

Brunifiering av akvatiska ekosystem:

En experimentell studie som undersöker tröskelvärde för predator- och bytesförhållande vid en gradient från klart till brunt vatten

ERIK NILSSON 2023

MVEK12 EXAMENSARBETE FÖR KANDIDATSEXAMEN 15 HP

MILJÖVETENSKAP | LUNDS UNIVERSITET



Brunifiering av akvatiska ekosystem:

En experimentell studie som undersöker
tröskelvärde för predator- och bytesförhållande
vid en gradient från klart till brunt vatten

Erik Nilsson

2023

Omslagsbild: Kävlingeån i Furulund. Foto: Erik Nilsson



LUNDS
UNIVERSITET

Erik Nilsson

MVEK12 Examensarbete Kandidatexamen 15 hp, Lunds universitet

Huvudhandledare: Viktor Nilsson, Akvatisk Ekologi, Lunds universitet

CEC - Centrum för miljö- och klimatvetenskap

Lunds universitet

Lund 2023

Abstract

Browning of water has increased over the last couple of decades on the northern hemisphere. Research show that possible drivers for this change are land use change, climate change, increased precipitation and increased temperatures. Browning of water can affect important interactions in the aquatic ecosystem which in turn can affect the whole structure of the ecosystem. Furthermore the loss of a top predator can result in a similar situation as eutrophication and brownification can thus enhance the effect of eutrophication in the future.

The aim of this study was to investigate how predator-prey interactions between pike (*Esox lucius*) and roach (*Rutilus rutilus*) was affected by a gradient from clear to brown water; and specifically, to identify a threshold value, where the foraging of pike was clearly affected by increased browning of the water.

To do this, I preformed a factorial laboratory feeding experiment where young-of-the-year pike were allowed to feed on juvenile roach at two different prey densities (5 or 10 roach individuals in 700L tanks) at five brown water treatments (from clear to brown) and quantifying the number of prey consumed over a period of 24 hours in each treatment.

This study found no threshold values, but tendency to a reduced amount of eaten roach in the clearest and darkest experimental tanks at low prey densities. Larger pike ate more individuals and a larger prey density resulted in a larger number of eaten prey. The pike seemed to reach a saturation level at around five consumed roach a day. The results highlights that predator-prey relationships are not only affected by impaired visibility, but depend on individual differences.

Identifying threshold values can provide stakeholders with important information that may help develop more efficient strategies to mitigate the ecosystem consequences of climate change.

Keywords: Brunifiering, tröskelvärde, födointag, predator- och bytesförhållande.

Populärvetenskaplig sammanfattning

Du har säkerligen någon gång funderat över varför vissa sjöar och hav är brunare än andra. Troligtvis är första instinkten att "ussh här vill jag inte bada!" eller "är det farligt att bada i dessa akvatiska ekosystem?". Faktum är att man snarare väljer att bada i klart vatten för att det känns ohygieniskt att sätta foten i brunt vatten samtidigt som det förstör naturupplevelsen. Tänkt dig då att det bruna vatten är hem för flertalet arter som tvingas vistas i ekosystemet i förmodligen hela sina liv. Vilka konsekvenser för ekosystemstrukturen medför brunifierat vatten och vilka tillhörande följder innebär brunifiering för den biologiska mångfalden och samhället i stort?

Stigande brunhet eller brunifiering är ett aktuellt ämne och av forskning att döma kommer vattenfärgen bli allt brunare i framtiden och fortsätta att stiga om inga åtgärder vidtas. Ett intensifierat arbete kommer att krävas för att uppnå ett gott miljötillstånd i Sveriges akvatiska ekosystem och för att brunifiering av vatten ska avta. Drivande faktorer till brunifiering anses bland annat vara förändrat klimat, stigande temperaturer och förändrad markanvändning där organiskt material transporteras till närliggande vatten.

Problematiken med brunifiering är att det försämrar siktförhållande för alla vatten levande organismer, viktiga interaktioner såsom predator- och bytesförhållanden kan vidare störas av det bruna vattnet. Ljusintensiteten påverkas av brunt vatten vilket leder till försämrade siktförhållanden vilket kan påverka produktiviteten och tillväxten hos bland annat gäddor. Ett tydligt tecken på övergödning av sjöar är minskning eller förlust av toppredatorer som gädda. Övergödning i kombination med låg täthet av toppredatorer gynnar alger och vidare kan algbloomningar uppstå. Algerna kan bilda giftiga ämnen som är farligt för både människors hälsa och djur i nära anslutning. Kraftiga algbloomningar kan även leda till bottendöd om syrebrist uppstår. Brunifiering påverkar även naturupplevelsen och kan öka samhällskostnaderna för att bland annat rengöra dricksvatten som härstammar från viktigt sötvatten. Rent dricksvatten är något som de flesta tar för givet, rengörs inte vattnet kan det ha negativa effekter för människans hälsa och ytterligare öka samhällets kostnader med vård.

I detta arbete undersöks det om huruvida det finns ett tröskelvärde där gäddans födointag i betydande utsträckning påverkas av brunifierat vatten men även hur predator- och bytesförhållande mellan gädda och mört påverkas av försämrade siktförhållanden.

Inget tröskelvärde identifierades i detta arbete, men tendenser till ett minskat antal uppäten mört sågs i den klaraste och den brunaste experimenttanken vid låg bytestäthet. Större gäddor åt mer och en större bytestäthet resulterade i ett större antal uppäten mört. Gäddan verkade nå en mättnadsgräns runt fem uppätta mörtar under ett dygn. Resultatet belyser att predator- och bytesförhållanden inte endast påverkas av försämrade siktförhållanden, men att det även beror på individuella skillnader.

Genom att fastställa ett tröskelvärde kan arbetet förse beslutsfattare med viktigt underlag för att sätta striktare regler och för att undvika framtida miljöproblem.

Innehållsförteckning

Abstract.....	3
Populärvetenskaplig sammanfattning	5
Innehållsförteckning	7
1. Inledning	9
1.1 <i>Introduktion</i>	9
1.2 <i>Bakgrund</i>	10
1.2.1 Miljö kvalitetsmål	10
1.2.2 Optiska egenskaper	11
1.3 <i>Tidigare forskning</i>	11
1.4 <i>Syfte & frågeställningar</i>	12
1.5 <i>Avgränsningar</i>	12
2. Metod.....	15
2.1 Elfiske.....	15
2.2 Optiska egenskaper & absorptionsmätningar	15
2.3 Experimentell uppsättning & utförande	17
2.4 Statistisk analys.....	18
2.5 Etisk reflektion.....	19
3. Resultat	21
3.1 <i>Analys av gäddornas födointag</i>	21
3.2 <i>Identifiering av tröskelvärde</i>	22
4. Diskussion.....	25
4.1 <i>Identifiering av tröskelvärde</i>	25
4.2 <i>Analys av predator- och bytesförhållande vid stigande brunbet</i>	25
4.2.1 Alternativa faktorer	27

<i>4.3 Miljövetenskaplig relevans</i>	<i>27</i>
<i>4.5 Metoddiskussion</i>	<i>28</i>
<i>4.6 Framtida studier.....</i>	<i>29</i>
5. Slutsats	31
6. Tack.....	33
Referenser	35

1. Inledning

Det första avsnittet förklarar den huvudsakliga problematiken med brunifiering av sjöar och marina ekosystem och hur ekosystem strukturen kan påverkas med fokus på predator- och bytesförhållande mellan gädda och mört. Avsnittet går även in på miljö kvalitetsmål, tidigare forskning och hur brunt vatten kan skilja sig åt beroende på optiska skillnader. Förutom det definieras även syfte och avgränsningar till arbetet.

