

## 호수 생태계에서의 먹이사슬과 먹이연쇄

김 명 윤

대진대학교 환경공학과

담수생태학(limnology)이 갖는 인간활동과의 직접적인 연관은 해양생태학을 비롯한 다른 생태학분야에 비해 커서 많은 관심들이 집중되고 있다. 특히, 산업화의 진전에 따른 수질오염은 용수효율의 감소를 불러왔고 이를 해결하기 위한 방안으로서도 담수생태학의 중요성은 커져가고 있다. 담수생태학의 발전은 해양생태학을 토대로 하고 있어 대부분의 연구기법들이 유사한 특성을 갖는다(59). 그러나 담수생태계는 해양에 비해 비교적 단순한 구조를 갖기 때문에 연구의 편의성이 상대적으로 높은 편이다. 담수생태계내의 여러 부분 가운데 가장 복잡하면서도 중요한 부분은 바로 생물군집이다. 생물군집에 대한 연구가 특히 중요한 것은 담수생태계내에서의 탄소를 비롯한 주된 원소 및 영양물질의 순환과 가장 밀접한 관련을 맺고 있기 때문이다. 에너지와 원소의 순환에 관한 지식은 PCB나 중금속과 같은 오염물질의 동향(fate)에 대한 정보를 제공해 주므로써 궁극적으로 먹이사슬의 최상위에 위치한 인간에의 영향을 파악할 수 있도록 하여 준다(60). 물질과 에너지 순환을 파악하기 위해서는 먹이사슬에 대한 이해가 필요하고 이는 곧 상호연관된 생물종간의 군집구조에 대한 탐구의 필요를 의미한다. 또한, 생물군집에 대한 연구는 식물플랑크톤 등에 의한 부영양화를 해결하기 위한 방안으로서 군집 구조에 있어서의 결정인자(determine factors)를 파악하고자 하는 목적으로서 수행되기도 한다. 최근까지 활발한 연구가 진행되었던 생물조작(biomanipulation)은 바로 이같은 맥락에서 생태학적인 의미를 갖는다.

호수생태계내의 생물군집은 생산자로서의 식물플랑크톤과 소비자로서 동물플랑크톤 및 어류가 주된 위치를 차지하고 세균은 분해자로서 기능한다는 것은 일반적으로 알려진 사실이다. 그러나 1970년대 들어 세균군집이 생태계내에서 먹이사슬을 연계하는 2차 생산자로서도 기능한다는 사실이 제기되어, 오늘날에는 생태계내에서 세균군집의 역할이 보다 강조되고 있다(6, 40, 41, 42, 50). 먹이사슬에 대한 관심은 많은 연구결과들을 생산하였지만 복잡한 먹이사슬 구조는 아직까지 부분적인 이해만을 허락하고 있다. 특히, 어류, 동물플랑크톤, 식물플랑크톤, 미생물의 각 분야가 서로 구분되어 발전해 왔기 때문에 이들간의 상호작용을 정확하게 밝히는 데에는 많은 한계가 있어 왔다. 1970년대 이래로 담수생태계의 부영양화를 해결하기 위한 방안으로서 생태계내의 먹이사슬을 이용하는 생물조작의 개념이 대두되었으며, 각 분야의 통합적 연관성을 필요로 함으로써 생태계 이해에 많은

지식을 제공하였다. 이 글에서는 담수생태학의 한 분야로서 생물군집간의 상호작용인 먹이사슬의 연구동향을 생물조작 개념을 중심으로 기술하고자 한다.

### 호수 생태계내의 생물군집

#### 동물플랑크톤-식물플랑크톤

수계내에서 동물플랑크톤과 식물플랑크톤의 관계는 전통적인 prey-predator 관계(Lotka-Volterra model; 5)를 따르는 것으로 여겨져 왔다. 그러므로 담수생태학에서 생물군집간의 먹이사슬에 대한 연구의 대부분은 이들 관계를 정량적, 정성적으로 파악하는데에 집중되었다(46, 34). 일차적으로는 식물플랑크톤의 양적 변화에 따른 동물플랑크톤 변화의 특성이 시간적 관점에서 관찰되어졌으며, 각 종별 분류자료를 기초로 동물플랑크톤의 먹이선호도(preferred prey)의 측면이 주로 고찰되었다(19, 33). 이러한 연구는 담수생태계내에서의 먹이사슬에 대한 중요한 기초가 되었지만 총체적 이해와는 다소 거리가 있었던 것이 사실이다. 동적인 개념으로서 생산성(productivity)이 강조되어 시간의 경과에 따른 동물-식물플랑크톤간의 직선적인 흐름을 파악하고자 하였다. 동물플랑크톤의 섭식(grazing)에 대한 연구는 이같은 연구의 주된 대상이다. 그러나, 섭식율을 측정하는 방법은 일반적인 다음의 식에서 볼 수 있듯이 다른 먹이사슬 구성성분을 고려하지 않아 부분적인 지식만을 제공할 수 밖에 없었다.

