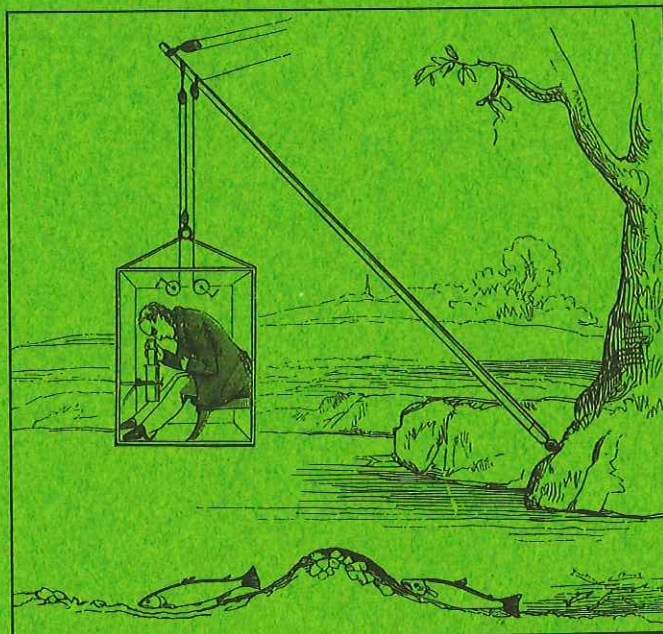


Information från

SÖTVATTENS- LABORATORIET

Drottningholm



MAGNUS FÜRST Livscyklar, tillväxt och reproduktion hos *Mysis relicta* LOVÉN

LIVSCYKLER, TILLVÄXT OCH REPRODUKTION HOS MYSIS RELICTA LOVÉN

Magnus Fürst

I	INLEDNING	3
II	TIDIGARE UPPGIFTER ANGAENDE FORTPLANTNINGSPERIODER	3
III	MATERIAL OCH METODER	4
III:1	Materialinsamling	4
III:2	Redskap	5
III:3	Konservering	5
III:4	Mätning	5
III:5	Uppdelning i stadier efter olika grad av könsutveckling	5
III:6	Definitioner	6
III:7	Sjöarna	6
III:8	Fysikalisk-kemiska faktorer, provtagning och analys	8
IV	RESULTAT	8
IV:1	Fortplantningstider	8
	Mälaren	8
	Vättern	10
	Torrön	10
	Fryken-Ålstern	13
	Vänern	13
	Ovriga sjöar	14
IV:2	Längd och tillväxt	20
IV:3	Antal embryoner per hona	22
IV:4	Morfologisk jämförelse	24
IV:5	Ekologisk jämförelse	25
IV:6	Miljöfaktorer	28
	Temperatur	28
	Elektrolythalt	30
IV:7	Geografisk utbredning	30
V	LIVSCYKLERNAS FÖRANKRING I ÅRSTIDERNA	32
VI	UPPKOMSTEN AV SOMMARFORTPLANTNING	34
VII	MOTSVARIGHETER HOS ANDRA ARTER	35

VIII	SPRIDNING OCH NUVARANDE UTBREDNING	35
IX	EXPERIMENT MED SOMMARFÖRPLANTNING	36
X	SLUTSATSER	36
XI	SAMMANFATTNING	37
XII	LITTERATUR	38
XIII	SUMMARY: LIFE CYCLES, GROWTH AND REPRODUCTION IN <u>MYSIS RELICTA</u> LOVÉN	41

Förteckning över figurer och tabeller med hänvisning till sidor

Fig.	1, 2 och 3	7
	4 och 5	9
	6 a och 6 b	11
	6 c och 6 d	12
	7 och 8	15
	9	18
	10 och 11	23
	12 och 15	31
	13	26
	14	27
		16 och 17
Tabell	1	19
	2	29
	3	

I. INLEDNING

Mysis relicta Lovén hör till de mest studerade limniska evertebraterna och den figurerar i ett stort antal publikationer, av vilka några tillhör de klassiska verken inom zoologien.

Från och med 1950-talet har studier av arten fått ny aktualitet sedan det visat sig att Mysis har stor betydelse som fisknäringssdjur och därför överförts till sjöar, dit den ej tidigare nått på naturlig väg. Härigenom yppar sig bl a möjligheter till studier i för arten nya miljöer med andra ekologiska förutsättningar.

Denna uppsats avser att närmare belysa livscyklar, reproduktion, tillväxt m m hos arten i svenska och norska sjöar både inom det ursprungliga utbredningsområdet och i sjöar med nya bestånd.

II. TIDIGARE UPPGIFTER ANGÅENDE FORTPLANTNINGSPERIODER

Följande förteckning visar de sjöar i vilka populationerna av Mysis relicta tidigare studerats bl a med avseende på fortplantningsperioder.

	Sjö	Auktor.	
Sverige	Mälaren (Ekoln och Lilla Ullevifjärden)	Ekman 1920	
	Vättern	" "	
	Vänern	" "	
	Hjälmaren	Alm 1916	
	Ivösjön	Holmquist 1959	
	Kappebosjön	" "	
	Rinnen	Lundberg 1957	
	Östersjön	Hessle och Vallin 1934	
	Finland	Jääskjärvi	Valle 1930
		Mertjärvi	" "
Hympölänjärvi		" "	
Ladoga ^{x)}		Ekman 1920	
" ^{x)}		Holmquist 1959	
Danmark	Pyhäselkä	Ekman 1920	
	Furesö	Holmquist 1959	
Irland	Lough Derg	Southern och Gardiner 1926	
Tyskland	Dratzigsee	Samter och Weltner 1904	
	Madüsee	" " " "	
	Tollensee	Thienemann 1925	
	Maursee	" "	
	Breiter Lucin	" "	
	Schmaler Lucin	" "	
	Carvitzersee	" "	
	Sovjetunionen	Jenisei	Grese 1956
		Rigabukten	Cechova 1961
	Kanada	Great Slave Lake	Larkin 1948
" " "		Holmquist 1959	
U.S.A.	Green Lake	Juday and Birge 1927	

x) dåvarande Finland

Mysis relicta parar sig i tyska sjöar enligt Samter och Weltner (1904) sedan temperaturen sjunkit under 7°C. Detta inträffar i regel under november eller december, men i Dratzigsee, som är 70 m djup och i vilken botten temperaturen under juni ej överstiger 7°C, fortsätter "äggproduktionen" i de djupa skikten från november ända in i juni. Hanarna i denna sjö överlever enligt samma författare den första parningsperioden och efter tillväxt till 16 mm befruktar de ännu en gång de gamla honorna följande höst. I uppsatsen redovisas emellertid ej tabeller eller närproven tagits. Ekman (1920, sid 552) redogör för Mysis relicta i Sverige och summerar: "Die Art pflanzt sich in der kälteren Jahreszeit (Winter-Frühling) fort. Von dieser Regel bildet nur der Vänern eine Ausnahme, indem hier neben einer winterlichen Fortpflanzung in der Littoralregion auch eine sommerliche in der Tiefe besteht". Materialet, som Ekman haft till sitt förfogande från Vänern bestod av 261 djur fångade mellan 16 juni till 1 juli. Thienemann skriver 1925 efter undersökning av tyska sjöar: "Zu dem schwedischen Vänern kommen nun noch die Lucinseen bei Feldberg, bei denen ebenfalls im Sommer in die Tiefe Mysis zur Fortpflanzung schreitet! Dass daneben aber auch hier eine Winterfortpflanzung bestehen muss - und zwar als vorwiegende - zeigen Grössenverhältnisse und reifenzustand der von mir gesammelte Tiere. Weshalb gerade in diesen Seen Mysis sich auch im Sommer fortplanzt, wissen wir indessen nicht. (Vielleicht besteht auch im Dratzigsee eine Sommerfortpflanzung von Mysis. Samter und Weltner 1904, S. 680, vgl. S. Ekman, S. 551)". Även om Ekman och Thienemann varit på det klara med att det rör sig om två från varandra skilda fortplantningsperioder i Vänern och Lucinsjöarna, så har materialet ej gett möjlighet att närmare utreda förhållandena. Författarna anser att Mysis lever något mer än ett år och fortplantar sig vid knappt ett års ålder. Beträffande södra Östersjön anser Hessle och Vallin (1934) att arten där fortplantar sig under hela året. I norra Östersjön, Ålands hav, Finska viken och Bottenviken försvinner sommarfortplantningen. Larkin (1948) anser på grundval av material, insamlat under juni-augusti i Great Slave Lake, att Mysis relicta där lever något mer än två år och fortplantar sig under vintermånaderna vid två års ålder. Även Holmquist (1959), som bl a studerat äldre museimaterial från Ladoga och nyare från Great Slave Lake, menar att Mysis i båda sjöarna blir två år innan de fortplantar sig första gången. För övriga sjöar anser Holmquist att fortplantning vid ett års ålder är regel.

III. MATERIAL OCH METODER

III:1 Materialinsamlingen har planlagts så att en jämförelse skulle kunna göras under olika årstider mellan några få sjöar med skillnad i livscyklar. Enstaka samples från andra sjöar skulle då kunna jämföras med de förra och inpassas i ett närmare känt mönster. Material har ofta insamlats under flera olika år för att en komplett årsserie skulle kunna erhållas. Häri ligger en risk, men särskilda jämförelser har gjorts mellan samples tagna olika år i samma sjö på samma djup och under samma årstid (t ex Mälaren 10.12.1963, 15.12.1964 och 8.12.1965, Mellan-Fryken 26.12.1964 och 10.12.1965) och variationerna i längd och könsutveckling mellan åren har visat sig vara så obetydliga att man kan bortse från dem för det aktuella ändamålet. Det har i några fall varit möjligt att samla material

på vintern. Från Vänern och Vättern, som de flesta år är isfria, finns vintermaterial. I Torrön i Indalsälven har det lyckats mig att fånga Mysis under vintern genom att låta en håv stå i strömmen i utloppet ovanför dammen.