1.1 Introduktion

Under senare delen av 1900-talet och under tidigt 2000-tal har det uppmärksammats hur sjöar och marina ekosystem på norra hemisfären har blivit allt brunare till följd av klimatförändringar och mer frekvent nederbörd då bland annat humusämnen från omgivande miljöer följer med till vattnet (Hongve, et al., 2004; Monteith, et al., 2007; Erlandsson, et al., 2008). Stigande brunhet är inte en självständig faktor utan kan verka tillsammans med global uppvärmning och eutrofiering där effekten av antingen sänkt eller ökad brunhet kan förstärkas (Kritzberg et al., 2020). Brunifiering av sjöar är huvudsakligen orsakat av löst organiskt material (dissolved organic matter, DOM), organiskt material som härstammar från antingen omgivande miljöer eller från vattenlevande makrofyter och plankton (Touchart et al., 2012). Brunt vatten och försämrade siktförhållande kan även vara ett resultat av ökade halter suspenderat organiskt material från strandnära sediment (Donohue & Molinos, 2009).

Brunifiering är en stor begränsande faktor för ljusförutsättningen i sjöar vilket påverkar bland annat fiskars produktivitet och tillväxt (Ask, et al., 2009). Försämrade siktförhållanden påverkar predatorer och bytens överlevnad då det begränsar fiskarnas förmåga att upptäcka varandra då de använder visuella signaler till födointag och för att undvika predation (Van Der Sluijs et al., 2011). Förändrade miljöer på grund av mänsklig påverkan såsom nedsatt sikt i sjöar kan bli en drivande faktor till hur ekosystem strukturen ser ut i framtiden då organismer kan få det svårt att anpassa sig till nya levnadsstandarder (Guiden, et al., 2019). Faktorer som har diskuterats vara drivande till brunifiering är klimatförändring, minskad atmosfärisk svaveldeposition samt förändrad markanvändning (Kritzberg et al., 2020).

Sjöar som övergår från att domineras av fiskätande fisk till att domineras av karpfisk kan förstärka effekten av eutrofiering (Persson, et al., 1991). En vanlig biotisk respons till eutrofiering av sjöar är således frånvaro av en toppredator eller förekomsten av planktonisk fisk vilket har demonstrerats vid tydliga "top-down effekter" vid bland annat interaktioner mellan gädda och mört (Hessen & Kaartvedt, 2014). Gäddor kan kontrollera mört bestånden, frånvaro av gäddor kan därmed resultera i fler mört och ett ekosystemskifte från ett mer klart vatten till ett tillstånd med hög täthet av alger (Lyche et al., 1990). Näringstillförsel är den huvudsakliga drivkraften till eutrofiering av sjöar, medan förlust av predatorer kan leda till ett alternativt tillstånd, de båda är ekologiska regimskiften som kan resultera i hög täthet av alger som är ett av de större förekommande hoten för sötvattenekosystemet (Smith & Schindler, 2009). Sjöar och marina ekosystem är viktiga och rubbas balansen i de olika trofnivåerna är resultatet troligtvis alltmer eutrofiering i framtiden (Ranåker, et al. 2012).

1.2 Bakgrund

1.2.1 Miljökvalitetsmål

Ingen övergödning är ett av Sveriges 16 miljökvalitetsmål, syftet med målet är att värna om den biologiska mångfalden och människors hälsa genom att hålla nere halterna gödande ämnen (Sveriges miljömål, 2023a). Övergödning eller "eutrofiering" kan leda till syrebrist på sjöbottnar genom algbloomingar som kan påverka artsammansättningen, algbloomingar kan även ha negativa konsekvenser för människors hälsa och försämra badkvalitén (Havs- och vattenmyndigheten, 2019).

Ett annat av Sveriges 16 miljökvalitetsmål är "Levande sjöar och vattendrag" som syftar till att uppnå ett bra miljötillstånd i samtliga vattenmiljöer, vidare är övergödning endast en av flera utmaningar som Sverige står inför där försurning är ett annat förekommande problem (Sveriges miljömål, 2023b). Stigande brunhet i sötvattenekosystem påverkar även samhället med ökade kostnader för att rengöra dricksvatten (Lavonen et al. 2013).

1.2.2 Optiska egenskaper

Brunt vatten delas ofta upp i två kategorier, antingen “humic waters” (humusbrunt vatten) eller “turbid waters” (grumligt vatten) där de olika har optiska egenskaper som skiljer sig åt från varandra (Jönsson et al., 2013). Humusbrunt vatten innehåller DOM som absorberar inkommande ljus (Davies-Colley & Vant, 1987), medan grumligt vatten består av suspenderade partiklar, exempelvis lerpartiklar som istället sprider inkommande ljus vilket kan underlätta för predatorer att identifiera sina byten med ökade kontraster gentemot bakgrunden (Utne-Palm, 2002).

1.3 Tidigare forskning

Tidigare studier har konstaterat att försämrad sikt på grund av brunt och grumligt vatten påverkar predatorers födointag och tillväxt negativt (Craig & Babaluk, 1989; Estlander et al., 2010). Figueiredo et al., (2020) konstaterade att mesopredatorers födointag förändras vid försämrad sikt och i närvaro av en toppredator där resultatet var minskad konsumtion av ryggradslösa djur men att födointaget i stort sett var detsamma i klara vattenförhållanden. Rädslan för att bli uppäten i försämrade siktförhållanden kan bidra till trofiska kaskader där mesopredatorer ändrar sitt födointag från bentisk föda till planktonisk, en avvägning som görs för att försöka undvika predatorn (Figueiredo et al., 2020).

Utfallet av predator-bytesinteraktioner beror dock inte bara på predators förmåga att upptäcka sitt byte, utan styrs i hög grad av hur miljöfaktorer som brunhet och temperatur påverkar predatorns och bytets egenskaper i förhållande till varandra. Detta kan leda till tröskelvärdeseffekter, en skarp gräns där utfallet av en interaktion kraftigt förändras. Som exempel konstaterade Öhlund et al., (2015) tröskelvärdes effekter där gäddan är temperaturberoende, gäddan hade betydligt högre attackhastighet vid elva gradigt vatten jämfört med fem gradigt vatten gentemot öringens flykthastighet. Olika arter har alltså olika temperaturoptima där de trivs bättre och hur interaktionen av arterna ser ut beror på temperaturen av vattnet (Kordas et al., 2011). Gäddan föredrar att leka och reproducera vid temperaturer runt 8-12°C, men detta kan variera mellan olika populationer och tidpunkten kan variera från år till år (Sunde et al., 2019). Enligt Sunde et al., (2019) klarar sig gäddan bra vid även högre temperaturer och temperaturer runt 16°C. Mörten trivs bättre under varmare klimat (16-20°C) men klarar sig även bra vid lägre temperaturer (4-8°C) (Linløkken et al., 2010).

Även pigmentet på bytesdjur ska ha inverkan på hur lätt det är för predatorer att hitta sina byten där även optiska egenskaper på vattnet spelar roll (Jönsson et al., 2011). Ranåker et al., (2012) har även studerat beteende hos predatorer och bytesdjur, mer

specifikt reaktionsavstånd, beteende gällande födointag och flyktavstånd vid olika typer av nedsatta siktförhållanden såsom grumligt- och humusbrunt vatten.

Det saknas dock forskning angående tröskelvärden och gäddans födointag vid en gradient från klart till brunt vatten med fokus på enbart humusbrunt vatten.

1.4 Syfte & frågeställningar

Syftet med detta examensarbete är att ta reda på hur samspelet mellan gädda och mört påverkas av försämrade siktförhållanden och stigande brunhet. Således undersöks predator- och bytesförhållande mellan fiskarna samt hur gäddornas födointag påverkas av en gradient från klart till riktigt brunt vatten. Eftersom gäddan som predator spelar en viktig roll i ekosystem strukturen kan gäddors födointagsframgång ha en avgörande roll för framtiden om sjöar övergår till att bli eutrofierade eller inte (Ranåker, et al. 2012). Förutom eutrofiering kan betydelsefulla ekosystemtjänster påverkas av brunifierat vatten; produktivitet, dricksvatten, biologisk mångfald och rekreativvärden för att nämna några viktiga (Kritzberg et al., 2020).

