



Det här verket har digitaliserats vid Göteborgs universitetsbibliotek och är fritt att använda. Alla tryckta texter är OCR-tolkade till maskinläsbar text. Det betyder att du kan söka och kopiera texten från dokumentet. Vissa äldre dokument med dåligt tryck kan vara svåra att OCR-tolka korrekt vilket medför att den OCR-tolkade texten kan innehålla fel och därför bör man visuellt jämföra med verkets bilder för att avgöra vad som är riktigt.

This work has been digitized at Gothenburg University Library and is free to use. All printed texts have been OCR-processed and converted to machine readable text. This means that you can search and copy text from the document. Some early printed books are hard to OCR-process correctly and the text may contain errors, so one should always visually compare it with the images to determine what is correct.



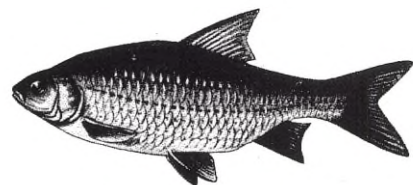


# *Mörtens (*Rutilus rutilus*) livshistoria*

---

*En litteratursammanställning*

*Henrik Svedäng*





# **MÖRTENS (*Rutilus rutilus*) LIVSHISTORIA.**

## ***En litteratursammanställning.***

*Henrik Svedäng  
Fiskeriverket  
Kustlaboratoriet  
Box 584  
740 71 Öregrund*

### ***Innehåll***

---

<i>SAMMANFATTNING</i>	<i>3</i>
<i>INLEDNING</i>	<i>4</i>
<i>TILLVÄXT OCH ÖVERLEVNAD UNDER ROM- OCH LARVSTADIET</i>	<i>4</i>
<i>TILLVÄXT OCH ÖVERLEVNAD EFTER METAMORFOS</i>	<i>5</i>
<i>VANDRINGAR</i>	<i>11</i>
<i>REPRODUKTION</i>	<i>12</i>
<i>POPULATIONSDYNAMIK</i>	<i>17</i>
<i>REFERENSER</i>	<i>21</i>



Beställningsadress:

FISKERIVERKET  
Kustlaboratoriet  
Box 584  
740 71 Öregrund

november 1993

***Erkännanden***

*Berth Nyman har utformat rapporten grafiskt. Arbetet har finansierats av miljöforskargruppen (MFG). Jag vill härmed framföra ett varmt tack till dessa.*

Kustrapport 1993:11  
ISSN 1102—5670

## **SAMMANFATTNING**

- ◆ Mört är vanligt förekommande i sötvattens- och brackvattensmiljöer i Sverige. Den är en varmvattenart med relativt låg tillväxtpotential.
- ◆ Mört är beroende av djurplankton under tidiga livsstadier. Äldre fiskar har ett brett födovalsspektrum bestående av framförallt av bottendjur och växtdelar. En viktig anpassning är de kraftiga svalgbenständer, med vilka både musslor och växter kan krossas.
- ◆ Migration har konstaterats i samband med lek. Relativt långa säsongsmässiga förflyttningar förekommer också som har samband med årstidsmässiga variationer i födotillgång och temperatur.
- ◆ Leken sker på våren, vanligtvis i rik vegetation på 1—3 dm djup, där rommen klibbar fast på olika föremål. Parbildning förekommer inte, utan honan jagas ofta in i vegetationen, där hon befruktas av flera hanar.
- ◆ Könsmognadsålder och tillväxthastighet är i en jämförelse mellan olika populationer positivt korrelerade; snabb tillväxt medför att fisken kan bli köns mogen redan som ett- eller tvååring, medan långsam tillväxt kan försena köns mognaden ända upp till 6—8 års ålder. Mörtens reproduktionsstrategi har tolkats som en anpassning till artens demografi, där variation i överlevnad under de tidiga livsstadierna mellan olika år är den viktigaste parametern. Emellertid har en så viktig parameter som överlevnaden efter köns mognad visat sig vara negativt korrelerad till tillväxthastigheten. Som en följd av förhållandet mellan överlevnad och tillväxthastighet kommer mörtens i miljöer som gynnar snabb tillväxt, att reproducera sig så fort som möjligt. I de fall när tillväxthastigheten är måttlig, kommer den att i medeltal reproducera sig vid högre ålder och under flera år i följd. Det är alltså oklart om skillnader i mörtens livshistoria i olika miljöer skall betraktas som anpassningar till varje populations specifika livsmiljö, eller är resultatet av en fysiologisk respons som uppstår genom variation i tillväxthastighet, vare sig denna ökar fiskens reproduktionsframgång eller inte.
- ◆ Årsklassens storlek bestäms under de tidiga livsstadierna. Syrgasförhållanden, temperatur, vattenståndsregleringar och predation är viktiga populationsreglerande faktorer. Eutrofiering av kust- eller inlandsvatten gynnar i allmänhet mört. Den ökade produktiviteten i ett eutrofierat sjöekosystem medför en förbättring av mörtynglens livsvillkor, samtidigt som födoresurserna paradoxalt kan minska för större fiskar. Själva storleken på vattensystemet är också betydelsefull. Födo begränsning och åtföljande biotiska interaktioner inom och mellan arter utvecklas lättare i ett litet slutet system, medan abiotiska faktorer inverkan på rekrytering och produktion är av större betydelse i öppna system som stora sjöar och kustområden.



## INLEDNING

Mörten (*Rutilus rutilus*) är en av Sveriges vanligaste sötvattensfiskar, dess utbredningsområde omfattar så gott som hela landet med undantag för alpina och subarktiska trakter i norr. Den är också vanligt förekommande vid Östersjökusten. Arten är en födogeneralist och har en hög reproduktionskapacitet. Under gynnsamma betingelser kan mört vara den dominerande fiskarten både till individantal och biomassa.

Denna litteratursammanställning är ett försök att sammanfatta dagens kunskapsläge vad gäller mörtens livshistoria. Tonvikten är lagd vid dess reproduktion, med syftet att i diskussionsform analysera vilka faktorer som är avgörande för rekrytering och abundans. Eftersom reproduktion och rekrytering regleras av födotillgång, temperatur, predation etc, blir med nödvändighet denna sammanställning tämligen bred. I någon mån behandlas även andra cyprinider (karpfiskar), när jämförelser mellan arter kan belysa speciella egenskaper hos mört.

## TILLVÄXT OCH ÖVERLEVNAD UNDER ROM- OCH LARVSTADIET

### Syrgasförhållanden

Förhållanden under embryogenesen som ger upphov till syrebrist eller svamptillväxt kan medföra att dödligheten under rom- och larvstadier blir hög (Pliszka 1953, Cerny 1974). Vanligtvis utnyttjar mörtens vegetationen på grunda bottenar som leksubstrat (exv Peçzalska 1968) men kan då vegetation saknas leka på grus eller stenbottenar (Holcik och Hruska 1966). När det senare är fallet, kan substratets kvalitet vara av betydelse för romöverlevnaden; exempelvis fann Mills (1981) för stäm (*Leuciscus leuciscus*), att substratets egenskaper, t ex sedimentets kornstorlek, påverkade syrehalten och därmed romöverlevnaden.

### Temperatur

Förutsatt att syrgasförhållandena inte är begränsande, är temperaturen den faktor som styr embryonalutvecklingen (Cerny 1975, Gulidov och Popova 1979, 1982, Herzig och Winkler 1985, 1986, Mooij och van Tongeren 1990). Herzig och Winkler bestämde den nedre letala temperaturgränsen till ca 7 °C och den övre till 26 °C. Normal utveckling hos rommen sker mellan 7,5 och 24 °C, och det optimala temperaturintervallet för embryonernas utveckling är mellan 10 och 20 °C. Mört är således att betrakta som en euryterm art vad gäller temperaturkraven under embryonalutvecklingen.

### Födotillgång och födoval

Mörten hör till de cyprinider som börjar simma fritt och söka efter föda tidigt efter kläckning (1—3 dagar), dvs innan gulesäcken är absorberad (exv El-Fiky och Wieser 1988, Tsunikova 1978). För de minsta mörtlarverna utgör rotatorier (hjuldjur) den huvudsakliga födobasen (Grigorash *et al.* 1972, Johansson och Johansson 1974). Hartmann (1983) fann att viktiga födoobjekt för larverna under den första utvecklingsfasen var *Volvox* (gisseldjur), rotatorier och nauplier (hoppkräftornas larvstadier). När mörtlarverna hade tillväxut, innehöll dieten vandrarmusslans (*Dreissena poly-*



*morpha*) larver, copepoder (hoppkräftor) och cladocerer (hinnkräftor) som *Bosmina*. Först efter metamorfos ingick större cladocerer som *Daphnia* i dieten.

Variationer i födotillgång kan påverka mörtens tillväxt och överlevnad under de första livsstadierna. Kuznetsov (1972) fann två för överlevnaden kritiska perioder under den tidiga utvecklingen hos cyprinider och abborre (*Perca fluviatilis*): övergången från gulesäckstadiet till exogent födointag av mikrocrustacéer och rotatorier samt övergången från små djurplankton till större crustacéer.

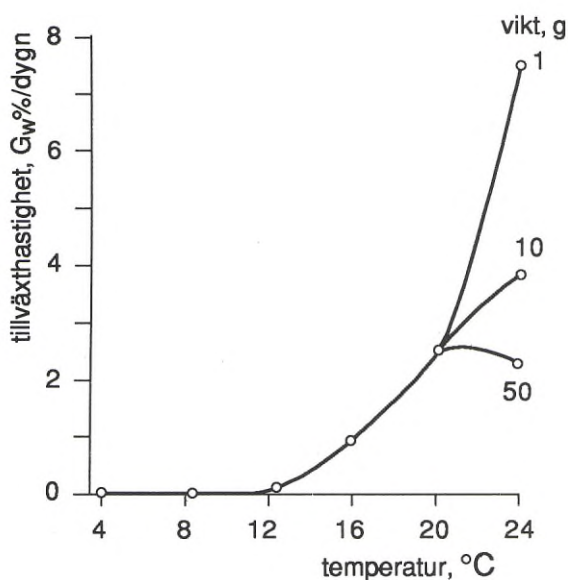
### Predation

Predation kan i vissa fall påverka årsklassens storlek. Pliszka (1953) observerade att mellan 20 och 25% av alla mörtlarver under första veckan efter kläckning blev uppätta av gäddyngel i den polska sjön Harsz. Zuromska (1967) fann istället att predation från evertebrater var den viktigaste mortalitetsfaktorn för ägg och larver, medan den inverkan som fiskar hade på överlevnaden var försumbar.