$$FR = \frac{\ln C_c - \ln C_f}{t} \times \frac{V}{N}$$

where, FR: filtration rate

$C_o$ : initial concentration of phytoplankton

$C_f$ : final concentration of phytoplankton

$N$ : number of zooplankton

$V$ : volume of experimental bottle

$t$ : duration of experiment

즉, 동물플랑크톤의 섭식은 단지 식물플랑크톤에 대하여만 선택적으로 이루어지지 않으며 다른 구성성분인 세균에 의해서도 영향을 받는다. 특히, 미생물순환고리(microbial loop) 개념에 의해 세균을 주로 섭식하는 heterotrophic nanoflagellate(HNF)와 같은 nanoplankton의 역할도 강조되고 있다. 뿐만 아니라 동물플랑크톤의 생물량은 이들을 먹이로

하는 플랑크톤식성 어류(planktivorous fish)에 의해 영향받기 때문에 실제 수생태계내에서의 먹이사슬 흐름은 훨씬 복잡하다고 할 수 있다.

**세균군집과 상위의 먹이사슬**

수생 생태계내에서 세균의 역할이 강조되기 시작한 것은 바로 미생물 순환고리의 개념이 등장하고부터이다(6). 이전까지 세균은 분해자로서의 기능만이 중시되어 다른 생물체와의 관계는 유기물을 무기물로 전환시켜 일차생산자에게 공급하는 측면으로서만 이해되어 왔다. 그러나 식물플랑크톤이 생산한 유기물이 세균에 의해 흡수되고 세균은 다시 동물플랑크톤의 직접적인 먹이로 이용됨에 따라 동물플랑크톤과 마찬가지로 세균도 2차생산자로서 기능한다는 사실이 대두되었다. 미생물순환고리에 대한 정량적 연구들은 담수 생태계내에서 세균이 먹이사슬에 기여하는 정도가 예상보다 크다는 사실을 밝혔고, 이에 따라 오늘날 담수생태학에서는 미생물 부분을 제외하고는 전체의 먹이사슬과 물질 순환의 과정을 이해할 수 없다는 사실이 정론화되고 있다(49). 특히 초기에는 빈영양상태의 호소에서 미생물순환고리가 주된 역할을 담당한다고 알려져 왔으나 유기물이 풍부한 부영양호수에서도 세균에 의한 유기물의 순환이 중요한 부분을 차지하는 것으로 밝혀졌다(40, 41, 42). 미생물순환고리를 형성하는 구성원은 세균과 독립영양생활을 하는 pico- 및 nano-plankton, 그리고 HNF와 microciliate라고 할 수 있다(57). 미생물순환고리에 대한 정량적 연구가 진행된 대표적인 호소는 독일 Constance Lake이다. 세균을 직접 섭식하는 HNF는 세균 생물량의 10-20%를 차지하지만 계절에 따라 유사한 값을 보이기도 하는 것으로 나타났다. Free-living 세균의 수가  $10^6 \text{ cells ml}^{-1}$  수준으로 존재할 때 HNF의 수는  $10^3 \text{ cells ml}^{-1}$ 이며, 세균에 대한 섭식율은 시간당 10-100 bacteria · (HNF)<sup>-1</sup>에 달하는 것으로 밝혀졌다(Fig. 1). 이처럼 담

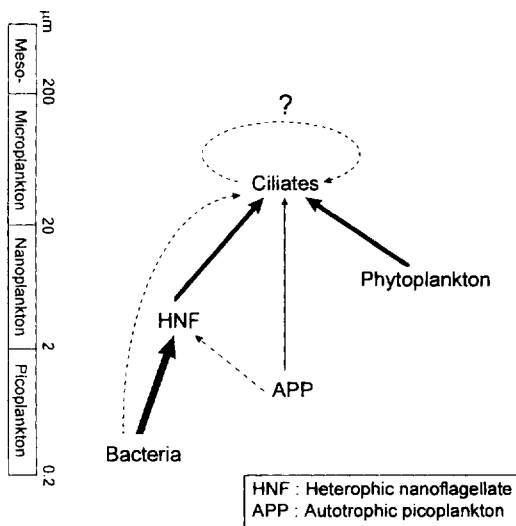
수생태계내에서는 세균을 중심으로한 먹이사슬의 흐름이 상당한 부분을 차지함에도 불구하고 많은 연구가 진행되지는 못하고 있는 실정이다.