Det beskrivna insamlingsredskapet (Furst 1965) gör det som regel möjligt att erhålla ett mycket stort material. Ofta har endast en del av ett sample bearbetats men resten har i så fall kontrollerats för att säkerställa eventuella avvikelser. I samband med vår- och höstcirkulationen har det några gånger varit svårt att samla tillräckligt många djur.

III:2 Redskap. För insamlingen har använts en metod, som kan anses ge en godtagbar bild av de verkliga proportionerna mellan olika storleksklasser och könsutvecklingsstadier vid varje provtagningstillfälle. Genom dykning har konstaterats att Mysis simmar mindre än en cm från bottenytan. Inga iakttagelser har gjorts av exemplar, som gräver ner sig i bottenytan. Sådana grävningar har dock iakttagits av Robertson et al. (1968). Genom användning av en bottensläde med håvar placerade i tre våningar ovanför varandra har det visat sig att Mysis relicta ej fångas på högre nivå än 20 cm över bottenytan under den ljusa delen av dygnet. (Den negativa fototaxien hos Mysis relicta har beskrivits av Beaton 1960.) Detta förhållande gäller den 66 m djupa Lambarfjärden i Mälaren så länge ej snö på is minskar det i vattnet nedträngande ljuset. Enligt Southern och Gardiner 1926, Hessle och Vallin 1934, Larkin 1948, Beaton 1960 och Cechova 1961 förekommer Mysis relicta pelagiskt på ca 50 m djup över botten, som ligger djupare än ca 50 m, men det har nu visat sig, att man erhåller rikligt material på bottenarna åtminstone ner till 100 meters djup (Fryken 26.11.1964, 3.5.1965) samtidigt som en del av populationen förekommer pelagiskt. Med erfarenheterna från den nämnda bottensläden har en speciell bomtrål, som är 20 cm hög, konstruerats (Furst 1965). Material har insamlats endast under dagen, men ofta på olika djup i skilda sjöar. Maskstorleken i redskapet är 1 mm, och i den 25 cm långa kilen ca 0,2 mm. Man kan utgå ifrån att de minsta exemplaren av Mysis relicta, som är 3-4 mm långa, i vissa prov är underrepresenterade. Risk finns att de under svåra omständigheter kan pressas genom maskorna.

III:3 Konserveringen har skett i ca 4 % formalinlösning med tillsatt CaCO_3 .

III:4 Mätning har skett i binocular lupp med djuren utsträckta i en V-formad millimetergraderad brygga. Avståndet mellan rostrums spets och telsons spets har mätts i hela millimetrar. Samma avstånd har i allmänhet använts tidigare (Ekman, Thienemann, Holmquist, Larkin m fl men ej av Samter och Weltner).

III:5 Uppdelning i stadier efter olika grad av könsutveckling. Ekman och Holmquist har i princip använt samma metod som i föreliggande undersökning men med färre stadier. Som juvenila betecknas nedan de djur, som ännu ej företer yttre könskaraktärer. Honorna har uppdelats i tre

utvecklingsstadier, där det tomma marsupiets form eller utveckling varit bestämmande, och tre stadier med embryoner i marsupiet (Fig. 1), där utvecklingen hos majoriteten av embryonerna hos respektive hona varit bestämmande. I Fig. 3 illustreras schematiskt dessa utvecklingsstadier och hur de betecknas i diagram m m.

Utvecklingen sker från α till β_3 men sedan honorna i β_3 fött ungarna återgår de via stadium δ till β . Man kan under vissa tider följaktligen ha två kategorier honor i dessa utvecklingsstadier, men man kan oftast skilja dem åt genom längdmätning. *Mysis relicta* ömsar skal ett stort antal gånger, och för varje gång ändras graden av könsutveckling sådan den avspeglas i de yttre könskaraktärerna. Det blir därför i viss mån en subjektiv bedömning att hänföra ett exemplar till α , β eller δ . Hanarna (Fig. 2) uppdelas däremot mycket lätt i fem stadier efter längden på fjärde pleopodens exopodit trots att ett flertal skalbyten förekommer inom varje stadium. Honorna parar sig i stadium β eller δ , hanarna i E och i enstaka fall strax före övergången till E från D.

III:6 Definitioner. För att kunna beskriva livscykeln i de olika sjöarna måste några definitioner göras.

Ettårig vinterfortplantning(1V) = ettårig livscykel med vinterfortplantning

Tvåårig vinterfortplantning(2V) = tvåårig livscykel med vinterfortplantning

Sommarfortplantning(S) = ett- eller tvåårig livscykel med sommarfortplantning

Andra (äldre) generationens honor = "omlekare" = honor som deltagit i fortplantningen under föregående fortplantningsperiod och som deltar eller (sannolikt) kommer att delta i en andra fortplantning. Andra (äldre) generationens hanar finns ej eftersom första generationens hanar dör efter parningen.

Fortplantningsperiod = hos honorna: period mellan parning och tidpunkten då ungarna föds

hos hanarna: period mellan parning och död

III:7 Sjöarna. Särskilda nummer, som hänvisar till kartan sid.18 har åsatts sjöarna. Vänern (24), Vättern (30), Mälaren (27), Fryken (13), Yxningen (31) och Torrön (9) har utvalts för ett mera detaljerat studium av livscykeln hos *Mysis relicta*. Insamlingen från Fryken har vid ett par tillfällen (20.6.1965 och 29.7.1965) kompletterats med material från Alstern, där *Mysis* har samma livscykel. I Tabell 2 visas några viktigare data dels från dessa sjöar och dels från andra, där material föreligger från enstaka tillfällen.

Temperaturprofiler (Tabell 3) har tagits i flera sjöar. I Mälaren, Fryken och Yxningen ligger språngskiktet betydligt stadigare än i Vänern och Vättern. Från de senare kan endast ges exempel på temperaturprofiler, eftersom seichbildning och starka strömmar komplicerar bilden (Grimås 1970). Vänern och Vättern är oftast isfria under vin-

Fig. 1. Fotografi av nyligen befruktad hona (γ_1). De runda embryonerna syns i marsupiet. Längd 19 mm. Mälaren 8.12.1965.

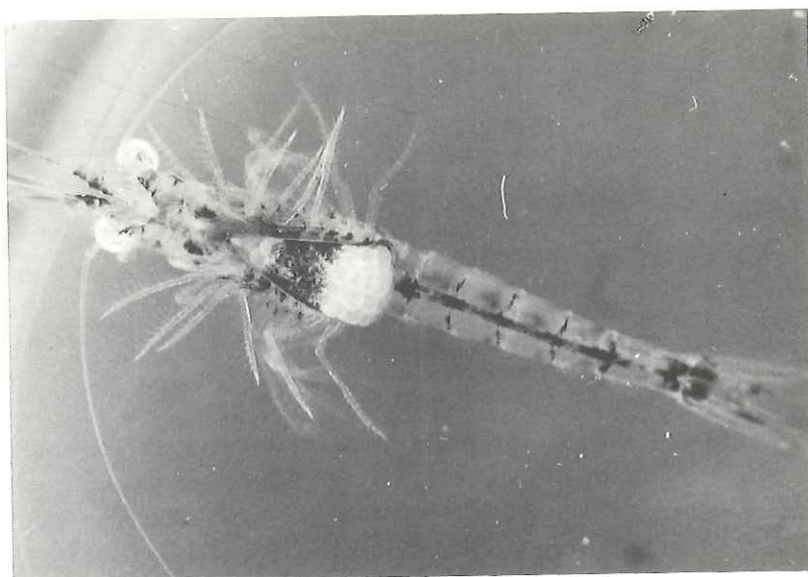
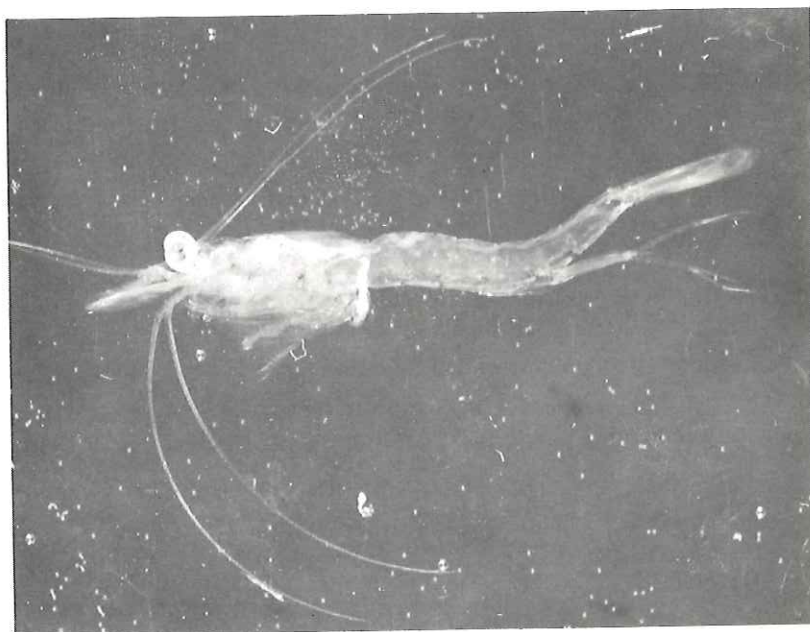
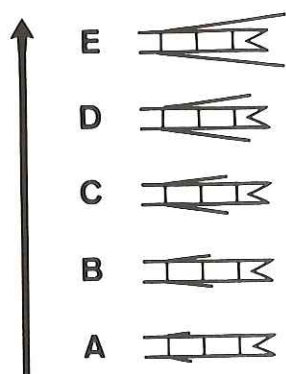


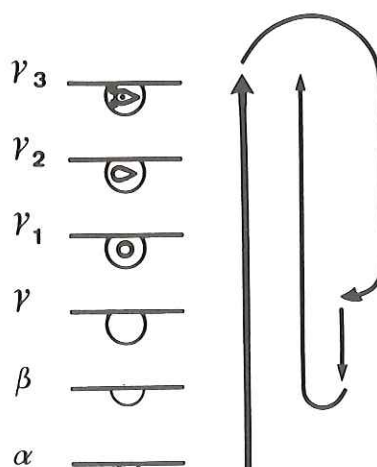
Fig. 2. Fotografi av köns mogen hane (E). Fjärde pleopoden når utanför telsons spets. Spermier, som är vita, gör att testiklarna, vas deferens och penis framträder tydligt. Penis och marsupium är homologa organ. Längd 15 mm. Mälaren 8.12.1965.