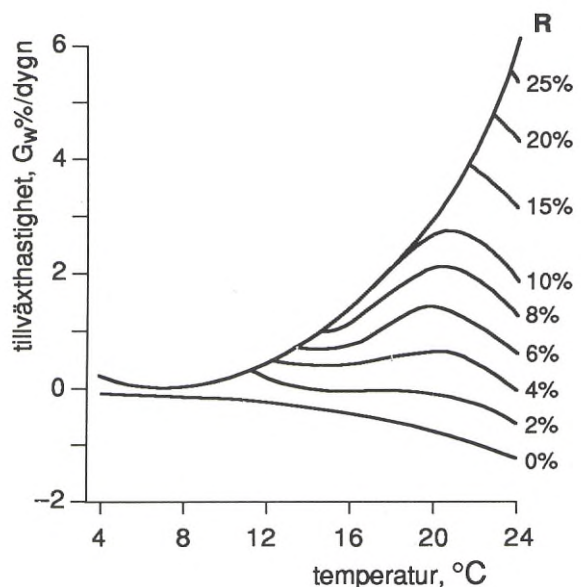
## TILLVÄXT OCH ÖVERLEVAD EFTER METAMORFOS

### Temperatur

Mört är en varmvattenart, som kan växa inom intervallet 10–30 °C. Temperaturoptima för tillväxt sjunker med ökande fiskstorlek från över 24 °C vid 1 grams storlek till ca 20 °C vid 50 grams storlek (fig 1, Lessmark 1983). Tillväxtens temperaturberoende påverkas också av födotillgången, så att vid minskande födotillgång sjunker tillväxtens temperaturoptimum (fig 2, Lessmark 1983). För att vara en varmvattenart kan mörten sägas ha en låg tillväxtkapacitet.



**Figur 1.** Relationen mellan tillväxthastighet och temperatur för olika storlekar av mört (från Lessmark 1983).



**Figur 2.** Tillväxt hos mört i relation till temperatur och födogiva R (R i % av kroppstorleken). Mörten vägde ca 2 g i försöket (från Lessmark 1983).





**Tabell 1. (Forts.)**

metod	lokal	kön*	ålder															L <sub>∞</sub>
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
9) Tillbakaräkning	Grey Mist Mere, England 1969	B	93	101	106	109	114	113	117	118	121	119	122					240
Tillbakaräkning	Grey Mist Mere, England 1971	B	89	110	152		155	157	147	157	154	167	191	161				240
10) Tillbakaräkning	Tatton Mere, England	M		175	226	279	303	326										>400
Tillbakaräkning	Tatton Mere, England	F	107	172	210	257	278	301										>350
Tillbakaräkning	Rostherne Mere, England	M			184	201	225											310
Tillbakaräkning	Rostherne Mere, England	F	100	160	193	217	239	264	294									340
11) Tillbakaräkning	Tjeukemeer, Nederländerna	M	82	103	126	141	154	166	186	196								
Tillbakaräkning	Tjeukemeer, Nederländerna	F	51	86	112	131	149	165	177	196	209	238						
12) Tillbakaräkning	Lac Léman, Frankrike	B	82	130	171	207	239	263	275									
13) Tillbakaräkning	Elbe, Tjeckoslovakien	B	46	99	160	189	207	223	226									
Tillbakaräkning	Vistula-estuar., Polen	B	49	88	122	155	191	219										
14) Tillbakaräkning	Lipno, Tjeckoslovakien	B	49	91	120	130	140	155	179	205	228	250	276	293	306	311		
Tillbakaräkning	Mácha, Tjeckoslovakien	B	52	101	119	150	172											
15) Tillbakaräkning	Klicava, Tjeckoslovakien	M	57	125	162	188	207	217	254									
Tillbakaräkning	Klicava, Tjeckoslovakien	F	57	122	161	189	219	230	229									
16) Tillbakaräkning	Volvi, Grekland	B	56	79	99	116	132	149	162	175	187	199	211	222				

\* Kön: F —honor, M —hanar, B —båda könen kombinerade

\*\* Källa: 1) Kempe 1962, 2) Neuman et al. 1984, 3) Neuman 1984, 4) Vollestad och L'Abée-Lund 1990, 5) Cowx 1988, 6) Smith 1978, 7) Williams 1967, 8) Mann 1973,

9) Linfield 1979b, 10) Goldspink 1978, 11) Goldspink 1979, 12) Ponton och Gerdeaux 1987, 13) Frank 1962, 14) Cabajeseck och Frank 1968, 15) Holcik 1967b,

16) Papageorgiou 1979.

Studier av hur temperaturen påverkar tillväxten hos fisk, som exempelvis vid kylvattensutsläpp, tyder på att tillväxten hos årsynglet är positivt relaterad till temperaturen (Boytsov 1971, Broughton och Jones 1978, Karås och Neuman 1981, Kempe 1962, Neuman och Andersson 1990, Wieser *et al.* 1988). Ett positivt samband mellan temperatur och årstillväxt har även påvisats för tvåsomrig eller äldre fisk i vissa insjö- (Kempe 1962, Klimczyk-Janikowska 1978, Wilkonska 1977) och kustpopulationer (Neuman och Andersson 1990, Neuman och Thoresson 1979, Sandström 1990). Emellertid kan ett samband mellan temperatur och årstillväxt saknas inom dessa åldersgrupper, eftersom det i vissa kylvattenpåverkade insjöpopulationer inte har kunnat påvisas en temperaturrelaterad tillväxtökning (Cragg-Hine 1970, Karpinska-Walus 1961).

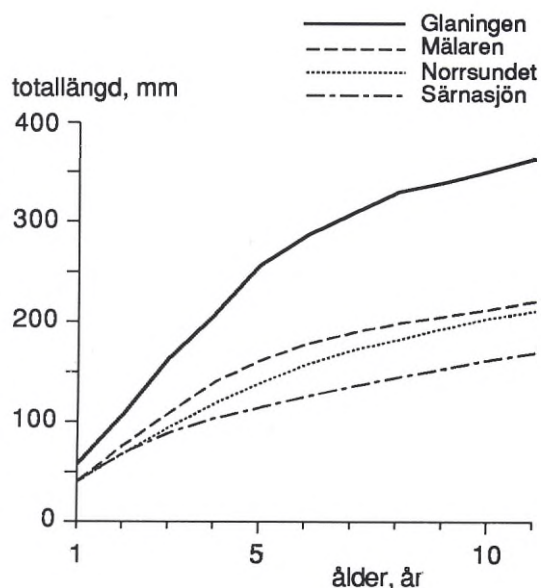
### Födötillgång

Studier av mörtens medeltillväxt i naturliga vatten visar att denna varierar kraftigt mellan olika lokaler (fig 3, tabell 1). Att födotillgången kan vara begränsande för insjöpopulationer har visats i många studier (Broughton och Jones 1978, Burrough och Kennedy 1979, Frank 1970, Goldspink 1978, Karpinska-Walus 1961, Kempe 1962, Lessmark 1983, Linfield 1979a,b, Müller och Meng 1986, Romanski 1965, Weatherley 1987). Förhållandet mellan vikt och längd visar också att konditionen varierar såväl inom en och samma population under olika tider på året som mellan olika populationer (tabell 2).

### Födoval

En viktig förklaring till mörtens stora spridning och dominans i många vattensystem är dess breda födovalsspektrum (exv Andersson *et al.* 1985, Diehl 1988, Hartmann 1983, Hellowell 1972, Jamet *et al.* 1990, Karås 1979, 1984, Kempe 1962, Kuznetsov 1972, Lessmark 1983, Mann 1973, Persson 1983a, Persson *et al.* 1991, Prejs 1978, Winfield och Townsend 1988). Detta är orsakat av årstidsmässiga variationer i födotillgänglighet, skillnader i födoval mellan fiskar av olika storlek och av vattensystemets ekologiska särart. En viktig konkurrensfördel för mört är dess förmåga att utnyttja påväxtalger, nedbrutna växtdelar och detritus. Lessmark (1983) fann dock vid studiet av färskt växtmaterial från olika växter att endast andmat (*Lemna minor*) och blågrönalger bidrog till tillväxten, då mört inte kan nå en positiv energibalans genom att äta växtdelar med cellulosarika cellväggar. Lessmark kunde inte heller påvisa att detritus i olika nedbrytningsfaser hade en positiv effekt på tillväxten.

En viktig morfologisk struktur hos mört är svalgbenständerna med vilka den kan sönderdela musslor och växter. Kempe (1962) betonade betydelsen av



**Figur 3.** Relationen mellan ålder och totallängd i fyra svenska mörtpopulationer (Kempe 1962, Neuman *et al.* 1984)



**Tabell 2.** Vikt—längd förhållandet hos olika mörtpopulationer beräknat enligt ekvationen  $\log_{10}V = b \cdot \log_{10}L + c$  där  $V =$  våtvikt (g) och  $L =$  fisklängd (mm).

Lokal		Kön*	Värde för	Värde för	Källa
			b	c	
<i>Engelska sjöar och åar</i>					
R. Lugg		F	3,07	-4,956	Hellawell (1972)
—"		M	3,25	-5,296	—"
R. Thames		B	3,23	-5,48	Mathews (1971)
R. Stour		F	3,150	-5,117	Mann (1973)
R. Stour		M	3,194	-5,212	—"
R. Stour		J	3,216	-5,272	—"
R. Frome		B	3,305	-5,463	—"
Slapton Ley,	1975—76	B	3,262	-5,376	Burrough & Kennedy (1979)
Rostherne,	maj 1973	F	3,454	-5,746	Goldspink (1978)
—"	maj 1973	M	3,394	-5,623	—"
Grey Mist Mere,	jan 1970	B	3,356	-5,536	Linfield (1979b)
—"	maj, 1970	B	3,419	-5,698	—"
—"	juni 1970	B	3,134	-5,113	—"
—"	sept 1970	B	3,332	-5,480	—"
<i>Övriga länder</i>					
Tjeukemeer, NL**	maj 1968	F	3,375	-5,589	Goldspink (1979)
—"	maj 1968	M	3,366	-5,381	—"
—"	maj 1986	J	3,078	-5,043	—"
Klicava, Tjeckosl.	1956—64	B	2,899	-4,467	Holcik (1967b)
Volvi, Grekland		F	3,606	-5,273	Papageorgiou (1979)
—"		M	3,405	-4,853	—"

\* F — honor, M — hanar, J — juveniler, B — hanar och honor kombinerade

\*\* Nederländerna

en rik molluskfauna för snabb tillväxt hos mört över ca 150 mm. Med ökande storlek blir mörten alltmer bottenlevande p g a sitt beroende av bentisk föda.

