I indhegninger med højt PFV betød fjernelsen af zooplankton over de første 24 timer en 3-9 ganges forøgelse i antallet af fritlevende bakterier og heterotrofe nano-flagellater og siden over de næste fire dage også en væsentlig stigning i klorofyl *a* samt i antallet af ciliater og picoplankton, mens der kun var tale om små ændringer i tilsvarende forsøg med vand fra indhegningerne uden planter (Jürgens & Jeppesen 1998).

Resultaterne fra forsøgene i den næringsrige Stigsholm Sø har vist, at zooplankton kan anvende undervandsplanterne som refugium, hvis fiske-tætheden er lav, og at dette både kan betyde klart vand i vegetationen og øge græsningstrykket på fytoplanktonet i de frie vandmasser. Forsøgene har imidlertid også vist, at effekten udebliver, når fiske-tætheden i vegetationen overstiger en tærskel (i vore forsøg på 2-4 fisk m⁻²), og følgelig bliver fytoplanktonbiomassen i vegetationen lige så høj som i de frie vandmasser. Dette sidste indikerer, at også de plantetilknyttede filtratorer (som f.eks. *Sida*) påvirkes af fiskene, hvilket er i overensstemmelse med Whiteside (1988).

En hypotese om refugievirkning

Som det fremgår af ovenstående er der tale om komplekse samspil mellem undervandsplanter, rovfisk og zooplanktivore fisk og de deraf afledede effekter på zooplankton. Vi har diskuteret, hvordan undervandsplanternes anvendelighed som refugium for zooplankton om sommeren vil ændres langs en næringsstofgradient (13; Fig. 22). Vi antager, at refugievirkningen om sommeren er:

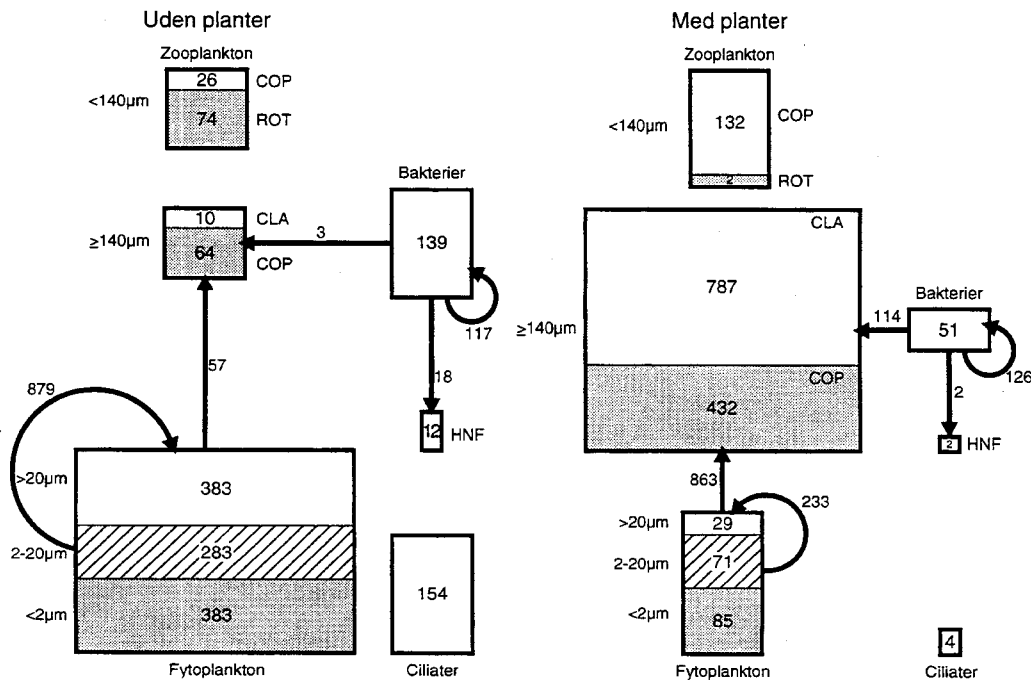


Fig. 21. Kulstofbudgetet i søvandet i indhegninger i Stigsholm Sø med hhv. uden og med høj tæthed af undervandsplanter. COP = vandlopper, ROT = hjuldyr, CLA = cladocæer, HNF = heterotrofe nano-flagellater. Enheden er µg C l⁻¹ og µg C l⁻¹ d⁻¹. Se også Fig. 20 (fra 14).

- relativ lav i de mest næringsrige søer, hvor der kun er få eller ingen undervandsplanter, og hvor refugiet er begrænset til flydebladsplanter og rørskovene, som har ringe tæthed i forhold til områder med undervandsplanter og derfor ringe refugievirkning.
- relativ høj i næringsrige søer med undervandsvegetation, fordi vegetationen vil være tæt og høj, og fiskebestanden vil være domineret af zooplanktivore fisk, som i fravær af rovfisk ikke har behov for at søge beskyttelse i vegetationen.
- relativ lav i moderat næringsrige søer, fordi plantetætheden ofte vil være mindre, og fordi rovfisk optræder talrigt, hvorfor zooplanktivore fisk vil søge refugium i plantebæltet, og dermed øges prædationstrykket på zooplankton
- relativ lav i næringsfattige søer, fordi plantehøjden er lav.

Det er dog på nuværende tidspunkt ikke muligt at teste denne hypotese nærmere.

Prædation på epifytgræssere

Fisk har ikke kun effekt på zooplankton i vegetationen, men kan også yde et betydeligt prædationstryk på plantetilknyttede invertebrater herunder snegle (se review af Jones *et al.* 1998; Brönmark & Vermaat 1998). Herved mindskes græsningstrykket på epifyter på planternes overflade, hvilket kan betyde en øget biomasse af epifyter (Brönmark & Vermaat 1998) og dermed forringede lysforhold for undervandsplanter. Det har været foreslået, at en sådan forøgelse i epifytbelægningen, betinget af prædation på epifytgræssere, kan være en nøglefaktor for tilbagegangen af undervandsplanter ved stigende næringsstofftilførsel (Brönmark & Weisner 1992).

Konklusion og perspektiver i relation til sørestauring

Det kan således konkluderes, at undervandsplanterne via en række direkte og indirekte effekter på næringsstofniveau og de biologiske samfund kan modvirke effekten af en stigende næringsstofftilførsel. Resultaterne i Fig. 2 og Fig. 16 peger på, at der i de fleste søer nås en tærskel omkring 0,1-0,15 mg P l⁻¹, hvorover undervandsplanter ikke længere kan fastholde den klarvandede tilstand. Dette skift skyldes formentlig en kombination af et for højt næringsstofniveau og en for høj tæthed af zooplanktivore og snegleædende fisk. Der sker så et skift til en sø med uklart vand med få eller ingen undervandsplanter.

På trods af at der mangler megen viden om samspil mellem bredzonen og de frie vandmasser, kan de hidtil opnåede resultater fra de næringsrige søer dog allerede nu anvendes i en managementmæssig sammenhæng. Det har således været foreslået at anvende plantebælter beskyttet mod fuglegræsning

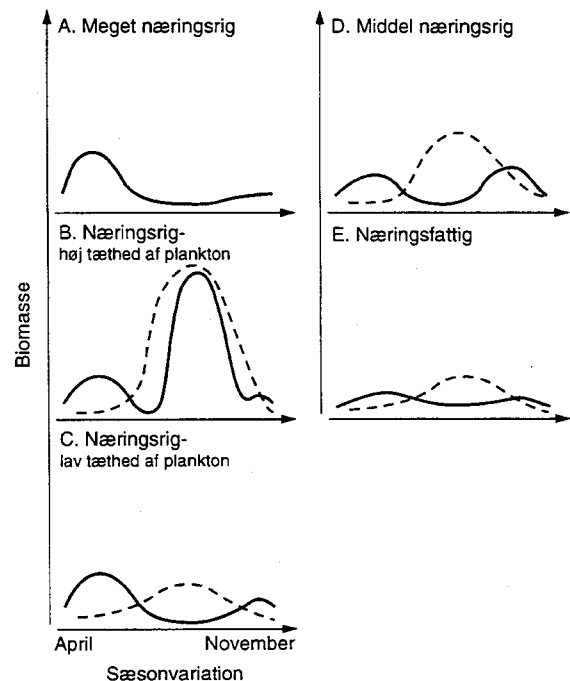


Fig. 22. En tentativ model, som beskriver, hvordan biomassen af små plantetilknyttede krebsdyr og zooplankton (ubrudt linje) i bredzonen forventes at variere under forskellige næringsstofniveauer. Den brudte linje viser gennemsnitsbiomassen af undervandsplanter i plantedækkede områder (fra 13).

som sørestauringemetode (4; Moss 1990 – se afsnit 4.2). Vore resultater (10, 13, 14, 20, 23) tyder på, at man i de næringsrige søer kan opnå den største refugieffekt for zooplanktonet samt den største vandring fra plantebæltet til åbent vand, hvis plantebæltet er tæt og randzonen stor i forhold til arealet (små områder eller aflange striber). Med denne viden som udgangspunkt gennemføres nu en række forsøg både ved DMU og i flere amtskommuner.

4.2 Træghed i respons på en reduktion i næringsstofftilførslen

Som beskrevet i indledningen til dette afsnit kan der konstateres en træghed i søernes respons på reduceret næringsstofftilførsel (4, 16; Sas 1989; Marsden 1989; Cullen & Forsberg 1988; Van der Molen & Boers 1994; Welch & Cooke 1995). Træghed kan være betinget af både kemiske og biologiske faktorer samt vekselvirkninger mellem disse. Den kemiske træghed er typisk relateret til fosfor (Fig. 23), idet fosforkoncentrationen i søvandet i en kortere eller længere periode forbliver høj, fordi der frigives fosfor fra den pulje i søbunden, som blev ophobet, mens tilførslen var høj (f.eks. Sas 1989; Søndergaard *et al.* 1993). Varigheden af forsinkelsen afhænger af især størrelsen og varigheden af den tidligere tilførsel, vandudskiftningen i søen, jerntilførslen (4; Søndergaard *et al.* 1993, 1996) samt af den biologiske struktur (4).

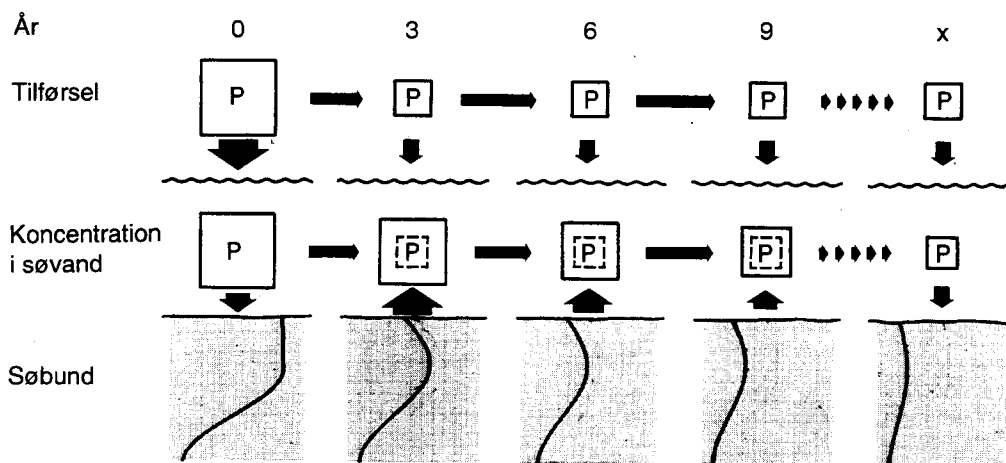


Fig. 23. Skitse, der illustrerer kemisk træghed efter en reduktion i næringsstofftilførslen til søer. Søen fastholdes i en uklar tilstand, fordi der over en årrække frigives fosfat fra den pulje i søbunden, som blev akkumuleret, mens fosfortilførslen var stor. Frigivelse kan ske helt nede fra 20 cm's dybde i søbunden (fra Jeppesen et al. 1991).

De biologiske samfund kan også udvise træghed mod forandringer efter en reduktion i næringsstofftilførslen. Dette kan især tilskrives fisk (Shapiro et al. 1975; Benndorf 1990) og i nogle tilfælde effekten af fuglegræsning på undervandsplanter (Moss 1990; Lauridsen et al. 1993; Søndergaard et al. 1996, 1997; Van Donk et al. 1994) (Fig. 24). Det er derfor også en logisk slutning, at indgreb i de biologiske samfund vil kunne fremme en tilstandsforbedring i søer, der udviser biologisk træghed (Fig. 25). Shapiro et al. (1975) var de første til at foreslå indgreb i fiskebestanden som værktøj til restaurering af næringsrige søer. Senere er indgreb i fiskebestanden set som en metode til at afkorte indsvingningsperioden efter en tilførselsreduktion (2, 4, 17; Benndorf 1987, 1990; Moss 1990; Hosper & Jagtman 1990). Den fiskebetingede træghed har flere årsager. En næringsrig sø i en aflastningssituation vil initialt være domineret af zooplanktivore og bentivore fisk. Disse fisk kan fastlåse den uklare tilstand, fordi de via prædation på zooplankton og ophvirvling af bundmateriale kan fastholde en høj fytoplanktonbiomasse og høj koncentration af suspenderet stof. Dette vanskeliggør, at visuelt jagende rovfisk som aborre kan øges i antal, og at undervandsplanter kan indvandre. Ideen med et fiskeindgreb er så at skabe klart vand og dermed forbedre både kolonisationsbetingelserne for undervandsplanter og vilkårene for

rovfisk med et deraffølgende skift til en mere permanent klarvandet tilstand til følge.

Hvis lysforholdene forbedres, sker der i nogle søer hurtigt en kolonisering af undervandsplanter (21), men der er dog flere eksempler på en træghed, som i nogle tilfælde kan skyldes, at fugle (blisshøns, svaaner m.v.) nedgræsser de spredte skud, som optræder i den tidligste koloniseringsfase (21; Lauridsen et al. 1993; Søndergaard et al. 1996). Indhegninger, som beskytter mod fuglegræsning, har derfor været foreslået som en restaureringsmetode (Moss 1990) og har i flere tilfælde også bevirket en markant forøgelse i plantebiomassen (Lauridsen et al. 1993; Søndergaard et al. 1996 og Lauridsen et al., upubl.). Der er dog fortsat megen debat om, hvornår fuglegræsning kan virke forsinkende på en retablering af undervandsplanter (Mitchell & Perrow 1998). Også en reduceret frøbank efter mange år uden undervandsplanter må antages at kunne bevirke en forsinkelse i retablering af undervandsvegetation, efter at lysbetingelserne er forbedret.

I det følgende vil jeg først give eksempler på træghed og effekter af indgreb baseret på længerevarende og intensive studier i Søbygård Sø og Væng Sø og derefter foretage mere tværgående analyser og vurderinger af forskellige biomanipulationsforsøg.

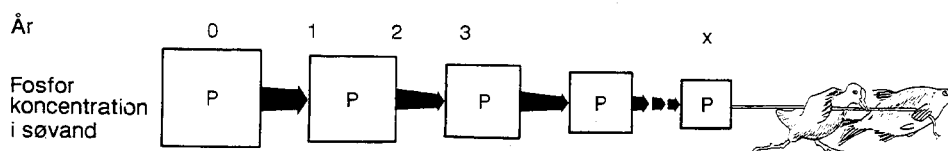


Fig. 24. Skitse, der illustrerer biologisk træghed. Zooplanktivore og bentivore fisk (som skalle og brasen) kan i en længere årrække fastlåse en uklar tilstand, fordi de ophvirvler bundmateriale og udskiller næringsstoffer, som er hentet i søbunden. Desuden æder de zooplankton, hvilket betyder ringe græsningskontrol på fytoplankton. Det betyder en høj turbiditet, som forhindrer en retablering af undervandsplanter og rovfisk. Planteædende fugle kan også forsinke processen ved at æde de spæde skud af undervandsplanter i retableringsfasen (fra Jeppesen et al. 1991).

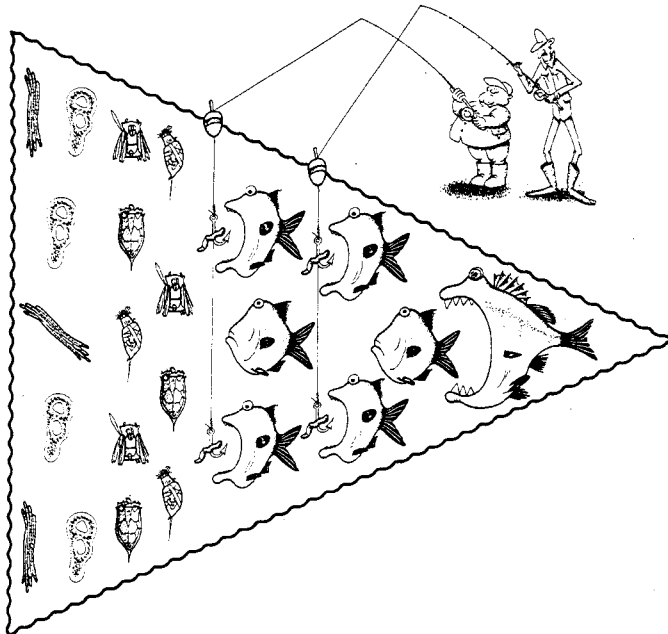


Fig. 25. Indgreb i fiskebestanden (biomanipulation) kan i nogle tilfælde fremme forbedringer i søernes miljøtilstand. Biomanipulation er både for tyk og tynd samt høj og lav (fra Jeppesen *et al.*, 1989).

4.3 Søbygård Sø – et eksempel på en kemisk betinget træghed og betydningen af fisk

Søbygård Sø er et illustrativt eksempel på kemisk betinget træghed. Søen er overordentlig næringsrig hovedsageligt som følge af en betydelig spildevandstilførsel over flere årtier. I 1970'erne var der hyppige iltsvind og fiskedrab i søen. Med henblik på at forbedre tilstanden blev der etableret biologisk rensning på spildevandsanlægget i Hammel i 1976, efterfulgt af foranstaltninger til fosforfjernelse i 1982. Desuden blev kvælstoftilførslen reduceret i 1987 efter lukning af et større slagteri. Alligevel er søen i dag fortsat overordentlig næringsrig, hvilket især skyldes en høj fosforfrigivelse fra søbunden (Søndergaard *et al.* 1993). Fosforfrigivelsen har varieret betydeligt i perioden 1983-1994 (Fig. 26), hvilket især tilskrives variationer i den biologiske struktur (16). I de første år efter reduktionen i fosfortilførslen skete frigivelsen især fra de øvre sedimentlag, men nu foregår den fra 20-30 cm's dybde (Søndergaard *et al.* 1993; Søndergaard *et al.*, *unpubl.*). På trods af at søen har en opholdstid på blot 15-25 dage, har nettotilbageholdelsen af fosfor altså været negativ i de 13 år, der er gået siden fosfortilførslen blev reduceret markant. Det er skønnet, at der vil gå mindst 10 år endnu, før søen når i en ligevægts-tilstand, der harmonerer med den nuværende fosfortilførsel (16, Søndergaard *et al.* 1993; Jensen *et al.* 1996b).

En tilsvarende træghed er ikke konstateret for kvælstof (Fig. 26). Massebalancer for kvælstof på Søbygård Sø viste således ingen ændringer i tilbageholdelses-

procenten i årene efter 1987, hvor kvælstoftilførslen blev reduceret med ca. 30% (15, 18). Denne forskel mellem kvælstof og fosfor skyldes bl.a., at kvælstof også findes på gasform.