HANAR
- abdomen och utvecklingen av 4:e pleopoden i relation till segmenten på abdomen.



HONOR - utveckling av marsupium och embryoner.



JUVENILES

Fig. 3.
Förklaring
kap. III:5

tern men blir starkt nerkylda. Mysis relicta kommer under hela året, inklusive sommar och vinter, att transporteras ofrivilligt både horisontellt och vertikalt. I de andra tre sjöarna sker sådan transport endast under vår och höst. I alla sjöarna företräder Mysis relicta dygnsvandringar.

I Yxningen har två provtagningsstationer på 15 till 20 m och på 60 m utvalts inom ett mindre område, som är begränsat av öar och undervattenströsklar, samt ett område utanför detta på 35 m's djup. Skiktningen är mycket stabil, men totalcirkulation förekommer vår och höst. Mysispopulationerna på olika djup befinner sig i olika temperaturer under året men ingen tröskel hindrar utbyte av uppehållsplats.

III:8 Fysikalisk-kemiska faktorer, provtagning och analys. Vattenprover har tagits strax under ytan, men yttemperaturen avser 0,5 m. En-liters Ruttnerhämtare med termometer graderad i tiondelar har använts. Mätningar från och med år 1967 har skett med termistor. Sikt djup har mätts med 25 cm's Secciskiva utan användning av vattenkikare. Färg har avlästs i Helliges neo-komparator utan föregående filtrering. pH har mätts med elektropotentiometer (Radiometer) så snart som möjligt efter provtagningen, men ej senare än sex timmar efteråt. Specifik ledningsförmåga har mätts med Normameter RW1. Analyser av Ca har utförts genom direkttitrering med EDTA med Calver II (Hach) som indikator. Permanganatförbrukning har analyserats med något modifierad metod enligt S.K.T.F.

IV. RESULTAT

IV:1 Fortplantningstider

Mälaren. Denna sjö har valts som referenssjö därför att Mysis-beståndet av Ekman ansågs vara av det typiska slaget med avseende på fortplantningstid. Materialet har insamlats i Lambarfjärden.

Livscykeln är, såsom även Ekman beskrivit den, ettårig (Fig. 6 a) och fortplantningsperioden är förlagd till vintern. Fortplantningens förlopp och samband med temperaturen visas i Fig. 4. Samtliga hanar dör efter parningen, men av honorna kan en mindre del överleva och fortplanta sig ytterligare minst en gång.

Köns mogna djur uppträder första gången i samband med att bottenvattnets temperatur börjar påverkas efter sommarstagnationen.

Parningen kulminerar under en tid då sjön är homoterm samtidigt som temperaturen i hela vattenvolymen sjunker från ca 5° till mellan 2 och 3°.

Ungarna föds under en sex veckors period (Först 1965) som börjar i samband med islossningen och slutar med att stabil skiktning inträder.

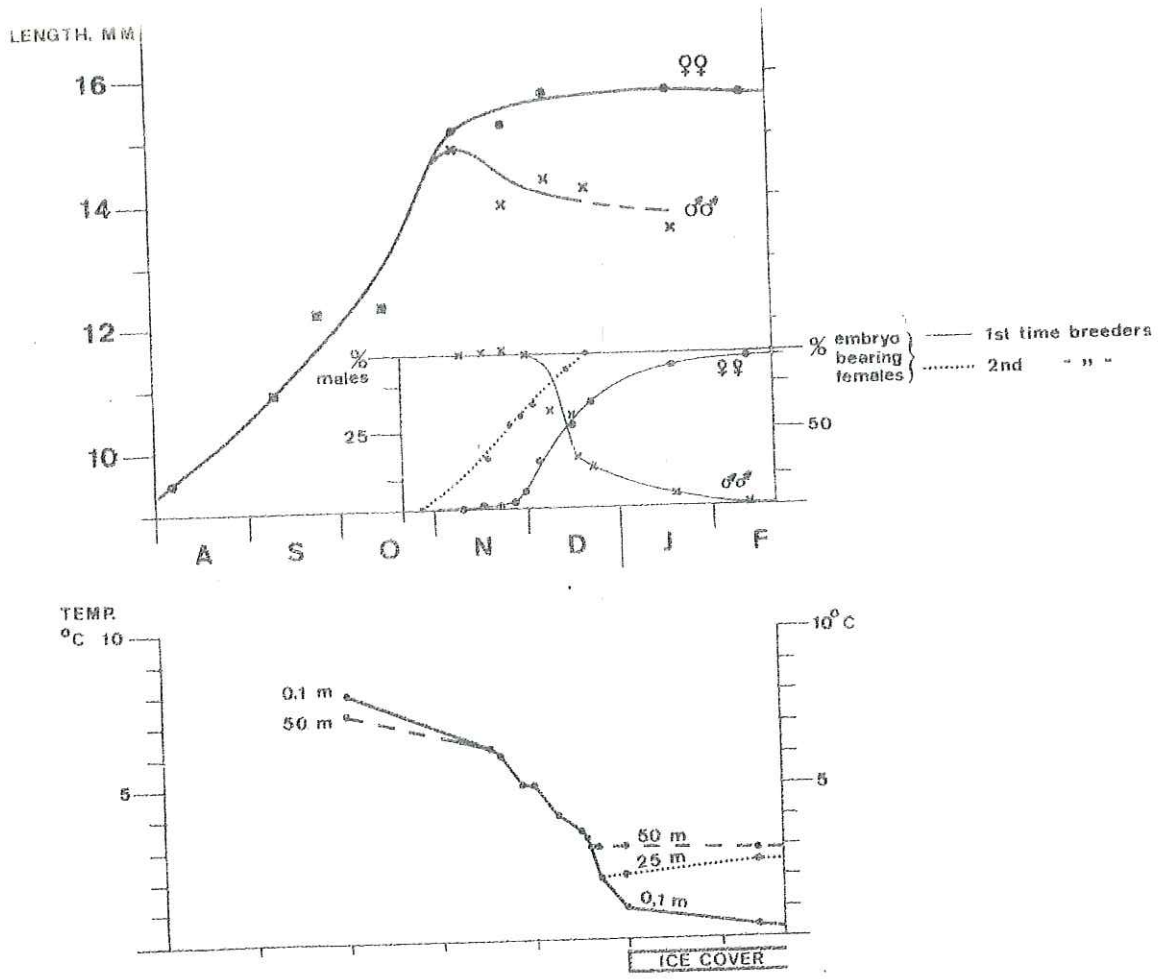


Fig. 4. Längdtillväxt och parning i relation till temperatur i Mälaren (1V). Den större kurvan visar tillväxten fram t.o.m. den första parningsperioden. Kurvorna i det inskrivna, mindre diagrammet visar hur hanarna dör (procent av totala antalet *Mysis* i samma generation) och hur andelen befruktade honor av båda generationerna samtidigt ökar (procent av enbart honor).