Mer specifikt är ambitionen att försöka identifiera ett potentiellt tröskelvärde där gäddan får det svårt att hitta sina byten på grund av brunifierat vatten. Ett sådant tröskelvärde skulle kunna inträffa vid en viss brunhet där utfallet är ett resultat av en abrupt förändring mellan gädda och mört. Ekologiska tröskelvärden är viktigt att förstå för att kunna förutse framtida miljöproblem innan det sker och för att i förebyggande syfte veta vilka åtgärder som behöver tas vid för att inte överstiga dessa värden. Identifiering av tröskelvärden kan hjälpa beslutsfattare att ta rätt beslut i framtiden men även att sätta striktare regler då det finns konkret underlag för det. För detta examensarbete formulerades två frågeställningar:

1. Finns det ett tröskelvärde där brunheten av vattnet på ett betydande sätt påverkar gäddornas födointag?
2. Hur påverkas predator- och bytesförhållande mellan gädda och mört vid en gradient från klart till brunt vatten?

1.5 Avgränsningar

Arbetet är avgränsad till 9 gradigt vatten och är inte temperaturberoende utan experimenttankarna hade en konstant temperatur genom hela experimentets gång. Typen av brunt vatten som studeras är humusbrunt vatten. Fiskarna som används för att utföra experimentet är enbart gädda och mört av en bestämd storleksklass.

Beteende gällande födointag studeras inte utan arbetet är avgränsat till utfallet av predator-bytesinteraktioner (antalet uppäten mört) vid två olika bytestätheter längs en gradient från klart till brunt vatten. Därmed används inga kameror eller liknande för att i detalj studerar hur det går till när gäddorna fångar mörten. Arbetet tar dock hänsyn till individuella skillnader gällande gäddornas födointag och storlek (våtvikt).

2. Metod

Avsnitt två klargör det experimentella genomförandet och hur resultatet framställdes. En etisk reflektion till genomförandet inkluderas även i avsnittet.

2.1 Elfiske

Mörten som användes i utförandet hämtades från två ställen, dels från Krankesjön, dels från en del av Kävlingeån i Furulund. Krankesjön ligger öster om Lund och Furulund ligger nordväst om Lund i södra Sverige. Totalt samlades runt 500 mörtar in, 350 från Krankesjön och 150 från Furulund genom elfiske. Elfiske är en metod som kräver särskilt tillstånd för att genomföras. Fisk som elfiskas förlorar för en kort stund medvetandet varpå de flyter upp till ytan där de lätt kan samlas in. Sedan transporterades mörten till Lunds universitet där de hölls i 700l tankar utrustade med temperaturkontroll och vattenrening. Vid stora temperaturskillnader mellan experimenttankarna och det naturliga förhållandet fick mörten tid till att gradvis akklimatisera sig. Mörten som valdes ut var mellan 2-3 cm stora men skiljde sig något i storlek från de båda platserna de hämtades från. Medelvikten av mörten från Krankesjön var 1.03g där den minsta vägde 0.383g och den största vägde 1.853g. Mörtarna från Furulund hade en medelvikt på 0.804g där den minsta vägde 0.462g och den största vägde 1.44g

Gäddorna var redan infångade då de användes i ett tidigare experiment men även gäddorna hämtades in från Krankesjön genom elfiske. Gäddorna svältes i två veckors tid för att standardisera deras hungernivåer då samma gäddor i tidigare experiment åt mindre i slutet av experimentperioden (Nilsson-Örtman, in prep). Medelvikten för gäddornas våtvikt räknades ut till 53.6g där den minsta vägde 36.6g och den största vägde 79.2g. Varje gädda markerades med ett pit tag nummer för att kunna skilja dem åt.

2.2 Optiska egenskaper & absorptionsmätningar

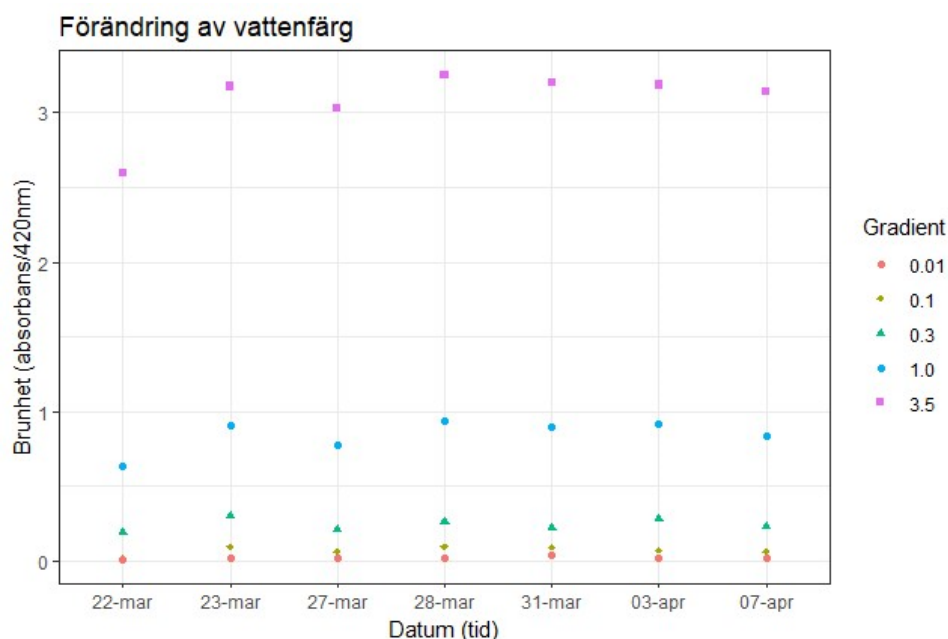
För att göra vattnet brunt användes något så kallad ”humic feed”, ett djurfoder som består av koncentrerad humussyra. Gradienten från klart till brunt vatten skapas genom att addera beräknade mängder humic feed till en liters glasburkar. Brunheterna

som valdes till gradienten fick absorbansvärdena 0.01, 0.1, 0.3, 1.0 och 3.5 och mängderna humic feed som användes för att skapa gradienten i glasburkarna var 0, 0.003, 0.009, 0.028 och 0.1 g/L respektive (Figur 1). För att kontrollera att de olika glasburkarna innehöll rätt mängd humic feed genomfördes absorbansmätningar i en spektrofotometer (420nm) tills de uppmätta absorbansvärdena stämde överens med den förvalda gradienten.



Figur 1: Illustrerar kontrollvattenfärgerna som skapades i en liters glasburkarna och den förvalda gradienten av brunheter som användes i experimenttankarna (3.5, 1.0, 0.3, 0.1, 0.01 absorbans). Foto: Erik Nilsson.

Efter det skapades gradienten från klart till brunt vatten i experimenttankarna på 700L genom att ta en mängd som var 700 gånger större (0, 2.1, 6.3, 19.6 & 70g) än det som användes till en liters glasburkarna. Varmvatten användes för att lösa upp de använda mängderna humic feed för att påskynda processen. Vattenfärgen i experimenttankarna kontrollerades sedan med kontrollvattenfärgerna från en liters glasburkarna. Genom experimentets gång kontrollerades vattenfärgen kontinuerligt och ytterligare absorbansmätningar gjordes. Ytterligare humic feed adderades ifall vattenfärgen var för låg. Figur 2 visar de absorbansmätningar som genomfördes och hur vattenfärgen varierade under experimentets gång i de olika tankarna.



Figur 2: Illustrerar förändring av vattenfärg under experimentets gång och tillhörande absorbansmätningar (420nm). Legenden visar den förvalda gradienten med tillhörande absorbansvärden.

2.3 Experimentell uppsättning & utförande

Totalt användes åtta 700L tankar, två av tankar höll alla gäddor mellan försöken, en tank höll samtliga mörtar och fem tankar användes för utförandet av experimentet. Temperaturen i vattnet ställdes in på 9°C. Temperaturen var baserat från tidigare forskning och väl vald då föregående experiment undersökte temperaturerna 5, 9 och 13°C där tydligast mönster sågs vid 9°C (Nilsson-Örtman, in prep). Temperaturer som är typiska under höst och vår, vilket är tider då interaktioner mellan dessa storleksklasser är intensiva. Tankarna som höll gäddorna bestod av tio gäddor vardera och för att underlätta utförandet var dessa uppdelade i två delar där respektive del bestod av fem gäddor vardera. Därmed var gäddorna uppdelade i fyra olika försöksgrupper. Gäddorna var märkta med en pit tag för att göra det lätt att skilja dem åt. Ett nät placerades även i varje tank för att på ett smidigt sätt kunna ta upp fisken vid räkning av antalet uppäten mört. För att försöka återskapa ett naturligt habitat placerades småsten och vegetation gjord av plast på botten av tankarna samt inne i näten vid varje försök.