På trods af de relativt beskedne ændringer i næringsstofniveauet er der sket betydelige ændringer i mængden af klorofyl og dermed i vandets sigtdybde. Dette kan især tilskrives ændringer i prædationstrykket fra fisk. Hyppige fiskedrab i 70'erne kan forklare, hvorfor søen dengang var klarvandet om sommeren (Århus Amtskommune 1979). I fravær af fisk optrådte store *Daphnia*-arter (*D. magna*, *D. pulex*) i så høje tætheder (Holm & Tuxen-Pedersen 1975), at de må antages at have nedgræsset fytoplanktonet. Efter etablering af biologisk rensning af spildevand øgedes antallet af fisk (især skalle og rudskalle). Dette betød øget prædationstryk på zooplankton og følgelig en markant stigning i biomassen

af fytoplankton. Klorofyl *a* steg således fra et sommermiddel på 50 µg l⁻¹ i 1978 til 840 µg l⁻¹ i 1984 (Fig. 27). Stigningen fortsatte altså i årene efter, at fosfortilførslen var reduceret. Efter 1985 faldt klorofyl *a* til et minimum i 1988, hvorefter den fluktuerede i de efterfølgende år, før den igen steg i 1994 og 1995 (16). Igen synes år-til-år variationer i fiskebestanden og dermed i prædationstrykket på zooplankton at være hovedårsagen til fluktuationerne (8, 16).

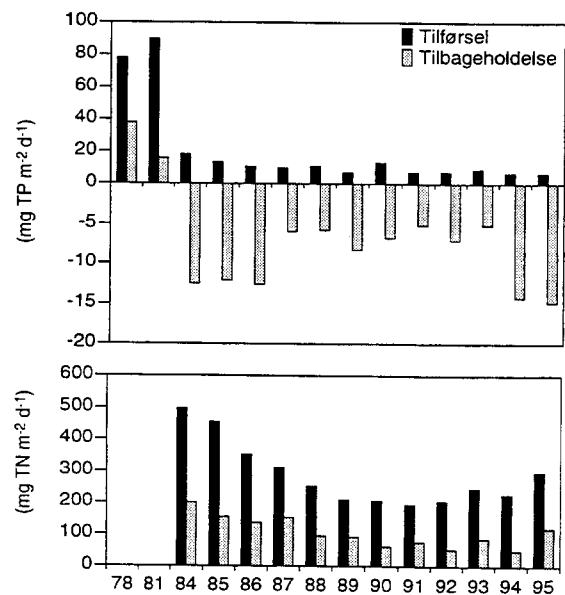


Fig. 26. Årlig tilførsel og nettotilbageholdelsen af totalfosfor og totalkvælstof i Søbygård Sø i perioden 1978-1995. Fosfortilførslen blev reduceret markant i 1982, hvor der blev etableret fosforrensning på spildevandsanlægget i Hammel. Kvæstoffbelastningen fra spildevand blev reduceret ved lukningen af slagteriet i Hammel i sommeren 1987. Figuren viser bl.a., at søen 13 år efter etableringen af fosforrensning fortsat frigiver mere fosfor, end den modtager (fra 16).

Effekter af højt pH

Høje pH-værdier har ligeledes påvirket zooplanktonsamfundet. Analyser af sæsonvariationen i zooplankton i søen i perioden 1984-1987 indikerede, at *Daphnia longispina* var negativt påvirket af $\text{pH} > 10,2$ (3). Opfølgende indhegningsforsøg i søen, hvor pH blev fastholdt på forskellige niveauer (hhv. pH 9, 10 og 10,6) viste, at antallet af *D. longispina*, *B. longirostris* og *Chydorus sphaericus* var signifikant negativt relaterede til pH (Hansen et al. 1991). Dette stemmer godt overens med Vijverberg et al. (1996), som fandt nedsat overlevelse af juvenile og voksne stadier af *D. galeata* ved $\text{pH} > 10,5$ og af æg og nyklækkede individer ved $\text{pH} > 10$. I eksperimenterne i Søbygård Sø var *D. magna* derimod upåvirket af pH (Hanset et al. 1991). Men denne art forekommer kun ved lave fisketætheder, hvor pH på grund af effektiv zooplanktongræsning ikke når kritisk høje værdier. Det er således sandsynligt, at de særligt lave tætheder af *D. longispina* og *B. longirostris* i 1984 og 1985 kan tilskrives højt pH, idet pH i disse år i gennemsnit for sommeren lå på

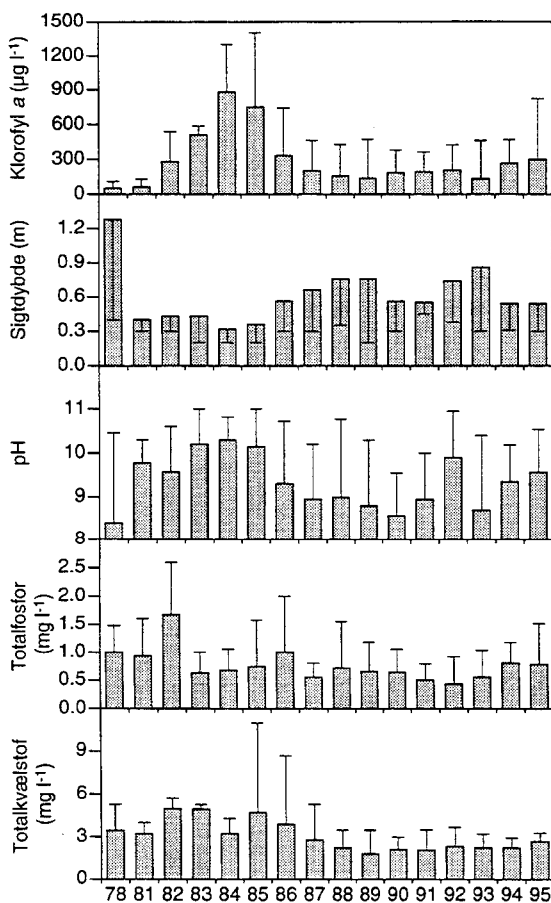


Fig. 27. Sommermiddelværdier af klorofyl *a*, sigtdybde, pH, totalfosfor, totalkvælstof i Søbygård Sø i perioden 1978-1995. Minimumsværdier for sigtdybde og maksimumsværdier for de øvrige variable er også angivet. Klorofyl *a* steg markant i de første år, efter at fosfortilførslen var reduceret i 1982, og pH nåede ekstreme værdier. Siden er klorofyl *a* faldet - fortrinsvis på grund af et øget græsningstryk på fytoplankton (fra 16).

10,2-10,3 og nåede maksimumsværdier på 11 (16). Højt pH har imidlertid også påvirket fiskenes rekrutteringssucces og yngeloverlevelse negativt (Timmermann 1987; Mortensen et al. in prep.). Reduceret yngeltæthed betyder lavere prædationstryk på zooplankton og dermed lavere fytoplanktonbiomasse. Følgelig falder pH med forbedrede rekrutteringsmuligheder for fisk til følge. Dermed falder biomassen af zooplankton, hvilket igen fører til højere fytoplanktonbiomasse og højere pH.

Zooplanktongræsning og effekten heraf

De markante år-til-år variationer i zooplanktonets biomasse og sammensætning havde stor effekt på zooplanktonets græsningskapacitet (Fig. 28). Ud fra *in situ* målinger af zooplanktonets filtreringsrater i situationer med forskellig sammensætning af zooplankton har vi etableret regressionsammenhænge, som tillader en beregning af zooplanktonets græsning på fytoplankton og fritlevende bakterier i de enkelte år ud fra kendskab til artens biomasse (8). Ifølge disse beregninger var zooplanktonets græsning af fytoplankton og fritlevende bakterier på årsbasis $< 5\%$ af produktionen i 1984-85, hvor zooplanktonbiomassen var lav og domineret af cyclopoide vandlopper, små cladoceer og hjuldyr. Hvis *Bosmina* og hjuldyr dominerede (1990-91), var græsningen på fritlevende bakterier også lav i år med højere zooplanktonbiomasse. Derimod var græsningen høj på både fytoplankton og fritlevende bakterier i år med dominans og høj tæthed af *Daphnia* (*D. longispina*). De højeste beregnede græsningsrater blev fundet i 1988, hvor de udgjorde 39% og 75% af hhv. produktionen af fytoplankton og fritlevende bakterier (Fig. 29). Græsningen i procent af både biomasse og produktion var for både fytoplankton og fritlevende bakterier negativt relateret til CPUE af zooplanktivore fisk fanget i gællenet på åbent vand og ved elektrobefiskning af bredzonen. Ændringen var størst for græsningen på fritlevende bakterier (8). Dette underbygger opfattelsen af, at fiskene spiller en central regulerende rolle i søen.

Med ændringer i græsningstryk ændredes både størrelsen, biomassen og den absolutte og specifikke produktion af fytoplankton samt den andel af fytoplanktonproduktionen, som kanaliseredes gennem fritlevende bakterier (8, 16). Når zooplanktonet var domineret af små former, og græsningsstrykket var lavt, var fytoplanktonet også domineret af små former som *Chlorella* og *Scenedesmus*, og biomassen var høj med maksimumsværdier på 1400-1500 μg klorofyl *a* l^{-1} (16). At små former dominerer ved høj fytoplanktonbiomasse er i direkte modstrid med en hypotese fremsat af Agustí & Kalff (1989), Duarte et al. (1990) og Agustí (1991). De foreslog, at gennemsnitsstørrelsen af fytoplankton generelt stiger med stigende fytoplanktonbiomasse. Vi kan være enige med ovennævnte forfattere i, at små arter har en konkurrencemæssig fordel ved lave næringsstofniveauer, hvor stort klorofylindhold og stor over-

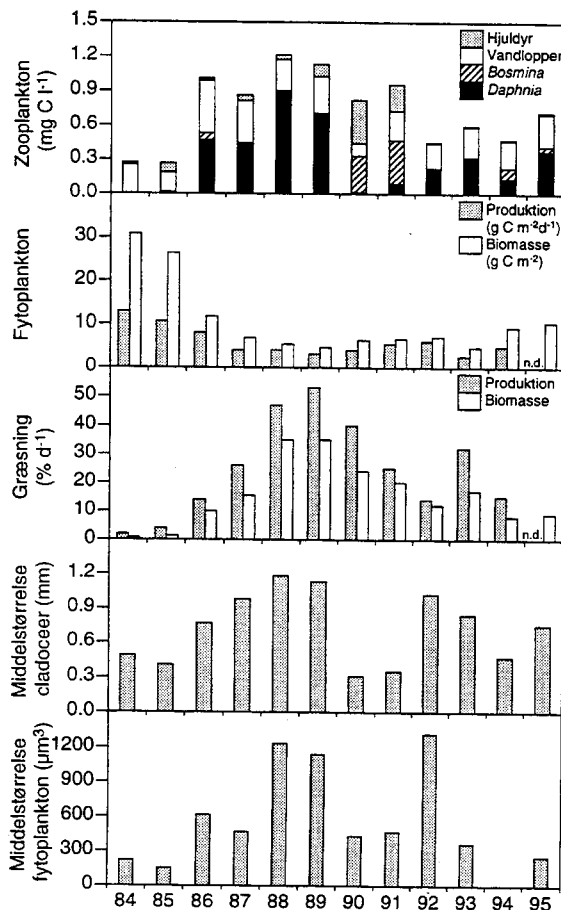


Fig. 28. Sommermiddel i biomassen af forskellige zooplankton-grupper, fytoplanktonproduktionen og biomassen, zooplanktongræsningen på fytoplankton i % af fytoplanktonets produktion og biomasse, samt gennemsnitsstørrelsen af cladocerer og fytoplankton i Søbygård Sø i perioden 1984-1995. Græsningen var særlig høj i 1988 og 1989, hvor zooplanktonbiomassen var høj og domineret af *Daphnia*, og gennemsnitsvolumenet af fytoplankton afspejler ændringer i størrelsen af zooplankton snarere end i græsningstrykket på fytoplankton (fra 16).

flade pr. volumenenhed sikrer en maksimering af næringsstofoptagelsen og den specifikke produktion (Hein et al. 1995; Enriquez et al. 1996). Men vi mener, at små fytoplanktonarter også har en fordel ved meget høje næringsstofniveauer, fordi lysklimaet bliver så dårligt, at en maksimering af lysindtaget bliver en vigtig regulerende faktor, hvilket betyder, at fytoplankton med et højt specifikt klorofylindhold (= små alger, Enriquez et al. 1996) burde have en konkurrencemæssig fordel i et sådant miljø. At små arter dominerer ved særlig høj fytoplanktonbiomasse bekræftes af data fra andre grønalgedominerede søer med høj biomasse og data fra næringsrige brakvandssøer, der ofte er domineret af *Aphanothece* spp. (E. Jeppesen & J.P. Jensen, unpubl. data).

Med øget græsningstryk og især stigende individstørrelse af zooplankton øgedes cellediameteren af fytoplankton (Fig. 28), som om sommeren blev domineret af store former som f.eks. *Pediastrum* spp. eller græsningstolerante former som *Oocystis* spp.

(16). Samtidigt mindskedes fytoplanktonbiomassen og -produktionen. Nedgangen i produktionen kunne i høj grad tilskrives en reduktion i fytoplanktonets specifikke produktion betinget af den større cellediameter og dermed mindre klorofyl pr. celle (16). Dette er i overensstemmelse med „the trophic cascade“ hypotesen fremsat af Carpenter et al. (1985), som bl.a. angiver, at en reduktion i prædationstrykket fra fisk på zooplankton vil medføre en forøgelse i størrelsen af zooplankton. Dermed øges også størrelsen af fytoplankton, hvilket betyder et fald i fytoplanktonproduktionen, fordi den specifikke væksthastighed aftager med stigende størrelse af fytoplankton. De har dog siden ikke fundet væg- tigt støtte for denne del af hypotesen (Carpenter & Kitchell 1993), men den synes altså at gælde for grønalgedominerede, hypereutrofe søer.

Hvad styrer bakterier i de frie vandmasser?

Forholdet mellem produktionen af fritlevende bakterier og fytoplankton på årsbasis var højest (5-6%) i år, hvor det filtrerende zooplankton domineredes af *Bosmina* og hjuldyr, og lav (2-4%) i år, hvor *Daphnia* dominerede (Fig 29). Det vil sige, at bakterierens rolle i den organiske stofomsætning øgedes lidt med stigende prædationstryk fra fisk. Generelt var procenten dog lav sammenlignet med andre undersøgelser fra mindre næringsrige søer. Således

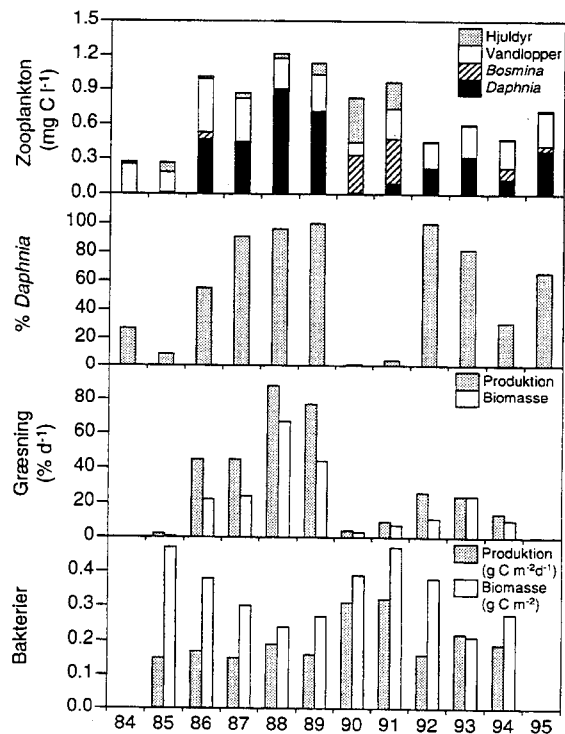


Fig. 29. Sommermiddel af biomassen af forskellige zooplankton-grupper, andelen af *Daphnia* i procent af den totale biomasse af cladocerer, zooplanktonets græsning på fritlevende bakterier i procent af de fritlevende bakteriers produktion og biomasse, samt produktion og biomasse af fritlevende bakterieret i Søbygård Sø 1984-1995. Græsningstrykket på bakterierne var især højt, når *Daphnia* dominerede zooplanktonet og var talrig (fra 16).

fandt Cole et al. (1988) et gennemsnit på 17% ved tværgående analyser af data for en række ferske og marine vandområder. De lave procenter i vores undersøgelse kan skyldes, at en meget stor del af fytoplanktonet sedimenterer som følge af søens lave vanddybde samt dominansen af fytoplankton med høj specifik sedimentationsrate (5, 8). En stor del af omsætningen flyttes derfor fra de frie vandmasser til søbunden (8).

Vi har i undersøgelsesperioden foretaget i alt 358 målinger af antal og produktion af fritlevende bakterier i Søbygård Sø (5, 9). Da der i måleperioden er sket betydelige ændringer i de biologiske samfund, er data-sættet velegnet til empiriske analyser. Tværgående analyser af data fra mange søer havde tidligere vist, at de fritlevende bakteriers produktion er positivt relateret til klorofyl *a* (f.eks. White et al. 1991) og fytoplanktonproduktionen (f.eks. Cole et al. 1988). Endvidere steg bakterieproduktionen med temperaturen (White et al. 1991; Ducklow & Shiah 1993). Multiple regressionsanalyser på dataene fra Søbygård Sø viste, at ud over klorofyl *a*/primærproduktionen og temperaturen bidrog antallet af bakterier samt biomassen af *Bosmina*, hjuldyr og cyclopoide vandlopper signifikant positivt til bakterieproduktionen. Antallet af fritlevende bakterier var positivt relateret til de samme variable med undtagelse af temperaturen. Desuden bidrog biomassen af *Daphnia* negativt til relationen. Man skal naturligvis være varsom med at tolke regressionsmodeller kausalt, men den høje målefrekvens samt det faktum, at kun få zooplanktonarter dominerede og udviste markante fluktuationer igennem måleperioden, øger dog sandsynligheden for, at regressionsmodellerne giver et reelt billede af zooplanktonets virkning. Resultaterne peger således på, at tilstedeværelsen af cyclopoide vandlopper, *Bosmina* og hjuldyr stimulerer produktionen af fritlevende bakterier, mens *Daphnia* via en negativ effekt på antallet af fritlevende bakterier mindsker produktionen. Dette stemmer godt med græsningseksperimenterne, hvor kun *Daphnia* viste signifikant græsning på bakterier (8). Flere tidligere studier har vist, at *Daphnia* kan påvirke bakterieantallet negativt (Riemann 1985; Christoffersen et al. 1993; Jürgens 1994), mens studier i næringsfattige systemer ofte viser ringe effekt (Pace & Funke 1991; Brett et al. 1994). Den positive effekt af *Bosmina* og cyclopoide vandlopper tilskrives ringe græsning på bakterier i kombination med, at zooplankton via græsning på fytoplankton frigiver substrat til bakterierne (5, 9).

Foruden de allerede angivne variable bidrog $\text{pH} > 10,2$ negativt til de fritlevende bakteriers produktion og til deres specifikke vækstrate i den multiple regression på data fra Søbygård Sø, men ikke til det samlede antal af bakterier (9). Effekten af pH blev understøttet eksperimentelt i laboratoriet (9). Vores resultater tyder altså på, at en del af den restvariation i de hidtidigt beskrevne empiriske relationer kan tilskrives zooplankton og i ekstreme tilfælde også pH (9).

Lang vej igen

Det kan konkluderes, at undersøgelserne i Søbygård Sø giver et godt billede af træghed efter en reduktion i næringsstofforsyningen samt ny viden om biologiske vekselvirkninger under ekstremt høje næringsstoffiveauer, og endelig har de bidraget til en mere generel forståelse af overordnede biologiske reguleringsmekanismer i lavvandede søer. Der er små tegn på, at miljøtilstanden i søen er i bedring (16). CPUE af aborre er øget, omend i beskeden grad, og andelen af kiselalger er steget på bekostning af grønalger. Det er skønt, at der vil gå yderligere mindst 10-20 år, før søen er i ligevægt med den øjeblikkelige eksterne tilførsel (17, Søndergaard et al. 1993).