## Överlevnad

Även efter metamorfos är ynglens dödlighet stor. Vinterdödligheten är en betydelsefull faktor och påverkas i hög grad av tillväxtförhållandena under den första säsongen; ynglens överlevnadschanser under den första vintern anses vara avhängiga av deras storlek och kondition vid tillväxtsångens slut (Kempe 1962, Karås och Neuman 1981, Svärdson 1976). Mathews (1971) skattade mortaliteten från kläckning till yngel (d v s under de 2—3 första månaderna) i Themsen under 1967 och 1968 till 91% respektive 99%. På motsvarande sätt bestämdes mortaliteten för yngel till 1+ fisk (d v s under de följande 9—10 månaderna) till 97% respektive 93%. Däremot har mörten i allmänhet som 1-årig fisk och äldre goda överlevnadschanser (tabell 3), vilket medför att den maximala livslängden kan uppgå till 10 år eller mer (jfr tabell 1). Överlevnaden förefaller också i sig vara beroende av tillväxthastigheten, så att hög tillväxthastighet fram till köns-mognad ökar fiskens överlevnadschanser (exv Pauly 1980). Efter köns-mognad kan däremot extremt hög tillväxt medföra att överlevnaden är avsevärt lägre än vid medelmåttig tillväxt (tabell 4).



**Tabell 3.** Överlevnad per år ( $S=e^{-\lambda}$ ) hos naturliga mörtpopulationer.

Lokal	Kön*	Överlevnad (S)	Åldersintervall	Max. obs. ålder	Källa
Vøllebekken, Norge	F	0,52	6—11		Vøllestad och L'Abée-Lund (1987)
—	M	0,30	5—9	10	
R. Thames, England	B	0,807	2—3	15	Williams (1967)
—	—	0,714	3—4	—	
—	—	0,703	4—5	—	
—	—	0,629	5—6	—	
—	—	0,604	6—7	—	
—	—	0,533	7—8	—	
—	—	0,396	8—9	—	
—	—	0,315	9—10	—	
—	—	0,251	10—11	—	
R. Stour, England	B	0,637	3—12	12	Mann (1973)
Rostherne Mere England,					
1966	F	0,92	adulter	8	Goldspink (1978)
— 1966	M	0,57	—	—	
— 1967	F	0,90	—	—	
— 1967	M	0,64	—	—	
— 1968	F	0,80	—	—	
— 1968	M	0,74	—	—	
— 1969	F	0,82	—	—	
— 1969	M	0,60	—	—	
Pilica, Polen	B	0,416	2—5	6	Penczak <i>et al.</i> (1977)
Klicavadammen, Tjeckosl	F	0,449	2—3	8	Holcik (1967b)
—	M	0,210	2—3	8	
Klicavadammen, Tjeckosl. (1975)	B	0,608	4—8	10	Holcik och Pivnica

\* F — honor, M — hanar, B — hanar och honor kombinerade

**Tabell 4.** Tillväxt och livslängd hos mört vid olika lokaler i Storbritannien (från Wyatt 1988).

Lokal	Källa	Överlevnad ( $S=e^{-\lambda}$ )	Medel-längd vid 2+ (mm)	$L_{\infty}$ (mm)	Max. medel-längd (mm)	Max. obs. ålder (år)
Slapton Ley, 1975	Burrough (1978)	0,345	92	157	<157	—
Slapton Ley, 1984	Wyatt (1985)	0,223	215	425	300	4+
Grey Mist Mere, 1969	Linfield (1979b)	—	101	(122)	122	11+
R. Stour	Mann (1973)	0,637	120	370	298	12+
R. Frome	Mann (1973)	—	132	430	344	12+
Rostherne Mere	Goldspink (1978)	0,860	160	340	290	8+
Tatton Mere	Goldspink (1978)	—	175	>400	294	7+
Chew Valley	Wilson (1971)	—	>175	—	320	5+



## **Skillnad i tillväxt och överlevnad mellan könen**

Många studier har visat att honorna ofta har en snabbare tillväxt och uppnår en större slutstorlek än hanarna (Cowx 1988, Cragg-Hine och Jones 1969, Goldspink 1978, Hellawell 1972, Linfield 1979b, Mann 1973, Neuman och Thoresson 1979). Den skattade överlevnaden är dessutom ofta sämre för hanar än för honor (tabell 3). Orsakerna till dessa förhållanden kan vara:

1. Genom tidig könsmognad kommer hanarnas tillväxt att avta minst ett år före honornas.
2. Hanarnas beteende medför en högre dödlighet, exempelvis genom att de uppehåller sig längre vid lekplatsen och på så vis utsätter sig för större faror (se avsnitt om lek beteende). Själva lekakten kan orsaka mekaniska skador, och eftersom hanarna deltar i ett upprepat antal lekakter ökar riskerna (Holcik 1967b).
3. En hög ämnesomsättning som leder till tidig könsmognad, kan i sig medföra en kortare fysiologisk livslängd (Spanovskaya och Grigorash 1977, Wyatt 1988).

## **Kritik av tillväxtstudier**

Relationen mellan fiskstorlek och ålder grundar sig nästan uteslutande på studier av ringbildning på mörtens fjäll eller gällock (metodik jfr Holcik 1967a, och Linfield 1979a). De flesta tillbakaräkningsmaterialen visar på en överdödlighet för snabbväxande individer (exv Holcik 1969). Detta innebär att de äldre årsklasserna domineras av långsamväxande individer. Det betyder också att den logistiska tillväxt som kan noteras på populationsnivå (se fig 3) inte torde vara allmängiltig för enskilda individer, vilkas relation mellan ålder och storlek ofta kan beskrivas som linjär tillväxt-ökning (exv Cabajsek och Frank 1968, Burrough och Kennedy 1979 Linfield 1979b, Goldspink 1978).

## **VANDRINGAR**

### **Lekvandringar**

Det är välkänt att mört företar både lek- och födovandringar till rinnande vatten (Andersson 1942, Eriksson och Müller 1982, L'Abée-Lund och Vøllestad 1985, 1987, Müller 1982, Müller och Berg 1982). För populationer i Bottniska viken är den högre temperaturen i små omgivande söt-vatten och flador av stor betydelse för reproduktionen (Eriksson och Müller 1982, Müller 1982, Müller och Berg 1982, Urho *et al.* 1990). Andra skäl till att mörten utnyttjar rinnande vatten kan vara att de erbjuder mer skyddade miljöer och föda av högre kvalitet för larver och yngel (L'Abée-Lund och Vøllestad 1987, Urho *et al.* 1990).

L'Abée-Lund och Vøllestad (1985) undersökte lekplatstrohet hos mört i två tillföden till sjön Årungen i Norge. Lekfisk märktes inom de olika lekplatserna. Andelen fisk som återkom till samma lekplats följande år var hög (84—92%). Detta är emellertid en lägre andel än vad som i allmänhet förekommer i höstlekande fiskpopulationer (exv O'Connor och Power 1973). Orsaken till detta kan vara att ortstrohet är viktigare för höstlekande fisk, då lokala variationer i temperaturregim under den långa inkubationstiden kan leda till att rommen kläcker vid fel tidpunkt på våren i förhållande till



födötillgången. För vårlekande populationer är däremot tidpunkten för lek snarare än valet av lekplats av betydelse för reproduktionsframgången, då en tidig lek på våren kan ge längre tillväxtsång under första levnadsåret.

### **Säsongsmässiga variationer**

Neuman (1982) studerade den säsongsmässiga utbredningen av bl a mört i södra delen av Bottenhavet. Mörten uppehöll sig på grunda områden under vårmånaderna i samband med leken. Under sommaren sprider den sig utåt i kustzonen och större fiskar är delvis pelagiala under augusti och september. De livnar sig under denna period huvudsakligen på musslor och termoreglerar sannolikt därför när de uppträder i den jämfört med bottenvattnet varmare pelagialen (P. Karås och E. Neuman, pers kom). Under senhösten och vintern befinner sig mörten på djupt vatten inom kustzonen.

### **Rörelseaktivitet**

Neuman (1979) studerade förändringar i rörelseaktivitet för bl a mört vid kylvattenutsläppet från kärnkraftverket i Simpevarp vid Östersjökusten. Rörelseaktiviteten beror av fiskens årsrytmik, vilken framförallt regleras av daglängd. Under sommaren föreligger även ett positivt samband mellan aktivitet och temperatur. Aktiviteten var högst strax före och under leken på våren. Neuman fann också att sommartid, i motsats till vintertid, dominerades fångsterna av småvuxen mört. Orsaken står att finna i skillnader i temperaturrelaterad aktivitetsnivå, d v s små fiskar har en förhållandevis högre aktivitet vid höga temperaturer och mycket lägre vid låga.

## **REPRODUKTION**

### **Gonadutveckling**

Den hormonella regleringen av reproduktionen hos fisk synkroniseras av yttre miljöfaktorer, så att äggens kläckning normalt sker under så gynnsamma betingelser som möjligt, framförallt med avseende på temperatur och födotillgång. Mörten är vårlekare, vilket innebär att den huvudsakliga gonadutvecklingen sker under hösten och vintern. En ökning av både temperatur och daglängd har visats vara en nödvändig förutsättning för att mört skall utveckla mogna gonader (Jafri 1987, 1989, Worthington *et al.* 1982). De sista stegen i utvecklingen, inkluderande leken, sker vid långdagsförhållanden och inom ett förmodligen populationsspecifikt temperaturintervall (tabell 5). Fiskens fetthalt påverkar dessutom den hormonella regleringen av gonadernas utveckling hos cyprinider (Billard *et al.* 1978, Breton *et al.* 1980, Davies *et al.* 1986, Worthington *et al.* 1982). Det antal ägg (fekunditet) som fisken utvecklar står hos mörten i intimt samband med total näringsstatus genom att ägg kan resorberas, om näringsförhållandena försämras (*atresi*).

Efter könsmognad leker mört i regel årligen. Utvecklingen av nästa generation ägg påbörjas direkt efter leken hos honorna, medan hanarnas gonader inte utvecklas förrän efter flera månader (Billard *et al.* 1978, Bryuzgin 1974, Hellawell 1972, Lyagina 1972, Mackay och Mann 1969, Penczak *et al.* 1977, Shikhshabekov 1974, Vyatchanina 1971). Efter leken ackumuleras fett i muskler, lever och kring tarmarna fram till augusti



**Tabell 5.** Temperatur vid lek för olika mörtpopulationer.

Lokal	Lektid	Temperatur (°C)	Källa
Mälaren	maj/juni	17	Svärdson (1952)
Sövdeborgssjön	maj	17—18	Lessmark (1983)
Kiutajärvi, Finland	8—13 juni	15,2	Lind och Kukko (1974)
Vøllebekken, Norge	maj	7,4—10,4	L'Abée-Lund och Vøllestad (1989)
Lab. försök, England	16 h ljus, 8 h mörker	18—20	Jafri 1987
Slesin, Polen	25—31 maj	15—18,5	Horoszewicz (1971)
Lechin***, Polen	6—13 april	13,6—18,5	-" -"
Klicava, Tjeckoslov.	maj	18—19	Holcik och Hruska (1966)
Volvi, Grekland	april	10	Papageorgiou (1979)
Kaspiska havet, Ryssland	april/maj	10—21	Shikhshabekov (1974)*
Dagestan, Ryssland	mars/april	10—11	Shikhshabekov (1979)**

\**Rutilus rutilus caspicus*  
\*\**Rutilus frisii kutum*  
\*\*\* sjön påverkad av varmvattensutsläpp

månad. Därefter medför gonadernas utveckling att fiskens fetthalt minskar. Tarmfettet förbrukas först, därefter utnyttjas fettlagren i lever och muskler. Gametogenesisen (utveckling av könsceller) genomgår flera utvecklingsstadier från sommar till nästföljande vår. Först sker äggdelning (meios) under sommaren, därefter mognar äggcellen (vitellogenesis), då bl a äggula bildas, under höst och vinter. Äggutvecklingen sker synkront, d v s alla ägg mognar samtidigt och läggs vid ett och samma tillfälle. Den slutliga ägglossningen och äggläggningen under våren är starkt temperaturberoende (Billard *et al.* 1978). Spermatogenesisen (utvecklingen av hanliga könsceller) börjar i oktober då meiosdelningen sker (Mattheeuws *et al.* 1981). Köncellerna genomgår därefter flera utvecklingsstadier under vintern för att vara färdigutvecklade i slutet av april.