Under två veckors tid undersöktes gäddornas födointag och hur de påverkades beroende på brunhet av vattnet genom att varje dag placera en gädda i vardera av de fem experiment tankarna. Totalt användes 20 gäddor där de fyra grupperna bestående

av fem gäddor vardera dagligen roterades. Datum, tid och pit tag nummer för varje gädda noterades i ett protokoll innan de placerades i experimenttankarna. Därefter flyttades även mörtarna över till experimenttankarna genom användning av en handhåv och starttid noterades. Ett replikat tog två dagar då två bytestätheter undersöktes, fem mörtar ena dagen och tio mörtar den andra dagen. Bytestätheterna valdes baserat på resultat från en tidigare studie som undersökte även ett större antal bytestätheter, där gäddorna verkade nå en mättnadsgrad runt 5-6 uppättna mörtar vid en täthet av tio mörtar eller fler (Nilsson-Örtman, in prep). Efter ca 24 timmar togs näten upp och stopptid noterades, antalet överlevande och uppättna mörtar räknades. Därefter roterades gäddorna och gäddorna i grupp två placerades ut i experimenttankarna efter att samtliga nät återigen hade placerats ut. Sedan placerades även de mörtarna som överlevde från föregående runda i experimenttankarna samt beräknad mängd fler mörtar som behövdes för att utföra nästa omgång av experimentet. Samtliga steg upprepades varje dag under tvåveckorsperioden. All data från protokollet fördes sedan in i Excel.

2.4 Statistisk analys

För att kvantifiera effekten av brunhet och bytestäthet på gäddornas födointag (antalet uppäten mört) användes "linear mixed effects"-modeller. Gäddornas identitet (pit-tag) var inkluderad som en "random effect", för att ta hänsyn till att det förekom upprepade mätningar för samma individer. Gäddornas våtvikt och dag var inkluderade som kontinuerliga kovariater. Bytestätheten hanterades som en kategorisk variabel med två nivåer. Preliminära tester visade att sambandet mellan födointag och vattnets brunhet var icke-linjärt. Brunhet inkluderades därför som en kategorisk variabel med fem nivåer. Modellen inkluderade en interaktion mellan brunhet och bytestäthet för att testa skillnader i lutning i förhållande mellan födointag och bytestäthet vid olika brunhetsnivåer.

Mixed effects-modellen passades med hjälp av funktionen *lme* i R-paketet *nlme* (Pinheiro et al. 2020). Relevansen av signifikanstester utifrån mixed effects-modeller är en omdebatterad fråga och det rekommenderas att istället fokusera på att studera parameterestimater, effektstorlekar och predikterade värden från sådana modeller (Luke, 2017). Som en kompromiss presenteras här resultat från signifikanstester, beräknade med funktionen *anova*, tillsammans med effektstorlekar och predikterade värden. Det ska dock betonas att dessa signifikanstester är ungefärliga. För att illustrera hur gäddornas födointag påverkades av stigande brunhet och bytestäthet presenteras predikterade värden (och standardavvikelse) från mixed effects-modellen utifrån en ny dataram där brunhet och bytestäthet varierades men individ, dag och vikt hölls konstant. Effekt av våtvikt och dag på gäddornas födointag visas som effektstorlekar från *lme*-modellen med alla interaktioner. För att analysera datan användes statistikprogrammet R Studios-2023.03.0-386, version R-4.2.3.

2.5 Etisk reflektion

Vid djurförsök är det viktigt att de regler som finns följs. Enligt Jordbruksverket (2023) ska "3R principen" följas, dvs. replace (ersätta), reduce (minska) och refine (förfinas) innan eventuella djurförsök får genomföras. Detta innebär att om det finns bättre metoder ska dessa ersätta djurförsöken, om inte det ska strävan vara att använda så få djur som möjligt och att detta sker på ett smidigt och lindrigt sätt (Jordbruksverket, 2023). Lunds universitet har ansökt om ett etiskt godkännande från Jordbruksverket och fått godkänt till att genomföra denna och andra liknande studier av predatorers födoingsbeteenden och födoval.

För tillfället finns inga andra metoder till att undersöka predator- och bytesförhållanden. Gäddorna och mörtarna hölls i tankar där det i möjligaste mån skapades ett så naturligt habitat som möjligt för fiskarna så att de inte skulle utsättas för onödigt stresspåslag. Bytestätheterna var noggrant utvalda vilket resulterade i att en mindre mängd mört användes. Tankarna var utrustade med pumpar som filtrerade vattnet och höll syrenivån samt temperaturen på en idealisk nivå. Under experimentets gång användes största försiktighet med smidiga och effektiva metoder vid hantering av fiskarna.

Elfiske är en effektiv metod men även en kontroversiell metod som skapar debatt om huruvida det är etiskt rätt och hur det vattenlevande organismerna påverkas. Lunds universitet har fått godkännande av Länsstyrelsen Skåne att använda sig av elfiske i undersökningssyfte. Om elfiske genomförs på rätt sätt är dödligheten låg men skador på fiskarnas ryggrad kan förekomma (Bergquist et al., 2014).

3. Resultat

Avsnitt tre går över den statistiska analysen av datan, där gäddornas födointag bland annat jämförs med parametrar såsom brunhet och bytestäthet för att undersöka huruvida resultatet är statistiskt signifikant eller inte (Tabell 1). Därefter illustreras de mönster som tycks förekomma (Figur 3 & 4) för att på bästa sätt kunna förklara hur predator- och bytesförhållande mellan gäddorna och mörtarna påverkas av stigande brunhet samt identifiera potentiella tröskelvärdet från experimentet.

3.1 Analys av gäddornas födointag

Gäddors födointag var signifikant högre vid den högre bytestätheten (Figur 3; Tabell 1, Bytestäthet). Förhållandet mellan födointag och bytestäthet skiljde sig inte signifikant mellan brunhetsnivåer (Tabell 1, Brunhet x Bytestäthet), och gäddornas födointag skiljde sig inte mellan olika brunhetsnivåer (Tabell 1, Brunhet). Signifikansen av brunhet testades även utan interaktionstermen i lme-modellen men även där påvisade inte vattnets brunhet någon signifikans. Födointaget visade en tendens till att öka över tid (Figur 4A), denna ökning var dock inte signifikant (Tabell 1, Dag). Större gäddor åt fler mörtar än mindre gäddor (Figur 4B, Tabell 1, Våtvikt).

Tabell 1: Illustrerar typ II Anova-test av lme-modellen för beroende variabeln uppäten mört och interaktionstermen (Brunhet x Bytestäthet) med koveriaterna dag och gäddornas våtvikt. Tillhörande p-värden, f-värde, frihetsgrader (numDF) och ”nämnare frihetsgrader” (denDF) illustreras. F-värdet förklarar variansförhållandet mellan beroende- och oberoende variabeln, där ett högt värde (>1) beskriver att skillnaderna mellan grupper är större än skillnaderna inom gruppen.