4.4 Væng Sø – et eksempel på biologisk træghed og effekten af et indgreb i fiskebestanden

Væng Sø har en middeldybde på 1,2 m og et overfladeareal på 16 ha. Søen var frem til 1981 belastet med husholdningsspildevand. I de efterfølgende fem år skete der imidlertid ingen ændringer i de biologiske samfund og i miljøtilstanden. Søen havde fortsat en lav sigtdybde, og fytoplanktonet var som før domineret af blågrønalger, mens fiskebestanden var domineret af zooplanktivore fisk som skalle og brasen (Fig. 30A). Massebalancebetragtninger viste, at den fremtidige ligevægtskoncentration for fosfor ville være $0,05 \text{ mg TP l}^{-1}$. Ifølge de empiriske data i Fig. 2 skulle man derfor forvente, at søen i ligevægts-tilstanden ville blive klarvandet med mange undervandsplanter og rovfisk. Det var derfor nærliggende at antage, at et fiskeindgreb kunne accelerere processen mod den klarvandede tilstand. I et samarbejde med Vejle Amtskommune opfiskede vi fra efteråret 1986 til foråret 1988 ca. 50% af biomassen af skalle og brasen.

Indgrebet havde en betydelig effekt på den pelagiske struktur og på vandkvaliteten (1, 4, 17; Fig. 30B; Sø-

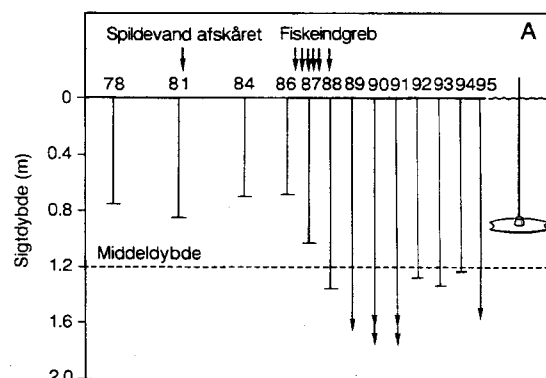


Fig. 30A. Udviklingen af sommerrmiddelsigtdybden i Væng Sø, efter at spildevandstilledningen ophørte i 1981 og efter fiskeindgrebet i 1986-1988, hvor 50% af biomassen af zooplanktivore fisk blev fjernet. Pilene indikerer, at sigtdybden nåede bunden på nogle af prøvetagningsdatoerne, middelværdierne er derfor højere. Sigtdybden forøgedes betydeligt efter fiskeindgrebet (fra 17).

dergaard et al. 1990). Antallet af *Daphnia* 10-dobledes fra 1986 til 1987, og gennemsnitstørrelsen øgedes markant. I overensstemmelse hermed faldt fytoplanktonets biomasse og produktion betydeligt, og bunden blev synlig hele sommeren. Rovfiskenes andel af fiskebiomassen (fangst pr. net i gællenet) steg og er siden forblevet høj. Prædator kontrollen på de zooplanktivore fisk er således formentligt øget. Desuden faldt kvælstof og i de fleste år også fosforkoncentrationen, så der er altså tale om kaskadevirkninger af fiskeindgrebet helt ned til næringsstofniveauet.

Undervandsplanterne reagerede initialt trægt på forbedringen i lysklimaet (1,4; Søndergaard et al. 1990), og en række forsøg med Kruset Vandaks (*Potamogeton crispus*) i potter placeret forskellige steder i søen pegede på, at fuglegræsning kunne være medvirkende til en sådan træghed (Lauridsen et al. 1993). Dette understøttedes også af, at koloniseringen af undervandsplanter efterfølgende startede i de områder, hvor fuglegræsningen var lavest (dybt vand og eksponeret kyst) (Lauridsen et al. 1994). Betydningen af fuglegræsning som potentiel kontrollerende faktor for planternes udbredelse og mængde i søer med lav plantebiomasse er siden blevet bekræftet i forsøg i Stigsholm Sø (Søndergaard et al. 1996) og Engesholm Sø (Vejle Amtskommune, upubl.; Lauridsen et al., upubl.)

I 1988 koloniseredes store arealer af Væng Sø af vandpest (*Elodea canadensis*), og siden har dækningsgraden fluktueret en del (4; Søndergaard et al. 1997a). Planterne forsvandt næsten helt fra søen i 1992. På trods af dette fald skete der kun kortvarigt et skift til en uklar tilstand, hvilket formentligt kan tilskrives, at rovfisk-byttfiskforholdet forblev højt, således at zooplanktonet kunne fastholde et højt græsningstryk på fytoplanktonet.

Med skiftet fra den uklare tilstand med få undervandsplanter til den klarvandede tilstand skete der en markant stigning i antallet af vandfugle, specielt planteædende arter som blishøne og knopsvane. Siden har antallet af blishøns og svaner fluktueret betydeligt fra år til år i takt med ændringer i planteudbredelsen (Søndergaard et al. 1997).

Væng Sø er således et illustrativt eksempel på, at et enkelt indgreb (her i form af en opfiskning af zooplanktivore fisk) i forlængelse af en formindskelse i den eksterne næringsstofforsyning kan betyde et markant og længerevarende skift fra en uklar til en klarvandede tilstand. Hvorvidt søen kan fastholdes i den klarvandede tilstand, eller den vil svinge mellem de to ligevægtstilstande i en periode som eksempelvis Stigsholm Sø (Søndergaard et al. 1997a) og Krankesjön i Sydsverige (Blindow et al. 1993), er uafklaret. Der er således i de seneste år fanget flere småfisk ved det årlige overfyldningsfiskeri (Mortensen et al., upubl.), hvilket kan forklare den

observerede formindskelse i antallet af store arter af zooplankton (f.eks. *Daphnia* spp.) (Fig. 30B) og plantetilknyttede krebsdyr (upubl. data). Om det vil føre til et længerevarende skift til en uklar tilstand, vil kun tiden kunne vise.

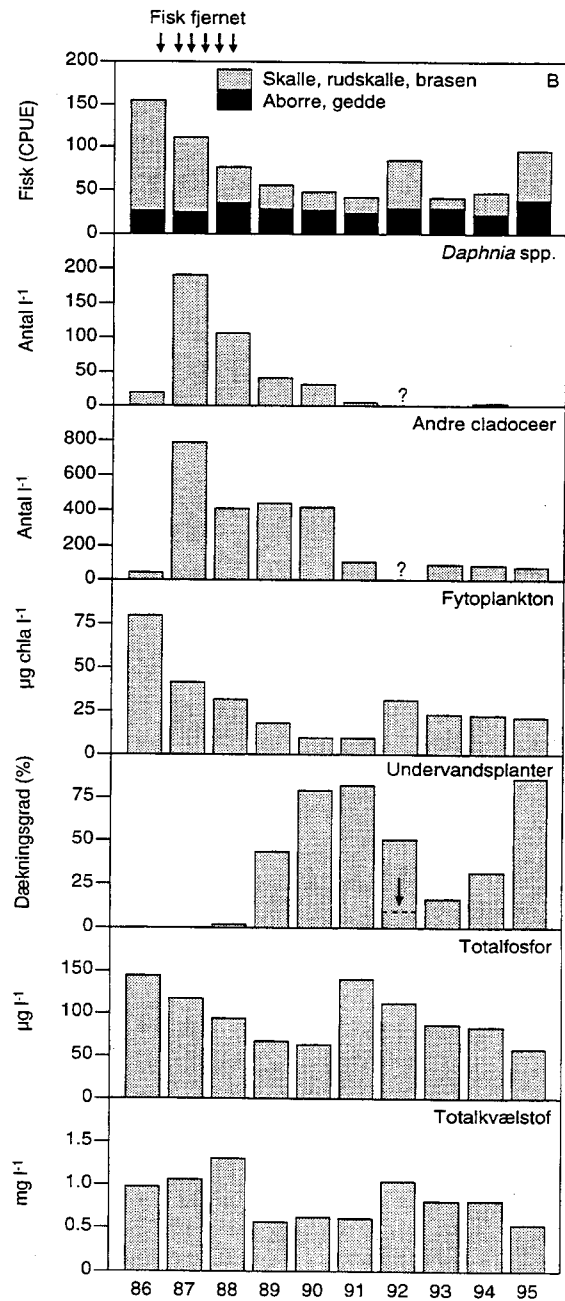


Fig. 30B. Udviklingen af biomassen af fisk (CPUE er fangst pr. net i biologiske oversigtsgarn, jvf. Fig. 2) af de dominerende fiskearter i Væng Sø efter fiskeindgreb. Desuden er vist sommermiddelværdien af antallet af *Daphnia* og andre cladocera samt koncentrationen af klorofyl *a*, totalfosfor og totalkvælstof i søvandet samt den maksimale dækningsgrad af undervandsplanter. Pilen viser, at der i 1992 skete et markant fald i biomassen i løbet af sommeren. Indgrebet har medført betydelige ændringer i de biologiske samfund og næringsstofniveauet (fra 17).

4.5 Tværgående analyse af biomanipulationsforsøg

Et centralt spørgsmål i miljøforvaltningen af søer i dag er, om man ved et indgreb i fiskebestanden vil kunne fremme et længerevarende skift til en klarvandet tilstand. I biomanipulationens "pionerfase" i 1980'erne var der i høj grad tale om en "prøven sig frem" holdning. Man skulle lære af eksperimenterne. Dog fremførte Benndorf (1990) på grundlag af især forsøg i to tyske søer og analyser af resultater fra andre eksperimenter i Europa, at der ville være størst mulighed for succes på længere sigt, hvis fosfortilførslen var lavere end $0,6 \text{ g TP m}^{-2} \text{ år}^{-1}$.

Danske forsøg

Vi tog på samme tidspunkt udgangspunkt i Fig. 2 og fremførte, at fiskemanipulationsmetoden i lavvandede søer vil være mest effektiv, når fosforkoncentrationen i den fremtidige ligevægtssituation lå under $0,08\text{-}0,15 \text{ mg l}^{-1}$, svarende til en fosfortilførsel på $0,5\text{-}2 \text{ g TP m}^{-2} \text{ år}^{-1}$ afhængig af vandets opholdstid i søen (2, 4). Kun under denne grænse vil man kunne forvente, at undervandsplanter kunne etablere sig mere permanent, og at rovfisk vil kunne blive så talrige, at de kunne yde væsentlig prædator kontrol på de zooplanktivore fisk. Hvis fosforkoncentrationen er større, vil der dog kunne opnås midlertidige effekter. Søerne vil dog før eller siden igen vende tilbage til den uklare tilstand med mange zooplanktivore fisk og høj fytoplanktonbiomasse, medmindre der etableres et løbende bestandsplejeprogram. En undtagelse vil dog være søer med lav kvælstoftilførsel (lille opland); de vil kunne skifte til en klarvandet tilstand ved en højere fosforkoncentration.

Sammenligninger af resultater fra de første tre danske eksperimenter med biomanipulation synes at bekræfte vores hypotese. Væng Sø med en fremtidig ligevægtskoncentration på $0,05 \text{ mg TP l}^{-1}$ skiftede således til en klarvandet tilstand, som nu har varet i 10 år. Frederiksborg Slotssø har en fosforkoncentration på $0,30\text{-}0,70 \text{ mg TP l}^{-1}$, altså over det anførte tærskelniveau på $0,08\text{-}0,15 \text{ mg TP l}^{-1}$. Her blev der fjernet 80% af biomassen af zooplanktivore fisk, og desuden blev der udsat $1,5 \text{ g vådvægt rovaaborre m}^{-2}$ (Riemann *et al.* 1990). Indgrebet var altså væsentligt mere omfattende end i Væng Sø, hvor kun 50% af biomassen af zooplanktivore fisk blev fjernet, og hvor der ikke blev udsat rovfisk. Alligevel, men helt i overensstemmelse med hypotesen, var der kun en kortvarig (1-2 år) og mindre stigning i zooplanktonbiomassen og et mindre fald i klorofyl, hvorefter søen igen vendte tilbage til den oprindelige tilstand (1; Riemann *et al.* 1990 – og senere data i Christoffersen 1991). I den næringsrige sø, Søbygård Sø (se afsnit 4.3), førte relativt små ændringer i fiskebestanden til store, men ikke varige ændringer i tilstanden. Dette var også tilfældet i Lyng Sø (se afsnit 3.2).

Hollandsk-dansk analyse

Vi har siden foretaget en sammenligning af resultaterne fra Væng Sø med tre biomanipulerede søer i Holland (21). De fire søer dækker en udgangs-fosforkoncentration før indgrebene på $0,15 \text{ til } 1 \text{ mg TP l}^{-1}$. Alle fire søer skiftede efter indgrebet i fiskebestanden til en klarvandet tilstand med udbredt undervandsvegetation. Kun i søen med den laveste fosforkoncentration (Væng Sø) steg andelen af rovfisk markant i årene efter indgrebet (21; Meijer *et al.* 1995), og kun i denne sø må det antages, at rovfisk yder et væsentligt prædationstryk på de zooplanktivore fisk. I de to søer med den højeste fosforkoncentration var der en stigende biomasse af zooplanktivore fisk efter tre år, hvilket kunne være det første tegn på en tilbagevenden til den uklare tilstand. Resultaterne er således i vid udstrækning i overensstemmelse med vores hypotese. Det er dog overraskende, at den meget næringsrige Lake Zwemlust har holdt sig i en klarvandet tilstand i fem år (Gulati 1996; Van Donk 1997). Årsagen skal måske søges i, at alle fisk blev fjernet (søen blev tømt for vand), og kun rudskalle og gedde udsat. Søen mangler altså de typiske zooplanktivore fisk som skalle og brasen.

Hvornår fiskeindgreb?

I skrivende stund er vi i gang med en tværgående analyse af data fra 20 danske eksperimenter, hvor der er foretaget indgreb i fiskebestanden. De foreløbige resultater understøtter vores oprindelige vurdering (2, 4) af, hvornår man kan forvente varige ændringer af et indgreb i fiskebestanden, dog er der måske behov for en reduktion i tærskelniveauet fra $0,08\text{-}0,15 \text{ mg TP l}^{-1}$ til $0,05\text{-}0,10 \text{ mg TP l}^{-1}$ (10). De nye resultater tyder endvidere på, at der er størst chance for succes nær den øvre fosforgrænse på $0,1 \text{ mg TP l}^{-1}$, hvis 80-90% af biomassen af zooplanktivore fisk fjernes, og hvis indgrebet i en årrække følges op med udsætning af geddeyngel til bekæmpelse af yngelen af zooplanktivore fisk. Yngelen vil efter opfiskningen ellers kunne få særdeles gode vækstbetingelser, og det vil kunne føre søen tilbage til den uklare tilstand. Eksperimenter i den hollandske sø Wolderwijd peger endvidere på, at det nær den øvre fosforgrænse er vigtigt med en høj dækningsgrad af undervandsplanter, hvis den klarvandede tilstand skal kunne fastholdes (Meijer & Hosper 1997). Analysen bekræftede, at der kan opnåes længerevarende effekter af fiskeindgreb ved højere fosforkoncentrationer, hvis kvælstoftilførslen er lav.

4.6 Effekter af fiskeindgreb på næringsstofniveau og næringsstofforhold

I flere af de hidtil gennemførte biomanipulationsforsøg har et skift til en klarvandet tilstand også resulteret i et fald i fosforkoncentrationen (f.eks. Shapiro & Wright 1984; Reinertsen & Olsen 1984) og dermed en oligotrofiering af søerne. Analysen af tre

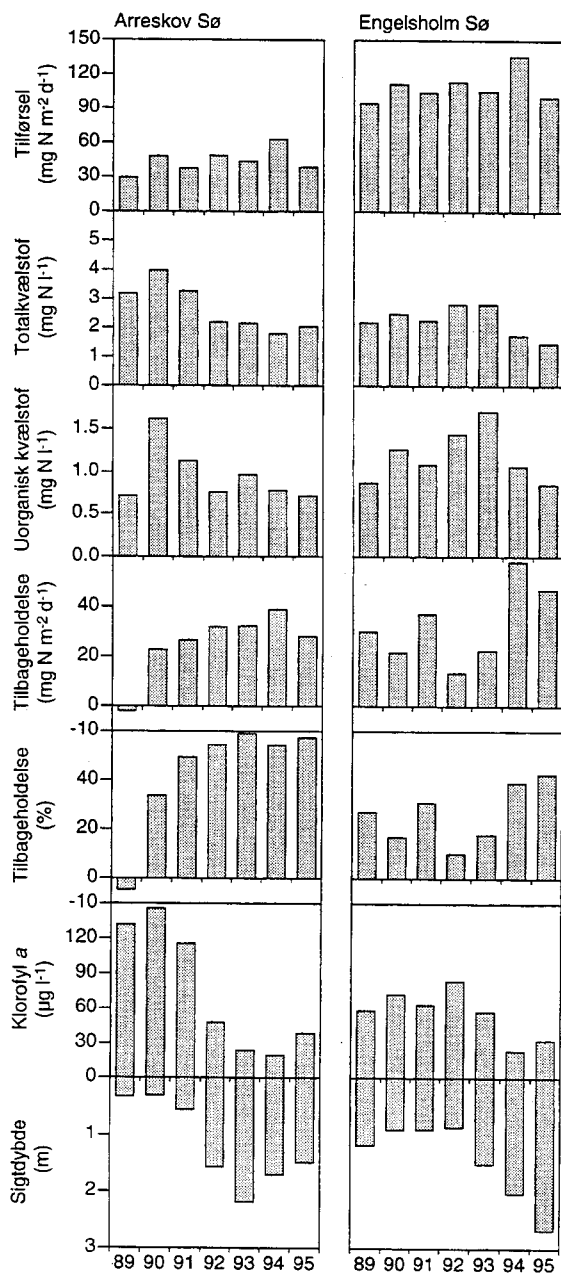


Fig. 31. Den gennemsnitlige tilførsel, tilbageholdelse og tilbageholdelsesprocent af totalkvælstof, middelkoncentrationen af totalkvælstof, uorganisk kvælstof og klorofyl *a* i søvandet samt sigtdybden i Arreskov Sø og Engelsholm Sø over en periode, hvor der er sket drastiske ændringer i fiskebestanden. I Arreskov Sø døde en stor del af de zooplanktivore fisk i sommeren-efteråret 1991, og i Engelsholm Sø er der foretaget opfiskning af skalle (*Rutilus rutilus*) og brasen (*Abramis brama*) i 1992-94. Tilbageholdelsesprocenten af kvælstof steg i begge søer, efter at de var blevet klarvandede (fra 15).

danske forsøg viste et fald i totalfosfor i Væng Sø, men ingen ændringer i de mere næringsrige søer, Frederiksborg Slotssø og Søbygård Sø (1). En længere tidsserie fra Søbygård Sø tyder dog på, at fosforkoncentrationen er lavere i år med lavere antal zooplanktivore fisk og dermed højere græsningstryk på fytoplankton (16). Desuden viste eksperimentet i Lyng Sø også et markant fald i fosfor-

koncentrationen i år med lavere prædationstryk fra fisk og dermed lavere klorofyl *a* (Fig. 9). Analysen af data fra de 20 eksperimenter med fiskeindgreb viser et fald i fosforkoncentrationen i alle søer, der er blevet klarvandede (E. Jeppesen, M. Søndergaard & J.P. Jensen, unpubl.).