Mört har en stor plasticitet i de för reproduktionen viktiga parametrarna fekunditet (tabell 6) och romstorlek/romkvalitet (exv Kuznetsov och Khalitov 1978, Lyagina 1975, Mackay och Mann 1969). Skillnader i tillväxtbetingelser kan exempelvis orsaka förändringar av förhållandet mellan fekunditet och fiskstorlek (Backiel och Zawisza 1988, Burrough och Kennedy 1979, Spivak *et al.* 1979). Det finns också en tendens hos honorna till ökad reproduktiv ansträngning, skattad som GSI (gonad-somatiskt index), med stigande ålder (tabell 7).

Effekter av förhöjd temperatur på gametogenesisen hos mört har rapporterats i flera fältstudier (Bray 1971, Cragg-Hine 1970, Detollenaere och Micha 1980, Dlugosz 1983, Luksiene och Sandström 1993, Mattheeuws *et al.* 1981, Wilkonska 1977). Exempelvis fann Detollenaere och Micha (1980) att gametogenesisen hos mört påskyndades av kylvattenutsläpp. Bray (1971) studerade effekten av förhöjd temperatur på den reproduktiva cykeln i den uppvärmda delen av en flod i England. Utsläppet av varmvatten medförde att leken kunde inträffa flera månader i förtid. Det ansågs också möjligt att mörten lekte två gånger under året p g a snabbare ovarieutveckling. Bray observerade även att en stor del av de tidigt lekande honorna bara var



**Tabell 6.** Fekunditet för olika mörtpopulationer.  $\log_{10}y = b \cdot \log_{10}L + c$ , där  $y$  — antal romkorn,  $L$  — fisklängd (mm).

Lokal	Värde för $b$	Värde för $c$	Källa
Glengshølen, Norge	3,046	-3,164	Vøllestad och L'Abée-Lund (1990)
Vestvannet, Norge	2,589	-2,268	"-"
Langnes, Norge	2,618	-2,051	"-"
Sæbyvannet, Norge	3,759	-4,749	"-"
Fosterudsbekken, Norge	3,291	-3,651	"-"
Vollebekken, Norge	4,049	-5,327	"-"
Kyvann, Norge	3,048	-3,328	"-"
R. Stour, England	3,625	-0,633	Mann (1973)
R. Thames, England	3,205	-3,153	Mackay och Mann (1969)
Ellesmere, England	3,339	-3,047	Okorie (1971)
Rostherne, Engl. (180—350 mm)	6,533	-11,031	Goldspink (1979)
Tjeukemeer, Holland	3,838	-4,269	"-"
Szczecin-mynningen, Polen	3,773	-4,290	Peçzalska (1968)
Rysk sjö	3,724	-0,633	Volodin (1963)

**Tabell 7.** GSI (gonadsomatiskt index) hos lekmogna hanar och honor i sjön Volvi, Grekland (Papageorgiou 1979).

Honor	GSI (%)	
	Hanar	Ålder
	3,3	1
9,03	9,7	2
9,80	10,1	3
11,60	10,8	4
12,8	10,7	5
14,1	12,4	6
15,4	10,4	7

delvis utlekta och att många ägg var resorberade. Luksiene och Sandström (1993) fann grava skador på gonaderna som en följd av kylvattenutsläpp vintertid. Hongonaderna utvecklades avvikande med avseende på årstid med en hög grad av arytmi, d v s äggen befanns vara i olika utvecklingsstadier dels hos en och samma individ, dels mellan individer. Även andra störningar i gametogenesen noterades som en mycket hög frekvens resorberade ägg samt abnorma ägg med två cellkärnor.

### Ålder och storlek vid könsmognad

Ålder och storlek vid könsmognad kan variera såväl inom populationer (exv Peçzalska 1968) som mellan skilda populationer (tabell 8). Alm (1959) hävdade att mört i likhet med andra karpfiskar har en positiv relation mellan tillväxthastighet och ålder vid könsmognad, d v s snabbväxande fiskar blir könsmogna tidigare än långsamväxande. Alm gjorde dock undantag för populationer med en extremt långsam tillväxt, då fiskar av båda könen reproducerar sig vid en låg ålder och i små storlekar. Variation i könsmognadsålder torde påverkas starkt av rådande födo- och temperaturregim (tabell 8); d v s mört har en betydande plasticitet i ålder och storlek vid könsmognad. Vad som eventuellt är orsakat av genetisk variation är dock okänt.



**Tabell 8.** Den tidigaste noterade åldern och storleken vid könsmognad i några mörtpopulationer.

Lokal	Kön*	Ålder		Källa
		(år)	Längd	
Exp. undersökning, Sverige	F	6	230	Alm (1959)
	M	3	142	
Årungen, Norge	F	3	120	Vøllestad och L'Abée-Lund (1990)
	M	2	88	
Kiutajärvi, Finland	F	5	215	Lind och Kukko (1974)
Östersjön, Polen	F	2	105	Peçzalska (1968)
	M	2	95	
Volvi, Grekland	F	2	106	Papageorgiou (1979)
	M	1	74	

\* F — honor, M — hanar

### Lekbeteende

Andersson (1942) återger talesättet att "mörten leker när allövet är så stort som musöron". Temperaturvariationerna vid lek mellan olika mörtpopulationer kan dock vara avsevärda (tabell 5), vilket kan tolkas antingen som att populationerna skiljer sig genetiskt åt i detta avseende, eller att många temperaturmätningar har utförts på ett inadekvat sätt.

Mörten leker vanligtvis i grunda och vegetationsrika områden (exv Diamond 1985, Peçzalska 1968, Shikhshabekov 1974, Tsunikova 1978). Dess val av lekplats kan variera mellan olika år, beroende på rådande vindriktning och temperatur (Peçzalska 1968). Men även i fråga om leksubstrat visas prov på flexibilitet; i avsaknad av vegetation kan den leka på grus eller sten-bottnar (Holcik och Hruska 1966).

Svärdson (1952) studerade mörtens lek i Mälaren. Fisken ansamlades på grunt vatten under soliga dagar i slutet av maj och början av juni. Leken varade 2—3 dagar. Lekområdet var endast ett par meter brett, men sträckte sig flera hundra meter utmed strandlinjen. Djupet översteg sällan 15 cm. Inom lekområdet fanns riklig vegetation i form av gråstuvor och undervattensväxter. Hanarnas täthet uppgick till 20—50 ind/m<sup>2</sup>. Lek inträffade när honor kom in från djupare vatten och jagades in på grundområdet och in i den täta vegetationen. En eller flera hanar tryckte sig intill honans sida, varvid rommen slungades ut och befruktades. Svärdson antog att honan stimulerades av växtlighetens motstånd, när hon simmade igenom denna, och av hanens lekvårtor. Eftersom mörtrommen är klibbig, fastnade den på vegetationen.

Peçzalska (1968) ger en i jämförelse med Svärdson (1952) likartad bild av lekbeteendet. Leken var som mest intensiv under eftermiddagen fram till skymningen. Mörten saknade flyktbeteende under leken. Lekgruppen kunde bestå av fler än tio fiskar. Leken försiggick genom rusningar, efterföljning och hopp ovan vattnet. Hanarna stannade kvar på lekplatserna längre än honorna, vilka efter leken försvann tillbaka till djupare områden för att söka föda.



## **Reproduktionsstrategi**

Mörten är plastisk i en rad karaktärer som tillväxt, födoval, ålder och storlek vid könsmognad, fekunditet och romstorlek. Förändringar i ålder och storlek vid könsmognad är ett centralt begrepp i förståelsen av olika populationers anpassning till sin miljö. Stearns och Crandall (1984) har utifrån vissa demografiska antaganden lagt fram hypotesen att om ynglens överlevnad snabbt minskar vid sjunkande tillväxthastighet hos föräldrafisken, så bör föräldrafiskens ålder och storlek vid könsmognad öka. Erfarenhetsmässigt kan denna teori tyckas väl beskriva mörtens plasticitet i ålder och storlek vid könsmognad (se avsnitt **Ålder och storlek...**, sid 14). Dock förutsätter hypotesen att överlevnadsgraden för ung- respektive vuxenstadiet är likartad under flera generationer, vilket studier av variationer i årsklasstyrka visar inte är fallet (Burrough och Kennedy 1979, Linfield 1979a,b, Kempe 1962, Mann 1973, Neuman och Thoresson 1979).

Mot ovanstående bakgrund kan den sk "bet-hedging" hypotesen (ungefär "satsa inte alla pengar på en häst"-hypotesen) vara en värdefull utgångspunkt i förståelsen av mörtens livsstrategi (Schaffer 1974, Stearns 1976). Denna hypotes tar hänsyn till miljöns oförutsägbarhet, vilket i mörtens fall framförallt torde beröra den juvenila överlevnaden. När den juvenila överlevnaden fluktuerar kraftigt, föreslår "bet-hedging"-hypotesen att den reproduktiva ansträngningen blir mindre per lektillfälle, medan antalet lektillfällen ökar.

Vøllestad och L'Abée-Lund (1990) fann i norska populationer att mörtens ålder vid könsmognad är hög och att dessa populationer i genomsnitt har en hög förväntad överlevnad efter könsmognad. De noterade vidare att fekunditeten ökade med fiskens längd, medan däremot GSI och äggstorlek var okorrelerade till ålder och storlek. De fann heller inte någon korrelation mellan tillväxthastighet och olika reproduktionsrelaterade parametrar som GSI, romstorlek och fekunditet, vilket indikerar att mörtens livsstrategi kan ha utvecklats enligt vad "bet-hedging" hypotesen föreslår.