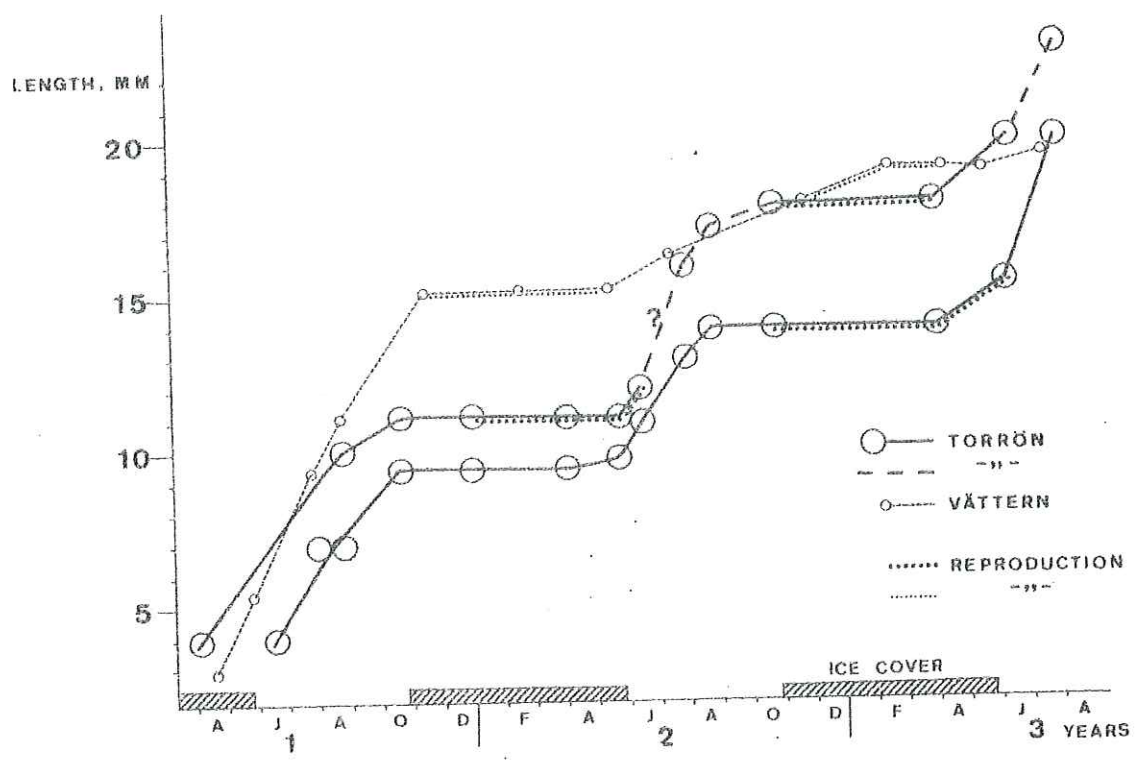


Fig. 5. Tillväxt och reproduktion i Torrön (1V+2V) jämfört med Vättern (1V). För Torrön är kurvan schematisk eftersom medelvärdena är ungefärliga på grund av stor spridning i materialet. Den genombrutna delen av kurvan är mindre säker. "Ice cover" avser endast Torrön.

Tillväxtkurvan för hanarna i Fig. 4 visar efter ett maximum en fallande kontur. Detta står i samband med att de största hanarna blir könsmogna först och även dör före de mindre och senare utvecklade hanarna. Av figuren framgår ej om även de större honorna inom samma generation inleder parningen.

Den äldre generationens honor parar sig i genomsnitt ca tre veckor före de yngre honorna. Av figuren framgår att de äldre och större honorna tycks para sig med de största och tidigast utvecklade hanarna. Honorna tillväxer uppenbarligen ej - ömsar ej skal - under den tid de bär embryoner. Den 18.1.1965 hade sålunda 60 embryobärande honor tillhörande den yngre generationen en medellängd av 15,7 mm, 20.4.1965 hade 78 honor en medellängd på 15,6 mm.

Vättern. Mysis relicta har samma livscykel som i Mälaren, men i ett enda sample (från 80 m's djup 28.11.1968) har ett antal djur en försenad utveckling. De är så små och svagt utvecklade att det verkar troligt att de ej blir könsmogna närmaste vinter.

Torrön. Den 23.12.1957 överfördes 20.000 Mysis från Vättern 900 km norrut till Torrön (se karta), (Fürst 1965). Materialet bestod av embryobärande honor, ett mindre antal könsmogna hanar och honor men av stickprov att döma inga "avvikande" exemplar. Senare utförda experiment bl a med Mysis placerade i burar i Torrön tydde på att djuren skulle ha dött efter utsättningen, men det visade sig efter nio år att ett av allt att döma mycket litet antal djur trots allt överlevt och med tiden bildat ett tätt bestånd.

Det finns ännu ingen tillförlitlig metod att mäta tätheten av ett Mysisbestånd, men med ledning av erfarenheter, som gjorts i samband med massinsamling av Mysis i dessa sjöar, kan man anta att beståndet i Torrön och Juveln befann sig i närheten av sitt mättnadsvärde omkring 1967-68. Med ledning av material, som samlats in under de åren, har en schematisk figur (Fig. 5) framställts, som visar författarens tolkning av livscykeln (se även Fig. 6 d). Denna har ändrat karaktär och blivit betydligt mera komplicerad än i Vättern (Fig. 5). Fortplantningen inträffar under vinterhalvåret, men embryobärande honor finns i material från oktober till och med juni. Detta är en längre period än i Vättern och Mälaren.

Det mest avvikande i Torrön är spridningen i varje sample både ifråga om tillväxt och könsutveckling. I början av fortplantningsperioden deltar stora djur (hanar ca 14 mm) och i slutet betydligt mindre exemplar (hanar ca 10 mm). De ungar som föds av de större föräldrarna (13-18 mm) tidigt på våren (omkring april) tillväxer så mycket under året att de nätt och jämt hinner bli könsmogna till följande vinter, men de parar sig ej förrän i slutet av parningsperioden (dec.-jan.). De är då ettåriga och är extremt små (ca 10-11 mm). Deras ungar föds sent (omkring juni) och dessa hinner ej bli så stora att de uppnår könsognad på följande vinter. De fortplantar sig ej förrän om ytterligare ett år och är då tvååriga, normala till växten jämfört med andra sjöar och tillhör den första fraktionen som parar sig (okt.-nov.). I Fig. 7 visas skillnaden i längd hos hanar tillhörande de olika parningsperioderna (sid. 15).

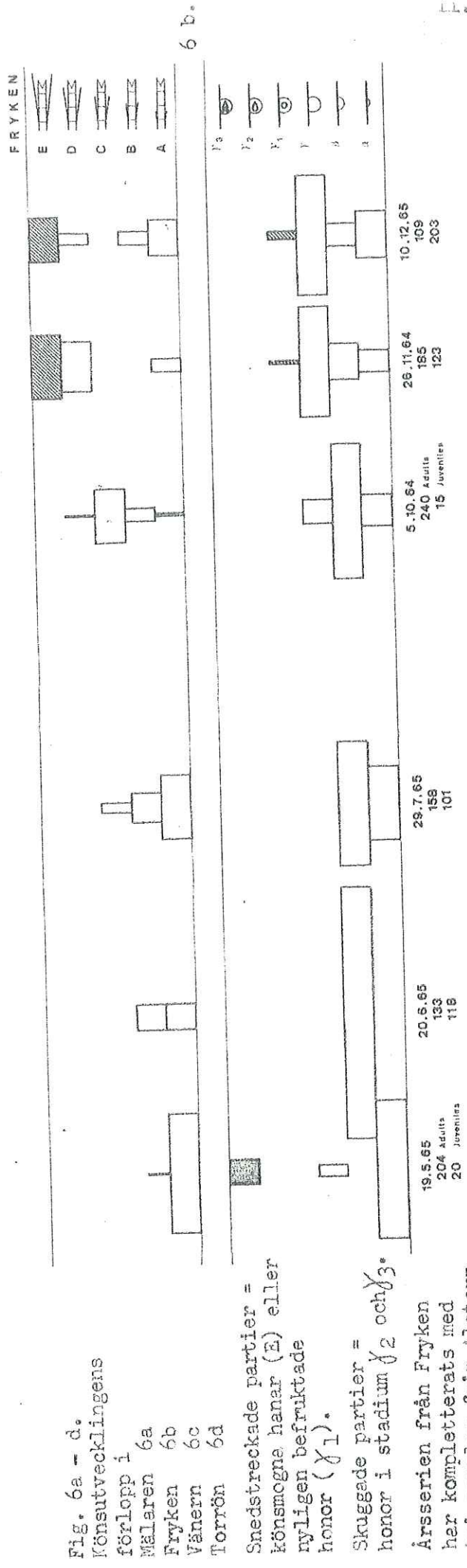
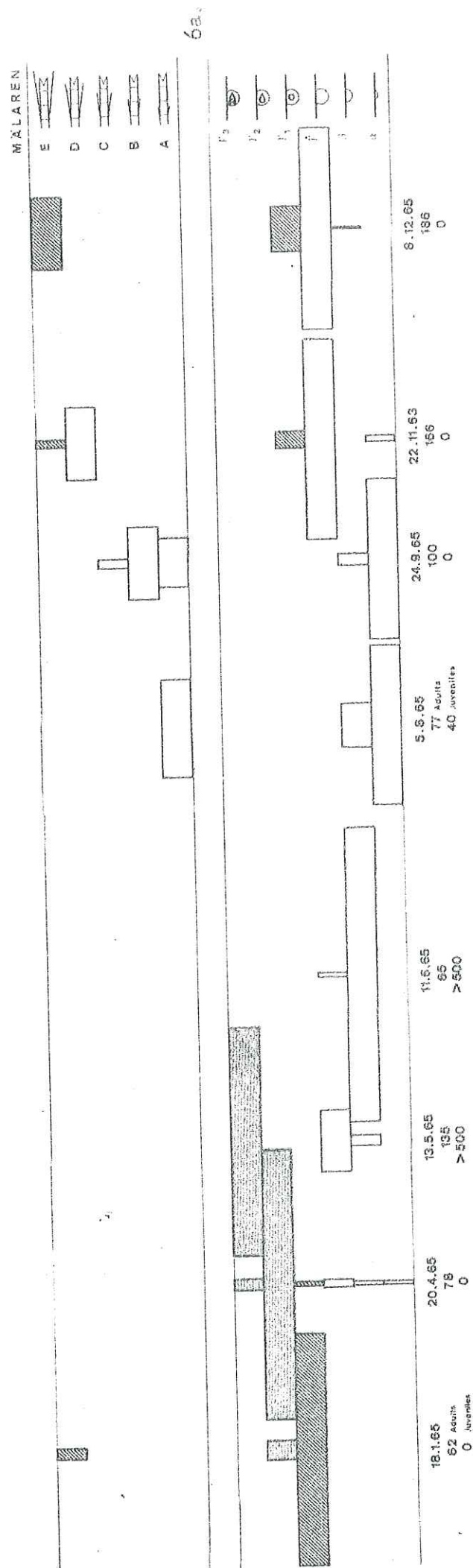