Der er væsentlig færre undersøgelser af effekten på kvælstof. Vi har foretaget en analyse på data fra de tre hollandske søer og fra Væng Sø (21). I alle fire søer førte fiskeindgrebet til et markant fald i totalkvælstof, især efter at undervandsplanterne havde etableret sig. For nøjere at belyse effekter af fiskeindgreb på kvælstof har vi efterfølgende foretaget massebalcestudier på tre biomanipulerede søer (15). I alle søer førte indgrebet til en forøgelse i den andel af tilført kvælstof, som tilbageholdes (tabes) i søerne – også i de søer, hvor undervandsplanterne endnu ikke havde indfundet sig eller kun forekom spredt (Fig. 31). Det har ellers været en udbredt opfattelse (21), at faldet i kvælstof er associeret med kolonisation af undervandsplanter og er et resultat af, at planterne optager kvælstof fra søvandet og stimulerer denitrifikationen (Granéli & Solander 1988; Weisner et al. 1994). Det kan altså ikke være de eneste grunde. Vi har diskuteret mulige årsager til faldet i kvælstof- og fosforkoncentrationen og stigningen i tilbageholdelsesprocenten i de biomanipulerede søer med få eller ingen undervandsplanter (15; Jeppesen et al., under udarbejdelse). Vi har konkluderet, at der er tale om et samspil af faktorer:

- Formindskelsen i partikulært kvælstof og fosfor i kraft af faldet i fytoplanktonbiomassen fører til en reduktion i transporten ud af søen og dermed øges tilbageholdelsesprocenten.
- Reduktionen i biomassen af fytoplankton betyder, at der bliver mere uorganisk kvælstof til rådighed for denitrifikation og dermed kan afgasningen af kvælstof øges.
- Mindsket fiskeprædation betyder flere bunddyr (Andersson et al. 1978; Giles et al. 1989), hvilket kan stimulere denitrifikationen, som er baseret på nitrat fra vandfasen samt denitrifikation, som er baseret på nitrat dannet ved nitrifikation i søbunden.
- Med færre bentivore fisk mindskes den fosfor- og kvælstoffrigivelse fra søbunden, som er betinget af fiskenes fødesøgning på bunden og efterfølgende udskillelse i vandfasen.
- Bedre lysforhold ved søbunden betyder øget bentisk algeproduktion, hvilket kan stimulere den koblede nitrifikation-denitrifikation og mindske kvælstof- og fosforfrigørelsen fra søbunden (Jansson 1989; Risgaard-Petersen et al. 1994; Van Luijn et al. 1995).

- Med flere bunddyr, større algeproduktion i søbunden og mindre sedimentation af fytoplankton øges redoxpotentialet, og det kan formindske fosforfrigørelsen fra sedimentet (*Mortimer 1941, 1942*). Dette sidste understøttes af, at jerntilbageholdelsesprocenten også er øget i de biomanipulerede søer (*Jensen et al., under udarbejdelse*). Bunddyrenes indflydelse er dog ikke entydig klar, da nogle eksperimenter har vist en stigende og andre en faldende fosforfrigivelse ved stigende bunddyrstæthed (*Andersson et al. 1988*).

Endelig fører fiskeindgrebet typisk til en reduktion i biomassen af blågrønalg, hvilket teoretisk kan medføre et fald i kvælstoffikseringen og dermed i kvælstofkoncentrationen. Vi fandt dog ikke klare beviser herfor (15).

En nøjere belysning af årsagerne til ændringer i kvælstof- og fosfortilbageholdelsen kan dog kun opnås gennem eksperimentelle undersøgelser. Men uanset årsagerne viser resultaterne, at indgreb i fiskebestanden kan have kaskadevirkninger hele vejen ned gennem fødekæden til næringsstofferne. De viser også, at en restaurering af søer ved fiskeindgreb kan føre til en øget tilbageholdelse/tab af kvælstof og som regel også af fosfor i søerne. Dermed formindskes transporten af næringsstoffer til nedstrømsbeliggende søer. Restaurering af søer vil derfor ikke kun være til gavn for miljøtilstanden i søerne, men vil også mindske eutrofieringen af de akvatiske økosystemer, som er beliggende nedstrøms søer (10, 15, 18).

5 Den historiske udvikling i næringsstofniveau og biologiske samfund

For hovedparten af de danske søer findes der kun information om søernes miljøtilstand for de seneste 10-20 år. Ved at inddrage analyser af plante- og dyrerester i søbunden (palæoøkologiske undersøgelser) er det dog muligt at få oplysninger om udviklingen i de biologiske samfund og miljøtilstanden over en længere periode – og indirekte også om arealanvendelsen i søernes opland.

Palæoøkologiske undersøgelser kan også være et vigtigt redskab i vurderingen af biologiske samspil og deres vekselvirkninger med fysisk-kemiske faktorer (7; *Anderson & Battarbee 1994*). Dermed kan sådanne undersøgelser bidrage væsentligt til forståelsen af mekanismerne bag forandringer i søøkosystemet f.eks. forårsaget af fisk og af eksistensen af alternative ligevægtstilstande. Det skyldes, at varigheden af de eksisterende monitoringsserier og af de hidtil gennemførte felt- og indhegningseksperimenter er så korte, at de som hovedregel kun muliggør vurderinger af de umiddelbare effekter af naturlige eller kunstigt skabte forandringer i økosystemet. Langtidsvirkninger er derimod dårligt belyst i sådanne forsøg, fordi tidshorisonten har været for kort til, at en tilnærmet ligevægt har kunnet indstille sig. Den maksimale livslængde af flere af de dominerende fisk er så lang, at et skift i yngelrekrutteringen kan have virkninger på økosystemet i årtier. I vurderingen af langtidseffekter har de palæoøkologiske undersøgelser vist sig at være unikke.

Palæoøkologiske metoder har været anvendt i forskningen i mange år, men de har indtil for nylig især været kvalitativt orienterede. Der er imidlertid nu udviklet en kvantitativ metode, som på afgørende måde har gjort palæoøkologiske undersøgelser til et slagkraftigt værktøj bl.a. til vurdering af biologiske samspil i søer. Metoden går ud på at etablere kvantitative sammenhænge mellem en søvariabel (f.eks. fosforkoncentrationen) og relevante biologiske rester i overfladelaget af søbunden. Relationen kan herefter under visse forudsætninger anvendes til en rekonstruktion af den historiske udvikling i den aktuelle søvariabel ud fra sammensætningen af rester i de forskellige lag i søbunden. De statistiske metoder, som er anvendt, omfatter Canonical Correspondence analyser (CCA) (*ter Braak 1987*) og en vægtet gennemsnits mindste kvadraters metode med og uden en indbygget økologisk tolerance for de enkelte zooplanktongrupper (*Birks et al. 1990; ter Braak & Juggins 1993*). Metoderne har hidtil været anvendt med succes til rekonstruktion af niveauet af pH og koncentrationen af fosfor ud fra analyser af rester af kiselalger (*Stevenson et al. 1991; Anderson et al. 1993; Bennion et al. 1996*).

Rekonstruktion af antallet af zooplanktivore fisk

Vi har anvendt princippet til at etablere relationer, som tillader en kvantitativ bestemmelse af den historiske udvikling i antallet af zooplanktivore fisk (7). Til rekonstruktion af antallet af zooplanktivore fisk ville det umiddelbart være naturligt at kvantificere fiskerester i søbunden, såsom skæl og benrester. Indledende analyser viste imidlertid, at dette ville kræve analyser af meget store mængder sediment (*B. Odgaard, upubl. resultater*). Vi valgte i stedet at anvende rester af zooplankton i søbunden som et fingeraftryk af fiskene, idet tidligere undersøgelser havde vist, at zooplanktonresterne har kunnet give et kvalitativt billede af prædationstrykket fra fisk (*Kerfoot 1974; Kitchell & Kitchell 1980; Leavitt et al. 1989*).

På grundlag af data fra 30 danske søer er det lykkedes at opstille en relation mellem antallet af zooplanktivore fisk (CPUE, fanget i gællenet med 14 maskevidder over en enkelt nat inden for tidsperioden 15. august – 15. september) og den relative andel af rester af *Daphnia*, *Leptodora*, *Bosmina coregoni*, *B. longirostris* og hjuldyr (Fig. 32). De fem dyregrupper blev udvalgt, fordi de dominerer ved meget forskellige fisketætheder p.g.a. en forskellig følsomhed over for prædation fra fisk (*Brooks &*

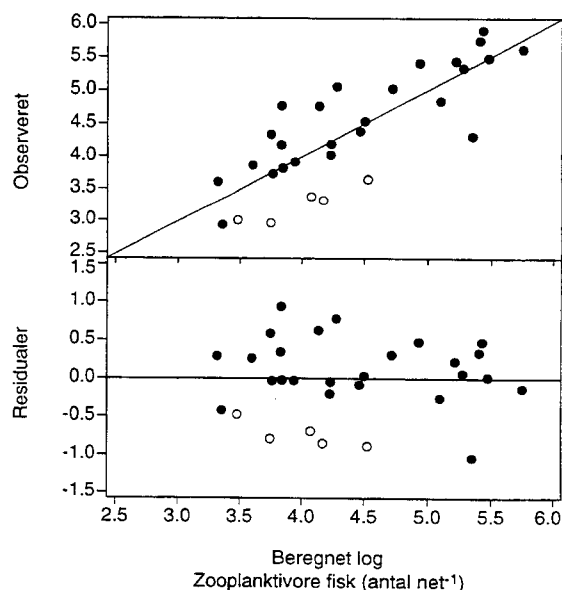


Fig. 32. Observeret antal zooplanktivore fisk CPUE (fangst pr. net i biologiske oversigtsgarn) afbildet mod tilsvarende værdier beregnet ud fra andelen af de rester af fem zooplanktonslægter/arter i den øverste cm af søbunden (begge log, transformerede). Desuden er residualerne vist. o angiver søer med mange undervandsplanter (dækningsgrad > 10%). • øvrige søer (fra 7).

Dodson 1965). Da der endvidere eksisterer empiriske sammenhænge mellem den aktuelle CPUE og en række andre tilstandsvariable i søer som f.eks. forholdet mellem rovfisk og zooplanktivore fisk, dybdegrænsen for undervandsplanter, forholdet mellem biomassen af zooplankton og fytoplankton og vandets klarhed (7, Fig. 33), er det under visse forudsætninger også muligt at få oplysninger om disse variable og dermed at karakterisere miljøtilstanden (7).

Ændringer i fiskebestanden i tre danske søer

Relationen mellem zooplankton og fisk har været anvendt til at beskrive udviklingen i mængden af zooplanktivore fisk igennem de seneste 200-300 år i tre søer (Fig. 34; Jeppesen *et al.*, *unpubl.*). I Søbygård Sø var CPUE højt i de øverste cm af søbunden. Det faldt brat i ca. 10 cm's dybde, sammenfaldende med perioden, hvor der blev konstateret fiskedød i søen (jvf. afsnit 4.3). En ny top ses i ca. 30 cm's dybde (ca. 50 år tilbage i tiden), hvorefter CPUE faldt brat til relativt lave værdier i dybder >65 cm. I Lading Sø var CPUE også højt i overfladesøbunden og faldt som i Søbygård Sø brat i 50-60 cm's dybde til et sta-

bilt, lavere niveau over de næste 50 cm. Ud fra relationerne må det antages, at de to søer i perioden er skiftet fra en tilstand med få zooplanktivore fisk og mange rovfisk til som i dag næsten udelukkende at være domineret af planktivore fisk.

Ved at sammenholde den udviklede relation for zooplanktivore fisk med rester af undervandsplanter (B. Odgaard og P. Rasmussen, *unpubl.*) har vi endvidere fundet, at CPUE af zooplanktivore fisk i både Søbygård Sø og Lading Sø steg i perioden, umiddelbart før planterne forsvandt fra søerne (Jeppesen *et al.*, *unpubl.*). Dette synes at støtte Brönmark & Weisner's (1992) hypotese om, at stigende fisketæthed via prædation på zooplankton og plantetilknyttede invertebrater, inklusiv snegle, kan have været medvirkende til tilbagegangen af undervandsplanter, fordi forholdene for fytoplankton og epifyterne på planternes overflade derved er forbedret med dårlige lysbetingelser for planterne til følge.

I Langesø har CPUE været mere konstant over perioden, men har udvist en svagt faldende tendens

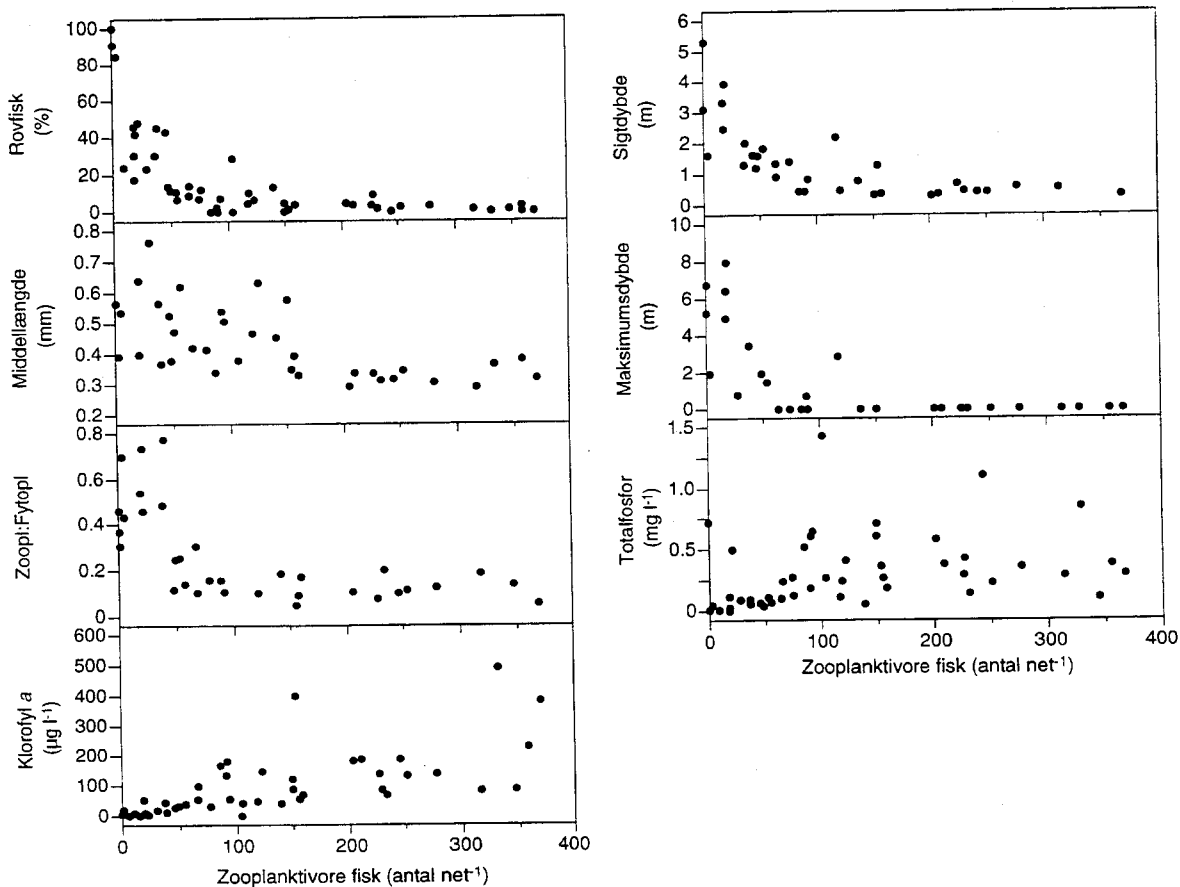


Fig. 33. Procentdel af rovfisk fanget i biologiske oversigtsgarn, gennemsnitsstørrelsen af cladoccer, forholdet mellem zooplankton- og fytoplanktonbiomassen, koncentrationen af klorofyl *a* i epilimnion, sigt dybden, maksimumsdybden for undervandsplanter og koncentrationen af totalfosfor afbildet mod antallet af zooplanktivore fisk (CPUE, fangst pr. net i biologiske oversigtsgarn, jvf. Fig. 2) i en række danske søer. Undervandsplanternes dybdegrænse blev målt i juli-august, da biomassen var størst. Alle andre data er sommermiddelværdier (1. maj - 1. okt.). Zooplankton og fytoplankton sommermiddelværdier blev udregnet, inden forholdet blev beregnet. Med stigende CPUE af planktivore fisk sker der markante ændringer i de biologiske samfund i søerne (fra 7).

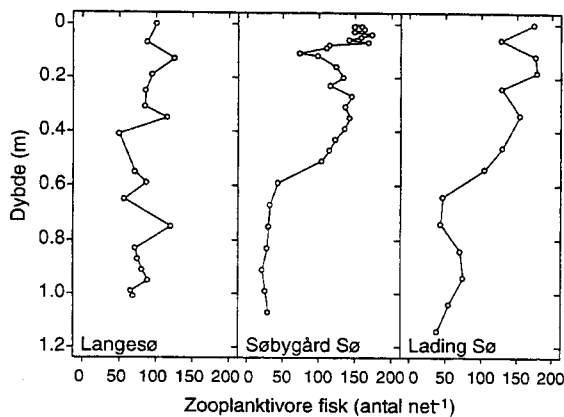


Fig. 34. Rekonstruktion af den historiske udvikling i antallet af zooplanktivore fisk (CPUE, fangst pr. net i biologiske ovesigtsgarn, jvf. Fig. 2) i Langesø, Søbygård Sø og Lading Sø. 0 er sedimentoverfladen. (E. Jeppesen, J.P. Jensen & E. Agerbo., *unpubl.*).

tilbage i tiden. I overensstemmelse hermed var fiskebestandens sammensætning ved målinger i 1927 omtrent som i dag dvs. domineret af brasen, skalle og små aborrer (Otterstrøm 1927). Vore resultater peger på, at dette også har været tilfældet væsentligt længere tilbage i tiden. Dette kan måske skyldes en tidlig eutrofiering af søen fra udledninger af spildevand og møddingsvand stammende fra driften af Langesø Gods (Fyns Amtskommune 1994).

Andre relationer

Vi har for nyligt udviklet relationer mellem rester af cladocæer og hjuldyr samt både dækningsgraden og plantefyldt volumen af undervandsplanter og totalfosfor i søvandet (Jeppesen *et al.*, *unpubl.* og Fig. 35). Desuden er der udviklet relationer mellem totalfosfor og kiselalger for danske søer (Anderson & Odgaard, 1994; Bennion *et al.* 1996), og en relation mellem totalfosfor og chironomidrester er under udarbejdelse (K. Brodersen, *unpubl.*). Ved at sammenstille sådanne sæt af relationer forventer vi i den nærmeste fremtid at

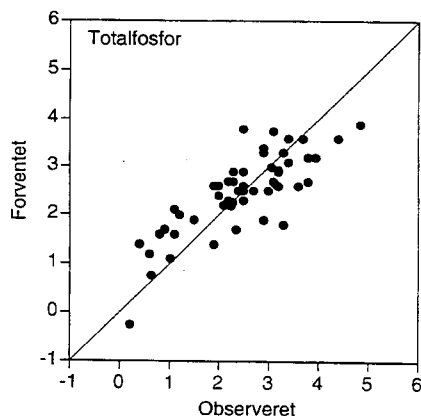


Fig. 35. Observeret sommermiddel af koncentrationen af totalfosfor i søvandet afbildet mod værdier beregnet ud fra sammensætningen af zooplanktonrester i den øverste cm af søbunden (begge log-transformerede) (E. Jeppesen, J.P. Jensen & E. Agerbo., *unpubl.*).

kunne nå frem til en endnu bedre beskrivelse af udviklingen i næringsstofniveauer og biologiske samfund. Resultaterne viser dog allerede nu de potentielle muligheder for at forstå de biologiske samspil i søer, der ligger gemt i søbunden. Inden for dette felt er der meget store muligheder i fremtiden.