En intressant alternativhypotes har framförts av Spanovskaya och Grigorash (1977). De föreslog att beroende på uppväxtförhållandena utvecklas kvalitativt olika honor, d v s tidigt könsmogna med en kort livstid, tidigt könsmogna med en medellång livstid samt sent könsmogna med en lång livstid. En hög reproduktiv metabolism påskyndar det fysiologiska åldrandet, och därför kommer en och samma årsklass att först domineras av dem med en hög relativ fekunditet för att så småningom domineras av fiskar med lägre fekunditet och ett långsammare fysiologiskt åldrande. Förbättrade levnadsbetingelser kan förskjuta relationen mellan dessa strategier, så att en strategi med hög reproduktiv metabolism dominerar.

En liknade tankegång framförde Wyatt (1988) angående den extrema årsklassvariationen i den engelska sjön Slapton Ley. En jämförelse mellan olika populationer i Storbritannien tyder på att en kort livslängd är associerad med förhållanden som gynnar en extremt snabb tillväxt (tabell 4, från Wyatt 1988). Wyatt tolkade detta som att när "mört växer väldigt fort och uppnår vuxenstorlek och könsmognad som ung, bränner de ut sig själva fysiologiskt, innan de uppnår den för arten normala åldern". Wyatt



föreslog vidare att tillväxthastighet och överlevnad på ett komplext sätt är kopplade till varandra. Vid extremt långsam tillväxt, som kan uppstå när populationstätheten är hög, är också överlevnaden låg. Vid måttlig tillväxt är överlevnaden hög, medan extremt snabb tillväxt resulterar i låg överlevnad. Mört kommer, som en följd av överlevnadens beroende av tillväxthastigheten, att i miljöer som gynnar snabb tillväxt reproducera sig tidigt men endast vid ett fåtal tillfällen, medan den när tillväxthastigheten är måttlig kommer att köns mogna vid en högre ålder men med möjligheten att leka fler gånger.

## **POPULATIONSDYNAMIK**

### **Rekrytering**

Mörtens stora reproduktionskapacitet tyder på att rom- och larvöverlevnad i allmänhet är mycket låg (Ware 1975). Studier av dödligheten hos ägg och larver har visat att denna kan överstiga 99% (Cerny 1974, Goldspink 1979, Mathews 1971, Zuromska 1967). Variationer i överlevnad under tidiga livsstadier kan mycket väl förklara den stora årsklassvariation som påträffas i många mörtpopulationer (exv Burrough och Kennedy 1979, Linfield 1979a,b, Kempe 1962, Mann 1973, Neuman och Thoresson 1979). Mills och Mann (1985) undersökte årsklasstyrkan hos bl a mört i flera flodpopulationer och dess samband med fluktuationer i abiotiska faktorer. De fann att mörtpopulationernas årsklasstyrka varierade med en faktor mellan 5 och 41. Hos alla gav varma somrar starka årsklasser. Mills och Mann menade att orsaken till detta kan vara att snabbväxande yngel är mindre utsatta för predation (se även Zuromska 1967). Dessutom kan ynglens förmåga att överleva den första vintern påverkas positivt av en god tillväxt, genom att ynglen då hinner uppnå större storlek och bättre kondition under den första tillväxtsåongen (Karås och Neuman 1981). Temperaturfluktuationer som en viktig populationsreglerande faktor under de första livsstadierna har noterats i exempelvis Genevesjön av Ponton och Gerdeaux (1987), i samband med att vind rörde upp kalla vattenskikt. Andra faktorer som påverkar årsklasstorlek kan vara plötsliga sänkningar av vattenståndet i reglerade sjöar (Kempe 1962) och dåliga syrgasförhållanden (Cerny 1974).

### **Täthetsberoende populationsreglering**

Genom att mörten kan bilda mycket täta bestånd, kan en internt reglerad rekryteringscykel uppstå. Townsend och Perrow (1989) och Perrow *et al.* (1990) rapporterade om en täthetsberoende rekryteringscykel i den eutrofierade sjön Alderfen Broad i södra England. I sjön har en tvåårig rekryteringscykel noterats sedan slutet av 70-talet p g a en täthetsberoende variation i fekunditet. År med god rekrytering medför födobegränsning för den potentiellt köns mogna fisken, vilket resulterar i lägre fekunditet och minskad rekrytering följande sommar. Dessutom påverkas köns mognadsåldern så, att år med låg rekrytering leker honorna nästföljande vår redan som 1+, medan år med hög rekrytering, vilket innebär hög fisktäthet och födobegränsning, blir endast 2+ honor köns mogna. En viktig förutsättning för detta mönster anses vara att mörten i Alderfen Broad har låg överlevnad p g a gäddpredation, vilket resulterar i att mörten sällan blir äldre än 3+. Även zooplanktonsamhället påverkas av dessa svängningar i fisktäthet (Cryer *et al.* 1986). Förutom att vissa cladocerer minskade i antal



under goda rekryteringår och att djurplanktonsamhället istället kom att domineras av rotatorier och copepoder, varierade även medelstorleken för cladocerer som *Daphnia hyalina* och *Ceriodaphnia quadrangula* cykliskt.

I en annan sjö i England, Slapton Ley, observerades hur mörten först försvågades och sedan ökade sin tillväxt igen (Burrough och Kennedy 1979). En dålig årsklass 1974 och stark dödlighet 1975 p g a parasitangrepp ledde fram till starkt förbättrad tillväxt 1976. Även GSI ökade efter det att populationstätheten hade minskat. Senare har mörten i denna sjö erhållit en extremt god tillväxt i och med att sjön har eutrofierats (Townsend och Perrow 1989). Detta anses ha orsakat en annan typ av en tvåårig rekryteringscykel. Den goda tillväxten är förenad med hög mortalitet, vilket innebär att varje stark årsklass ger upphov till en stor årsklass två år senare. Wyatt (1988) sätter den nuvarande höga mortaliteten i Slapton Ley i samband med den extremt höga tillväxthastigheten i sjön (se avsnitt **Reproduktionsstrategi**, sid 16).

### **Interaktioner med andra arter**

Mörten anses som en konkurrensstark art, särskilt om vattensystemet eutrofieras. Till mörstens stora konkurrensfördelar hör dess låga basalmetabolism (Lessmark 1983), vilket tillsammans med dess långa livslängd gör att ett vattensystem kan vidmakthålla en stor mörtdbiomassa.

I många söt- och brackvattensmiljöer hör mört tillsammans med abborre till de numerärt dominerande fiskarterna. Temperatur kan vara den faktor som bestämmer om mört eller abborre kommer att dominera i ett system. Abborre har kortare födohanteringstid och fångar sitt byte snabbare än mört vid temperaturer mellan 12 och 18 °C, medan förhållandet är det motsatta vid högre temperaturer (18–21 °C) (Persson 1986a). Jämförelse med abborrens tillväxt och födokonsumtion visar också, att mörten har något högre optimumtemperaturer (Lessmark 1983). Detta tyder på att abborren är anpassad till ett något kallare temperaturklimat jämfört med mörten, vilket åtminstone i vissa system, utifrån den rådande temperaturregimen, skulle kunna bestämma vilken av de två arterna som blir antalsmässigt dominant.

Mörten kan påverka den närstående arten sarv (*Scardinius erythrophthalmus*) i fråga om födoval (Bregazzi *et al.* 1982, Johansson och Persson 1981). Johansson (1987) har genom fältexperiment påvisat att mört i den fria vattenmassan har högre konkurrenskraft än sarv genom en högre betningseffektivitet. En rik makrofytvegetation föreslås vara en förutsättning för att sarven inte ska konkurreras ut.

Förutom sarv anses mörten kunna påverka andra arter som gärs (*Gymnocephalus cernua*) och abborre i fråga om födoval (Bergman 1990, Persson 1987a,b, Persson och Greenberg 1990a,b). Persson (1987a,b) föreslog, att djurplanktonätande arter (abborre och mört) under vissa förhållanden genom konkurrens kan fungera som utvecklingsmässiga flaskhalsar för uppkomsten av fiskätande, storgäddan abborre. Som stöd för denna hypotes kan nämnas att Persson (1983b) studerade födoval hos mört och abborre i en grund eutrof sjö mellan 1975 och 1980. Den ökade tätheten



av mört under tidsperioden innebar att den individuella tillväxten minskade och storleksvariationen inom årsklasserna minskade hos både mört och abborre, vilket torde ha medfört att färre abborrar uppnådde den storlek vid vilken de kunde övergå till fiskdiet.

Mörtens interaktioner med andra arter har särskilt intresse i samband med eutrofiering. Vid en inledande eutrofiering förändras artsammansättningen i näringsfattiga sjöar från en dominans av coregonider (siklöja, *Coregonus alba* och sik, *Coregonus lavaretus*) och nors (*Osmerus eperlanus*) till en dominans av abborrfiskar (abborre och gös, *Stizostedion lucio-perca*) (Hartmann 1977, Persson *et al.* 1991). Om slutligen produktiviten blir mycket hög, kommer ekosystemet att domineras av cyprinider, företrädesvis mört. Persson *et al.* (1991) argumenterade att detta skeende främst beror av strukturella förändringar i ekosystemet, framförallt genom att mörtpopulationens täthet ökar, vilket i sin tur påverkar djur- och växtplanktonproduktionen (Brabrand *et al.* 1986). Abborren påverkas härav negativt, dels genom att djurplanktonen i medeltal minskar till en för abborren mindre passande storlek, dels genom att växtplanktonbiomassan ökar, p g a djurplanktons minskade betningseffektivitet, vilket medför sämre siktförhållanden och därmed försämrade jaktmöjligheter för abborren, då abborre är mer synberoende i sitt näringssök än exempelvis mört och braxen (Diehl 1988). Persson *et al.* argumenterade vidare att abborrens gradvisa reducering i eutrofa vatten förstärker processen genom att predationstrycket på småvuxen mört minskar.

Mot detta resonemang kan invändas att mört- och abborryngel har olika födoval och uppehållsort (Karås 1979), varför ingen konkurrens torde uppstå under de stadier som bestämmer årsklassernas storlek. Dessutom spelar abiotiska faktorer, d v s temperatur, en avgörande roll för rekrytering av både mört (Mills och Mann 1985) och abborre (Böhling *et al.* 1991, Le Cren 1955, Neuman 1976). Det kan också tänkas att orsakssambanden är de omvända; det är abborrens gradvisa reducering i eutrofa vatten som tillåter mörtpopulationen att tillväxa och inte tvärtom. Frågan är med andra ord vad det är som styr överlevnaden under de första livsstadierna, eftersom detta förklarar mellanårsvariationen i beståndens rekrytering, och på vilket sätt mörtens och abborrens rekrytering gynnas respektive missgynnas i eutrofa ekosystem.