**어류와의 상호작용**

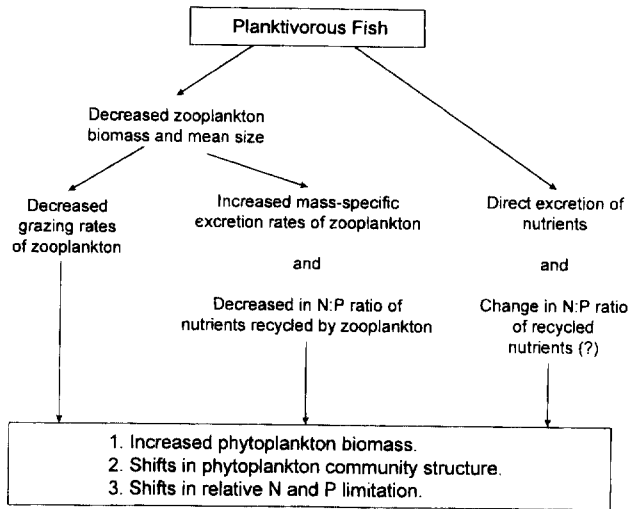
고전적, 또는 전통적인 담수생태학적 접근방법은 먹이연쇄(food-chain)의 개념을 기초로 영양염류-식물플랑크톤-동물플랑크톤-어류의 흐름을 파악하는 방법으로 진행되어 왔다. 그러나 담수생태계내에서 최종 소비자로서의 어류는 이들이 수질에 중대한 영향을 미칠 수 있는 한 구성원임에도 불구하고 실제로는 거의 고려되지 못한 것이 사실이다(21). 전통적인 담수생태학에서의 어류생물학(fishery biology)의 영역은 거의 포함되지 못한 것이다(45). 어류와 수질의 상관성에 주목한 실험들은 이미 1950년대 후반과 1960년대 초반에 걸쳐 보고된 바 있다(27). Hrbacek 등은 어류가 동물플랑크톤을 포식함으로써 동물플랑크톤의 grazing capacity가 감소하고 그 결과 식물플랑크톤이 증가하여 수질에 영향을 주는 사실을 관찰한 것이다. 그러므로 이 실험은 생물조작의 개척자적인 역할을 했다고도 할 수 있다. 그밖에도 Brooks과 Dodson(9), Hall 등(24)이 수질과 어류에 관한 상관성에 대하여 연구하였다. 1970년대에 들어서 어류는 먹이사슬에 있어서 중요한 인자로 고려되기 시작했다(4, 26, 29, 48, 52, 61). 이같은 흐름속에서 Shapiro(48)에 의해 생물조작이 처음으로 개념화되었고 1980년대에 본격적인 연구가 수행되었다. 연구자들은 먹이사슬에 있어서 어류를 최상위로 구성한 모델을 설정하고 이를 변화시키면서 각 구성성분간의 상호작용을 관찰하였다. 플랑크톤식성 어류의 증가나 육식성 어류의 효과, 영양염류의 변화뿐 아니라, 세균이나 microzooplankton 등도 고려대상이 되었다(12, 18, 20, 56).

**먹이사슬 연구의 발전**

먹이사슬에 대한 종합적인 연구는 생물조작을 통해 식물플랑크톤을 인위적으로 줄이고자 하는 실질적인 목적을 통해서 본격화되었다. 생물조작의 개념은 오래전부터 관찰된 식물플랑크톤과 동물플랑크톤 군집간의 직접적인 상관성을 주목함에 따라 제기되었는데, Shapiro 등(48)은 식물플랑크톤 군집의 크기를 조절하기 위해 pantothenic acid를 첨가함으로써 동물플랑크톤의 생식효율(fecundity)을 증가시키거나, 어류를 kill off시킴으로써 동물플랑크톤의 수를 증가시키는 방안을 실험하였다. 이후 Spencer와 King(51)은 어류의 종류에 따른 차이를 비교분석하였으며, Carpenter 등(12)에 의해 먹이연쇄(trophic cascade)로 개념화되었다. 초기의 생물조작 연구들은 이처럼 어류를 이용한 하향식의 조절(top-down control) 가능성에 주로 초점이 맞추어졌으나, 이후 영양염류의 고려(bottom-up control)도 중요함이 인식되었다. Jeppensen 등(31)은 Denmark의 세 호소에서 어류의 인위적인 감소 효과를 비교분석하여 생물조작에 대한 지표를 제시하고자 하였다. 세 종류의 호소는 수리학적 상태와 부영양화 상태가 서로 달랐으며 동일하게 플랑크톤식성의 어류를 감소시킨 후 그 결과를 약 2년간 monitoring하였다. 이 결과는 영양염류 중 인의 농도로서 비교되었는데, 호소 수심이 깊고 체류



**Fig. 1.** The microbial loop in Lake Constance. Known fluxes of organic matter are indicated by solid arrows, hypothetical fluxes by dashed lines. The size range of the main categories is shown at the left margin (Weiss, 1990).