6 Brakvandssøer

I Danmark er der et stort antal naturlige og kulturskabte brakvandssøer, hvoraf flere dækker betydelige arealer (eksempelvis Saltbækvig, Vejlerne og Ferring Sø). Brakvandssøer er en overgangstype mellem ferskvandssøer og lavvandede, marine områder og er i sammenligning med disse ofte artsfattige. De er domineret af organismer, som tåler intermediaære og skiftende saltholdigheder, og mange har deres hovedudbredelse her (f.eks. "kåre" *Neomysis integer* og vandloppen *Eurytemora affinis*). Der er allerede tidligt i dette århundrede gennemført en række autøkologiske undersøgelser også i danske brakvandsområder (f.eks. *Johansen et al. 1933-36*; *Muus 1967*), men der eksisterer kun få undersøgelser på økosystemniveau i brakvandssøer. Dog kan der hentes en smule information herom fra udenlandske undersøgelser (f.eks. *Leah et al. 1978*; *Irvine et al. 1990*; *Moss 1994*). Vi har søgt at tilvejebringe en større viden om biologiske samspil i danske brakvandssøer (6, 12, 25), og det har givet overraskende resultater.

Større prædator kontrol i brakvandssøer?

Et meget karakteristisk træk ved næringsrige brakvandssøer er, at høj tæthed af undervandsplanter ikke som i ferskvandssøerne resulterer i klart vand (6, Fig. 16 og 36). Eksempelvis er der i Vejlerne sigtdybder på 20-30 cm på trods af en høj tæthed af undervandsplanter. Tilstedeværelsen af undervandsplanter fører således ikke til en øget prædator kontrol i fødekæden som i ferskvandssøerne. Der er formentligt flere grunde hertil. Tværgående analyser af data fra en række danske næringsrige brakvandssøer peger således på, at prædationstrykket på zooplankton er højere end i tilsvarende ferskvandssøer, og at det ikke mindskes ved tilstedeværelsen af undervandsplanter (6, 12). Denne vurdering er baseret på flere iagttagelser. Som i ferskvandssøerne (Fig. 2) stiger antallet af

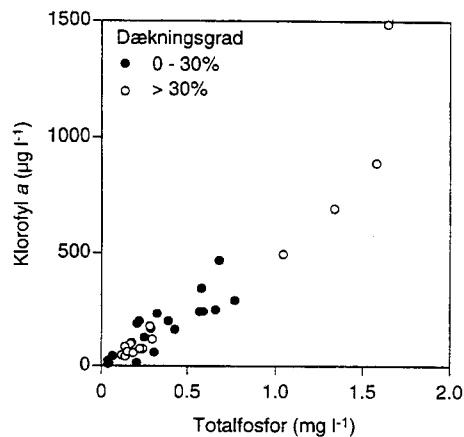


Fig. 36. Sommermiddel af klorofyl *a* versus totalfosfor i nogle danske brakvandssøer med en dækningsgrad af undervandsplanter på 0-30% eller >30%. Der er ikke tendens til et fald i klorofyl *a* ved et givet fosforniveau som i ferskvandssøer (fra 12).

zooplanktivore fisk med stigende fosforkoncentration (Fig. 37), men i brakvandssøerne sker der et skift til dominans af hundestejle ved høje fosforkoncentrationer. Hundestejle gyder 2-3 gange pr. år, hvorfor yngel, som yder et særligt stort prædationstryk på zooplankton i søer (se afsnit 3.2), kan optræde talrigt igennem hele sommeren og om efteråret i brakvandssøerne. De dominerende zooplanktivore fisk i ferskvandssøerne, såsom skalle og brasen, producerer derimod kun yngel én gang årligt og kun over en kortere periode. Det er derfor sandsynligt, at prædationstrykket på zooplanktonet alene af den grund er større i næringsrige brakvandssøer (12).

Dertil kommer, at de større pelagiske, hvirvelløse prædatorer forekommer talrigt i meget næringsrige brakvandssøer, mens de næsten helt mangler i tilsvarende ferskvandssøer (12, Fig. 37). De hvirvel-

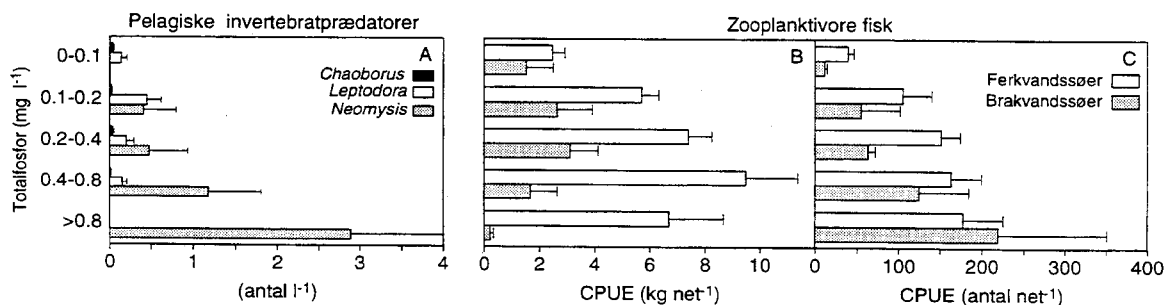


Fig. 37. Sommermiddel af antallet af nogle pelagiske invertebratprædatorer i danske ferskvands- og brakvandssøer (A), CPUE (fangst pr. net i biologiske oversigtsgarn) af zooplanktivore fisk som biomasse (B) og antal (C) i juli-august alle afbildet mod søvandets middelfosfor om sommeren (fra 12).

løse rovdyr i de frie vandmasser består i danske ferskvandssøer især af rovdafnien, *Leptodora kindtii*, og af glasmyggen, *Chaoborus*, mens kåren, *Neomysis integer*, dominerer i brakvandssøerne. I ferskvandssøerne stiger antallet af større hvirvelløse rovdyr med stigende fosforkoncentration indtil ca. 0,1-0,2 mg TP l⁻¹. Herefter sker der et fald, og de forsvinder næsten helt ved de højeste fosforkoncentrationer på trods af gode fødebetingelser her (mange små hjuldyr og juvenile stadier af cyclopoide vandlopper). Dette peger på, at øget prædation fra fisk er hovedårsagen til nedgangen, hvilket underbygges af, at antallet øges, når fiskebestanden mindskes, f.eks. ved biomanipulation (f.eks. Berg et al. 1994). I brakvandssøerne sker der ikke et tilsvarende fald. Tværtimod stiger tætheden af *Neomysis* markant ved høje næringsstofniveauer, og de kan optræde i gennemsnitstætheder om sommeren på helt op til 13 individer l⁻¹. Stigningen er sammenfaldende med et skift i fiskebestanden fra store arter, som æder alle størrelser af *Neomysis*, til udelukkende dominans af arter af hundestejle, der kun æder de mindste individer af *Neomysis* og dermed ikke de ægbærende individer (Søndergaard & Jeppesen, unpubl.).

Næringsrige brakvandssøer har altså ofte både en høj tæthed af hundestejle og af *Neomysis*, som begge præderer på den dominerende zooplankton *Eurytemora affinis*. Indhegningseksperimenter i Ferring Sø (25) tyder på, at *Neomysis* især præderer på nauplier af *E. affinis*, mens trepigget hundestejle, som i andre studier (f.eks. Worgan & FitzGerald 1981; Pont et al. 1991), især præderer på copepoditter og voksne. Det betyder, at *E. affinis* populationen både præderes fra "neden" (mysider) og fra "oven" (hundestejle), hvilket indikerer et særligt højt prædationstryk i disse søer. Denne opfattelse understøttes af, at forholdet mellem biomassen af zooplankton og fytoplankton i næringsrige brakvandssøer er 3-5 gange lavere end i ferskvandssøerne (6), og dermed er græsningstrykket på fytoplanktonet forventeligt også betydeligt lavere (Fig. 38).

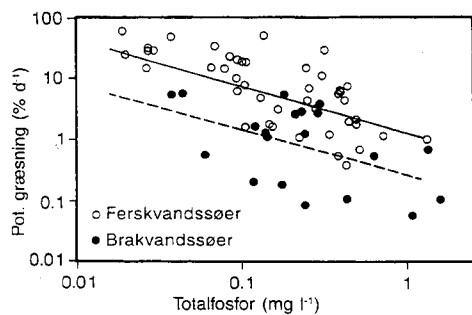


Fig. 38. Beregnet zooplanktongræsningstryk på fytoplankton afbildet mod søvandets middelkoncentration af totalfosfor om sommeren i ferskvandssøer og brakvandssøer (>0,5 ‰). Zooplanktonets græsningstryk er ca. 5 gange større i næringsrige brakvandssøer end i tilsvarende ferskvandssøer (fra 6).

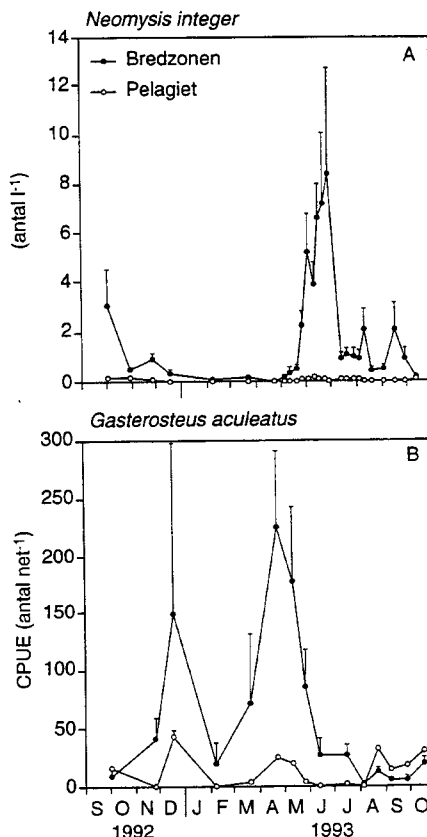


Fig. 39. Sæsonvariation i antallet (\pm SE) af *Neomysis integer* (A) og fangst pr. net af trepigget hundestejle (*Gasterosteus aculeatus*) i biologiske oversigtsgarn (B) i bredzonen og i de frie vandmasser i Ørslevkloster Sø i 1992-1993. Begge arter foretrækker bredzonen det meste af året (fra 12).

Eksempel fra Ørslevkloster Sø

Med det formodede højere prædationstryk på zooplanktonet i brakvandssøerne skulle man umiddelbart forvente, at undervandsplanter kunne være et nyttigt refugium for zooplankton mod prædation fra fisk og mysider. Det synes imidlertid ikke at være tilfældet, måske fordi de potentielle prædatorer i brakvandssøer foretrækker bredzonens vegetationsbælte (12). I Ørslevkloster Sø fandt vi således, at koncentrationen af *Neomysis* som årgennemsnit var 120 gange større i bredzonen end i de frie vandmasser (12) (Fig. 39), og inden for bredzonen igen 80% større i vegetationen end i områder, hvor vegetationen var fjernet (Petersen 1994). Tilsvarende var fangsten af trepigget hundestejle i gællenet i hovedparten af sommeren 10-25 gange højere i bredzonen end på åbent vand (12). I overensstemmelse hermed blev der i Ørslevkloster Sø ikke konstateret aggregering af zooplankton i vegetationen i dagtimerne (Petersen 1994), som tilfældet var i ferskvandssøer med højt prædationstryk fra fisk (Lauridsen et al. 1998).

Forskel i sammensætningen af zooplanktonet kan være en medvirkende årsag til den manglende effekt af undervandsplanter på zooplanktonets græsningstryk på fytoplankton i brakvandssøer (6). I danske

brakvandssøer er zooplankton typisk domineret af calanoide vandlopper som *Eurytemora affinis* og *Acartia* spp. og af hjuldyr, mens cladocæer spiller en større rolle i ferskvandssøerne. Cladocæer og specielt slægten *Daphnia* kan potentielt vokse hurtigere og udnytte et bredere fødespektrum end de calanoide vandlopper (Rothaupt 1997), hvilket gør dem til effektive græssere i systemer med ikke for høj prædation fra fisk. I brakvandssøer forsvinder *Daphnia* imidlertid typisk ved saliniteter på 2-4 ‰. Dog kan *Daphnia magna* forekomme ved højere saliniteter (Jürgens & Stolpe 1995), men da denne art typisk optræder i helt eller næsten fisketomme søer, ses den ikke så ofte i brakvandssøerne. Fravær af *Daphnia* og lav tæthed af cladocæer i øvrigt i brakvandssøer må derfor antages at mindske græsningstrykket på fytoplankton (6).

Såfremt ovennævnte tolkninger er korrekte, skulle man forvente, at der i næringsrige brakvandssøer med udbredt undervandsvegetation vil kunne ske et skift til en klarvandet tilstand, hvis søen skiftede til en ferskvandstilstand. Det har været tilfældet i Ørslevkloster Sø (12) (Fig. 40A,B). Sammen med Viborg Amtskommune har vi fulgt søen i 1993-1995, og der findes endvidere enkelte monitoringsdata fra

1986 (Viborg Amtskommune 1988). I observationsperioden skete der væsentlige ændringer i saltholdigheden uden samtidige ændringer i den eksterne næringsstofftilførsel (Viborg Amtskommune 1995). I 1986 og 1995 var søen næsten fersk (< 1 ‰) og i 1993-94 mere brak (1-3 ‰). I brakvandsperioden var zooplanktonet domineret af *Eurytemora affinis* og hjuldyr. Klorofyl *a* niveauet var højt og sigtddybden lav både om sommeren og om efteråret (Fig. 40B). I den ferske tilstand derimod var zooplanktonet domineret af *Daphnia galeata*, og søen var klarvandet. *Neomysis integer*, som var meget talrig i 1993, forsvandt i løbet af 1994 og er ikke registreret i 1995 (12; Petersen 1994 samt E. Jeppesen & M. Søndergaard, upubl.). Der er desværre ingen fiskedata fra 1995. Det kan derfor ikke helt udelukkes, at den højere zooplanktonbiomasse og det klarere vand i 1995 kan tilskrives en pludselig nedgang i tætheden af zooplanktivore fisk.

Det er interessant, at saltsøer i Canada viser et divergerende mønster (Evans et al. 1996). Her er fytoplanktonbiomassen lavere og zooplanktonbiomassen højere end i tilsvarende ferskvandssøer, hvilket tilskrives en lav tæthed af zooplanktivore fisk og lavere tilgængelighed af fosfor (Evans et al. 1996).

Stort behov for vidensopbygning

Vi er først lige begyndt at forstå de biologiske samspil i brakvandssøer, og der er fortsat rigtig mange udfordringer inden for dette felt. Set i et anvendelsesmæssigt perspektiv vil det være væsentligt med en større indsigt på området, idet de observerede forskelle i den biologisk struktur og samspil i ferskvands- og brakvandssøer betyder, at man ikke umiddelbart vil kunne overføre de tidligere omtalte biologiske restaureringsmetoder fra ferskvandssøer til brakvandssøer.

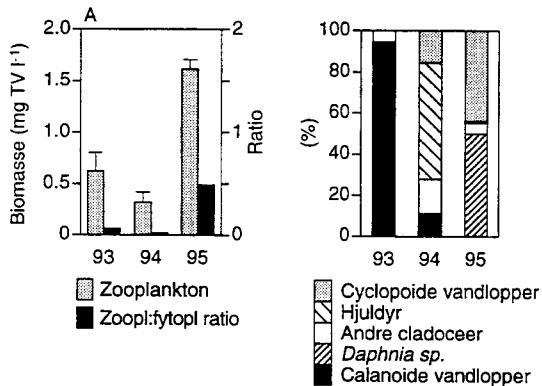


Fig. 40A. Zooplanktonbiomassen og forholdet mellem zooplankton og fytoplankton (til venstre) samt den procentdel af biomassen, som de forskellige zooplanktongrupper tegner sig for i Ørslevkloster Sø i 1993, 1994 og 1995. Der findes ingen kvantitative data for 1986, men en høj tæthed af *Daphnia hyalina* blev observeret i fauna-prøver fra bredzonen (Viborg Amtskommune 1988), hvilket tyder på, at søen på dette tidspunkt var i cladocæerstadiet (fra 12).

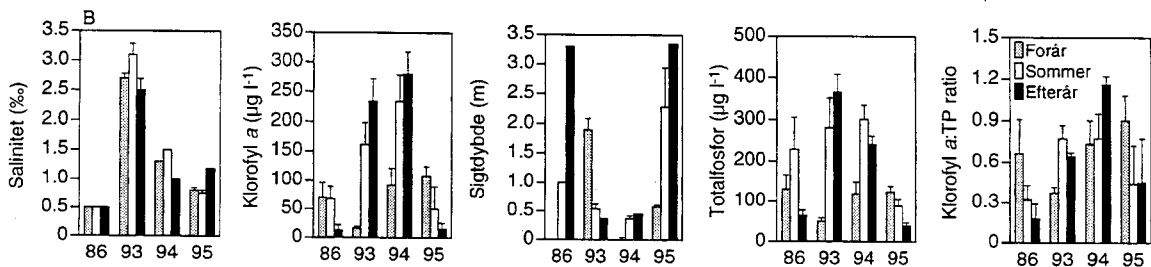


Fig. 40B. Sæsonvariationer i middelværdien (±SE) af klorofyl *a*, sigtddybden, koncentrationen af totalfosfor samt forholdet mellem klorofyl *a* og totalfosfor i Ørslevkloster Sø igennem 4 år, hvor saliniteten har varieret betydeligt. Året er opdelt i 3 perioder, hhv. 1 jan. - 1. maj, 1. maj - 1. okt. og 1. okt. - 1. jan. I perioden 1. maj til 1. jan. var klorofyl *a* højere og sigtddybden væsentligt lavere i år med høj salinitet (fra 12).

7 Resumé og fremtidige forskningsbehov

7.1 Resumé

Afhandlingen og de artikler, som ligger til grund for denne, kan sammenfattes således:

Hovedparten af danske søer er lavvandede med middeldybder på typisk 1-3 m. For 50-200 år siden var de fleste søer klarvandede og ofte med mange undervandsplanter, en god rovfiskebestand og et rigt dyre- og planteliv i øvrigt under vandoverfladen samt med et rigt fugleliv. Siden er de fleste søer skiftet til en uklar tilstand på grund af en øget næringsstofftilførsel med masseforekomst af fytoplankton og dominans af karpfisk som skalle og brasen til følge, mens fuglebestanden er gået stærkt tilbage. Næringsstofftilførslen til mange af søerne er imidlertid mindsket markant i de seneste 20 år især som følge af indgreb over for spildevand, men søerne har på trods af dette vist træghed mod forbedringer. Denne træghed kan være betinget af, at der er ophobet fosfor i søbunden, som efter reduktionen i den eksterne tilførsel langsomt frigives. Varigheden af indsvingningsperioden afhænger af forhold som størrelsen af den tidligere forhøjede tilførsel og dens varighed, vandudskiftningen og jerntilførslen samt biologiske forhold. Den kan være betydelig selv i søer med kort hydraulisk opholdstid. Eksempelvis afgiver søbunden i Søbygård Sø, som har en opholdstid på få uger, 13 år efter en reduktion i den eksterne tilførsel stadig mere fosfor, end den modtager. Det er skønnet, at der vil gå 10-20 år endnu, før søen er i ligevægt med den lavere tilførsel. Trægheden imod forbedringer i miljøtilstanden kan imidlertid også være biologisk betinget.