De försök som gjorts för att minska högproduktiva sjöars trofinivå genom en reducering av cyprinidpopulationerna med hjälp av fiske och förstärkningsutsättning av rovfisk har lett till en tillfällig förbättring av vattenkvaliteten (Persson 1986b, Riemann *et al.* 1990). Persson *et al.* (1993) påpekade emellertid, att mörtens höga reproduktionskapacitet samt dess förmåga att utnyttja såväl djurplankton som detritus/alger som föda medför att sjön inom ett par år efter en störning av fiskstrukturen återgår till det stabilt högproduktiva tillståndet.



### **Effekter av ekosystemets storlek**

Populationsregleringen skiljer sig ofta mellan inlandsvatten och öppna system som kustområden. I insjöar kan populationens egen täthet vara så hög att regleringen sker genom födobrist, kannibalism eller annan konkurrens. Generellt föreligger alltid överproduktion av rekryter i sådana system (exv Townsend och Perrow 1989). Födokonkurrens inom storskaliga och variabla system som kustvatten är mindre sannolik. Rekryteringen av olika fiskarter överstiger där sällan havsområdenas produktionskapacitet. Hansson (1984) prövade förekomsten av mört, abborre, gärs, hornsimpa (*Myoxocephalus quadricornis*) och sik i Bottenviken mot två konkurrensneutrala modeller. Det observerade överlappet i utbredning var mindre än vad som kunde förväntas från dessa modeller. Konkurrens mellan arterna ansågs vara en möjlig förklaring. Hypotesen bygger på antagandet att födobrist uppstår på grund av minskad produktion av bottendjur i en gradient från egentliga Östersjön till Bottenviken, där bottendjur främst produceras i den grunda kustzonen. Som stöd för denna hypotes anförde Hansson (1980) att hornsimpan i Bottenviken trängt undan mört från den yttre till den inre littoralzonen genom födokonkurrens. Den av Hansson definierade littoralzonen (3—10 meters djup) är emellertid alltför vidsträckt; inom stora delar av det definierade djupintervallet upphåller sig i allmänhet inte mört, beroende på att den föredrar höga temperaturer.

Det är också tveksamt om fiskpopulationer i allmänhet är strukturerade genom födobegränsning i Bottniska viken (se exv Karås 1987, Mattila och Bonsdorff 1989, Sandström 1993, Thorman och Wiederholm 1983, 1986). Den starka zonerings av olika arter som kan noteras i Bottenviken kan i huvudsak förklaras som en effekt av temperaturen; mört, abborre och gärs är varmvattenarter, medan hornsimpa och sik är kallvattenarter, vilket påverkar utbredningen sommartid. På motsvarande sätt tycks inte mörtens tillväxt i Östersjön vara födobegränsad, eftersom fluktuationer i årstillväxt hos olika populationer visar på stor samvariation (Neuman och Thoreson 1979).



## REFERENSER

- Alm, G. 1959. Connection between maturity, size and age in fishes. Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm. **40**: 5—145
- Andersson, K.A. 1942. Fiskar och fiske i Norden. Band II. s. 565—566. Natur och kulturs förlag, Stockholm.
- Andersson, G., S.F. Hamrin, O. Lessmark och L. Persson. 1985. Fisk-samhällen och fiskmanipulering i eutrofa sjöekosystem. Limnologiska Institutionen, Lund. 24 s.
- Backiel, T. och J. Zawisza. 1988. Variations of fecundity of roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*) in Polish lakes. Pol. Arch. Hydrobiol. **35**: 205—225.
- Bergman, E. 1990. Effects of roach *Rutilus rutilus* on two percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernua*: importance of species interactions for diet shifts. Oikos **57**: 241—249.
- Billard, R., B. Breton, A. Fostier, B. Jalabert och C. Weil. 1978. Endocrine control of the teleost reproductive cycle and its relation to external factors: salmonid and cyprinid models. I *Comparative Endocrinology* av P.J. Gaillard och H.H. Boers, s. 37—48. International symposium on comparative endocrinology **8**.
- Boytsov, M.P. 1971. The effect of warm water discharged by the Kona-kovo power station on the distribution and growth of young fishes of Ivan'kovo reservoir. J. Ichthyol. **11**: 257—261.
- Brabrand, Å., B. Faafeng och J.P.M. Nilssen. 1986. Juvenile roach and invertebrate predators: delaying the recovery phase of eutrophic lakes by suppression of efficient filter-feeders. J. Fish Biol. **29**: 99—106.
- Bray, E.S. 1971. Observations on the reproductive cycle of the roach (*Rutilus rutilus*) with particular reference to the effects of heated effluents. Proc. 5th Br. Coarse Fish Conf. s. 93—99.
- Bregazzi, P.R., R.J. Burrough och C.R. Kennedy. 1982. The natural history of Slapton Ley nature reserve XIV: The history and management of the fishery. Field studies **5**: 581—589.
- Breton, N., L. Horoszewicz, K. Bieniarz och P. Epler. 1980. Temperature and reproduction in tench: Effect of a rise in the annual temperature regime on gonadotropin level, gametogenesis and spawning. II. The female. Reprod. Nutr. Dévelop. **20**: 1011—1024.
- Broughton, N.M. och N.V. Jones. 1978. An investigation into the growth of 0-group roach, (*Rutilus rutilus* L.) with special reference to temperature. J. Fish Biol. **12**: 345—357.
- Bryuzgin, V.L. 1974. The relationship of condition, fatness, fecundity and weight of gonads in fish. Hydrobiol. J. **10**: 76—80.
- Burrough, R.J. 1978. The biology and management of roach (*Rutilus rutilus* L.) and rudd (*Scardinius erythrophthalmus* L.) in Slapton Ley, Devon. Opubl. doktorsavhandl., University of Exeter.
- Burrough, R.J. och C.R. Kennedy. 1979. The occurrence and natural alleviation of stunting in a population of roach, *Rutilus rutilus* (L.). J. Fish Biol. **15**: 93—109.



- Böhling, P., R. Hudd, H. Lehtonen, P. Karás, E. Neuman och G. Thoreson. 1991. Variations in year-class strength of different perch (*Perca fluviatilis*) populations in the Baltic Sea with special reference to temperature and pollution. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* **48**: 1181—1187.
- Cabejsek, M. och S. Frank. 1967. A contribution to the growth of roach (*Rutilus rutilus* Linnaeus) in some waters of Czechoslovakia. *Vest. Cesk. Spol. Zool.* **32**: 22—33.
- Cerny, K. 1974. On the mortality of the eggs of roach *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758). *Zivocisna vyroba (Praha)* **19**: 677—682.
- 1975. Mortality of early developmental stages of the roach — *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758). *Vest. Cesk. Spol. Zool.* **2**: 81—93.
- Cowx, I.G. 1988. Distribution and variation in the growth of roach, *Rutilus rutilus* (L.), and dace, *Leuciscus leuciscus* (L.), in a river catchment in south-west England. *J. Fish Biol.* **33**: 59—72.
- Cragg-Hine, D. 1970. The growth of *Rutilus rutilus* (L.) and bronze bream *Abramis brama* (L.) in the effluent channel of Peterborough Power Station. Central electricity research laboratories, Storbritanien. 9 s.
- Cragg-Hine, D. och J.W. Jones. 1969. The growth of dace *Leuciscus leuciscus* (L.), roach *Rutilus rutilus* (L.) and chub *Squalius cephalus* (L.) in Willow Brook, Northamptonshire. *J. Fish. Biol.* **1**: 59—82.
- Cryer, M., G. Peirson och C.R. Townsend. 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.
- Davies, P.R., I. Hanyu, K. Furukawa och M. Nomura. 1986. Effect of temperature and photoperiod on sexual maturation and spawning of the common carp. III. Induction of spawning by manipulating photoperiod and temperature. *Aquaculture* **52**: 137—144.
- Detollenaere, A. och J.C. Micha. 1980. Effects de rejets thermiques d'une centrale nucléaire sur les poissons de la Meuse. *I Technical consultation on allocation of fishery resources* (ed. J.H.Grover). s. 138—145. Vichy.
- Diamond, M. 1985. Some observations of spawning by roach, *Rutilus rutilus* L., and bream, *Abramis brama* L., and their implications for management. *Aquacult. Fish. Manage.* **16**: 359—367.
- Diehl, S. 1988. Foraging efficiency of three freshwater fishes: effects of structural complexity and light. *Oikos* **53**: 207—214.
- Dlugosz, M. 1983. Development of gonads in roach (*Rutilus rutilus* L.) originating from heated Goslawskie lake. *Rocz. Nauk Rolnic.* **100**: 73—90.
- El-Fiky, N. och W. Wieser. 1988. Life styles and patterns of development of gills and muscles in larval cyprinids (Cyprinidae; Teleostei). *J. Fish Biol.* **33**: 135—145.
- Eriksson, L.-O. och K. Müller. 1982. The importance of a small river for recruitment of coastal fish populations. *I Coastal research in the gulf of Bothnia* av K. Müller, s. 371—386. Dr W. Junk Publishers.



- Frank, S. 1962. A contribution to the growth of roach, rudd and white bream in some waters of Czechoslovakia and Poland. *Vest. Cesk. Spol. Zool.* **1**: 65—74.
- 1970. A contribution to the growth of young roach (*Rutilus rutilus*) with a discussion concerning the rate of growth. *Vest. Cesk. Spol. Zool.* **3**, 164—169.
- Goldspink, C.R. 1978. Comparative observations on the growth rate and year class strength of roach *Rutilus rutilus* L. in two Cheshire lakes, England. *J. Fish Biol.* **12**: 421—433.
- 1979. The population density, growth rate and production of roach *Rutilus rutilus* (L.) in Tjeukemeer, The Netherlands. *J. Fish Biol.* **15**: 473—498.
- Gulidov, M.V. och K.S. Popova. 1979. The hatching dynamics and morphological features of larvae of roach, *Rutilus rutilus*, in relation to incubation temperature. *J. Ichthyol.* **19**: 87—92.
- 1982. Egg survival, hatching dynamics, and morphological peculiarities of the prolarvae of kutum, *Rutilus frisii kutum* (Cyprinidae), in relation to temperature. *J. Ichthyol.* **22**: 81—89.
- Hansson, S. 1980. Distribution of food as a possible factor regulating the vertical distribution of fourhorn sculpin (*Myoxocephalus quadricornis* L.) in the Bothnian Bay. *Ophelia Suppl.* **1**: 277—286.
- 1984. Competition as a factor regulating the geographical distribution of fish species in a Baltic archipelago: a neutral model analysis. *J. Biogeog.* **11**: 376—381.
- Hartmann, J. 1977. Fishereilichs Veränderungen in kulturbedingt eutrophierenden Seen. *Schweiz. Z. Hydrol.* **39**: 243—254.
- 1983. Two feeding strategies of young fishes. *Arch. Hydrobiol.* **96**: 496—509.
- Hellawell, J.M. 1972. The growth, reproduction and food of the roach *Rutilus rutilus* (L.), of the River Lugg, Herefordshire. *J. Fish Biol.* **4**: 469—486.
- Herzig, A. och H. Winkler. 1985. Der Einfluß der Temperatur auf die embryonale Entwicklung der Cypriniden. *Österreichs Fischerei* **38**: 182—196.
- 1986. The influence of temperature on the embryonic development of three cyprinid fishes, *Abramis brama*, *Chalcalburnus chalcoides mento* and *Vimba vimba*. *J. Fish Biol.* **28**: 171—181.
- Holcik, J. 1967a. Annulus formation on the scales of six fish species from the Klicava valley reservoir (Czechoslovakia). *Vest. Cesk. Spol. Zool.* **31**: 159—161.
- 1967b. Life history of the roach — *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) in the Klicava valley reservoir. *Vest. Cesk Spol. Zool.* **31**: 213—219
- 1969. On the phenomenon of Rosa Lee as exhibited by perch and roach in the Klicava reservoir. *Zool. Listy* **18**: 93—97.