Respons: Uppäten mört	numDF	denDF	F-värde	P-värde
Intercept	1	50	361	<,0001*
Brunhet	4	50	1,60	0,189
Bytestäthet	1	50	8,11	0,006*
Dag	1	50	3,43	0,070
Våtvikt	1	18	13,0	0,002*
Brunhet x Bytestäthet	4	50	0,80	0,544

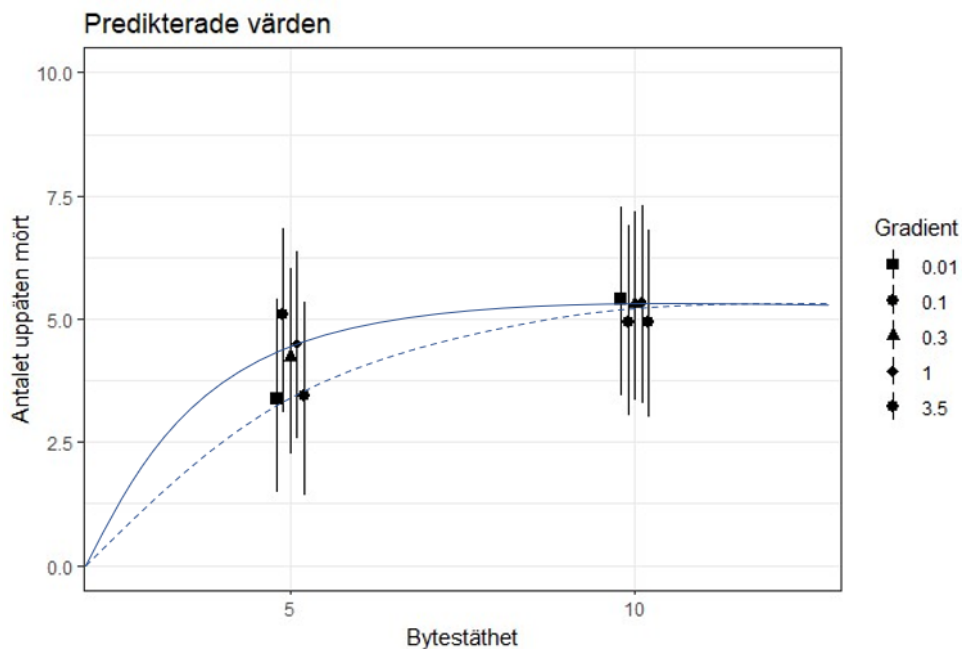
*=Signifikanta p-värden

3.2 Identifiering av tröskelvärde

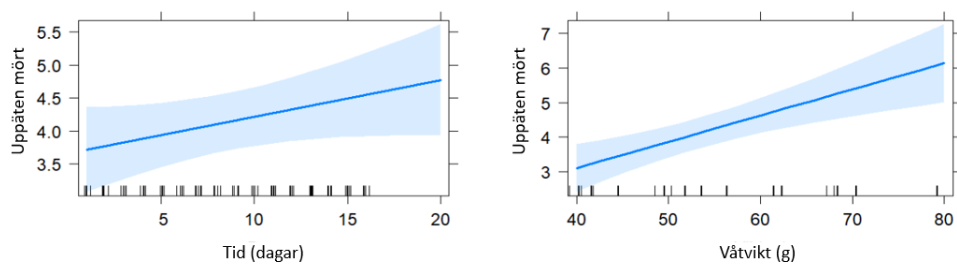
Grafen i Figur 3 visar predikterade värden för antalet uppäten mört samt felstaplar med hänsyn till modellspecifik data såsom brunhet, bytestäthet, tid och medelvikt hos gäddorna. Variation mellan brunhetsnivåerna ser ut att vara större vid den lägre bytestätheten jämfört med den större bytestätheten. Vid den lägre bytestätheten tyder datan på att den lägsta och högsta brunheten påverkade gäddornas födointag mest med det lägsta antalet uppäten mört för gäddan. Gäddan verkar alltså ha det svårt att fånga mörten i det klaraste och brunaste vattnet vid låg bytestäthet. Vid intermediär brunhet (0.1, 0.3, 1.0 absorbans) äts i genomsnitt fler mörtar. Detta indikerar en tendens till en plåtå-formad kurva med två tröskelvärden: ett tröskelvärde mellan klart vatten och svagt brunfärgat vatten, och ett mellan det näst brunaste vattnet (1.0 absorbans) till det brunaste vattnet (3.5 absorbans) vid den lägre bytestätheten med en minskning i antalet uppäten mört vilket är rimligt när brunheten ökar med en faktor på över tre.

Vid den större bytestätheten däremot syns inget tydligt samband, samtliga brunheter har ett likvärdigt antal uppäten mört med snarlika felstaplar. Det som kan belysas är att trenden för antalet uppäten mört ser ut att vara positivt uppåtående från den lägre till den större bytestätheten. Trenden ser ut att stämma för samtliga brunheter förutom för det näst klaraste vattnet (0.1 absorbans) som för båda bytestätheterna har snarlika värden för antalet uppäten mört. Detta samband verkar tyda på att det vid endast en liten förändring i brunhet direkt gynnar gäddans födointag vid den lägre bytestätheten och försvårar mörtens situation.

För att ytterligare illustrera vad datan indikerar för mönster har två linjer ritats ut för hand i Figur 3, en streckad och en heldragen linje, detta då figuren är en illustration och spekulativ med predikterade värden. Detta ska föreställa funktionella responser hos gäddan. Funktionella responser är i detta fall gäddans födointags hastighet beroende av bytestätheten där den streckade linjen är anpassad till både den högsta och lägsta brunheten medan den heldragna linjen är anpassad till de intermediära brunheterna. Mönstret visar att det tar längre tid för gäddan att uppnå en mättnadsgrad vid de lägsta och högsta brunheterna jämfört med de intermediära brunheterna men även att gäddan har en mättnadsgrad runt fem mörtar under en 24 timmars period. I och med att det inte finns några signifikanta interaktioner mellan brunhet och bytestäthet är mönstret högst spekulativt. Individuella skillnader hos gäddan verkar vara en förklarande faktor till hur många mörtar som blev uppätta där storleken spelar roll (Figur 4).



Figur 3: Illustrerar predikterade värden och standardavvikelser för antalet uppäten mört där brunheter och bytestätheter varieras medan individ, dag och vikt (medelvikt hos gäddorna) hölls konstant. Funktionella responser hos gäddan är även inritade och illustreras med den streckade och heldragna linjen. Den streckade linjen är anpassad utifrån det klaraste och brunaste vattnet och den heldragna linjen är anpassad utifrån de intermediära brunheterna. Legenden visar den förvalda gradienten med tillhörande absorptionsvärden.



Figur 4: Illustrerar effektsamband mellan antalet uppäten mört och tid (dagar) i den vänstra grafen (A) samt effektsamband mellan antalet uppäten mört och våtvikt (gram) i den högra grafen (B).

4. Diskussion

I avsnitt fyra diskuteras frågeställningarna utifrån tidigare forskning och erhållet resultat. Det viktigaste resultatet analyseras och alternativa faktorer till brunhet som kan tänkas påverka gäddornas födointag tas upp. Avsnitt fyra går dessutom igenom den miljövetenskapliga relevansen för området. Till sist diskuteras genomförandet med potentiella felkällor och förslag på framtida studier framförs.

4.1 Identifiering av tröskelvärde

I detta examensarbete identifierades inget tydligt tröskelvärde där gäddans födointag i betydande utsträckning påverkades av försämrade siktförhållande. Det finns indikationer på att ett potentiellt tröskelvärde skulle kunna finnas någonstans mellan de två brunaste behandlingar då det ser ut att finnas en minskning i antalet uppäten mört vid den lägre bytestätheten. Detta är rimligt att anta då brunheten ökar med en faktor av tre, ytterligare undersökning krävs för att kunna bekräfta detta påstående. Den markanta skillnaden i brunhet bör dock ha en negativ effekt för gäddorna då ljusförutsättningarna försämrats vilket har visat påverka produktiviteten och tillväxten av fisk i sjöar (Ask, et al., 2009). Men även då gäddan påverkas visuellt av försämrade siktförhållanden (Van Der Sluijs et al., 2011). Även om skillnaderna i antalet uppäten mört inte är stora vid den större bytestätheten tycks det brunaste vattnet ha något lägre antal uppäten mört. Det är dock av största vikt att nämna att resultatet är högst spekulativt med icke signifikanta interaktioner mellan bytestäthet och brunhet samt användning av predikterade värden.