Både ressourcekontrol (via f.eks. næringsstoffer og lys) og prædator kontrol (f.eks. via fisk) synes at påvirke de biologiske samfund og de biologiske samspil i søer. Fiskenes prædationstryk på zooplankton er tilsyneladende stort i næringsfattige og næringsrige søer, og lavere i middelnæringsrige søer. Kaskadevirkningen heraf på fytoplankton er tilsyneladende lille i næringsfattige søer, men stor i næringsrige søer, hvilket underbygger en hypotese om, at effekten af fisk på fytoplankton er størst i eutrofe søer. Fiskeyngelen kan yde et betydeligt prædationstryk på zooplankton om sommeren med stor afsmittende virkning på zooplanktonets græsningstryk på fytoplankton. Fiskeyngelens effekt er tilsyneladende størst i relativt næringsfattige søer (0,02-0,05 mg P l⁻¹), fordi biomassen af ældre zooplanktivore fisk i meget næringsrige søer ofte er så høj, at de kan kontrollere zooplankton gennem hele året.

Resultaterne tyder på, at den relative betydning af prædator kontrol i de frie vandmasser er større i lav-

vandede søer end i dybe søer, både fordi fiskenes regulerende rolle er større, og fordi ressourcekontrollen er mindre. Det første dokumenteres af, at antallet af fisk pr. m³ søvand er betydeligt større i lavvandede søer, andelen af *Daphnia* i forhold til det totale antal cladoceer og andelen af calanoide vandlopper i forhold til det totale antal vandlopper er væsentligt lavere, og at forholdet mellem biomassen af zooplankton og fytoplankton stiger med vanddybden. Den lavere ressourcekontrol kan forklares ved en større næringsstoffrigivelse til den produktive zone betinget af, at vandmasserne er fuldt opblandede, temperaturen ved og iltforbruget i søbunden er højere, samt at fiskenes fødesøgningsaktivitet på søbunden er større. Dertil kommer en højere sedimentation og resuspension, som sammen med de højere temperaturer i søbundens overflade forøger næringsstoffrigivelsen fra søbunden.

I middelnæringsrige lavvandede søer (typisk 0,05-0,15 mg P l⁻¹) kan to alternative ligevægtstilstande optræde: den klarvandede med mange bundplanter og den uklare med masseforekomst af fytoplankton. Begge tilstande har indbygget en række træghedsmekanismer, som fastholder tilstanden. Der skal derfor i dette næringsstoffinterval ofte en større forandring (naturligt eller kunstigt skabt) til for, at et skift kan finde sted. Undervandsplanter og rovfisk spiller en vigtig rolle for at fastholde den klarvandede tilstand og karpfisk og i nogle tilfælde planteædende fugle for at fastholde den uklare tilstand.

Undervandsplanter kan i høj grad påvirke de biologiske samspil og den relative betydning af prædator- og ressourcekontrol. Ferskvandssøer med udbredt undervandsvegetation er således væsentligt mere klarvandede end søer med samme næringsstoffniveau, men uden planter. Der er en række årsager hertil. En af disse er, at planterne i dagtimerne virker som refugium for zooplankton mod prædation fra fisk. Det betyder øget græsningstryk på fytoplankton i vegetationen og via zooplanktonets natlige vandringer til åbent vand også i de frie vandmasser. Refugievirkningen er stærkt påvirket af plantetæthed og tæthed af zooplanktivore fisk i vegetationen og synes at ændres brat, når givne tærskler i fiske- og plantetæthed nås. Er refugievirkningen stor, kan der være overordentlige store kaskadeeffekter i fødekæden i næringsrige søer, som kan resultere i meget lav fytoplanktonbiomasse, få mikroorganismer og klart vand i vegetationen.

Biomanipulation kan under visse forudsætninger fremskynde et skift til en klarvandet tilstand efter en næringsstoffreduktion. Biomanipulation kan omfat-

te en opfiskning af karpfisk, udsætning af rovfisk, en beskyttelse af planter mod fuglegræsning og udplanteringer af undervandsplanter. Eksperimenter samt tværgående analyser af data fra mange søer tyder på, at man ved biomanipulation vil kunne få et varigt skift til en klarvandet tilstand i lavvandede søer, hvis næringsstofftilførslen er reduceret så meget, at den fremtidige ligevægtskoncentration for fosfor er lavere end 0,05-0,10 mg P l⁻¹. Ved lav kvælstoftilførsel kan effekten tilsyneladende opnås ved højere fosforkoncentrationer.

Ved biomanipulation sker der ofte en betydelig reduktion i både fosfor- og kvælstofindholdet i søvandet og en forøget nettotilbageholdelse af de to stoffer om sommeren. Dette tilskrives især en formindsket transport af partikulært stof (fytoplankton) ud af søen, en formindsket sedimentfrigivelse betinget af øget vækst af bentiske alger, formindsket iltforbrug på grund af lavere sedimentation og dermed bedre redoxforhold samt en stimulering af denitrifikationen. Biomanipulation og formindsket næringsstofftilførsel, som fører til et skift til en klarvandet tilstand, kan betyde en øget tilbageholdelse af kvælstof og fosfor i søerne og dermed mindske transporten til nedstrømsbeliggende akvatiske økosystemer.

Palæoøkologiske metoder kan være et nyttigt redskab til beskrivelse af den historiske udvikling i søernes tilstand og dermed til at belyse de biologiske samspil over en større tidshorison, end eksperimenter og monitoreringstidsserier giver mulighed for. Nye kvantitative teknikker har revolutioneret palæoøkologien i de seneste år. Vi har udviklet relationer, som tillader en kvantitativ rekonstruktion af antallet af planktivore fisk, totalfosfor og undervandsplanter dækningsgrad i søer ud fra rester af krebsdyr og hjuldyr i søbunden. I to søer er der konstateret markante ændringer i antallet af planktivore fisk i perioden, før undervandsplanterne forsvandt. Det tyder på, at prædation på snegle og zooplankton kan have været en medvirkende årsag til, at planterne forsvandt fra disse søer, fordi det har forbedret vækstbetingelserne for alger på planternes overflade og fytoplankton med dårlige lysforhold for undervandsplanterne til følge.

De biologiske samspil i brakvandssøer afviger betydeligt fra mønsteret i ferskvandssøer. Prædator-kontrollen synes væsentligt større i næringsrige brakvandssøer, hvilket tilskrives sameksistens af de dominerende fisk (arter af hundestejle) og kåre (*Neomysis*). Udbredt undervandsvegetation fører ikke til klart vand som i ferskvandssøer, hvilket tilskrives et højere prædationstryk på zooplankton, mangel på *Daphnia*, og at prædatorer på zooplankton forekommer talrigt i vegetationen. Resultaterne underbygges af data fra den planterige Ørslevkloster Sø, hvor skift fra ferskvands- til brakvandstilstand og tilbage igen medførte et skift fra klart

vand, over uklart vand og tilbage til den klarvandede tilstand.

7.2 Fremtidige forskningsbehov

Vurderet ud fra både en grundvidenskabelig og anvendelsesorienteret synsvinkel er der et stort behov for at intensivere forskningen af årsagerne til eksistensen af alternative ligevægtstilstande og af mulighederne for ved indgreb at fremme et skift fra den uklare til den klarvandede tilstand. Specielt er der behov for at forstå vekselvirkningen mellem bredzonen og de frie vandmasser bedre. Den nuværende viden om fiskeyngelens rolle i lavvandede søer er ligeledes meget mangelfuld. Regulerende faktorer for yngelens forekomst, habitatvalg og effekterne heraf på det øvrige økosystem bør belyses nøjere.

Desuden er der et stort behov for viden om de bentisk-pelagiske koblinger herunder af samspillet mellem de biologiske samfund og næringsstoffudvekslingen. Biomanipulationsforsøg har vist, at biologiske strukturskift markant kan ændre niveauet og tilbageholdelsen af næringsstoffer. Som det er fremgået af afhandlingen, ved vi i dag alt for lidt om årsagerne hertil og om, hvordan mønsteret vil ændres langs en næringsstofgradient. I øjeblikket er vi derfor ikke i stand til at forudsige effekten af naturlige eller fremprovokerede strukturskift på tilbageholdelse af næringsstoffer og dermed koncentrationer i søvandet.

I de kommende år kan man forvente, at der sker en meget markant stigning i antallet af danske søer, som søges restaureret ved indgreb i fiskebestanden, idet de fleste af disse søer har vist træghed mod forbedringer, efter at næringsstofftilførslen er reduceret. Der er derfor et stort behov for en videreudvikling af biomanipulationsmetoder, så indgrebene kan gennemføres på den mest hensigtsmæssige måde. Specielt er der behov for at få mere viden om:

- langtidseffekter af indgreb på fiskebestand og økosystemet som helhed baseret på forsøg samt udvikling af dynamiske, matematiske modeller
- effekter af rovfiskeudsætninger – især gedde, aborre og sandart
- effekter af kombinerede indgreb, d.v.s. opfiskning i kombination med rovfiskeudsætninger, og

Der er også behov for at opbygge viden om effekten af fiskeudsætning og fiskepleje relateret til erhvervs- og lystfiskeri samt om fiskeriets indvirkning på søernes fiskebestand. I nogle søer (f.eks. Esrom Sø og Slåensø) og en række put-and-take vande udsættes, eller er der blevet udsat ørred – ofte i stort antal. Der er imidlertid yderst ringe viden om effekter af disse udsætninger på søøkosy-

stemet. Et sådant videngrundlag er nødvendigt for, at miljømyndighederne kan vurdere ansøgninger om udsætninger på et fagligt forsvarligt grundlag.

Nye kvantitative teknikker til rekonstruktion af en række biologiske og fysisk-kemiske variable (transferfunktioner) har allerede nu bidraget betydeligt til forståelsen af de biologiske samspil og til at fastlægge udviklingsforløb i relation til menneskeskabte påvirkninger. Der er ingen tvivl om, at transferfunktioner vil få en central placering både i den økologiske forskning i og miljøforvaltningen af søer. Som ekstensivt overvågningsværktøj må transferfunktioner anses for særdeles anvendelige – en enkelt prøve fra overfladesøbunden vil således i dag kunne give et sæsonintegreret billede af totalfosforkoncentrationen, pH, antallet af zooplanktivore fisk og et groft mål for undervandsplanternes udbredelse. Hvor god tidsopløsning er vil dog afhænge af omrøringsforholdene i søbunden. Der er behov for at udvikle nye transferfunktioner og relationer, som kombinerer signaler fra flere organismegrupper (f.eks. af fosforrelationer til både kiselalger, zooplankton og chironomider). Desuden er

der et stort behov for at få testet, hvor robuste rekonstruktionerne er tilbage i tiden, dvs. om signalet fra søbundens overfladelag reelt kan overføres til de dybereliggende lag. Komparative analyser af sediment og vandfase i søer med lange tidsserier kan bidrage hertil.

Endelig er der et stort behov for intensive studier af brakvandssøer samt af lavvandede søer under ekstreme miljøforhold (kolde/varme klimaer) svarende til dem, der er gennemført og fremover planlægges gennemført i tempererede søer. Undersøgelser i ekstreme miljøer vil ikke alene kunne give relevant specifik information om disse søtyper, men også tilvejebringe en viden, som vil kunne anvendes til tolkning af resultater fra f.eks. tempererede ferskvandssøer. Specielt de arktiske søer vil kunne bidrage hertil, fordi de er artsfattige og har simple fødekæder, hvilket gør det lettere at identificere regulerende mekanismer, herunder af den relative betydning af prædator- og ressourcekontrol.

Økologiske studier af lavvandede søer har en relativ kort forhistorie og en spændende fremtid.

8 Referencer

- Agustí, S. (1991): Light environment within dense algal populations: cell size influences on shelf-shading. *J. Plank. Res.* 13: 863-871.
- Agustí, S. & Kalff, J. (1989): The influence of growth conditions on the size dependence of maximal algal density and biomass. *Limnol. Oceanogr.* 34: 1104-1108.
- Anderson, N.J. (1993): Natural vs. anthropogenic changes in lakes. The role of the sediment record. *Trends Ecol. Evol.* 8: 356-361.
- Anderson, N.J. & Battarbee, R.W. (1994): Aquatic community persistence and variability: a palaeolimnological perspective. In: Giller, P.S., Hildrew, A.G. & Raffeli, D., eds. *Aquatic Ecology: Scale, Pattern and Process*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 233-259.
- Anderson, N.J. & Odgaard, B. (1994): Recent palaeolimnology of three shallow Danish lakes. *Hydrobiologia* 275/276: 411-422.
- Anderson, N.J., Rippey, B. & Gibson, C.E. (1993): A comparison of sedimentary and diatom-inferred phosphorus profiles: implications for defining predisturbance nutrient conditions. *Hydrobiologia* 254: 357-366.
- Anderson, O. (1984): Optimal foraging by largemouth bass in structured environments. *Ecology* 65: 851-861.
- Anderson, R.S. (1980): Relationship between trout and invertebrate species as predators and the structure of the crustacean and rotiferan plankton in mountain lakes. In: Kerfoot, W.C., ed. *Evolution and ecology of zooplankton communities*. University Press of New England, Hanover, N.H., pp. 635-641.
- Andersson, G., Granéli, W. & Stenson, J. (1988): The influence of animals on phosphorus cycling in lake ecosystems. *Hydrobiologia* 170: 267-284.
- Andersson, G., Berggren, H., Cronberg, G & Gelin (1978): Effects of planktivorous and benthivorous fish on organisms and water chemistry in eutrophic lakes. *Hydrobiologia* 59: 9-15.
- Andersson, G., Blindow, I., Hargeby, A. & Johansson, S. (1990): Det våras för Krankesjön. – *Anser* 29: 53-62.
- Bean, C.W. & Winfield, J. (1995): Habitat use and activity patterns of roach (*Rutilus rutilus* (L.)), rudd (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)), perch (*Perca fluviatilis* L.) and pike (*Esox lucius* L.) in the laboratory: the role of predation threat. *Ecol. Freshwat. Fish* 4: 37-46.
- Beklioglu, M. & Moss, B. (1995): The impact of pH on interactions among phytoplankton algae, zooplankton and perch (*Perca fluviatilis*) in a shallow, fertile lake. *Freshw. Biol.* 33:497-509.
- Beklioglu, M. & Moss, B. (1996): Mesocosm experiments on the interaction of sediment influence, fish predation and aquatic plants with the structure of phytoplankton and zooplankton communities. *Freshw. Biol.* 36: 315-325.
- Benndorf, J. (1987): Food web manipulation without nutrient control: A useful strategy in lake restoration? *Schweiz. Z. Hydrol.* 49: 237-248.
- Benndorf, J. (1990): Conditions for effective biomanipulation; conclusions derived from whole-lake experiments in Europe. *Hydrobiologia* 200/201: 187-203.
- Bennion, H., Juggins, S. & Anderson, N.J. (1996): Predicting epilimnetic phosphorus concentrations using an improved diatom-based transfer function and its application to lake eutrophication management. *Environ. Sci. & Technol.* 30: 2004-2007.
- Berg, K. et al. (1958): Furesøundersøgelser 1950-54. *Limnologiske studier over Furesø's kulturpåvirkning*. (Investigation on Fure Lake 1950-54, Limnological studies on cultural influences). *Folia Limnol. Scand.* 10: 1-189.
- Berg, S., Jeppesen, E., Søndergaard, M. & Mortensen, E. (1994): Environmental effects of introducing whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) in Lake Ring. *Hydrobiologia* 275/276: 71-79.

- Berg, S., Jeppesen, E. & Søndergaard, M. (1997): Pike (*Esox lucius* L.) stocking as a bio-manipulation tool. 1. Effects on the fish population in Lake Lyng (Denmark). *Hydrobiologia* 342/343: 311-318.
- Bernardi, R. de & Guisanni, G. (1990): Are blue-green algae suitable food for zooplankton? An overview. *Hydrobiologia* 200/201: 29-41.
- Birks, H.J.B., Line, J.M., Juggins, S., Stevenson, A.C. & ter Braak, C.J.F. (1990): Diatoms and pH reconstruction. *Land* 327: 263-278.
- Blindow, I., Andersson, G., Hargeby, A. & Johansson, S. (1993): Long-term pattern of alternative stable states in two shallow eutrophic lakes. *Freshw. Biol.* 30: 159-167.
- Brett, M.T. & Goldman, C.R. (1996): Consumer versus resource control in freshwater pelagic food webs. *Science* 275: 384-386.
- Brett, M.T., Wiackowski, K., Lubner, F.S., Mueller-Solger, A., Elser, J.J. & Goldman, C.R. (1994): Species-dependent effects of zooplankton on planktonic ecosystem processes in Castle Lake, California. *Ecology* 75: 2243-2254.
- Brækelaar, A.W., Lammens, E.H.R.R., Klein Breteler, J.P.G. & Tatrai, L. (1994): Effects of benthivorous bream (*Abramis brama* L.) and carp (*Cyprinus caprio* L.) on sediment resuspension and concentration of nutrients and chlorophyll *a*. *Freshwat. Biol.* 32: 113-121.
- Brooks, J.L. (1969): Eutrophication and changes in the composition of zooplankton. In: Eutrophication, causes, consequences, correctives. Proceedings of a symposium held at the University of Wisconsin, Madison, June 11-15, 1967. National Academy of Sciences, Washington DC, pp. 236-255.
- Brooks, J.L. & Dodson, S.I. (1965): Predation, body size and composition of plankton. *Science* 150: 28-35.
- Brönmark, C. & Weisner, S. (1992): Indirect effects of fish community structure on submerged vegetation in shallow eutrophic lakes: an alternative mechanism. *Hydrobiologia* 243/244: 293-301.
- Brönmark, C. & Vermaat, J. (1998): Complex fish-snail-epiphyte interactions and their effects on submerged freshwater macrophytes. In: Jeppesen, E., Søndergaard, M., Søndergaard, M. & Christoffersen, K., eds. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. *Ecological Studies*. New York: Springer Verlag 131: 47-69.
- Burns, C.W. (1979): Population dynamics and production of *Boeckella dilatata* (Copepoda:Calanoida) in Lake Hayes, New Zealand. *Arch. Hydrobiol.* 54: 409-465.
- Burns, C. W. (1992): Population dynamics of crustacean zooplankton in a mesotrophic lake, with emphasis on *Boeckella hamata* BREHM (Copepoda:Calanoida). *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 77: 553-577.
- Burns, C. W. & Xu, Z. (1990): Utilization of colonial cyanobacteria and algae by freshwater calanoids: Survivorship and reproduction of adult *Boeckella* spp. *Arch. Hydrobiol.* 117: 257-270.
- Canfield, D.E., Shireman, J.V., Colle, D.E., Haller, W.T., Watkins, C.E & Maccina, M.J. (1984): Prediction of chlorophyll *a* concentrations in Florida lakes: Importance of aquatic macrophytes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 497-501.
- Carney, J.J. & Elser, J.J. (1990): The strength of zooplankton-phytoplankton coupling in relation to trophic state. In: Tilzer, M.M., ed. *Ecology of Large Lakes*. Springer. New York, pp. 616-631.
- Carpenter, S.R. & Lodge, D.M. (1986): Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquat. Bot.* 26: 341-370.
- Carpenter, S.R. & Kitchell, J.F., eds. (1993): *The trophic cascade in lakes*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Carpenter, S.R., Kitchell, J.F. & Hodgson, J.R. (1985): Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* 35: 634-639.
- Chapman, M. A., Green, J. D. & Jolly, V. H. (1975): Zooplankton. In: Jolly, V.H., Brown, J.M.A., eds. *New Zealand lakes*. Auckland, Auckland University Press, pp. 209-230.
- Chapman, M.A., Green, J. D. & Jolly, V.H. (1985): Relationships between zooplankton abundance and trophic state of seven New Zealand lakes. *Hydrobiologia* 123: 119-136.