**Fig. 2.** Mechanisms postulated to account for top-down effects of fish on phytoplankton in lakes. Arrow indicate effects of planktivorous fish relative to situations in which planktivorous fish are rare (Vanni and Layne, 1997).

시간이 길수록, 특히, 인의 농도가 일정수준 이상일 경우는 생물조작의 효과가 적은 것으로 나타나 하향식 조절에 있어서도 영양염류에 대한 고려가 필요함을 강조하였다.

1990년대 들어 생물조작에 대한 연구는 큰 진전이 없었는데 생물조작을 위해 사용되는 어류에 의한 영양염류의 증가 문제가 주된 원인이라고 할 수 있다. 이는 생물조작의 개념을 비교적 단순하게 파악해 왔던 한계가 노출된 결과이다. 최근 발표된 Vanni 등(54)이 Michigan의 Tuesday Lake에서 2년간 수행한 enclosure 실험에서도 어류의 증가시, 호소내의 총인과 총질소 농도도 증가함으로써 어류를 주된 인의 원천(net source)으로 보고하고 있다. 국내에서도 대청호에서 생물조작의 가능성을 실험한 결과에 따르면(1,2), 어류에 의한 연쇄효과(cascade effect)는 존재하지만 직접적인 생물조작의 현장적용시에는 영양염류의 조절이 동시에 고려되어야 함을 보여주고 있다. 이처럼 호소생태계내에서 어류의 역할은 동물-식물플랑크톤과 먹이사슬을 통한 직접적인 관계뿐만 아니라, 영양염류의 측면에서도 간접적으로 관계를 맺는 양면적인 특성을 보여준다. 즉, 하향식 조절의 효과는 3가지 기작으로 구분될 수 있는데(Fig. 2), 생물조작의 직접 결과인 동물플랑크톤에 의한 초식성(herbivory)의 감소와 동물플랑크톤 assemblage에 의한 영양염류 재순환속도(recycling rate) 변화, 그리고 어류에 의한 직접적인 영양염의 재순환이 그것이다(55). 이때, 영양염류의 재순환과정에는 분해자로서의 미생물의 역할이 중요해진다. 결국 먹이사슬의 총괄적 이해에는 여러 부분의 종합적 이해가 서로 결합되어야만 한다는 사실이 다시 한번 강조된다고 할 수 있다.

### 생물조작의 가능성

생물조작의 시도가 여러 가지 다양한 결과를 보이면서 포식자를 통한 먹이연쇄의 가능성에 대한 의문도 제기되어 왔다. 대표적인 사례가 "Limnology와 Oceanography"를 통한

DeMelo 등(16)과 Carpenter와 Kitchell(15)의 논쟁이다. 이 논쟁은 생물조작을 통한 먹이연쇄의 효과가 일반화될 수 있는 이론으로서 성립하는가에 대한 것이었다. 결론적으로 생물조작은 생태계내의 먹이사슬에 대한 폭넓은 이해를 제공하는 계기가 되었지만 당시의 이 논쟁은 생태계에 대한 단순화의 문제점을 다시 한 번 일깨운 사례이다.

DeMelo 등은 1961년부터 20년 동안 발표된 50개의 문헌들을 분석하여 총 118개의 피식-포식관계로 정리하였다. 각각의 먹이사슬 관계의 효과는 육식성어류-플랑크톤식성어류 관계에서는 100% 상호 관련성을 보였으나 플랑크톤식성어류-동물플랑크톤 관계에서는 72%, 동물플랑크톤-식물플랑크톤 관계에서는 20%만이 연쇄효과를 보이는 것으로 분석되어 먹이연쇄의 하층부로 갈수록 그 영향이 감소하는 것으로 나타났다. 이러한 분석 결과로부터 먹이연쇄를 이용하는 생물조작이 서로 다른 지역이나 군집에 적용할 수 있는 일관성의 문제와, 그밖에도 정량적 예측이 불가능하다는 점 등을 들어 생물조작의 현실적인 가능성을 부정하였다(16).