- Holcik, J. och V. Hruska. 1966. On the spawning substrate of the roach — *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1858) and bream — *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) and notes on the ecological characteristic of some european fishes. Vest. Cesk spol. Zool. **30**: 22—29.
- Holcik, J. och K. Pivnicka. 1975. On the use of mark-recapture methods for fish populations estimation in lakes and large reservoirs. Zool. Listy **24**: 277—287.
- Horoszewicz, L. 1971. Lethal temperatures of roach fry (*Rutilus rutilus* L.) from lakes with normal and artificially elevated temperature. Pol. Arch. Hydrobiol. **18**: 69—79.
- Jafri, S.I.H. 1987. Incidental breeding of roach (*Rutilus rutilus*) in an aquarium. Progr. Fish-Cult. **49**: 237—238.
- 1989. The effects of photoperiod and temperature manipulation on reproduction in the roach *Rutilus rutilus* (L.) (Teleostei). Pakistan J. Zool. **21**: 289—299.
- Jamet, J.L., P. Gres, N. Lair och G. Lasserre. 1990. Diel feeding cycle of roach (*Rutilus rutilus*, L.) in eutrophic Lake Aydat (Massif Central, France). Arch. Hydrobiol. **118**: 371—382.
- Johansson, C. och J.-Å. Johansson 1974. Födoval hos mört och braxen-yngel (Cyprinidae) i Sövdesjön, Skåne. Inf. Sötvattenlab. Drottningholm **13**. 30 s.
- Johansson, L. 1987. Experimental evidence for interactive habitat segregation between roach (*Rutilus rutilus*) and rudd (*Scardinius erythrophthalmus*) in a shallow eutrophic lake. Oecologia **73**: 21—27.
- Johansson, L. och A.-C. Persson. 1981. Nischrelationer mellan mört och sarv i Sövdeborgssjön. Limnologiska Institutionen, Lund. Manuskript. 24 s.
- Karpinska-Walus, B. 1961. The growth of roach (*Rutilus rutilus* L.) in lakes of Wegorzewo district. Roczn. Nauk Rolnic. **77**: 329—398.
- Karås, P. 1979. Inverkan av ett varmvattenutsläpp på födoval hos abborre (*Perca fluviatilis* L.) och mört (*Leuciscus rutilus* L.) i en Östersjövik. SNV (Statens naturvårdsverk) PM **1157**. 37 s.
- 1984. Födoval hos fisk i Biotestsjön, Forsmark, under åren 1978—83. SNV (Statens naturvårdsverk) PM **1913**. 22 s.
- 1987. Food consumption, growth and recruitment in perch (*Perca fluviatilis* L.). Acta Universitatis Upsaliensis, **108**. Doktorsavhandling.
- Karås, P. och E. Neuman. 1981. First-year growth of perch (*Perca fluviatilis* L.) and roach (*Rutilus rutilus*(L.)) in a heated Baltic bay. Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm **59**: 48—63.
- Kempe, O. 1962. The growth of roach (*Leuciscus rutilus* L.) in some Swedish lakes. Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm. **44**: 42—104.
- Klimczyk-Janikowska, M. 1978. Influence of warmed water on the growth and feeding of the roach (*Rutilus rutilus* L.). Acta Hydrobiol. **20**: 175—185.
- Kuznetsov, V.A. 1972. The growth pattern of the larvae and young of some freshwater fish at different stages of development. J. Ichthyol. **12**: 433—442.



- Kuznetsov, V.A. och N.Kh. Khalitov. 1978. Alterations in the fecundity and egg quality of the roach, *Rutilus rutilus* in connection with different feeding conditions. *J. Ichthyol.* **18**: 63—70.
- L'Abée-Lund, J. H. och L. A. Vøllestad. 1985. Homing precision of roach *Rutilus rutilus* in Lake Årungen, Norway. *Env. Biol. Fish.* **13**: 235—239.
- 1987. Feeding migration of roach, *Rutilus rutilus* (L.), in Lake Årungen, Norway. *J. Fish Biol.* **30**: 349—355.
- 1989. Livshistorien til mort i en næringsrik innsjø. *Fauna* **42**: 78—87.
- Le Cren, E.D. 1955. Year to year variation in the year-class strength of *Perca fluviatilis*. *Verh. int. Ver. Limnol.* **12**: 187—192.
- Lessmark, O. 1983. Competition between perch (*Perca fluviatilis*) and roach (*Rutilus rutilus*). Doktorsavhandling, Lund.
- Lind, E. A. och O. Kukko. 1974. Seasonal variation in gonad weight, condition and activity in the roach, *Rutilus rutilus* (L.), in Lake Kiutajärvi, NE-Finland. *Ichthyol. Fenn. Borealis* **2**: 67—115.
- Linfield, R.S.J. 1979a. Age determination and year class structure in a stunted roach, *Rutilus rutilus* population. *J. Fish Biol.* **14**: 73—87.
- 1979b. Changes in the rate of growth in a stunted roach *Rutilus rutilus* population. *J. Fish Biol.* **15**: 275—298.
- Luksiene, D. och O. Sandström. 1993. Reproductive failure in a roach (*Rutilus rutilus*) population affected by cooling water discharge. Manuskript. 15 s.
- Lyagina, T.N. 1972. The seasonal dynamics of the biological characteristics of the roach (*Rutilus rutilus* (L.)) under conditions of varying food availability. *J. Ichthyol.* **12**: 210—226.
- 1975. Connection of egg weight with biological indices of female roach, *Rutilus rutilus*, with different abundance of food. *J. Ichthyol.* **15**: 584—594.
- Mackay, I. och K.H. Mann. 1969. Fecundity of two cyprinid fishes in the River Thames, Reading, England. *J. Fish. Res Board Can.* **26**: 2795—2805.
- Mann, R.H.K. 1973. Observations on the age, growth, reproduction and food of the roach *Rutilus rutilus* (L.) in two rivers in southern England. *J. Fish Biol.* **5**: 707—736.
- Mathews, C.P. 1971. Contribution of young fish to total production of fish in the River Thames near Reading. *J. Fish Biol.* **3**: 157—180.
- Mattheeuws, A., M. Genin, A. Detollenaere och J.C. Micha. 1981. Etude de la reproduction du gardon (*Rutilus rutilus*) et des effets d'une élévation provoquée de la température en Meuse sur cette reproduction. *Hydrobiol.* **85**: 271—282.
- Mattila, J. och E. Bonsdorff. 1989. The impact of fish predation on shallow soft bottoms in brackish waters (SW Finland); an experimental study. *Neth. J. Sea Res.* **23**: 69—81.
- Mills, C.A. 1981. Egg population dynamics of naturally spawning dace, *Leuciscus leuciscus* (L.). *Env. Biol. Fish.* **6**: 151—158.



- Mills, C.A. och R.H.K. Mann. 1985. Environmentally-induced fluctuations in year-class strength and their implications for management. *J. Fish Biol.* **27** (Supplement A): 209—226.
- Moolj, W.M. och O.F.R. van Tongeren. 1990. Growth of roach (*Rutilus rutilus*) in relation to temperature and size in a shallow eutrophic lake: comparison of field and laboratory observations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **47**: 960—967.
- Müller, K. 1982. Jungfischwanderungen zur Bottensee. *Arch. Hydrobiol.* **95**: 271—282.
- Müller, K. och E. Berg. 1982. Spring migration of some anadromous freshwater fish species in the northern Bothnian Sea. *Hydrobiol.* **96**: 161—168.
- Müller, R. och H.J. Meng. 1986. Factors governing the growth rate of roach *Rutilus rutilus* (L.) in pre-alpine Lake Sarnen. *Schweiz. Z. Hydrol.* **48**: 135—144.
- Neuman, E. 1976. The growth and year-class strength of perch (*Perca fluviatilis* L.) in some Baltic archipelagoes, with special reference to temperature. *Inst. Freshw. Res., Drottningholm* **55**: 51—70.
- Neuman, E. 1979. Activity of perch, *Perca fluviatilis* L., and roach *Rutilus rutilus* (L.) in a Baltic bay, with special reference to temperature. *Inst. Freshw. Res., Drottningholm* **58**: 107—125.
- 1982. Species composition and seasonal migrations of the coastal fish fauna in the southern Bothnian Sea. I *Coastal research in the gulf of Bothnia*, ed. K. Müller, Dr W. Junk Publishers. s. 317—352.
- 1984. Tillväxt hos abborre och mört vid Oskarshamnsverket 1972—1982. Rapport, Statens Naturvårdsverk, Öregrund.
- Neuman, E. och J. Andersson. 1990. Biological investigations off the Oskarhamn nuclear power station during the 1980's. National Swedish Protection Board, Report **3846**.
- Neuman, E., O. Sandström och P. Karås. 1984. Biologiska effekter på fisk av utsläpp från skogsindustrier. Lägesrapport, Statens Naturvårdsverk, Öregrund.
- Neuman, E. och G. Thoresson. 1979. Tillväxthastigheten hos abborre (*Perca fluviatilis* L.), mört (*Leuciscus rutilus* L.), skrubbskädda (*Pleuronectes flesus* L.) och lake (*Lota vulgaris* Jenyns) i några Östersjöskärgårdar. Statens naturvårdsverk, PM **1155**.
- O'Connor, J.F. och G. Power. 1973. Homing of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in Matamek Lake, Quebec. *J. Fish. Res. Board Can.* **30**: 1012—1014.
- Okorie, O.O. 1971. Aspects of ecology of the coarse fish population of Ellesmere Mere, Shropshire. Liverpool Polytechnic. (Från Goldspink 1979).
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. int. Explor. Mer* **39**: 175—192.
- Papageorgiou, N.K. 1979. The length weight relationship, age, growth and reproduction of the roach *Rutilus rutilus* (L.) in Lake Volvi. *J. Fish Biol.* **14**: 529—538.