- Christoffersen, K. (1991): Biomanipulation som sørestaureringsværktøj - del 2. Frederiksborg Slotssø. Rapport til Miljøstyrelsen, 23 s.
- Christoffersen, K., Riemann, B., Klynsner, A. & Søndergaard, M. (1993): Potential role of fish predation and natural populations of zooplankton in structuring a plankton community in eutrophic lake water. *Limnol. Oceanogr.* 38: 561-573.
- Cole, J.J., Findlay, S. & Pace, M.L. (1988): Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 43: 1-10.
- Crowder, L.B. & Cooper, W.E. (1979): Structural complexity and fish-prey interactions in ponds: A point of view. In: Johnson, D.L. & Stein, R.A., eds. Response of fish to habitat structure in standing water. North Central Division. Amer. Fish. Soc. Spec. Pub. 6: 1-10.
- Crowder, L.B., McDonald, M.E. & Rice, J.A. (1987): Understanding recruitment of Lake Michigan fishes: the importance of size-based interactions between fish and zooplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 141-147.
- Cryer, M., Pierson, G. & Townsend, C.R. (1986): Reciprocal interactions between roach *Rutilus rutilus*, and zooplankton in a small lake: Prey dynamics and fish growth and recruitment. *Limnol. Oceanogr.* 31: 1022-1038.
- Cullen, P. & Forsberg, C. (1988): Experience with reducing point sources of phosphorus to lakes. *Hydrobiologia* 170: 321-336.
- DeAngelis, D.L. (1992): Dynamics of nutrient cycling and food webs. Chapman and Hall, New York, 270 pp.
- Århus Kommune & Århus Amtskommune (1996): Restaureringen af Brabrand sø - resultater og fremtid. Pjece fra Århus Kommunes Naturforvaltning. 12 s.
- Delgado, M., de Jonge, V.N. & Peletier, H. (1991): Experiments on resuspension of natural microphytobenthos populations. *Mar. Biol.* 108: 321-328.
- Diehl, S. (1988): Foraging efficiency of three freshwater fishes: Effects of structural complexity and light. *Oikos* 53: 207-214.
- Dieter, C.D. (1990): The importance of emergent vegetation in reducing sediment resuspension in wetlands. *J. Freshwat. Ecol.* 5: 467-473.
- Downing, J.A., Plante, C. & Lalonde, S. (1990): Fish production correlated with primary productivity and the morphoedaphic index. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 1929-1936.
- Duarte, C.E., Agustí, S. & Canfield, D.E. (1990): Size plasticity of freshwater phytoplankton: implications for community structure. *Limnol. Oceanogr.* 35: 1846-1851.
- Ducklow, H.W. & Shiah, F.K. (1993): Bacterial production in estuaries. In: Ford, T.E., ed. Aquatic microbiology. Blackwell Scientific Publications, Boston, pp. 261-287.
- Elser, J.J. & Goldman, C.R. (1990): Zooplankton effects on phytoplankton in lakes of contrasting trophic status. *Limnol. Oceanogr.* 36: 64-90.
- Engels, S. (1988): The role and interactions of submersed macrophytes in a shallow Wisconsin lake. *J. Freshwat. Ecol.* 4: 329-340.
- Enriquez, S., Duarte, C.M., Sand-Jensen & Nielsen, S.L. (1996): Broad-scale comparison of photosynthetic rates across phototrophic organisms. *Oecologia* 108: 197-206.
- Evans, M.S., Arts, M.T. & Robarts, R.D. (1996): Algal productivity, algal biomass, and zooplankton biomass in a phosphorus-rich saline lake: deviations from regression model predictions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 1048-1060.
- Faafeng, B. & Mjelde, M. (1998): Clear and turbid water in shallow Norwegian lakes related to submerged vegetation. In: Jeppesen, E., Søndergaard, M., Søndergaard, M. & Christoffersen, K., eds. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Ecological Studies. New York: Springer Verlag 131: 361-368.
- Flecker, A.S. & Townsend, C.R. (1994): Community-wide consequences of trout introduction in New Zealand streams. *Ecol. Appl.* 4: 798-807.
- Fretwell, S.D. (1977): The regulation of plant communities by food chains exploiting them. *Perspectives in Biology and Medicine* 20: 169-185.
- Frodge, J.D., Thomas, G.L. & Pauley, G.B. (1990): Effects of canopy formation by floating and submerged macrophytes on the water quality of two shallow pacific north-west lakes. *Aquat. Bot.* 38: 231-248.

- Fyns Amtskommune (1994): Langesø 1993. Vandmiljøplan overvågningsrapport. 109 p. (In Danish)
- Giles, N., Street, M., Wright, R., Phillips, V & Traill-Stevenson, A.J. (1989): Food for wildfowl increases after fish removal. *Game Conservancy Annual Review* 20: 137-140.
- Gliwicz, Z.M. (1985): Predation or food limitation: an ultimate reason for extinction of planktonic cladoceran species. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergb. Limnol.* 21: 419-430.
- Gliwicz, Z.M. & Jachner, A. (1992): Diel migration of juvenile fish: a ghost of predation past or present. *Arch. Hydrobiol.* 124: 385-410.
- Granéli, W. & Solander, D. (1988): Influence of aquatic macrophytes on phosphorus cycling in lakes. *Hydrobiologia* 170: 245-266.
- Grimm, M.P. & Backx, J. (1990): The restoration of shallow eutrophic lakes and the role of northern pike, aquatic vegetation and nutrient concentration. *Hydrobiologia* 200/201: 557-566.
- Gulati, R.D. (1996): Food-chain manipulation as a tool in lake management of small lakes in the Netherlands: the Lake Zwemlust example. In: Bernardi, R. De & Giussani, eds. *Bio-manipulation in lakes and reservoirs management. Guidelines of Lake Management* 7: 147-161.
- Gulati, R.D., Lammens, E.H.H.R., Meijer, M.-L. & van Donk, E. (1990): Bio-manipulation, tool for water management. *Hydrobiologia* 200-201: 1-628.
- Hamilton, D.P. & Mitchell, S.F. (1996): An empirical model for sediment resuspension in shallow lakes. *Hydrobiologia* 317: 209-220.
- Hansen, A.-M., Christensen, J.V. & Sortkjær, O. (1991): Effect of high pH on zooplankton and nutrients in fish-free enclosures. *Arch. Hydrobiol.* 123: 143-164.
- Hansson, L.-A. (1992): Effects of competitive interactions on the biomass development of planktonic and periphytic algae in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 73: 241-247.
- Hanson, J.M. & Leggett, W.C. (1982): Empirical prediction of fish biomass and weight. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 257-263.
- Hanson, J.M. & Peters, R.H. (1984): Empirical prediction of crustacean zooplankton biomass and profundal macrobenthos biomass in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 439-445.
- Hasler, A.D. & Jones, E. (1949): Demonstration of the antagonistic action of large aquatic plants on algae and rotifers. *Ecology* 30: 359-364.
- Hein, M., Pedersen, M.F. & Sand-Jensen, K. (1995): Size-dependent nitrogen uptake in micro- and macroalgae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 118: 247-253.
- Hessen, D.O. (1997): Stoichiometry in food webs - Lotka revisited. *Oikos* 79: 195-200.
- Hofer, R. & Medgyesy, N. (1997): Growth, reproduction and feeding of dwarf char, *Salvelinus alpinus*, from an Alpine high mountain lake. *Arch. Hydrobiol.* 138: 509-524.
- Holm, T. & Tuxen-Pedersen, F. (1975): Gudenåen 1984. Geologisk Institut, Århus Universitet. 108 pp.
- Hosper, S.H. & Jagtman, E. (1990): Bio-manipulation additional to nutrient control for restoration of shallow lakes in the Netherlands. *Hydrobiologia* 200/201: 523-534.
- Hrbaček, J., Dvorakova, V., Korinek, V. & Prochazkova, L. (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. Internat. Verein. Limnol.* 14: 192-195.
- Irvine, K., Bales, M.T., Moss, B., Stansfield, J.H. & Snook, D. (1990): Trophic relations in Hickling Broad - a shallow and brackish eutrophic lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 576-579.
- Jacobsen, L., Perrow, M.R., Landkildehus, F., Hjørne, M., Lauridsen, T.L. & Berg, S. (1997): Interactions between piscivores, zooplanktivores and zooplankton in

submerged macrophytes: preliminary observations from enclosure and pond experiments. *Hydrobiologia* 342/343: 197-205.

- James, W.F. & Barko, J.W. (1990): Macrophyte influences on the zonation of sediment accretion and composition in a north-temperate reservoir. *Arch. Hydrobiol.* 120: 129-142.
- Jansson, M. (1989): Role of benthic algae in transport of nitrogen from sediment to lake water in a shallow clearwater lake. *Arch. Hydrobiol.* 89: 101-109.
- Jensen, H.S. & Andersen, F.Ø. (1992): Importance of temperature, nitrate and pH for phosphate release from aerobic sediments of four shallow, eutrophic lakes. *Limnol. Oceanogr.* 37: 577-589.
- Jeppesen, E., Jensen, J.P. & Kristensen, P. (1991): Fosfor i lavvandede søer. *Vand & Miljø* 3: 122-126. (In Danish)
- Jeppesen, E., Søndergaard, Ma., Søndergaard, Mo. & Christoffersen, K., eds. (1998): The structuring role of submerged macrophytes in lakes. *Ecological Studies*. Springer Verlag Vol. 131, 423 pp.
- Jeppesen, E., Jensen, J.P., Kristensen, P., Søndergaard, M., Mortensen, E., Sortkjær, O. & Hansen, A-M. (1989): Bundplanters betydning for miljøkvaliteten i søer. *Vand & Miljø* 8: 345-349. (In Danish).
- Jeppesen, E., Lauridsen, T.L., Mitchell, S.F., Christoffersen, K. & Burns, C. (1998): Trophic structure in the pelagial of 25 shallow New Zealand lakes: Changes along a nutrient and fish gradient (submitted).
- Johansen, A.C., Blegvad, H. & Spärck, R. (1933-1936): Ringkøbing Fjords Naturhistorie i brakvandsperioden 1915-1931. Høst. (In Danish)
- Jónasson, P.M. (1972): Ecology and production of the profundal benthos in relation to phytoplankton in Lake Esrom. *Oikos Suppl.* 14: 1-148.
- Jónasson, P.M. (1977): Lake Esrom research 1967-1977. In: Hunding, C., ed. *Danish Limnology Reviews and Perspectives*. *Fol. Limnol. Scand.* 17: 49-54.
- Jones, J.I., Moss, B. & Young, J.O. (1998): Periphyton-non-molluscan invertebrates-fish interactions in lakes. In: Jeppesen, E., Søndergaard, Ma., Søndergaard, Mo. & Christoffersen, K., eds. *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. *Ecological Studies*. New York: Springer Verlag 131: 69-90.
- Jürgens, K. (1994): The impact of *Daphnia* on microbial food webs - a review. *Mar. Microb. Food Web* 8: 295-324.
- Jürgens, K. & Stolpe, G. (1995): Seasonal dynamics of crustacean zooplankton, heterotrophic nanoflagellates and bacteria in a shallow, eutrophic lake. *Freshwat. Biol.* 33: 27-38.
- Jürgens, K. & E. Jeppesen, E. (1998): Cascading effects on microbial food web structure in a dense macrophyte canopy. 1997. In: Jeppesen, E., Søndergaard, Ma., Søndergaard, Mo. & Christoffersen, K., eds. *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. *Ecological Studies*. New York: Springer Verlag 131: 262-273.
- Kairesalo, T., Tátrai, I. & Luokkanen, E. (1997): Impacts of waterweed (*Elodea canadensis* Michx) on plankton-fish interactions in lake littoral. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 000-000.
- Kamp Nielsen, L. (1974): Mud-water exchange of phosphate and other ions in undisturbed sediment cores and factors affecting the exchange rates. *Arch. Hydrobiol.* 73: 218-237.
- Kerfoot, W.C. (1974): Net accumulation rates and the history of cladoceran communities. *Ecology* 55: 51-61.
- Kitchell, J.A. & Kitchell, J.F. (1980): Size-selective predation, light transmission and oxygen stratification: evidence from recent sediments of manipulated lakes. *Limnol. Oceanogr.* 25: 389-403.
- Kristensen, P., Jensen, J.P. & Jeppesen, E. (1990): Simple empirical lake models. In: Miljøstyrelsen, ed. *Nitrogen and phosphorus in fresh and marine waters*. C-abstract: 125-145.
- Kristensen, P., Søndergaard, M. & Jeppesen, E. (1992): Resuspension in a shallow eutrophic lake. *Hydrobiologia* 228: 101-109.

- Lammens, E.H.R.R. (1986): Interactions between fishes and the structure of fish communities in Dutch shallow, eutrophic lakes. PhD thesis, Agricultural University Wageningen, the Netherlands.
- Lampert, W. (1993): Ultimate causes of diel vertical migration of zooplankton: New evidence for the predator-avoidance hypothesis. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 39: 79-88.
- Lampert, W. & Muck, P. (1985): Multiple aspects of food limitation in zooplankton communities: the *Daphnia* - *Eudiaptomus* example. Arch. Hydrobiol. Beih. 21: 311-322.
- Lauridsen, T.L., Jeppesen, E. & Andersen, F.Ø. (1993): Colonization of submerged macrophytes in shallow fish manipulated Lake Væng: Impact of sediment composition and waterfowl grazing. Aquat. Bot. 46: 1-15.
- Lauridsen, T.L., E. Jeppesen & M. Søndergaard (1994): Colonization and succession of submerged macrophytes in shallow Lake Væng during the first five years following fish-manipulation. Hydrobiologia 275/276: 33-42.
- Lauridsen, T.L. & Buenk, I. (1996): Diel changes in the horizontal distribution of zooplankton in the littoral zone of two shallow eutrophic lakes. Arch. Hydrobiol. 137: 161-176.
- Lauridsen, T. L. & Lodge, D.M. (1996): Avoidance by *Daphnia magna* of fish and macrophytes: chemical cues and predator-mediated use of macrophyte habitat. Limnol. Oceanogr. 41: 794-798.
- Lauridsen, T.L., Jeppesen, E., Søndergaard, M. & Lodge, D. (1998): Horizontal migration of zooplankton: Predator-mediated use of macrophyte habitat. 1997. In: Jeppesen, E., Søndergaard, M., Søndergaard, M. & Christoffersen, K., eds. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Ecological Studies. New York: Springer Verlag 131: 233-239.
- Leah, R.T., Moss, B. & Forrest, D.E. (1978): Experiments with large enclosures in a fertile, shallow brackish lake. Hickling Broad, United Kingdom. Int. Revue. Gesamt. Hydrobiol. 63: 291-310.
- Leavitt, P., Carpenter, S.R. & Kitchell, J.F. (1989): Whole-lake experiments: The annual record of fossil pigments and zooplankton. Limnol. Oceanogr. 34: 700-717.
- Leibold, M.A. (1990): Resource edibility and the effects of predators and productivity on the outcome of trophic interactions. Am. Nat. 134: 922-949.
- Lindegaard, C. (1994): The role of zoobenthos in energy flow in two shallow lakes. Hydrobiologia 275/276: 313-322.
- Luecke, C., Vanni, M.J., Magnuson, J.J., Kitchell, J.F. & Jacobson, P.J. (1990): Seasonal regulation of *Daphnia* populations by planktivorous fish: Implications for the clearwater phase. Limnol. Oceanogr. 35: 1718-1733.
- Lynott, S.T., Bryan, S.D. & Hill, T.D. (1995): Monthly and size-related changes in the diet of rainbow trout in Lake Oahe, South Dakota. J. Freshwat. Ecol. 10: 399-407.
- Malthus, T. J. & Mitchell, S. F. (1990): On the occurrence, causes and potential consequences of low zooplankton to phytoplankton ratios in New Zealand lakes. Freshw. Biol. 22: 383-394.
- Marsden, S. (1989): Lake restoration by reducing external phosphorus loading: the influence of sediment phosphorus release. Freshw. Biol. 21: 139-162.
- May, R.M. (1977): Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. Nature 269: 471-477.
- Mazumder, A. (1994): Patterns of algal biomass in dominant odd- vs. even-link lake ecosystems. Ecology 75: 1141-1149.
- McIntosh, A.R. & Townsend, C.R. (1994): Inter-population variation in mayfly anti-predator tactics: differential effects. Ecology 75: 2078-2090.
- McNaught, D.C. (1975): A hypothesis to explain the succession from calanoids to cladocerans during eutrophication. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh. 19: 724-731.
- McQueen, D.J., Post, J.R. & Mills, E.L. (1986): Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 1571-1581.

- McQueen, D.J., Johannes, M.R.S., Post, J.R., Stewart, T.J. & Lean, D.R.S. (1989): Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecol. Monographs* 59: 289-310.
- Meijer, M.-L. & Hosper, H. (1997): Effects of biomanipulation in the large and shallow lake Wolderwijd, the Netherlands. *Hydrobiologia* 392/343: 335-349
- Meijer, M.L., de Haan, W., Breukelaar, A.W. & Buiteveld, H. (1990): Is reduction of the benthivorous fish an important cause of high transparency following biomanipulation in shallow lakes? *Hydrobiologia* 200/201: 303-316.
- Meijer, M.-L., Lammens, E.H.R.R., Raat, A.J.P., Klein Breteler & Grimm, M.P. (1995): Development of fish communities in lakes after biomanipulation. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 29: 91-101.
- Mills, E.L. & Forney, J.L. (1983): Impact on *Daphnia pulex* of predation by yellow perch in Oneida Lake, New York. *Trans. am. Fish. Soc.* 112: 154-161.
- Mills, E.L., Forney, J.L. & Wagner, K.J. (1987): Fish predation and its cascading effect on the Oneida Lake food chain. In: Kerfoot, W.C. & Sih, A., eds. *Predation: Direct and indirect effects on aquatic communities*. University Press of New England, Hanover, New Hampshire, pp. 118-131.
- Mitchell, S.F. & Perrow, M.R. (1998): Interactions between grazing birds and macrophytes. In: Jeppesen, E., Søndergaard, Ma., Søndergaard, Mo. & Christoffersen, K., eds. *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. Ecological Studies. New York: Springer Verlag 131: 175-196.
- Mortensen, E., Jeppesen, E., Søndergaard, M. & Kamp Nielsen, L., eds. (1994): Nutrient dynamics and biological structure in shallow freshwater and brackish lakes. Kluwer Academic Publishers, reprinted from *Hydrobiologia* 275/276, 507 p.
- Mortensen, E., Søndergaard, Ma., Jeppesen, E., Timmermann, M., Jensen, H.J. & Müller, J.P. Fish community structure and changes in abundance of species in shallow hypertrophic Lake Søbygård (In prep.)
- Mortimer, C.H. (1941): The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. I. *J. Ecol.* 29: 280-329.
- Mortimer, C.H. (1942): The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. II. *J. Ecol.* 30: 147-201.
- Moss, B. (1989): Water pollution and the management of ecosystems: a case study of science and scientist. In: Grubb, P.J. & Whittaker, R.H., eds. *Toward a More Exact Ecology*. Thirtieth Symposium of the British Ecological Society. Blackwell Scientific, Oxford: 401-422.
- Moss, B. (1990): Engineering and biological approaches to the restoration from eutrophication of shallow lakes in which aquatic plant communities are important components. *Hydrobiologia* 200/201: 367-378.
- Moss, B. (1994): Brackish and freshwater lakes - different systems or variations on the same theme? *Hydrobiologia* 275/276: 1-14.
- Moss, B., Stansfield, J., Irvine, K., Perrow, M. & Phillips, G. (1996): Progressive restoration of a shallow lake - a twelve-year experiment in isolation, sediment removal and biomanipulation. *J. Appl. Ecol.* 33: 71-86.
- Muus, B.J. (1967): The fauna of Danish estuaries and lagoons. *Medd. Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser*. Ny Serie, bd. 5, nr. 1.
- Noy-Meir, I. (1975): Stability of grazing systems - an application of predator prey graphs. *J. Ecol.* 63: 459-482.
- Ogilvie, S.H. & Mitchell, S.F. (1995): A model of mussel filtration in a shallow New Zealand lake, with reference to eutrophication control. *Arch. Hydrobiol.* 133: 471-482.
- Oksanen, L.D., Fretwell, S.D., Arruda, J. & Niemela, P. (1981): Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *Am. Nat.* 118: 240-261.
- Otterstrøm, C.V. (1927): Notat om Langesø, 12.-15. oktober 1927. *Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser*, 14 p. (In Danish)
- Pace, M.L. & Funke, E. (1991): Regulation of planktonic microbial communities by nutrients and herbivores. *Ecology* 72: 904-914.