이에 대해 Carpenter와 Kitchell(15)은 먹이연쇄 현상은 단일요인만 고려된 것이 아닌 복합개념이며, 연쇄에 따른 각 결과들은 서로가 선형적으로(linearly) 연관되는 것이 아니라 점을 들어 생물조작의 개념을 옹호하였다. Carpenter와 Kitchell에 따르면 당초의 먹이연쇄(trophic cascade) 이론은 현장에서 영양염류 부분만으로 설명할 수 없었던 나머지 부분을 설명하기 위해 제시된 것이었으며, 생물조작의 목적(lake management)과 이론(research)이 꼭 일치되는 것은 아니라는 측면에서 생태계 전체를 파악하는데 중요한 이론이 될 수 있다고 주장하였다.

두 가지 입장의 글은 논쟁의 성격을 넘어 담수생태계를 대상으로 하는 먹이사슬에 대한 연구의 방향을 제시하였고 평가되었다. 이들이 공통적으로 제기했던 사실은 다음과 같다. 즉, 적용 가능성으로서 생물조작 개념은 유효하며 다양한 변수들을 고려하고, 긴 시간적 변화를 통한 먹이사슬의 상호관계 관찰, 소규모의 실험과 현장적용의 연관성을 파악할 필요가 있다는 것이다. 어쨌거나 이들의 논쟁은 이후의 생물조작을 비롯한 먹이사슬 구조에 관한 연구에 있어서 하나의 방향성을 설정하였으며, 많은 연구들이 장기간의 효과(long-term effect) 관찰, 전체 호소를 대상으로 한 실험(whole lake experiment), 비교 생태학적 연구(comparative study)를 통해 먹이사슬에 대한 정보를 제공하였다. 특히, 이 같은 장기간 효과 관찰, 전체호소 실험 등은 다른 연구자들에 의해서도 제기된 방향이기도 하다(21,37).

### 문제점 및 전망

생물조작의 이론과 연구는 호소생태학에 있어서 생물군집간의 관계를 종합적으로 접근하는데 중요한 계기가 되었다. 기본적으로 생태계내에서 어류와 같이 한 가지 구성원의 변화에 의한 먹이연쇄의 효과가 가장 잘 나타나는 경우는 McCauley(36)의 경우처럼 단순한 생태계를 대상으로 하였을 경우이다. 포식자에 의한 하향식 조절 이론이 확산되면서 많은 연구들이 수행되었고 그 결과 이론을 뒷받침하는

결과들이 보고되었다(7, 10, 44). 그러나 한편으로는 예상과 다른 결과들이 관찰되기도 하였는데 그 기본적인 원인은 각 생태계마다 먹이사슬의 구조(trophic structure)가 달랐기 때문이다(11, 25, 38). Abrams(3)에 따르면 먹이사슬 연쇄는 각 단계별 구성원이 다를 경우에도 변화하고, 보다 복잡한 먹이사슬 구조를 가질 경우에는 연쇄효과는 기대할 수 없게 된다.

먹이사슬의 연쇄효과가 잘 나타나지 않는 대표적인 사례 가운데 하나는 먹이연쇄의 하부가 cyanobacteria로 구성되어 있을 경우이다(8, 17, 30, 32). 또한, Grahame(22)의 보고에서처럼 식물플랑크톤의 농도가 높을 경우에는 동물플랑크톤의 섭식 이후 배설물에 소화되지 않는 것들이 섞여 나오는 suprafloous feeding이 일어나 먹이연쇄의 효과가 감소하게 된다.

동물플랑크톤의 먹이에 대한 섭식효율의 측면을 고려하게 되면 먹이사슬간의 연관성 파악은 더욱 복잡해진다. 일반적으로 호소생태계내에서의 일차생산자에 대한 섭식효율은 육상생태계에서 보다 10배가 높은 반면, 그 상위의 영양단계에서는 육상이 3배가 높은 것으로 알려지고 있다. 이는 근본적인 생태계 구성원 이외에도 자유도(degree of freedom)에 관한 차이 때문인데(23), 같은 호소생태계에서도 호소의 크기나 수리학적 체류시간에 따라 효율이 변화한다는 사실을 시사한다. 이같은 섭식효율의 차이는 바로 먹이사슬간의 상호 연관성을 변화시키게 된다. 한편, cyanobacteria가 먹이연쇄의 하부를 구성할 때 섭식효율이 감소되면 동물플랑크톤은 세균을 대체적인 먹이로 이용한다. Werner와 Hollibaugh(58)에 따르면 bivalve에 있어 세균은 식물플랑크톤보다도 빠르게 이용된다. 이같은 측면은 담수생태계에서 세균과 연관된 미생물순환고리의 중요성을 다시 한 번 일깨워주는 결과이다. 동물플랑크톤에 의한 세균 섭식(bacterial grazing)은 세균의 크기와 농도 및 대사활성에도 영향을 미친다(1, 35). 세균의 변화는 다시 영양염류의 순환과 연관됨으로써 담수생태학의 분야에서 미생물학적 연구는 먹이사슬과 여러모로 연관을 맺고 있다고 할 수 있다. Gophen(21)도 호소생태계의 먹이연쇄를 관찰할 때 이같은 미생물순환고리의 역할에 관심을 가져야 한다고 강조한 바 있다.