- Peçzalska, A. 1968. Development and reproduction of roach (*Rutilus rutilus* L.) in the Szczecin firth. Pol. Arch. Hydrobiol. **15**: 103—120.
- Penczak, T., M. Zalewski, M. Molinski och M. Gajos. 1977. The ecology of roach, *Rutilus rutilus* (L.), in the barbel region of the polluted Pilica River. IV. Elements of production and food consumption. Ekol.pol. **25**: 241—255.
- Perrow, M.R., G. Peirson och C.R. Townsend. 1990. The dynamics of a population of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in a shallow lake: is there a 2-year cycle in recruitment? Hydrobiologia **191**: 67—73.
- Persson, L. 1983a. Food consumption and the significance of detritus and algae to intraspecific competition in roach *Rutilus rutilus* in a shallow eutrophic lake. Oikos **41**: 118—125.
- 1983b. Effects of intra- and interspecific competition on dynamics and size structure of a perch *Perca fluviatilis* and a roach *Rutilus rutilus* population. Oikos **41**: 126—132.
  - 1986a. Temperature-induced shift in foraging ability in two fish species, roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*): implications for coexistence between poikilotherms. J. Anim. Ecol. **55**: 829—839.
  - 1986b. Effects of reduced interspecific competition on resource utilization in perch (*Perca fluviatilis*). Ecology **67**: 355—364
  - 1987a. Effects of habitat and season on competitive interactions between roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*). Oekologia **73**: 170—177.
  - 1987b. Competition-induced switch in young of the year perch *Perca fluviatilis*: an experimental test of resource limitation. Env. Biol. Fish. **19**: 235—239.
- Persson, L. och L.A. Greenberg. 1990a. Juvenile competitive bottlenecks: the perch (*Perca fluviatilis*) — roach (*Rutilus rutilus*) interaction. Ecology **71**: 44—56.
- 1990b. Interspecific and intraspecific size class competition affecting resource use and growth of perch, *Perca fluviatilis*. Oikos **59**: 97—106.
- Persson, L., S. Diehl, L. Johansson, G. Andersson och S.F. Hamrin. 1991. Shifts in fish communities along the productivity gradient of temperate lakes — patterns and the importance of size-structured interactions. J. Fish Biol. **38**: 281—293.
- Persson, L., L. Johansson, G. Andersson, S. Diehl och S.F. Hamrin. 1993. Density dependent interactions in lake ecosystems: whole lake perturbation experiments. Oikos **66**: 193—208.
- Pliszka, Fr. 1953. The effect of spawning conditions in lakes on the survival rate of juveniles. Pol. Arch. Hydrobiol. **1**: 165—188.
- Ponton, D. och D. Gerdeaux. 1987. La population de gradons (*Rutilus rutilus* (L.)) du Lac Léman en 1983—85. Structure en age, déterminisme du recrutement, analyse de la croissance. Bull. Fr. Peche Piscic. **305**: 43—53.
- Prejs, A. 1978. Lake makrophytes as the food of roach (*Rutilus rutilus* L.) and rudd (*Scardinius erythrophthalmus* L.). II. Daily intake of makrophyte food in relation to body size of fish. Ekol. Pol. **26**: 537—553.



- Riemann, B., K. Christoffersen, H.J. Jensen, J.P. Müller, C. Lindegaard och S. Bosselmann. 1990. Ecological consequences of a manual reduction of roach and bream in a eutrophic, temperate lake. *Hydrobiologia* **200**: 241—250.
- Romanski, J. 1965. Roach (*Rutilus rutilus* L.) in Polish catches in the southern Baltic, particularly in Puck Bay. Pr. Mors. Inst. Ryb. **13/A**: 85—99.
- Sandström, O. 1990. Vattenmiljön vid Forsmarks kraftstation. Statens Naturvårdsverk, Rapport **3867**.
- Sandström, O. 1993. Kustfiskbestånden i Bottniska viken. Manuskript.
- Schaffer, V.M. 1974. Selection for optimal life histories: the effects of age structure. *Ecology* **55**: 291—303.
- Shikhshabekov, M.M. 1974. Features of the sexual cycle of some semi-diadromous fishes in the lower reaches of the Terek. *J. Ichthyol.* **14**: 79—88.
- 1979. The reproductive biology of the "kutum", *Rutilus fristi kutum*, the asp, *Aspius aspius*, the vimba, *Vimba vimba persa*, and the rudd, *Scardinius erythrophthalmus*, in the waters of Dagestan. *J. Ichthyol.* **19**: 98—105.
- Smith, C.R. 1978. Management studies of two contrasting fisheries in Devon. Opubl. avhandl. University of Exeter. (Från Cowx 1988).
- Spanovskaya, V.D. och V.A. Grigorash. 1977. Analysis of the ontogeny of reproduction in first-generation females, with reference to the roach, *Rutilus rutilus*, from Mozhaysk reservoir. *J. Ichthyol.* **17**: 35—45.
- Spivak, E.G., G.N. Pinus och S.V. Sentishcheva. 1979. The age composition of the spawning population and the characteristics of the spawners size-age structure and fecundity of the roach, *Rutilus rutilus* spawning in Kakhovska reservoir. *J. Ichthyol.* **19**: 75—80.
- Stearns, S.C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.* **51**: 3—47.
- Stearns, S.C. och Crandall, R.E. 1984. Plasticity for age and size at sexual maturity: a life-history response to unavoidable stress. I *Fish reproduction: strategies and tactics* av G.W. Potts och R.J. Wootton, s. 13—33. Academic Press, London.
- Svärdson, G. 1952. Spawning behaviour of *Leuciscus rutilus* (Linné). Rep. Inst. Frehw. Res., Drottningholm. **33**: 199—203.
- 1976. Interspecific population dominance in fish communities of Scandinavian lakes. Rep. Inst. Frehw. Res., Drottningholm. **55**: 144—171.
- Thorman, S. och A.-M. Wiederholm. 1983. Seasonal occurrence and food resource use of an assemblage of nearshore fish species in the Bothnian Sea, Sweden. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **10**: 223—229.
- 1986. Food habitat and time niches in a coastal fish species assemblage in a brackish water bay in the Bothnian Sea, Sweden. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **95**: 67—86.
- Townsend, C.R. och M.R. Perrow. 1989. Eutrophication may produce population cycles in roach, *Rutilus rutilus* (L.), by two contrasting mechanisms. *J. Fish Biol.* **34**: 161—164.



- Tsunikova, Ye.P. 1978. Ecological characteristics of the liman period of life of the taran, *Rutilus rutilus heckelt*. Sov. J. Ecol. **9**: 84—88.
- Urho, L., M. Hildén och R. Hudd. 1990. Fish reproduction and the impact of acidification in the Kyrönjoki River estuary in the Baltic Sea. Env. Biol. Fish. **27**: 273—283.
- Volodin, V.M. 1963. The fecundity of the roach *Rutilus rutilus* (L.) in the Rybinsky reservoir (på ryska). Vopr. Ihtiol. **3**: 266—274.
- Vyatchanina, L.A. 1971. Dynamics of fat accumulation in the roach (*Rutilus rutilus*) of Kremenchug reservoir as a function of maturation of the gonads. Hydrobiol. J. **7**: 80—84.
- Vøllestad, L.A. och J. H. L'Abée-Lund. 1987. Reproductive biology of stream-spawning roach, *Rutilus rutilus*. Env. Biol. Fish. **18**: 219—227.
- 1990. Geographic variation in life-history strategy of female roach, *Rutilus rutilus* (L.). J. Fish Biol. **37**: 853—864.
- Ware, D.M. 1975. Relation between egg size, growth, and natural mortality of larval fish. J. Fish. Res. Board Can. **32**: 2503—2512.
- Weatherley, N.S. 1987. The diet and growth of 0-group dace, *Leuciscus leuciscus* (L.), and roach, *Rutilus rutilus* (L.), in a lowland river. J. Fish Biol. **30**: 237—247.
- Wieser, W., H. Forstner, F. Scheimer och W. Mark. 1988. Growth rates and growth efficiencies in larvae and juveniles of *Rutilus rutilus* and other cyprinid species: effects of temperature and food in the laboratory and in the field. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **45**: 943—950.
- Wilkonska, H. 1977. Growth of roach (*Rutilus rutilus* L.) in heated Licheriskie lake. Roczn. Nauk Rolnic. ser H. **97**: 74—87.
- Williams, W.P. 1967. The growth and mortality of four species of fish in the River Thames at Reading. J. Anim. Ecol. **36**: 695—720.
- Wilson, R.S. 1971. The decline of a roach, *Rutilus rutilus* (L.) population in Chew Valley Lake. J. Fish Biol. **3**: 129—137.
- Winfield, I.J. och C.R. Townsend. 1988. Factors affecting prey selection by young bream *Abramis brama* and roach *Rutilus rutilus*: insights provided by parallel studies in laboratory and field. Env. Biol. Fish. **21**: 279—292.
- Worthington, A.D., N.A.A. Macfarlane och K.W. Easton. 1982. Controlled reproduction in the roach (*Rutilus rutilus* L.). I *Proceedings of the International symposium on reproductive physiology of fish* av C.J.J. Richter och H.J.Th. Goos, s. 220—223. Wageningen, Nederländerna.
- Wyatt, R.J. 1985. The epidemiology, host-parasite relationships and strains of the fish tapeworm *Ligula intestinalis*. Opubl. doktorsavhandl., University of Exeter. (Från Wyatt 1988).
- 1988. The causes of extreme year class variation in a population of roach, *Rutilus rutilus* L., from a eutrophic lake in southern England. J. Fish Biol. **32**: 409—421.
- Zuromska, H. 1967. Mortality estimation of roach (*Rutilus rutilus* L.) eggs and larvae on lacustrine spawning ground. Roczn. Nauk Rolnic. ser H. **90**: 539—556.

## **Kustlaboratoriet**

Box 584

740 71 Öregrund

Tel.: 0173/31305

Fax: 0173/309 49

Laboratoriechef: Erik Neuman

Miljöproblem: Olof Sandström

Rekrytering: Peter Karås

Fisktillgångar, modeller: Gunnar Thoresson

Laboratorium (0173/ 303 06): Rose-Marie Svensson

Bottenfauna ostkusten (0173/307 29): Kerstin Mo

### ***Kungsbacka***

Tel.: 0300/73 720, 73 721

Fax: 0300/192 44

Beståndsövervakning, miljökontroll: Alvar Jacobsson

Bottenfauna västkusten, skaldjur: Susan Smith

### ***Ringhals***

Tel.: 0340/609 87

Kontroll Ringhalsverket och Värö Bruk: Kurt Torildsson

### ***Barsebäck***

Tel.: 046/77 54 88

Kontroll Barsebäcksverket: Göran Lundh

### ***Simpevarp***

Tel.: 0491/342 47

Rekrytering, kontroll Oskarshamnsverket: Jan Andersson











---

▲ Referensområden   ● Recipientundersökningar

---