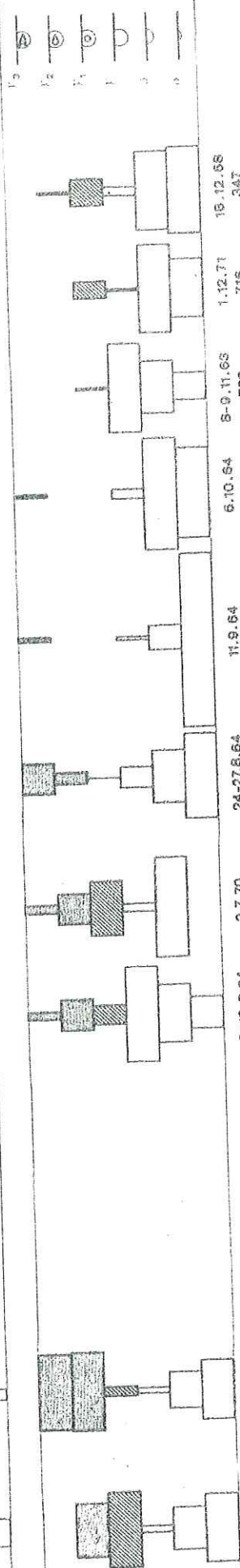
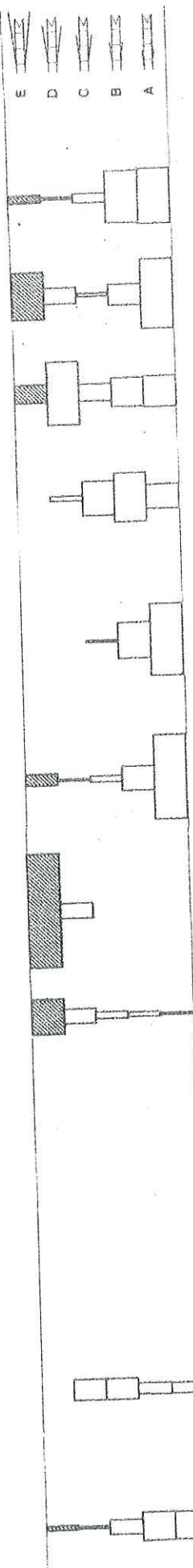
Fig. 6a - d.
 Könsutvecklingens
 förlopp i
 Mälaren 6a
 Fryken 6b
 Väneren 6c
 Torrön 6d

Snedstreckade partier =
 köns mogna hanar (E) eller
 nyligen befruktade
 honor (χ_1).

Skuggade partier =
 honor i stadium χ_2 och χ_3 .

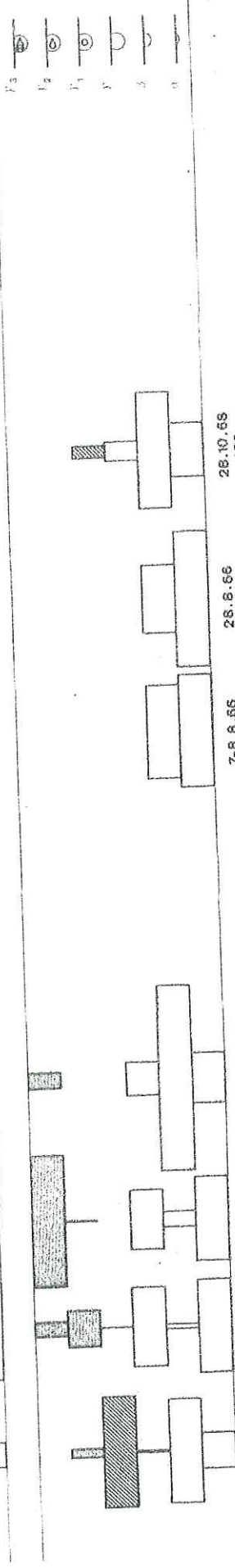
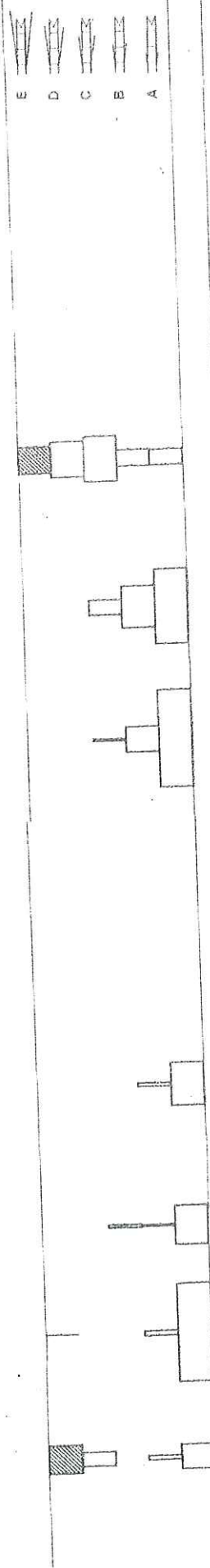
Årserien från Fryken
 har kompletterats med
 två samples från Alstern
 i juni och juli.

VÄNERN



6 c.

TORRÖN



6 d.

En jämförelse har gjorts med en senare tidpunkt i Mysisbeståndets utveckling. Under tiden kan man förutsätta att beståndet varit mycket tätt. Den 11.4.1967 och 16.4.1971 insamlades material på samma sätt för en sådan jämförelse.

Om man bortser från de minsta, nyfödda exemplaren (felkälla) mellan 3 och 5 mm kan man konstatera att tillväxten minskat något (se kapitel IV:2 Längd och tillväxt). En förskjutning har även skett i proportionerna mellan olika kategorier så att mindre djur blivit talrikare. Könsutvecklingen är däremot i stort sett oförändrad.

	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
4.1967	0	0,3	1,4	12,2	22,0	21,5	9,0	3,5	3,6	3,1	5,3	7,2	7,4	3,5	0,1
4.1971	0,8	1,0	2,9	21,6	32,1	17,9	10,5	4,1	3,1	2,5	2,3	1,2	0	0	0
ning nskning	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-

Av tabellen att döma har 9 och 10 mm långa Mysis ökat starkt, dvs sådana som kommer att fortplanta sig första gången som tvååriga. Samtidigt har en minskning skett från 14 mm och uppåt. Det förefaller som om de ca 18 mm långa "omlekande" ettåriga honorna försvunnit, men genom att tillväxten överhuvudtaget har avtagit något, kan de tänkas ingå i samma längdklasser som tvååriga honor. Den 2.1.1972 finns en "topp" på 15 mm, vilket eventuellt tyder på detta. Något som samtidigt motsäger att det endast är en tillväxtminskning som inträffat bland de äldre honorna är att någon motsvarande antalsökning bland de mindre honorna ej inträffat förrän nere på 13 mm.

Slutsatsen av jämförelsen mellan 1967 och 1971 blir att könsutvecklingen ej ändrats, men att proportionen mellan ett- och tvååriga förskjutits och att tillväxten avtagit något. Övervägande skäl talar för att den ettåriga fraktionen minskat i proportion till den tvååriga. Detta skulle i sin tur innebära att livscykeln har ändrats så att den med tiden blivit mera olik den ursprungliga i Vättern.

Fryken-Alstern. Fig. 6 b. Livscykeln är tvåårig. Fortplantningen inträffar på vintern. Den börjar och slutar några dagar tidigare än i Mälaren. I varje sample finns de två årsklasserna representerade och tydligt skilda från varandra. De könsmogna, tvååriga hanarna dör efter parningen som de ettåriga i Mälaren och en fraktion ett år äldre honor ingår bland de djur som fortplantar sig. De äldre honorna åstadkommer på så sätt ett genflöde mellan de två årsklasserna genom att de parar sig med de yngre hanarna. Även om materialet tyder på att de två årsklasserna för övrigt är klart skilda från varandra, kan det ej uteslutas att vissa exemplar hinner bli könsmogna redan första året.

Vänern. Fig. 6 c. Samma utvecklingsfas inträffar hos båda könen två gånger årligen med ungefär ett halvårs intervall. Fortplantningen sker som i Mälaren på vintern, men även på sommaren. Under vintern förekommer som i Fryken små, utvecklade Mysis vid

sidan om de, som då fortplantar sig. I Vänern utvecklas dessa små exemplar under våren och försommaren ganska hastigt till könsmognad och sommarfortplantning. (De är något mindre och yngre än Mysis i Fryken.)

Det är tydligt att det i Vänern rör sig om en annan population med samma utvecklingsmönster men med ett halvårs förskjutning.

Man kan återfinna honor som tillhör den äldre generationen av båda populationerna. (Sommarfortplantning 20.1.1965, 6.4.1965 och 8.6.1964, vinterfortplantning 1.12.1971, 18.12.1968 och 6.4.1965.) Den 8.6.1964 kan man dessutom se att dessa äldre honor parar sig något tidigare än den yngre generationens honor. Motsvarigheten har tidigare beskrivits för vinterfortplantningen i Mälaren (Fig. 4). Könsmogna hanar och nybefruktade honor finns ej under hösten (sept.-okt.) mellan de två fortplantningsperioderna. Under våren finns material från januari och april och det tyder på ett avbrott i fortplantningen under denna tid. Könsmogna hanar saknas i april.