상향, 하향 가운데 어떤 것이 생태계내의 먹이사슬에 있어서 군집구조를 결정하는 인자인가에 대한 의문은 생태학자들의 오랜 논제이다. 이는 다른 용어로 표현되었을 때, 생물학적 요인과 무생물학적 요인 중 어느 것이 보다 중요한 요인인가에 대한 논의라고도 할 수 있다(28, 39, 43, 53). 1970년대 이래로 발전해온 생물조작에 관한 연구는 이같은 논제를 다시금 불러일으키기도 하였다. Hunter와 Price(28)에 의하면 수생태계에서는 이같은 상향-하향의 두 관점이 쉽게 결합되는 측면을 보여주었다. 서로 다른 호소간 생산성의 변이 가운데 50%는 영양염류 유입, 수체의 turnover time, 상하혼합 등에 의해 상향으로 영향을 받는다(13, 14, 47). 나머지 50%의 변이는 먹이사슬을 통한 상층부 포식자에 의한 연쇄효과이다(12, 14). 특히, Strong(53)에 따르면 먹이사슬의 복잡성이 적은 생태계일수록 먹이연쇄의 효과가 두드러지며 생물군집의 다양성이 크고, 상호관계가 복잡해질수록 하향식의 효과는 줄어들게 된다. 1980년대부터

1990년대 초까지 호소생태학에 있어서 먹이사슬에 대한 연구가 생물조작을 중심으로 활발하게 진행되던데는 호소생태계의 먹이사슬 구조가 비교적 간단하기 때문이라고도 볼 수 있다. 그러나 최근들어 생물조작 연구가 활발하게 진행되지 않는 이유는 이처럼 간단해 보이는 호소생태계도 전술한 바와 같은 많은 고려점들이 요구된다는 사실들이 밝혀졌기 때문이다. 그러므로 앞으로 호소생태계에서의 먹이사슬에 관한 연구에 있어서는 이같은 점들이 충분히 고려되어야 할 것이다.

## 참고문헌

1. 김명운. 1994. Microcystis aeruginosa의 증식에 따른 대청호 생태계내의 생물군집변화 및 생물조작의 방안. 이학박사학위논문, 서울대학교.
2. 김명운, 김상중. 1996. 일차생산자 군집의 조절과 생물조작. 미생물과 산업 21, 156-164.
3. Abrams, P.A. 1993. Effect of increased productivity on the abundances of trophic levels. *Am. Nat.* 141, 351-371.
4. Andersson, G., H. Berggren, G. Cronberg, and C. Gelin. 1978. Effects of planktivorous and benthivorous fish on organisms and water chemistry in eutrophic lakes. *Hydrobiologia* 59, 9-15.
5. Atlas, R.M. and R. Bartha. 1987. Microbial ecology; fundamentals and applications, 2nd ed., p. 124. Benjamin/Cummings Publishing, Menlo Park, California.
6. Azam, F., T. Fenchel, J.G. Field, J.S. Gray, L.A. Meyer-Reil, and F. Thingstad. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10, 257-263.
7. Baker, L.A. and E.B. Swain. 1989. Review of lake management in Minnesota. *Lake and Reservoir Management* 5, 1-10.
8. Bernardi, R. and G. Giussani. 1990. Are blue-green algae a suitable food for zooplankton? an overview. *Hydrobiologia* 200/201, 29-41.
9. Brooks, J.L. and S.I. Dodson. 1965. Predation, body size and composition of plankton. *Science* 150, 28-35.
10. Carpenter, S.R. 1989. Replication and treatment strength in whole-lake experiment. *Ecology* 70, 453-463.
11. Carpenter, S.R., J.F. Kitchell, J.R. Hodgson, P.A. Cochran, J.J. Elser, M.M. Elser, D.M. Lodge, D. Kretzmer, X. He, and C.N. von Ende. 1987. Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology* 68, 1863-1876.
12. Carpenter, S.R., J.F. Kitchell, and J.R. Hodgson. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* 35, 634-639.
13. Carpenter, S.R. and J.F. Kitchell. 1987. The temporal scale of variance in lake productivity. *Am. Nat.* 129, 417-433.
14. Carpenter, S.R. and J.F. Kitchell. 1988. Consumer control of lake productivity. *BioScience* 38, 764-769.
15. Carpenter, S.R. and J.F. Kitchell. 1992. Trophic cascade and biomanipulation: interface of research and management. *Limnol. Oceanogr.* 37, 208-213.
16. DeMelo, W.R. 1992. Biomanipulation; hit or myth? *Limnol. Oceanogr.* 37, 192-207.