4.2 Analys av predator- och bytesförhållande vid stigande brunhet

Gäddornas födointag var signifikant högre vid den större bytestätheten jämfört med den lägre vilket är rimligt då det finns mer föda vilket ökar sannolikheten för gäddan att stöta på mört vid en större bytestäthet. Effekten av brunt vatten verkar ha mer variation för gäddors födointag i den lägre bytestätheten jämfört med den större

bytestätheten. Att skillnaderna inte var så stora i den större bytestätheten kan bero på att det är lättare att hitta mörten vilket resulterar i att gäddan uppnår en mätnadsgräns, även vid väldigt brunt vatten, och efter ett tag inte ens försöker äta mer.

Vid den lägre bytestätheten tycks gäddorna ha det svårast att hitta mörten vid antingen helt klart vatten eller det allra brunaste vattnet. Därför hanterades dessa två brunheter tillsammans när mönstret för möjliga funktionella responser hos gäddan ritades ut. Mönstret som observerades var att det för gäddan verkade kräva en högre bytestäthet för att uppnå sin mätnadsgrad vid det allra klaraste och det allra brunaste vattnet. Mätnadsgraden tycks ligga på runt fem mörtar i samtliga brunheter under en tidsperiod av ett dygn vilket även korrelerade med tidigare observerade resultat (Nilsson-Örtman, in prep). Anledningen till att det brunaste vattnet påverkade gäddans födointag negativt speciellt vid den lägre bytestätheten är troligtvis att siktförhållandet blev för dåligt vilket resulterade i att gäddan inte kunde hitta eller fånga sina byten (Craig & Babaluk, 1989; Estlander et al., 2010).

Men varför var effekten av brunhet så svag, trots att tidigare studier visat att gäddor får mycket svårare att upptäcka byten även i svagt brunfärgat vatten (Ranåker et al., 2012)? Ett alternativ är att mörten inte hinner märka gäddan innan det är för sent då gäddan är en "sit and wait predator" och väntar in mörten (Webb & Skadsen, 1980). När siktförhållandena blir för dåliga tvingas mörten även förlita sig alltmer på andra sinnen än synen såsom doftsignaler från gäddan (Martin et al., 2010). Att vid klara siktförhållande både kunna använda sin syn och även doft kan ha gynnat mörten och gjort det lättare att undvika gäddan. Då mörten gärna simmar i stumformationer (Krause, 1990), har mörten det kanske lättare att samarbeta vid klara siktförhållande. Tittar man dock på den större bytestätheten verkar gäddan inte ha några problem att hitta sina byten vid det klara siktförhållandet vilket kan bero på att det är lättare att se mörten i en stumformation. Det kanske snarare är en fråga om motivation, gäddan har bra koll på mörten vid klart vatten och använder inte sin energi i onödan. Troligtvis är det en kombination av att försämrade siktförhållanden minskar reaktionsavståndet för gäddan samt flyktavståndet hos mörten vilket Ranåker et al., (2012) kom fram till i sin studie. Tvärtom ökar reaktionsavståndet och flyktavståndet vid klara förhållanden.

De intermediära brunheterna hanterades på ett liknande sätt tillsammans för att rita ut den heldragna linjen i Figur 3 då skillnaderna mellan dessa brunheter inte var särskilt stora och verkade ha ett liknande mönster. En något förhöjd brunhet verkar ge gäddan en fördel gentemot mörten då de intermediära brunheterna såg ut att nå mätnadsgraden betydligt snabbare. Att gäddan kan få en fördel i de intermediära brunheterna kan bero på att gäddor har visat vara mer aktiva i brunt vatten gentemot klart vatten (Andersen et al., 2008) och aktivt kanske söker efter sina byten istället för att vänta in dem (Webb & Skadsen, 1980). Vidare är det möjligt att det brunaste vattnet var tillräckligt brunt för att till viss del påverka gäddans födointag. Det som ansågs vara speciellt intressant var att det näst klaraste vattnet inte skiljde sig i antalet uppäten mörter från de båda bytestätheterna, vilket även kan vara ett resultat av ett mer aktivt födointag vid försämrade siktförhållanden (Andersen et al., 2008), samt uppnådd

mättnadsgrad. Resultatet vid det näst klaraste vattnet tyder på att endast små förändringar i brunhet påverkar interaktionen mellan gäddan och mört.

4.2.1 Alternativa faktorer

Utöver de direkta effekterna av brunhet och bytestäthet på gäddornas födointag inkluderade undersökningen ett antal alternativa, potentiellt bidragande, faktorer såsom gäddornas våtvikt och tid. Dessa analyser tyder på att individuella skillnader kan ha påfallande stark effekt på gäddors födointag, såsom att större gäddor är mer aktiva och äter relativt sett mer under 24 timmar än mindre gäddor vilket också visade sig vara statistiskt signifikant. Beteendemässiga skillnader hos varje gädda gällande födointag som reaktions avstånd kan ha varierat från individ till individ (Ranáker et al., 2012). Hur lätt varje individ hade för att aklimatisera sig till experimentmiljön kan dessutom ha påverkat slutresultatet.

Något som noterades under experimentets gång var att gäddornas födointag blev bättre mot slutet av experimentperioden. Antalet dagar som gick verkade korrelera med stigande mängd uppäten mört, men detta var inte statistiskt signifikant. Resultatet av antalet dagar som passerade kan därav ha sett annorlunda ut om experimentet hade fått fortskrida under en något längre tidsperiod. Tidigare studie av samma gäddor motsäger dock detta påstående då gäddorna i tidigare experiment verkade bli mindre motiverade till att fänga mörten mot slutet (Nilsson-Örtman, in prep). Det var även en anledning till att gäddorna svältes i två veckors tid så de återigen skulle bli motiverade till att söka efter sin föda. En orsak till denna trend kan ha varit att en ny uppsättning mört hämtades in mot slutet då det behövdes för att slutföra experimentet. Den nya uppsättningen mört var något mindre i storlek med en medelvikt av 0.804g jämfört med den ursprungliga uppsättningen som hade en medelvikt på 1.03g. Att den nya uppsättningens mört var mindre i storlek kan ha gynnat gäddans födointag men även missgynnat mörten. Jönsson et al., (2013) fastställde i sin studie att gäddor har preferens för mindre mört i humusbrunt vatten och klart vatten vilket korrelerar med ovanstående argument. Förutom storlek kan mindre tid till att aklimatisera ha påverkat den nya uppsättningens mört.

4.3 Miljövetenskaplig relevans

Interaktionen mellan gädda och mört är viktig att bibehålla för vårt sötvattens ekosystem, men förändrade levnadsstandarder med förändrat klimat, stigande temperaturer och brunifierat vatten kan komma att ha konsekvenser för den framtida ekosystem strukturen (Guiden, et al., 2019). Eftersom brunifiering av sjöar och marina ekosystem är ett faktum (Hongve, et al., 2004; Monteith, et al., 2007;

Erlandsson, et al., 2008) är det av största vikt att ta reda på vad som orsakar detta och vad som går att göra för att motverka brunifiering. Global uppvärmning, eutrofiering och brunifiering verkar tillsammans, det vill säga att effekten av ökad brunhet kan stärkas av samspelet mellan exempelvis eutrofiering och brunifiering (Kritzberg et al., 2020).

Stigande temperatur är ytterligare en ekologisk faktor som kommer att spela en avgörande roll för strukturen i akvatiska ekosystem i framtiden då arter har temperaturoptima som skiljer sig åt (Kordas et al., 2011). I detta arbete undersöktes dock inte olika temperaturer utan temperaturen hölls på en konstant nivå (9°C) då det ansågs passa både mörten och gäddan bra samt att det speglar förhållandena under vår och höst då de interagerar kraftigt i naturen.

Stigande brunhet tycks ha viss effekt på gäddors födointag i detta arbete och tidigare forskning bekräftar att gäddors födointag påverkas vid försämrade siktförhållanden (Craig & Babaluk, 1989; Estlander et al., 2010). Skulle gäddan som toppredator försvinna från ekosystem är resultatet troligen betydligt mer eutrofiering av sjöar i framtiden på grund av "Top-down effects" (Hessen & Kaartvedt, 2014).