När det gäller att avgöra om respektive livscykel är ett- eller två-årig är osäkerheten delvis stor. Majoriteten fortplantar sig i varje fall som ettåriga och det är möjligt att i några samples urskilja exemplar som sannolikt är tvååriga. Den 8-10.6.1964 fanns hanar i A, B och C som är 13-15 mm långa (jämför Alstern 20.6.1965). Dessa är troligen tvååriga med vinterfortplantning annars skulle de vid den längden varit könsmogna. Frågan om det förekommer tvååriga med sommarfortplantning måste tills vidare lämnas öppen.

Övriga sjöar. Mysis' miljö i Vänern är speciell (se "Sjöarna" sid. 6) särskilt i termiskt hänseende. Eftersom det kunde misstänkas att detta påverkade Mysis' fortplantningscykel gjordes en inventering av ett trettiotal sjöar för att utvärdera om sommarfortplantning existerade i andra vatten. I sex av dessa påträffades sommarfortplantning under juli, och i några andra sjöar antogs med ledning av material, insamlat under andra årstider, sommarfortplantning förekomma utan att direkta bevis förelåg. Flera av dessa har senare visat sig vara tvååriga med vinterfortplantning, t ex Fryken och Skiren (Fürst och Nyman 1969).

Yxningen som hade sommarfortplantning ansågs vara lämplig att följa upp som jämförelse till Vänern. Material föreligger från två djupområden från varje isfri månad utom september.

Några större avvikelser jämfört med Vänern har ej kunnat konstateras. Vinter- och sommarfortplantningen har vardera en utsträckning på ungefär 5 månader.

Slutlängden hos respektive kön i Yxningen skiljer sig endast föga från Vänern. Samtidigt har man som i Vänern en avsevärd skillnad i slutlängd mellan vinter- och sommarpopulationen (Fig. 7 och 8). Sannolikt sammanhänger detta med att tillväxten hos sommarpopulationen är obetydlig under vintern precis som i Vänern.

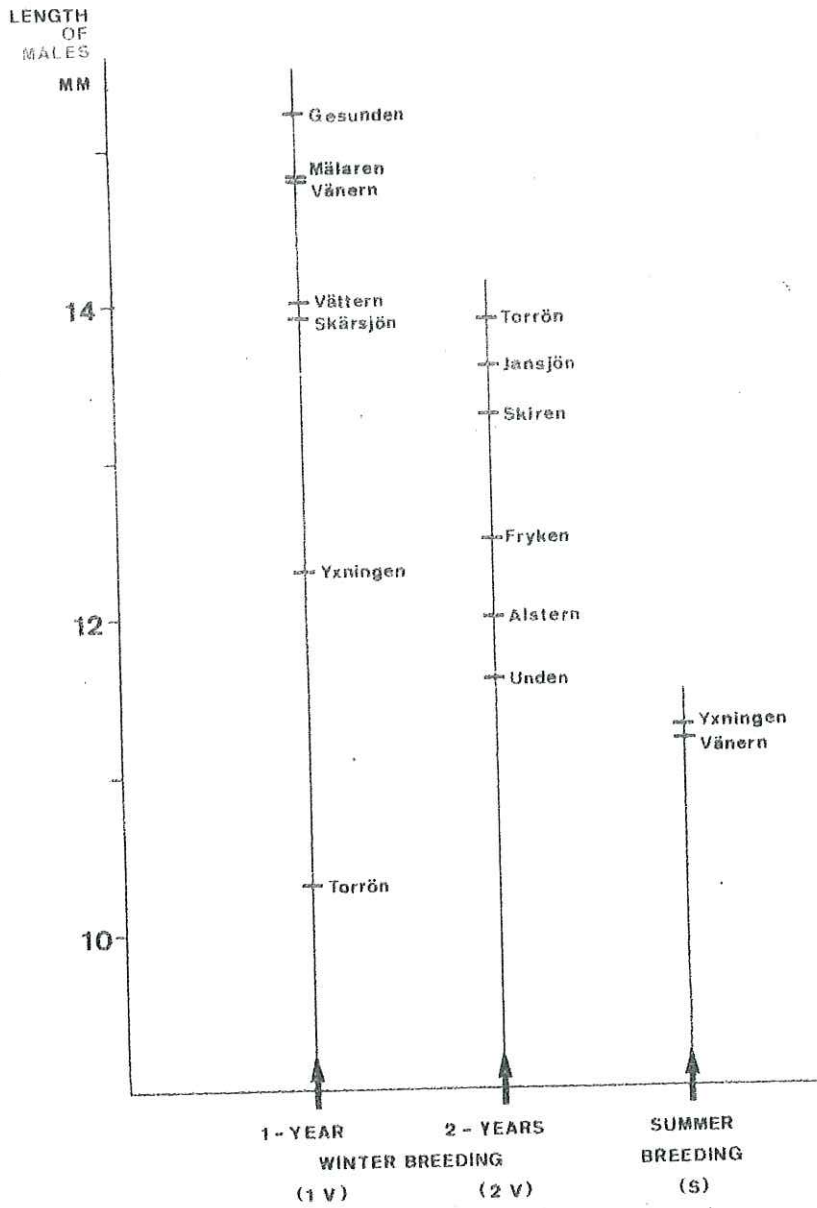


Fig. 7. Slutlängden hos hanar från olika Mysis-populationer, som fördelats efter typ av livscykel.

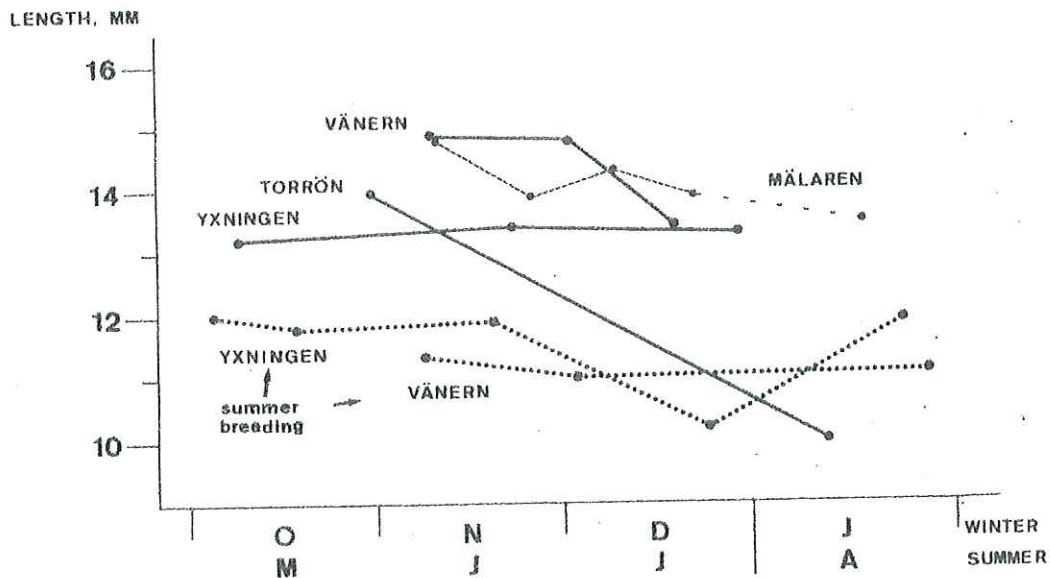


Fig. 8. Slutlängden hos hanar från olika Mysis-populationer under parningsperiodens förlopp.

Vinterpopulationen tycks åtminstone huvudsakligen vara ettårig, det är osäkert om enstaka tvååriga förekommer. Den äldre generationens honor ("omlekare") är ganska talrika (se kapitel III:6 Definitioner sid. 6).

Sommarpopulationen är huvudsakligen ettårig, men det finns ett icke obetydligt inslag av djur som bedöms vara tvååriga, t ex 28.12.1968. De är då outvecklade och mellan 14 och 19 mm. Sannolikt är de för stora för att vara tvååriga och tillhöra vinterpopulationen. Den äldre generationens honor utgör en stor proportion av samtliga djur och parar sig före de yngre.

I vissa fall finns goda samples från flera årstider från samma sjö och det blir möjligt att t ex särskilja ett- och tvååriga populationer. I Tabell 1 har följande beteckningar använts

x denna typ av fortplantning har påträffats.
Antalet kryss anger uppskattade proportioner mellan olika kategorier.

- denna typ av fortplantning bedöms som obefintlig.

Om beteckning saknas, finns ej tillräcklig information.

Fig. 9 visar de lokaler som ingår i Tabell 1.

Tabell 1.