17. **DeMott, W.R., Q.X. Zhang, and W.W. Carmichael.** 1991. Effects of toxic cyanobacteria and purified toxins on the survival and feeding of a copepod and three species of *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.* **36**, 1346-1357.
18. **Drenner, R.W., J.R. Mummert, F. DeNoyelles, Jr., and D. Kettle.** 1984. Selective particle ingestion by a filter-feeding fish and its impact on phytoplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.* **29**, 941-948.
19. **Drenner, R.W., K.D. Hambright, G.L. Vinyard, M. Gophen, and U. Pollinger.** 1987. Experimental study of size-selective phytoplankton grazing by a filter-feeding cichlid and the cichlid's effects on plankton community structure. *Limnol. Oceanogr.* **32**, 1138-1144.
20. **Goad, J.A.** 1984. A bioamplification experiment in Great Lake, Seattle, Washington, USA. *Arch. Hydrobiol.* **102**, 137-154.
21. **Gophen, M.** 1990. Summary of the workshop on perspectives of biomanipulation in inland waters. *Hydrobiologia* **191**, 315-318.
22. **Grahame, J.** 1987. Plankton and Fisheries. Edward Arnold, Baltimore.
23. **Hairston, N.G. Jr. and N.G. Hairston, Sr.** 1993. Cause-effect relationships in energy flow, trophic structure and interspecific interactions. *Am. Nat.* **142**, 379-411.
24. **Hall, D.J., W.E. Cooper, and E.E. Werner.** 1970. An experimental approach to the production dynamics and structure of freshwater animal communities. *Limnol. Oceanogr.* **15**, 839-928.
25. **Havens, K. and J. DeCosta.** 1985. An analysis of selective herbivory in an acid lake and its importance in controlling phytoplankton community structure. *J. Plankton Res.* **7**, 207-222.
26. **Hrbacek, J., B. Desortova, and J. Popovsky.** 1978. The influence of the fish stock on the phosphorus-chlorophyll ratio. *Verh. Int. Verein. Theoret. Angew. Limnol.* **20**, 1624-1628.
27. **Hrbacek, J., M. Dvorakova, V. Korinek, and L. Prochazkova.** 1961. Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton assemblage. *Verh. int. Ver. Limnol.* **14**, 192-195.
28. **Hunter, M.D. and P.W. Price.** 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* **73**, 724-732.
29. **Hurlbert, S.H., J. Zedler, and D. Fairbanks.** 1972. Ecosystem alteration by mosquitofish (*Gambusia affinis*) predation. *Science* **175**, 639-641.
30. **Jarvis, A.C., R.C. Hart, and S. Combrink.** 1988. Cladoceran filtration rate-body length relations: model improvements developed for a *Microcystis*-dominated hypertrophic reservoir. *J. Plankton Res.* **10**, 115-131.
31. **Jeppensen, E., M. Sondergaard, E. Mortensen, P. Kristensen, B. Riemann, H.J. Jensen, J.P. Muller, O. Sortkjaer, J.P. Jensen, K. Christoffersen, S. Bosselmann, and 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.
32. **Jungmann, D.** 1992. Toxic compounds isolated from *Microcystis* PCC7806 that are more active against *Daphnia* than two microcystins. *Limnol. Oceanogr.* **37**, 1777-1783.
33. **Knisely, K. and W. Geller.** 1986. Selective feeding of four zooplankton species on natural lake phytoplankton. *Oecologia(Berlin)* **69**, 86-94.
34. **Lynch, M. and J. Shapiro.** 1981. Predation, enrichment and phytoplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.* **26**, 86-102.
35. **Markošová, R. and J. Ježek.** 1993. Bacterioplankton interactions with *Daphnia* and algae in experimental enclosures. *Hydrobiologia* **264**, 85-99.
36. **McCauley, E.** 1993. Internal versus external causes of dynamics in a freshwater plant-herbivore system. *Am. Nat.* **141**, 428-439.
37. **McQueen, D.J.** 1990. Manipulating lake community structure; where do we go from here? *Freshwater Biol.* **23**, 613-620.
38. **McQueen, D.J., M.R.S. Johannes, J.R. Post, T.J. Stewart, and D.R.S. Lean.** 1989. Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecol. Monogr.* **59**, 289-309.
39. **Menge, B.A.** 1992. Community regulation : under what conditions are bottom-up factors important on rocky shores? *Ecology* **73**, 755-765.
40. **Pomeroy, L.R.** 1974. The ocean's food web. a changing paradigm. *BioScience* **24**, 499-504.
41. **Pomeroy, L.R.** 1984. Significance of microorganisms in carbon and energy flow in marine ecosystems, p. 405-411. In M.J. Klug and C.A. Reddy (ed.), Current perspectives in microbial ecology. American Society of Microbiology, Washington, D.C.
42. **Porter, K.G., E.B. Sherr, B.F. Sherr, M. Pace, and R. W. Sanders.** 1985. Protozoa in planktonic foodwebs. *J. Protozool.* **32**, 409-415.
43. **Power, M.E.** 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology* **73**, 733-746.
44. **Ranta, E., S. Hällfors, V. Nuutinen, G. Hällfors, and K. Kivi.** 1987. A field manipulation of trophic interactions in rock-pool plankton. *Oikos* **50**, 336-346.
45. **Rigler, F.H.** 1982. The relation between fisheries management and limnology. *Trans. Am. Fish. Soc.* **111**, 121-132.
46. **Sarnelle, O.** 1993. Herbivore effects on phytoplankton succession in a eutrophic lake. *Ecological Monographs* **63**, 129-149.
47. **Schindler, D.W.** 1978. Factors regulating phytoplankton production and standing crop in the world's freshwaters. *Limnol. Oceanogr.* **23**, 478-486.
48. **Shapiro, J., B. Forsberg, V. Lamarra, G. Lindmark, M. Lynch, E. Smeltzer, and G. Zoto.** 1975. Biomanipulation: an ecosystem approach to lake restoration, p. 164. In B.P.L. Brezonik and J. Fox (ed.), Proceedings of a symposium on water quality management through biological control. Univ. Fla., Gainesville.
49. **Sherr, B.F., F. Rassoulzadegan, and B.F. Sherr.** 1989. Bacterivory by pelagic ciliates in coastal waters of the NW Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **55**, 235-240.
50. **Sherr, E.B., B.F. Sherr, and G.-A. Paffenhofer.** 1986. Phagotrophic protozoa as food for metazoans: a 'missing' trophic link in marine pelagic food webs? *Mar. Microb.*