Ingen övergödning är ett av Sveriges miljökvalitetsmål (Sveriges miljömål, 2023a), då övergödning eller annars kallat eutrofiering kan ha synergistiska effekter med brunifiering kan människans hälsa, den biologiska mångfalden samt naturupplevelsen komma att påverkas ytterligare om brunifiering och övergödning fortgår (Kritzberg et al., 2020). Detta påverkar samhället i stort, samtidigt som dricksvattenkvaliteten även kan påverka samhället med ökade kostnader för rengöring av det bruna vattnet (Lavonen et al. 2013). Ett annat av Sveriges miljökvalitetsmål är "levande sjöar och vattendrag", ett gott miljötillstånd i samtliga vatten som syftet är behöver ett intensifierat arbete om detta mål ska uppnås då det finns betydelsefulla vatten som saknar ett långvarigt skydd (Sveriges miljömål, 2023b). Vidare är det av betydelse att identifiera ett potentiellt tröskelvärde där brunt vatten påverkar gäddors födointag för att försöka undvika problematik med framtida akvatiska ekosystem, men det krävs mer undersökning för att kunna fastställa ett konkret tröskelvärde.

4.5 Metoddiskussion

Under experimentets gång identifierades olika svårigheter och potentiella felkällor som kan ha påverkat resultatet. Svårigheter med att upprätthålla den förvalda gradienten av vattenfärger förekom i flertalet av tankarna och därför låg värden strax under gradienten. Som exempel låg den brunaste tanken på absorbansvärden kring 3.2 istället för det önskade värdet på 3.5 samtidigt som den näst brunaste tanken låg på absorbansvärden kring 0.9 istället för 1. Även om vattenfärgen kontrollerades varje dag och mer humic feed adderades var det svårt att upprätthålla den valda gradienten. Detta är något som hade kunnat förbättras för framtida liknande studier.

Då konsumtionshastigheten hos gäddan begränsades av antalet byten som fanns tillgängliga och gäddan åt upp nästan alla byten blev det svårt att undersöka hur sikt och stigande brunhet påverkade gäddans födointag i denna studie.

En annan potentiell felkälla som även diskuterades tidigare är att två uppsättningar mört användes. Om experimentet hade genomförts igen hade det varit bra att hämta tillräckligt med mört från ett och samma ställe för att undvika onödiga felkällor såsom storlek på mörten och tiden för mörten att hinna acklimatisera sig.

Metoden i sig var väl konstruerad och genomtänkt vilket medförde att relativt få problem uppstod under experimentets gång.

4.6 Framtida studier

Eftersom denna studie inte riktigt kunde besvara huruvida det fanns ett tröskelvärde eller inte skulle det varit intressant att i framtiden undersöka denna osäkerhet ytterligare. Undersökning av en annorlunda gradient kanske hade resulterat i att ett tröskelvärde hade identifierats. Då det fanns tendenser till en minskning av antalet uppäten mört mellan det näst brunaste vattnet och det allra brunaste vattnet hade det varit intressant att mer i detalj fokusera på detta intervall för att möjligtvis kunna specificera exakta tröskelvärden. Eftersom ökade temperaturer på grund av klimatförändringar kommer att vara en påverkande faktor i framtiden hade det varit spännande att jämföra gradienten av brunhet med även andra temperaturer än 9°C. Detta för att bättre förstå hur predator- och bytesförhållande förhåller sig till en kombination av ökade temperaturer och brunifierat vatten. Det hade även varit intressant att undersöka och jämföra hur mer öppna vatten skiljer sig mot habitat med betydligt mer vegetation och gömställen vid brunifiering.

5. Slutsats

Avsnitt fem sammanfattar arbetets viktigaste huvudpunkter och resultat kortfattat.

Inget tröskelvärde identifierades i detta arbete men det fanns tendenser till att det skulle kunna finnas ett tröskelvärde någonstans mellan de brunaste nivåerna. Det klara och brunaste vattnet ser ut att försvåra gäddans födointag mest, men sannolikt på grund av olika mekanismer. Försämrade siktförhållande verkar påverka både gäddan och mörtten, där det troligtvis är en kombination av att gäddans reaktionsavstånd blir försämrat samtidigt som mörtens flyktavstånd försämras (Ranåker et al., 2012). Predator- och bytesförhållande mellan gädda och mört är en komplex interaktion och brunhet är inte det enda som tycks påverka gäddans födointag. Större bytestäthet och individuella skillnader såsom storlek på gäddan gynnar gäddans födosöksframgång. Samtidigt som en större bytestäthet ger upphov till mer föda verkar gäddan uppnå en mättnadsgräns vid fem mörtar under ett dygn, något som korrelerade vid även större bytestätheter (Nilsson-Örtman, in prep).

Slutligen, en kombination av förändrat klimat, stigande temperaturer och brunifiering kan påverka den viktiga akvatiska ekosystemstrukturen vilket kan leda till mer eutrofiering i framtiden samt ytterligare brunifiering (Kritzberg et al., 2020). Således kan viktiga ekosystemtjänster för samhället såsom biologisk mångfald, dricksvattenkvalitet och naturupplevelsen även komma att påverkas om ingen försöker motverka förändringen.

6. Tack

Jag vill börja med att rikta ett stort tack till min handledare, Viktor Nilsson-Örtman, som har inspirerat mig, gett mig goda råd och varit till stor hjälp genom arbetets gång. Speciellt tack för all hjälp med analys av mitt resultat då jag för första gången använde mig av R-studio och fyllde din inkorg med frågor. Jag vill även ägna ett tack till min seminariegrupp för alla bra diskussioner vi har haft och för all bra feedback man har fått samt att jag har fått ta del av era svårigheter och intressant arbeten.

Till sist vill jag tacka mina vänner, min familj och min katt som underlättade hela skrivande processen.

Referenser

- Andersen, M., Jacobsen, L., GRØNKJÆR, P., & Skov, C. (2008). Turbidity increases behavioural diversity in northern pike, *Esox lucius* L., during early summer: EFFECT OF TURBIDITY ON PIKE BEHAVIOUR. *Fisheries Management and Ecology*, 15(5–6), 377–383. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2008.00635.x>
- Ask, J., Karlsson, J., Persson, L., Ask, P., Byström, P., & Jansson, M. (2009). Terrestrial organic matter and light penetration: Effects on bacterial and primary production in lakes. *Limnology and Oceanography*, 54(6), 2034–2040. <https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.6.2034>
- Bergquist, B., Degerman, E., Petersson, E., Sers, B, Stridsman, S., & Winberg, S. (2014). *Standardiserat elfiske I vattendrag – En manual med praktiska råd*. (Aqua reports 2014:15). SLU.
- Craig, J. F., & Babaluk, J. A. (1989). Relationship of Condition of Walleye (*Stizostedion vitreum*) and Northern Pike (*Esox lucius*) to Water Clarity, with Special Reference to Dauphin Lake, Manitoba. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46(9), 1581–1586. <https://doi.org/10.1139/f89-201>
- Davies-Colley, R. J., & Vant, W. N. (1987). Absorption of Light by Yellow Substance in Freshwater Lakes. *Limnology and Oceanography*, 32(2), 416–425. <http://www.jstor.org/stable/2836839>
- Donohue, I., & Garcia Molinos, J. (2009). Impacts of increased sediment loads on the ecology of lakes. *Biological Reviews*, 84(4), 517–531. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00081.x>
- Erlandsson, M., Buffam, I., Fölster, J., Laudon, H., Temnerud, J., Weyhenmeyer, G. A., & Bishop, K. (2008). Thirty-five years of synchrony in the organic matter concentrations of Swedish rivers explained by variation in flow and sulphate: IMPACT OF FLOW ON ORGANIC MATTER IN RUNNING WATERS. *Global Change Biology*, 14(5), 1191–1198. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01551.x>
- Estlander, S., Nurminen, L., Olin, M., Vinni, M., Immonen, S., Rask, M., Ruuhijärvi, J., Horppila, J., & Lehtonen, H. (2010). Diet shifts and food selection of perch *Perca fluviatilis* and roach *Rutilus rutilus* in humic lakes of varying water colour. *Journal of Fish Biology*, 77(1), 241–256. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02682.x>
- Figueiredo, B. R. S., Granzotti, R. V., Fiori, L. F., Nieman, C. L., & Benedito, E. (2020). Cascading effects of predation risk under high organic and inorganic turbidity: Impacts on individuals and shoals of a mesopredator fish. *Aquatic Ecology*, 54(3), 855–868. <https://doi.org/10.1007/s10452-020-09782-w>
- Guiden, P. W., Bartel, S. L., Byer, N. W., Shipley, A. A., & Orrock, J. L. (2019). Predator–Prey Interactions in the Anthropocene: Reconciling Multiple Aspects of Novelty.