	V i n t e r			S o m m a r	
	Ettårig	Tvåårig	"Omlékare"	Ettårig	"Omlékare"
27 Mälaren	xxx	-	x	-	
30 Vättern	xxx	(x)	x	-	
9 Torrön (1966-72)	x	xx	x	-	
24 Vänern	xx	(x)	x	xx	x
31 Yxningen	xx		xx	xx	xx
13 Fryken		xxx	x	-	
14 Alstern	-	xxx	x	-	
5 Jansjön	xx	xx	xx	-	
6 Blåsjön (1968-70)	xxx	x	x	-	
1 Kusträsk	-	xxx	xx	-	
2 Stora Bygdeträsk	xxx		xx	-	
3 Bjursjön	xxx		xx	-	
4 Betarsjön	xxx		xx	-	
8 Gesunden	xx	-	x	-	
7 Graningesjön	xxx		x	-	
10 Siljan		xx	xx	-	
11 Salbosjön		xx	xx	-	

	V i n t e r			S o m m a r	
	Ettårig	Tvåårig	"Omlekare"	Ettårig	"Omlekare"
12 Aspsjön	xxx	-	x	-	
15 Kymmen	x	xxx	x	-	
16 Rinnen (Lundberg 1957)	xxx		x	-	
21 Stora Le		xxx	x	-	
17 Foxen	xxx		x	-	
18 Lelången	xx			xx	
19 Ärtingen	xx	-	x	xx	
20 Grann	xx	-		xx	
23 Änimmen	xx		x	xx	
22 Kappebosjön (Holmquist 1959)	xxx		x	-	
29 Unden		xx	xx	-	
25 Ölen	xxx	-	x	-	
26 Hjälmare	xxx	-	x	-	
28 Skiren		xxx	x	-	
32 Åsunden	xx		x	x	
33 Storsjön	xxx	-	x	-	
34 Hummeln		xxx	x	-	
35 Mjörn	xxx	-	x	-	
36 Skärsjön	xxx	-	x	-	
37 Ivösjön (Holmquist 1959)	xxx	-	x	-	
38 Furesö (Holmquist 1959)	xxx	-	x	-	
39 Vansjö	xxx		x	-	
40 Lyseren	xxx			-	
41 Öyeren		xxx	x	-	
Stokkelandsvann (Jaeren, Norge)	xxx	-	x	-	
Polmakvattnet (N. Finland)	-	xxx	x	-	
42 Bottenviken (Hessle och Vallin 1932)	xxx			-	
43 Östersjön (Hessle och Vallin 1932)	xx			xx	
44 Gamlebyviken (Hessle och Vallin 1932)	xx			xx	

1. Kusträsk
2. St. Bygdeträsk
3. Bjursjön
4. Betarsjön
5. Jansjön
6. Blåsjön

7. Graningesjön
8. Gesunden
9. Torrön
10. Siljan
11. Salbosjön
12. Aspsjön

13. Fryken
14. Alstern
15. Kymmen
16. Rinnen
17. Foxen
18. Lelången
19. Ärtingen
20. Grann
21. St. Le
22. Kappebosjön (H)
23. Ånimmen
24. Vänern
25. Ölen
26. Hjälmarens
27. Mälaren
28. Skiren
29. Unden
30. Vättern
31. Yxningen
32. Åsunden
33. Storsjön
34. Hummeln
35. Mjörn
36. Skärsjön
37. Ivösjön (H)
38. Furesö (H)
39. Vansjö
40. Lyseren
41. Öyeren
42. Bottenviken (HoV)
42. Bottenhavet "
43. Östersjön "
44. Gamlebyviken "

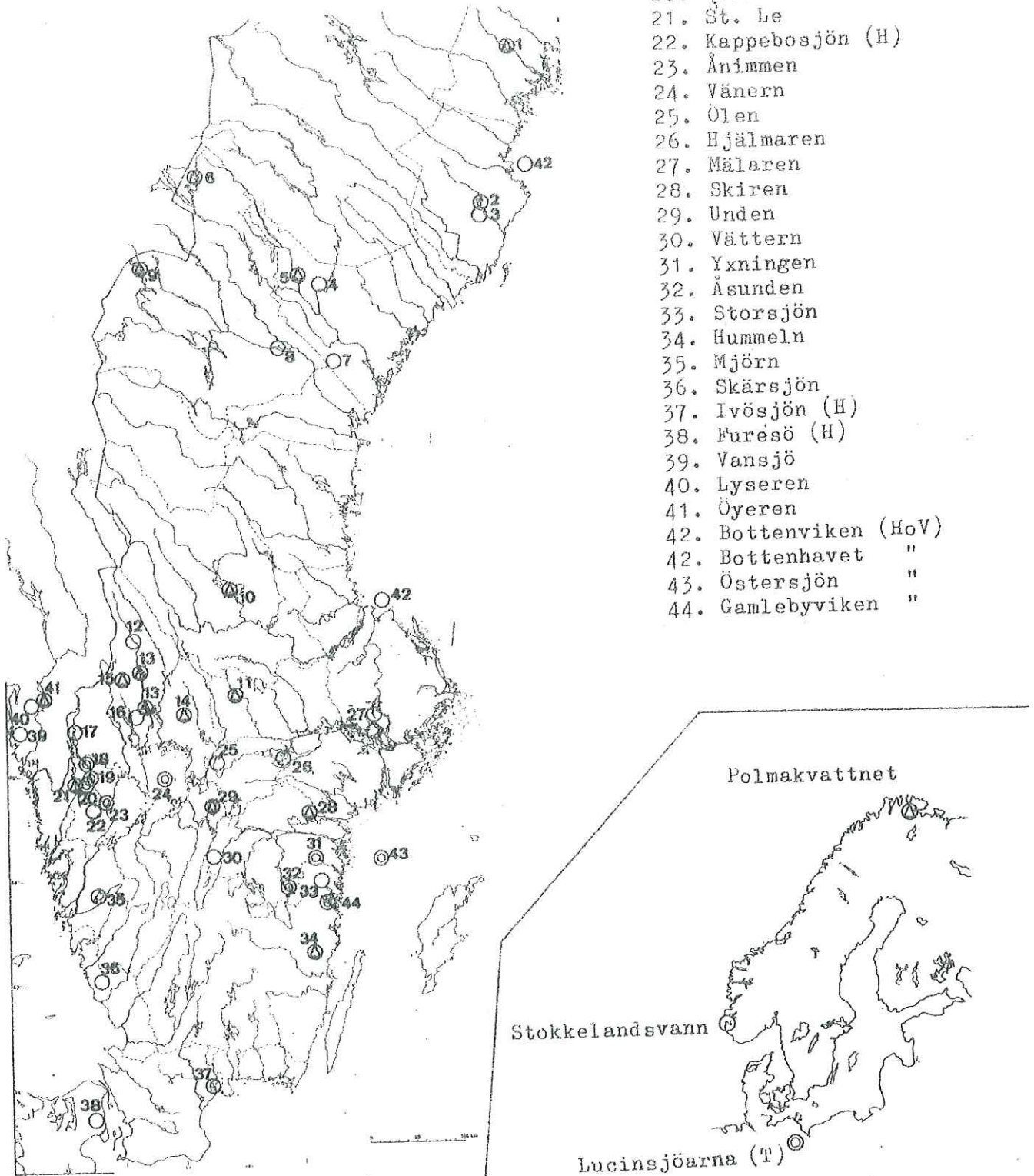


Fig. 9. Livscyklernas geografiska fördelning. Den dominerande typen anges.

- | | | |
|-----------------|---|--|
| Enkel ring | - | ettårig vinterfortplantning (1V) |
| Triangel i ring | - | tvåårig " (2V) |
| Dubbel ring | - | både sommar- och vinterfortplantning (S) |

I sjöarna med nr. 2, 3, 4, 7, 15, 17 har materialet tolkats med viss reservation.
(H): Holmquist 1959, (HoV): Hessle och Vallin 1934, (T): Thienemann 1925.

Tabell 2 Fysikaliska och kemiska data

Sjö	Nr	Typ av fortpl.	Datum	Max. djup m	Yta km ²	H ö h m	Sikt- djup m	Färg mg Pt/l	µS ₂₀	KNO ₃ mg/l ⁴	Ca mg/l
Gesunden	8	1-V	20.2.64	41	29,5	208	6,5	17	38		6,1
Hjälmaren	26	1-V	10.7.66	22	480	21,9	1,7				
Mälaren (A)	27	1-V	10.8.65	64	1162	0,5	4,8	23	170		25,3
Vättern	30	1-V	23.7.64	119	1899	89	10,5	6	95	10	8,8
Storsjön	33	1-V	21.10.65	35	10,8	13	5,1	27	106		25,7
Hjörn	35	1-V	26.7.65	48,2	55,5	58,1	2,9	35	85	23	9,2
Skärsjön	36	1-V	6.12.64	26	3,1	146	-	-	79	12	-
Ivösjön (A)	37	1-V	21.9.55	50	54,2	5,8	5,2	20	110	-	22,0
Furesö (H)	38	1-V	24.7.54	36	9,4	20	2,4 ^{x)}	-		37	47-59
Stokkelandsvann	45	1-V	6.5.65	17			1,5	40	112	-	10,3
Jansjön	5	2-V	2.9.64	35	4,5	212,1			31		
Blåsjön (G ¹)	6	2-V	hela året	147	39,96	435	9,5- 13,5		23,2- 26,4		
Torrön	9	1+2-V	8.8.66	115	94,4	411	6,5	20	17	-	0,9
Siljan	10	2-V	21.9.65	120	289	161	5	32	27	-	3,5
Salbosjön (W)	11	2-V	21.3.65	53	4,4	163	ca 5	40	35	-	3,5-4
Fryken	13	2-V	29.7.65	120	45,9	61,6	4,2	35	26	25	2,4
Alstern	14	2-V	29.7.65	70	9,5	157,7	9	18	30	10	2,8
Stora Le	21	2-V	27.7.65	99	137	102	7	25	37	16	3,2
Skiren	28	2-V	29.6.67	44,5							
Unden	29	2-V	31.7.65	93	95,4	117	13	20	35	15	4,4
Hummeln (L)	34	2-V	21.8.68	61	6,3	54,8	5,4	15-20	84	32	9,2
Lelången	18	S	28.7.65	61	54,9	93,7	8,0	22	36	18	4,4
Åstingen	19	S	28.7.65	25	5,9	93,7	6,0	25	46	10	5,2
Grann	20	S	27.7.65	42,4	6,5	101,3	5,2	32	44	24	5,2
Ännumen	23	S	27.7.65	29,4	16,1	47,2	4,4	37	94	23	7,6
Vänern (G ²)	24	S	9.11.63	98	5500	44,5	4,5	-	-	26	5,9
Vänern (P)			21.7.60					30	69	-	-
Yxningen	31	S	24.7.70	75	31,3	38	5,5	15	74	15	10,4
Åsunden	32	S	31.7.66	52	58	86	7,0	17	91	-	10
Ganlebyviken	44	S	25.7.64	60		0	-	-	9540	-	-

x) = uppskattade värden

A = Ahl, T. muntl.