*Food Webs* 1, 61-80.

51. **Spencer, C.N. and D.L. King.** 1984. Role of fish in regulation of plant and animal communities in eutrophic ponds. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **41**, 1851-1855.
52. **Stenson, J.A., E.T. Bohlin, L. Henrikson, B.I. Nilsson, H.G. Nyman, H.G. Oscarson, and P. Larsson.** 1978. Effects of fish removal from a small lake. *Verh. int. Ver. Limnol.* **20**, 794-801.
53. **Strong, D.R.** 1992. Are trophic cascades all wet? differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology* **73**, 747-754.
54. **Vanni, M.J., C.D. Layne, and S.E. Arnott.** 1997. "Top-down" trophic interactions in lakes; effects of fish on nutrient dynamics. *Ecology* **78**, 1-20.
55. **Vanni, M.J. and C.D. Layne.** 1997. Nutrient recycling and herbivory as mechanisms in the "top-down" effects of fish on algae in lakes. *Ecology* **78**, 21-40.
56. **Vinyard, G.L., R.W. Drenner, M. Gophen, U. Pollinger, D.L. Winkelman, and K.D. Hambright.** 1987. An experimental study of the plankton community impacts of two filter-feeding cichlids, the Galilee Saint Peter's fish (*Sarotherodon galilaeus*) and Blue Tilapia (*Tilapia aureus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **45**, 685-690.
57. **Weiss, T.** 1990. Trophic interactions among heterotrophic microplankton, nanoplankton and bacteria in Lake Constance. *Hydrobiologia* **191**, 111-122.
58. **Werner, I. and J.T. Hollibaugh.** 1993. Potamocorbula amurensis: comparison of clearance rates and assimilation efficiencies for phytoplankton and bacterioplankton. *Limnol. Oceanogr.* **38**, 949-964.
59. **Wetzel, R.G. and G.E. Likens.** 1991. Limnological analysis, 2nd ed. Springer Verlag, New York.
60. **Zanden, M.J.V. and J.B. Rasmussen.** 1996. A trophic position model of pelagic food webs: impact on contaminant bioaccumulation in lake trout. *Ecological Monographs* **66**, 451-477.
61. **Zaret, T.M. and R.T. Pain.** 1973. Species introduction in a tropical lake. *Science* **182**, 449-455.

(Received March 15, 1997)