- Paul, A.J., Leavitt, P.R., Schindler, D.W. & Hardie, A.K. (1996): Direct and indirect effects of predation by a calanoid copepod (subgenus: *Hesperodiaptomus*) and of nutrients in a fishless alpine lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52: 2628-2638.
- Pennak, R.W. (1966): Structure of zooplankton populations in the littoral macrophyte zone of some Colorado lakes. *Trans. Am. Microsc. Soc.* 85: 329-349.
- Pérez-Fuentetaja, A., McQueen, D.J. & Demers, E. (1996): Stability of oligotrophic and eutrophic planktonic communities after disturbance by fish. *Oikos* 75: 98-110.
- Perrow, M.R., Stansfield, J.H., Jowitt, A.J.D. & Tench, L.D. (unpubl. ms): Macrophytes as a refuge for grazing zooplankton from fish predation.
- Persson, A. (1997): Effects of fish predation and excretion on the configuration of aquatic food webs. *Oikos* 79: 137-146.
- Persson, L. (1991): Behavioral response to predators reverses the outcome of competition between prey species. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 101-105.
- Persson, L. (1993): Predator-mediated competition in prey refuges: the importance of habitat dependent prey resources. *Oikos* 68: 12-22.
- Persson, L. & Greenberg, L.A. (1990): Interspecific and intraspecific size class competition affecting resource use and growth of perch, *Perca fluviatilis*. *Oikos* 59: 97-106.
- Persson, L. & Eklöv, P. (1995): Prey refuges affecting interactions between piscivorous perch and juvenile perch and roach. *Ecology* 76: 763-784.
- Persson, L., Anderson, G., Hamrin, S.F. & Johansson, L. (1988): Predation regulation and primary production along the productivity gradient of temperate lake ecosystems. In: Carpenter, S.R., ed. *Complex interactions in lake communities*. Springer Verlag, New York, pp. 45-65.
- Persson, L., Diehl, S., Johansson, L., Andersson, G. & Hamrin, S.F. (1992): Trophic interactions in temperate lake ecosystems: a test of food chain theory. *Am. Nat.* 140: 59-84.
- Petersen, B. (1994): Den økologiske rolle for *Neomysis integer* i en lavvandet, eutrof brakvandssø. MSc-thesis, the National Environmental Research Institute and Biological Institute, Dept. of Zoology, Århus University, 63 p. (In Danish)
- Phillips, G., Eminson, D.F. & Moss, B. (1978): A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated fresh waters. *Aquat. Bot.* 4: 103-126.
- Phillips, G.L., Perrow, M.R. & Stansfield, J. (1996): Manipulating the fish-zooplankton interaction in shallow lakes: a tool for restoration. In: Greenstreet, S.P.R. & Tasker, M.L., eds. *Aquatic predators and their prey*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, pp. 174-183.
- Pokorny, J., Květ, J.P., Ondok, J.P., Toul, Z. & Ostry, I. (1984): Production-ecological analysis of a plant community dominated by *Elodea canadensis*. *Aquat. Bot.* 19: 263-292.
- Pont, D., Crivelli, A.J. & Guillot, F. (1991): The impact of three-spined sticklebacks on the zooplankton of a previously fish-free pool. *Freshwat. Biol.* 26: 149-163.
- Rasmussen, K. (1995): Hald Sø blev reddet. *Hedeselskabets tidsskrift. Vækst nr. 1 1995*. (In Danish)
- Reinertsen, H. & Olsen, Y. (1984): Effects of fish elimination on the phytoplankton community of a eutrophic lake. *Verh. int. Verein. Limnol.* 22: 649-658.
- Reynolds, C.S. (1984): *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press. Cambridge, 384 p.
- Riemann, B. (1985): Potential importance of fish predation and zooplankton grazing on natural populations of freshwater bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 50: 187-193.
- Riemann, B. & Mathiesen, H. (1977): Danish research into phytoplankton primary production. In: Hunding, C., ed. *Danish Limnology Reviews and Perspectives*. *Fol. Limnol. Scand.* 17: 49-54.
- Riemann, B., Christoffersen, K., Jensen, H.J., Müller, J.P., Lindegaard, C. & Bosselmann, S. (1990): Ecological consequences of a manual reduction of roach and bream in a eutrophic, temperate lake. *Hydrobiologia* 200/201: 241-250.
- Ringelberg, J. (1991): Enhancement of the phototactic reaction in *Daphnia hyalina* by a chemical mediated by juvenile perch (*Perca fluviatilis*). *J. Plankton. Res.* 13: 17-25.

- Risgaard-Petersen, N.; Rysgaard, S., Nielsen, L.P. & Revsbech, N.P. (1994): Diurnal variation of denitrification in sediments colonized by benthic microphytes. *Limnol. Oceanogr.* 39: 573-579.
- Rothaupt, K. O. (1997): Grazing and nutrient influences of *Daphnia* and *Eudiaptomus* on phytoplankton in laboratory microcosms. *J. Plank. Res.* 19: 125-139.
- Rowe, D.K. & Chisnall, B.L. (1997): Size-related differences in diel feeding activity, prey selection and nocturnal migration strategy of the planktonic larvae of *Gobiomorphus cotidianus* in Lake Rotoiti (NI), New Zealand. *Hydrobiologia* (In press)
- Røen, U. (1977): Revision of freshwater entomostracan fauna in the Thule Area, Angmassalik Area and Southwest Greenland. *Fol. Limnol. Scand.* 17: 107-110.
- Sand-Jensen, K. & Borum, J. (1991): Interactions among phytoplankton, periphyton and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquat. Bot.* 41: 137-175.
- Sarnelle, O. (1992): Nutrient enrichment and grazer effects of phytoplankton in lakes. *Ecology* 73: 551-560.
- Sas, H. (ed.) (1989): Lake restoration by reduction of nutrient loading. Expectation, experiences, extrapolation. *Acad. Ver. Richardz GmbH.* 497 p.
- Savino, J. & Stein, R.A. (1982): Predator-prey interaction between Largemouth Bass and Bluegills as influenced by simulated, submersed vegetation. *Trans. Am. Fish. Soc.* 111: 255-266.
- Scheffer, M. (1989): Alternative stable states in eutrophic shallow freshwater systems: a minimal model. *Hydrobiol. Bull.* 23: 73-85.
- Scheffer, M. (1990): Multiplicity of stable states in freshwater systems. *Hydrobiologia* 200/201: 475-486.
- Scheffer, M. (1998): Community dynamics of shallow lakes. Population and community biology series. London: Chapman & Hall. 22, 357 p.
- Scheffer, M. & Jeppesen, E. (1998): Alternative stable states in shallow lakes. In: Jeppesen, E., Søndergaard, Ma, Søndergaard, Mo. & Christoffersen, K., eds. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. *Ecological Studies*. New York: Springer Verlag 131: 397-407.
- Schulze, P.C., Zagarese, E. & Williamson, C.E. (1995): Competition between crustacean zooplankton in continuous cultures. *Limnol. Oceanogr.* 40: 33-45.
- Shapiro, J. (1990): Biomanipulation: the next phase - making it stable. *Hydrobiologia* 200/201: 13-27.
- Shapiro, J., Lamarra, V. & Lynch, M. (1975): Biomanipulation: an ecosystem approach to lake restoration. In: Brezonik, P.L. & Fox, J.L., eds. *Proc. Symp. on Water Quality Management Through Biological Control*. University of Florida: 85-96.
- Shapiro, J. & Wright, D.I. (1984): Lake restoration by biomanipulation. Round Lake, Minnesota - the first two years. *Freshwat. Biol.* 14: 371-383.
- Smith, V.H. (1983): Low nitrogen to phosphorus ratios favour dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1101-1112.
- Sommer, U. (1985): Comparison between steady state and non-steady state competition: Experiments with natural phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 30: 335-346.
- Sommer, U., Gliwicz, Z.M., Lampert, W. & Duncan, A. (1986): The Plankton Ecology Group model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol.* 106: 433-472.
- Stansfield, J.H., Perrow, M.R., Tench, L.D., Jowitt, A.J.D. & Taylor, A.A.L. (1997): Submerged macrophytes as refuges for grazing *Cladocera* against fish predation: observations on seasonal changes in relation to macrophyte cover and predation pressure. *Hydrobiologia* 342/343: 229-240.
- Staples, D.J. (1975): Production biology of the upland bully *Philypnodon breviceps* Stokell in a small New Zealand lake II. Population dynamics. *J. Fish. Biol.* 7: 25-45.
- Sterner, R.W. & Hessen, D.O. (1994): Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 1-29.

- Sturner, R.W., Elser, J.J. & Hessen, D.O. (1992): Stoichiometric relationships among producers, consumers and nutrient cycling in pelagic ecosystems. *Biogeochemistry* 17: 49-67.
- Stevenson, A.C. et al. (1991): The Surface Waters Acidification Project Palaeolimnology Programme: Modern Diatom/Lake-water Chemistry Dataset. Ensis Ltd, London.
- Swift, M.C. (1970): A qualitative and quantitative study of trout food in Castle Lake, California. *California Fish and Game* 56: 109-210.
- Sægrov, H., Hobæk, A. & LÅbé-Lund, J.H. (1996): Vulnerability of melanistic *Daphnia* to brown trout predation. *J. Plank. Res.* 18: 2113-2228.
- Søndergaard, M. & Moss, B. (1998): Impact of submerged macrophytes on phytoplankton in shallow freshwater lakes. In: Jeppesen, E., Søndergaard, M., Søndergaard, M. & Christoffersen, K., eds. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. *Ecological Studies*. New York: Springer Verlag 131: 115-132.
- Søndergaard, M., Kristensen, P. & Jeppesen, E. (1992): Phosphorus release from resuspended sediment in the shallow and wind exposed Lake Arresø, Denmark. *Hydrobiologia* 228: 91-99.
- Søndergaard, M., Kristensen, P. & Jeppesen, E. (1993): Eight years of internal phosphorus loading and changes in the sediment phosphorus profile of Lake Søbygård, Denmark. *Hydrobiologia* 253: 345-356.
- Søndergaard, M., Jeppesen, E. & Berg, S. (1997): Pike (*Esox lucius*) stocking as a biomanipulation tool, 2. effects on lower trophic levels in Lake Lyng, Denmark. *Hydrobiologia* 342/343: 319-325.
- Søndergaard, M., Olufsen, L., Lauridsen, T., Jeppesen, E. & Vindbæk Madsen, T. (1996): The impact of grazing waterfowl on submerged macrophytes: In situ experiments in a shallow eutrophic lake. *Aquat. Bot.* 53: 73-84.
- Søndergaard, M., Jeppesen, E., Mortensen, E., Dall, E., Kristensen, P. & Sortkjær, O. (1990): Phytoplankton biomass reduction after planktivorous fish reduction in a shallow, eutrophic lake: A combined effect of reduced internal P-loading and increased zooplankton grazing. *Hydrobiologia* 200/201: 229-240.
- Søndergaard, M., Theil-Nielsen, J., Christoffersen, K., Schlüter, L., Jeppesen, E. & Søndergaard, M. (1998): Bacteria and carbon turnover in a dense macrophyte canopy. In: Jeppesen, E., Søndergaard, M., Søndergaard, M. & Christoffersen, K., eds. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. *Ecological Studies*. New York: Springer Verlag 131: 250-261.
- ter Braak, C.J.F. (1987): Unimodal models to relate species to environment. PhD thesis, University of Wageningen, the Netherlands.
- ter Braak, C.J.F. & Juggins, S. (1993): Weighted averaging partial least squares regression (WAPLS): An improved method for reconstructing environmental variables from species assemblages. *Hydrobiologia* 269/270: 485-502.
- Timmermann, M. (1987): Manglende reproduktion af skalle (*Rutilus rutilus* (L.)) og rudskalle (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)) og skalle- (*R. rutilus* (L.)), brasen- (*Abramis brama* (L.)) og aborre- (*Perca fluviatilis* (L.)) yngelens densitet og vækst i Væng Sø. MSc-thesis, Miljøstyrelsens Ferskvands Laboratorium og Ferskvandsbiologisk Laboratorium, Københavns Universitet. (In Danish)
- Timms, R.M. & Moss, B. (1984): Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing in the presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem. *Limnol. Oceanogr.* 29: 472-486.
- Uhlmann, D. (1980): Stability and multiple steady states of hypertrophic ecosystems. In: Barica, J.M. & Mur, L. eds. *Hypertrophic Ecosystems*, pp. 235-247.
- Van den Berg, M.S., Coops, H., Meijer, M.-L., Scheffer, M. & Simons, J. (1998): Clear water associated with a dense *Chara* vegetation in the shallow and turbid lake Veluwemeer, The Netherlands. In: Jeppesen, E., Søndergaard, M., Søndergaard, M. & Christoffersen, K., eds. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. *Ecological Studies*. New York: Springer Verlag 131: 339-352.
- Van der Molen, D.T. & Boers, P.C.M. (1994): Influence of internal loading on phosphorus concentration in shallow lakes before and after reduction of external loading. *Hydrobiologia* 275/276: 479-492.

- Van Donk, E. (1998): Switches between clear and turbid water states in a biomani-
pulated lake (1986-1996): the role of herbivory on macrophytes. In: Jeppesen, E.,
Søndergaard, Ma., Søndergaard, Mo. & Christoffersen, K., eds. The structuring role
of submerged macrophytes in lakes. Ecological Studies. New York: Springer Verlag
131: 290-297.
- Van Donk, E., De Deckere, E., Klein Breteler, J.G.P. & Meulemans, J. (1994): Herbivory by
waterfowl and fish on macrophytes in a biomanipulated lake: Effects on long-term
recovery. Verh. int. Ver. Limnol. 25: 2139-2143.
- Van Luijn, F.; Van der Molen, D.T.; Luttmer, W.J. & Boers, P.C.M. (1995): Influence of
benthic diatoms on the nutrient release from sediments of shallow lakes recovering
from eutrophication. Wat. Sci. Tech. 32: 89-97.
- Viborg Amtskommune (1988): Miljøtilstanden i Ørslevkloster Sø 1986-1987. Viborg, Den-
mark. (In Danish)
- Viborg Amtskommune (1995): Ørslevkloster Sø 1994. Belastning, fysisk-kemiske forhold,
vegetation samt fiskebestand. Viborg, Denmark. (In Danish).
- Vijverberg, J., Kalf, D.F. & Boersma, M. (1996): Decrease in *Daphnia* egg viability at ele-
vated pH. Limnol. Oceanogr. 41: 789-794.
- Watt, P. & Young, S. (1994): Effect of predator chemical cues on *Daphnia* behaviour in
both horizontal and vertical planes. Anim. Behav. 48: 861-869.
- Weisner, S., Eriksson, G., Granéli, W. & Leonardson, L. (1994): Influence of macrophytes
on nitrate removal in wetlands. Ambio 23: 363-366.
- Welch, E.B. & Cooke, G.D. (1995): Internal phosphorus loading in shallow lakes: impor-
tance and control. Lake and Reserv. Manage. 11: 273-281.
- Werner, E.E., Gilliam, J.F., Hall, D.J. & Mittelbach, G.G. (1983): An experimental test of
the effects of predation risk on habitat use in fish. Ecology 64: 1540-1548.
- Wetzel, R.G. (1983): Limnology. Saunders College Publishing, New York, 767 p.
- White, P.A., Jacob, K., Rasmussen, J.B. & Gasol, J.M. (1991): The effect of temperature and
algal biomass on bacterial production and specific growth rate in freshwater and
marine habitats. Microb. Ecol. 21: 99-118.
- Whiteside, M.C. (1988): 0° fish as major factors affecting abundance patterns of littoral
zooplankton. Verh. Internat. Verein. Limnol. 23: 1710-1714.
- Wiederholm, T. (1976): Chironomids as indicators of water quality in Swedish lakes. Na-
turvårdsverkets Limnologiska Undersökningar Information 10: 197-214.
- Windolf, J., Jeppesen, E., Søndergaard, M., Jensen, J.P. & Sortkær, L. (1993): Vandmiljøpla-
nens Overvågningsprogram 1992. Ferske vandområder – Søer. Faglig rapport fra
DMU, nr. 90. 129 p. (In Danish)
- Winfield, I.J. (1986): The influence of simulated aquatic macrophytes on the zoo-
plankton consumption rate of juvenile roach, *Rutilus rutilus*, rudd, *Scardinius*
erythrophthalmus, and perch, *Perca fluviatilis*. J. Fish. Biol. 29: 37-48.
- Wium-Andersen, S., Anthoni, U., Christophersen, C. & Houen, G. (1982): Allelopathic
effects on phytoplankton by substances isolated from aquatic macrophytes
(Charales). Oikos 39: 187-190.
- Worgan, J.P. & FitzGerald, G.J. (1981): Diel activity and diet of three sympatric
sticklebacks in tidal salt marsh pools. Can. J. Zool. 59: 2375-2379.
- Wurtsbaugh, W.A. (1992): Food-web modification by an invertebrate predator in the
Great Lake (USA). Oecologia 89: 168-175.
- Århus Amtskommune (1979): Søbygård Sø 1978. (In Danish)
- Århus Kommune & Århus Amtskommune (1996): Restaureringen af Brabrand sø – resul-
tater og fremtid. Pjece fra Århus Kommunes Naturforvaltning. 12 p. (In Danish)

Danmarks Miljøundersøgelser

Danmarks Miljøundersøgelser - DMU - er en forskningsinstitution i Miljø- og Energiministeriet. DMU's opgaver omfatter forskning, overvågning og faglig rådgivning indenfor natur og miljø.

Henvendelser kan rettes til:

URL: <http://www.dmu.dk>

Danmarks Miljøundersøgelser
Frederiksborgvej 399
Postboks 358
4000 Roskilde
Tlf.: 46 30 12 00
Fax: 46 30 11 14

*Direktion og Sekretariat
Forsknings- og Udviklingssektion
Afd. for Atmosfærisk Miljø
Afd. for Havmiljø og Mikrobiologi
Afd. for Miljøkemi
Afd. for Systemanalyse*

Danmarks Miljøundersøgelser
Vejlsovej 25
Postboks 413
8600 Silkeborg
Tlf.: 89 20 14 00
Fax: 89 20 14 14

*Afd. for Sø- og Fjordøkologi
Afd. for Terrestrisk Økologi
Afd. for Vandløbsøkologi*

Danmarks Miljøundersøgelser
Grenåvej 12, Kalø
8410 Rønde
Tlf.: 89 20 17 00
Fax: 89 20 15 14

*Afd. for Landskabsøkologi
Afd. for Kystzoneøkologi*

Danmarks Miljøundersøgelser
Tagensvej 135, 4
2200 København N
Tlf.: 35 82 14 15
Fax: 35 82 14 20

Afd. for Arktisk Miljø

Publikationer:

DMU udgiver faglige rapporter, tekniske anvisninger, temarapporter, samt årsberetninger. Et katalog over DMU's aktuelle forsknings- og udviklingsprojekter er tilgængeligt via World Wide Web. I årsberetningen findes en oversigt over det pågældende års publikationer.