- Trends in Ecology & Evolution, 34(7), 616–627.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.02.017>
- Havs- och vattenmyndigheten. (2019). Övergödning. (Hämtad 2023-05-08).
<https://www.havochvatten.se/miljopaverkan-och-atgarder/miljopaverkan/overgodning.html>
- Hessen, D. O., & Kaartvedt, S. (2014). Top–down cascades in lakes and oceans: Different perspectives but same story? *Journal of Plankton Research*, 36(4), 914–924.
<https://doi.org/10.1093/plankt/fbu040>
- Hongve, D., Riise, G., & Kristiansen, J. F. (2004). Increased colour and organic acid concentrations in Norwegian forest lakes and drinking water? A result of increased precipitation? *Aquatic Sciences - Research Across Boundaries*, 66(2), 231–238.
<https://doi.org/10.1007/s00027-004-0708-7>
- Jordbruksverket. (2023). Det här är 3R. Hämtad (2023-03-31).
<https://jordbruksverket.se/djur/ovriga-djur/forsoksdjur-och-djurforsok/sveriges-3r-center/det-har-ar-3r>
- Jönsson, M., Hylander, S., Ranåker, L., Nilsson, P. A., & Brönmark, C. (2011). Foraging success of juvenile pike *Esox lucius* depends on visual conditions and prey pigmentation. *Journal of Fish Biology*, 79(1), 290–297. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03004.x>
- Jönsson, M., Ranåker, L., Nilsson, P. A., & Brönmark, C. (2013). Foraging efficiency and prey selectivity in a visual predator: Differential effects of turbid and humic water. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70(12), 1685–1690.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0150>
- Kordas, R. L., Harley, C. D. G., & O'Connor, M. I. (2011). Community ecology in a warming world: The influence of temperature on interspecific interactions in marine systems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 400(1–2), 218–226.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.02.029>
- Krause, J. (1993). The Relationship between Foraging and Shoal Position in a Mixed Shoal of Roach (*Rutilus rutilus*) and Chub (*Leuciscus cephalus*): A Field Study. *Oecologia*, 93(3), 356–359. <http://www.jstor.org/stable/4220268>
- Kritzberg, E. S., Hasselquist, E. M., Škerlep, M., Löfgren, S., Olsson, O., Stadmark, J., Valinia, S., Hansson, L.-A., & Laudon, H. (2020). Browning of freshwaters: Consequences to ecosystem services, underlying drivers, and potential mitigation measures. *Ambio*, 49(2), 375–390. <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01227-5>
- Lavonen, E. E., Gonsior, M., Tranvik, L. J., Schmitt-Kopplin, P., & Köhler, S. J. (2013). Selective Chlorination of Natural Organic Matter: Identification of Previously Unknown Disinfection Byproducts. *Environmental Science & Technology*, 47(5), 2264–2271.
<https://doi.org/10.1021/es304669p>
- Linløkken, A. N., Bergman, E., & Greenberg, L. (2010). Effect of temperature and roach *Rutilus rutilus* group size on swimming speed and prey capture rate of perch *Perca fluviatilis* and *R. rutilus*. *Journal of Fish Biology*, 76(4), 900–912.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02545.x>
- Luke, S. G. (2017). Evaluating significance in linear mixed-effects models in R. *Behavior Research Methods*, 49(4), 1494–1502. <https://doi.org/10.3758/s13428-016-0809-y>

- Lyche, A., Faafeng, B. A., & Brabrand, Å. (1990). Predictability and possible mechanisms of plankton response to reduction of planktivorous fish. *Hydrobiologia*, 200–201(1), 251–261. <https://doi.org/10.1007/BF02530344>
- Martin, C. W., Fodrie, F. J., Heck, K. L., & Mattila, J. (2010). Differential habitat use and antipredator response of juvenile roach (*Rutilus rutilus*) to olfactory and visual cues from multiple predators. *Oecologia*, 162(4), 893–902. <http://www.jstor.org/stable/40606620>
- Monteith, D. T., Stoddard, J. L., Evans, C. D., de Wit, H. A., Forsius, M., Høgåsen, T., Wilander, A., Skjelkvåle, B. L., Jeffries, D. S., Vuorenmaa, J., Keller, B., Kopáček, J., & Vesely, J. (2007). Dissolved organic carbon trends resulting from changes in atmospheric deposition chemistry. *Nature*, 450(7169), 537–540. <https://doi.org/10.1038/nature06316>
- Persson, L., Diehl, S., Johansson, L., Andersson, G., & Hamrin, S. F. (1991). Shifts in fish communities along the productivity gradient of temperate lakes—patterns and the importance of size-structured interactions. *Journal of Fish Biology*, 38(2), 281–293. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1991.tb03114.x>
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team (2020). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-147.
- Ranåker, L., Jönsson, M., Nilsson, P. A., & Brönmark, C. (2012). Effects of brown and turbid water on piscivore-prey fish interactions along a visibility gradient: Predator-prey interactions in reduced visibility. *Freshwater Biology*, 57(9), 1761–1768. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02836.x>
- Smith, V. H., & Schindler, D. W. (2009). Eutrophication science: Where do we go from here? *Trends in Ecology & Evolution*, 24(4), 201–207. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.11.009>
- Sunde, J., Larsson, P., & Forsman, A. (2019). Adaptations of early development to local spawning temperature in anadromous populations of pike (*Esox lucius*). *BMC Evolutionary Biology*, 19(1), 148. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1475-3>
- Sveriges miljömål. (2023a). Ingen övergödning. (Hämtad 2023-05-06). <https://www.sverigesmiljomal.se/miljomalen/ingen-overgodning/>
- Sveriges miljömål. (2023b). Levande sjöar och vattendrag. (Hämtad 2023-05-06). <https://www.sverigesmiljomal.se/miljomalen/levande-sjoar-och-vattendrag/>
- Touchart, L., Józsa, J., Rákóczi, L., Krámer, T., Andrén, T., Bouffard, D., Boegman, L., Duck, R. W., Dubois, J.-M. M., Provencher, L., Bhattacharya, A. K., Bhattacharya, A., Sarkar, S. K., Chatterjee, M., & Graneli, W. (2012). Brownification of Lakes. In L. Bengtsson, R. W. Herschy, & R. W. Fairbridge (Eds.), *Encyclopedia of Lakes and Reservoirs* (pp. 117–119). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-4410-6_256
- Utne-Palm, A. C. (2002). Visual feeding of fish in a turbid environment: Physical and behavioural aspects. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 35(1–2), 111–128. <https://doi.org/10.1080/10236240290025644>
- Van Der Sluijs, I., Gray, S. M., Amorim, M. C. P., Barber, I., Candolin, U., Hendry, A. P., Krahe, R., Maan, M. E., Utne-Palm, A. C., Wagner, H.-J., & Wong, B. B. M. (2011). Communication in troubled waters: Responses of fish communication systems to

changing environments. *Evolutionary Ecology*, 25(3), 623–640.

<https://doi.org/10.1007/s10682-010-9450-x>

Webb, P. W., & Skadsen, J. M. (1980). Strike tactics of *Esox*. *Canadian Journal of Zoology*, 58(8), 1462–1469. <https://doi.org/10.1139/z80-201>

Öhlund, G., Hedström, P., Norman, S., Hein, C. L., & Englund, G. (2015). Temperature dependence of predation depends on the relative performance of predators and prey. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1799), 20142254.

<https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2254>



LUNDS
UNIVERSITET

WWW.CEC.LU.SE
WWW.LU.SE

Lunds universitet

Miljövetenskaplig utbildning
Centrum för miljö- och
klimatforskning
Ekologihuset
223 62 Lund