G¹ = Grimås, U. (1970), G² = Grimås, U. (1961)

H = Holmquist (1969)

L = Lettevall, U. muntl.

P = Pejler (1965)

W = Westin (1967)

Mysis relicta uppges ha enbart vinterfortplantning i de finska sjöarna, i Furesö i Danmark, i de tyska sjöarna (utom Lucinsjöarna och eventuellt Dratzigsee), i Lough Derg på Irland samt i Jeniseis nedre lopp (jämför förteckning på sid. 3).

I Nord Amerika har exemplar av Mysis med sommarfortplantning påträffats vid sidan om den dominerande vinterfortplantningen i Green Lake (Juday och Birge 1927). I Great Slave Lake sker fortplantningen på vintern vid två års ålder (Larkin 1948, Holmquist 1959).

I Östersjön har Hessle och Vallin (1930) undersökt Mysis' fortplantningstider. I de centrala delarna av mellersta Östersjön (nr 43 på kartan) och i Gamlebyviken (nr 44) är fortplantningen "ganska jämnt fördelad över hela året och äger således rum även mitt under själva högsommaren". Att sommarfortplantningen särskilt i Gamlebyviken skulle "i likhet med vad Ekman framhåller för Vänern, vara en från vinterfortplantningen isolerad företeelse av underordnad betydelse, är tydligen ej fallet". "I Ålands hav, Bottenhavet och Bottenviken ha vi kunnat konstatera en vinterfortplantning eller rättare sagt ett uppehåll i fortplantningen under sommarmånaderna juni och juli (aug.)". Fortplantningen börjar redan i augusti i Ålands hav medan den i Bottenviken börjar senare än i oktober. Det som tycks skilja vid en jämförelse mellan Östersjön - Gamlebyviken och Vänern är månaderna september och oktober. Både honor med embryoner och hanar med fullt utvecklade kopulationsben uppträder vid denna årstid.

Cechova (1961) uppger för Rigabukten att embryobärande honor uppträder hela sommaren men att Mysis huvudsakligen fortplantar sig under vinterperioden

IV:2 Längd och tillväxt. I samtliga sjöar finns minst två generationer honor, men om tillväxten är långsam är det omöjligt att klart skilja dem åt genom längdmätning.

De äldre honorna inleder parningen (Fig. 4). Om fortplantningsperioden är utdragen (ex. Vänern) parar sig därefter de större honorna inom den yngre generationen och sist de minsta.

I könsmoget stadium är hanarna något kortare än honorna i samma generation (Fig. 4). Eftersom alla hanar dör efter parningen finns en möjlighet att jämföra tillväxten i olika sjöar om man begagnar slutlängden hos köns mogna hanar (E). Hanarna kan vara olika gamla, men i så fall antingen ett eller två år.

I Fig. 8 jämförs slutlängden hos köns mogna hanar under parningsperioden. Inom samma sjö är slutlängden konstant eller svagt sjunkande vilket tyder på att visserligen större exemplar kan inleda parningen och sedan dö, men att de mindre hanarna i stort sett uppnår samma slutlängd när de senare under parningsperioden blir köns mogna.

Vid en jämförelse mellan sjöarna finner man följande (Fig. 7). Ettåriga med vinterfortplantning är över 13 mm långa. Tvååriga är ofta kortare trots att de är äldre, men i de nordligaste populationerna, Kusträsk (1), Jansjön (5) och Torrön (9), når slutlängden upp till de ettårigas.

Sommarpopulationerna i Väneren och Yxningen (31) som åtminstone till övervägande del är ettåriga är, näst Torrön, minst. De är betydligt mindre än vinterpopulationerna i samma sjöar.

I Fryken (13), Alstern (14) och Uden (29), som är näringsfattiga och relativt djupa sjöar, har den långsammaste tillväxten påträffats. Livscykeln är tvåårig. Den bästa tillväxten har Mysis i Gesunden (8). Detta är den översta lokalen för arten i Indalsälven. Vid sampling har få djur erhållits per tidsenhet, vilket tyder på att beståndet här är glesare än i de övriga sjöarna. Sjön genomströmmas av älven och en omfattande utspolning har konstaterats. Tillväxten är även god på den sydligaste lokalen i Sverige, Ivösjön (37) (Holmquist 1959). Detta är en eutrof sjö liksom Mälaren (27). Livscykeln i de tre senaste sjöarna är ettårig.

I Torrön (9) uppnådde Mysispopulationen i det närmaste sitt mättnadsvärde innan den dominerande fiskarten, röding, inledde predationen (Furst 1966, 1972). Under denna tid hade man hos Mysis en kombination av hög överlevnad och god tillväxt. En jämförelse mellan 1966-67 och 1971-72 visar bl a att tillväxten senare avtagit. Den enda förändringen av tänkbar betydelse i sjön under tiden är täthetsökningen inom arten. Samma utvecklingsstadier av Mysis har valts ut för denna jämförelse, nämligen ettåriga hanar och juvenila. Medellängden har minskat från 10,0 till 9,5 mm. Skillnaden är statistiskt säker ($P \leq 0,001$).

Efter att Mysis överförts från Jansjön till Blåsjön (Furst 1965, 1972) ökade längdtillväxten jämfört med Jansjön för att därefter åter minska. Följande tabell (med siffror i procent) är endast ett exempel ur ett större material där samma trend är genomgående.

mm	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
Jansjön 10.10.1966 178 ex	0,6	0,6	2,8	36,5	38,2	7,3	0,6	3,9	7,9	2,2	motsvarande material använt 1964 för in- troduktionen i Blåsjön
Blåsjön 9.10.1968 125 ex			5,6	6,4	14,4	37,6	28,0	7,2	0,8		4 år efter introduk- tionen
Blåsjön 13.10.1970 177 ex	1,1	7,9	6,8	18,6	45,2	18,1	1,7	0,6			6 år efter introduk- tionen

Vinterperioden innebär att vinterpopulationerna (dvs populationerna med vinterfortplantning) och sommarpopulationerna visserligen påverkas av samma faktorer, men dessa får olika effekt beroende på att de två populationerna befinner sig i skilda utvecklingsstadier.

Ettåriga Mysis med vinterfortplantning påverkas på sätt och vis ej av vinterperiodens låga temperatur och kanske sämre näringstillgång. Hanarna dör och de embryobärande honorna tillväxer ej (se Mälaren (1V)). Ett skalbyte skulle sannolikt orsaka förlust av embryonerna.

Följande tabell visar hur medellängden i olika utvecklingsstadier förändras under vinterns lopp i Vätern (S).

	♂♂					♀♀					juvenila	
	E	D	C	B	A	γ_3	γ_2	γ_1	γ	β		α
20.1.1965 243 ex	12,0	13,0	10,8	9,4	8,2		14,1	13,7	14,4	12,9	9,5	6,4
6.4.1965 400 ex		10,6	9,3	9,1	8,6	13,6	13,2	12,9	13,6	12,0	8,9	6,9
differens		-2,4	-1,5	-0,3	+0,4		-0,9	-0,8	0,8	-0,9	-0,6	+0,5

Medellängderna "minskar" under de 8 veckorna. Inga ungar som kunnat påverka medellängderna har fötts. Dödligheten hos köns mogna hanar accentuerar den "sjunkande" medellängden i berörda stadier. Skälömsning och könsutveckling pågår, men tillväxten är samtidigt tillbakahållen.

Slutlängden (Fig. 8) hos hanar som tillhör sommarpopulationen är lägre jämfört med vinterpopulationen trots att de förra är ungefär två månader äldre. Sannolikt ligger förklaringen i att tillväxten under vinterns ca 5 månader är tillbakahållen.

Sammanfattningsvis tycks Mysis' tillväxt under året påverkas främst av näringstillgången eftersom den bästa tillväxten finns i glesa bestånd eller eutrofa sjöar. Temperaturen inverkan är mindre säker. Mysis, som ej deltar i fortplantningen under vintern, växer ej i takt med könsutvecklingen, men detta behöver ej vara en direkt följd enbart av låg temperatur, utan kan även bero på att primärproduktionen är låg.

IV:3 Antal embryoner per hona. Vid räkning av embryoner har endast oskadade honor utan luckor i marsupiet efter förlorade embryoner medtagits. Figurerna visar ej den verkliga frekvensen honor i olika längder utan endast sådana där embryonerna räknats.

I Vättern och Torrön är antalet embryoner hos båda populationerna i det närmaste lika (Fig. 10). Honorna i Vättern är ettåriga liksom de minsta i Torrön vid tiden för räkningen. Resten av honorna i Torrön är tvååriga och detta är en viktig skillnad. En jämförelse av antalet embryoner i Torrön mellan den 11.4.1967 och 16.4.1971 visar en svag (men ej signifikant) minskning. Materialet är dock för litet för att säkra slutsatser skall kunna dras.

	honnas längd mm	11	12	13
11.4.1967	antal honor	13	19	13
	medeltal embryoner/hona	7,2	10,0	10,1
16.4.1971	antal honor	8	8	4
	medeltal embryoner/hona	7,0	9,0	9,75

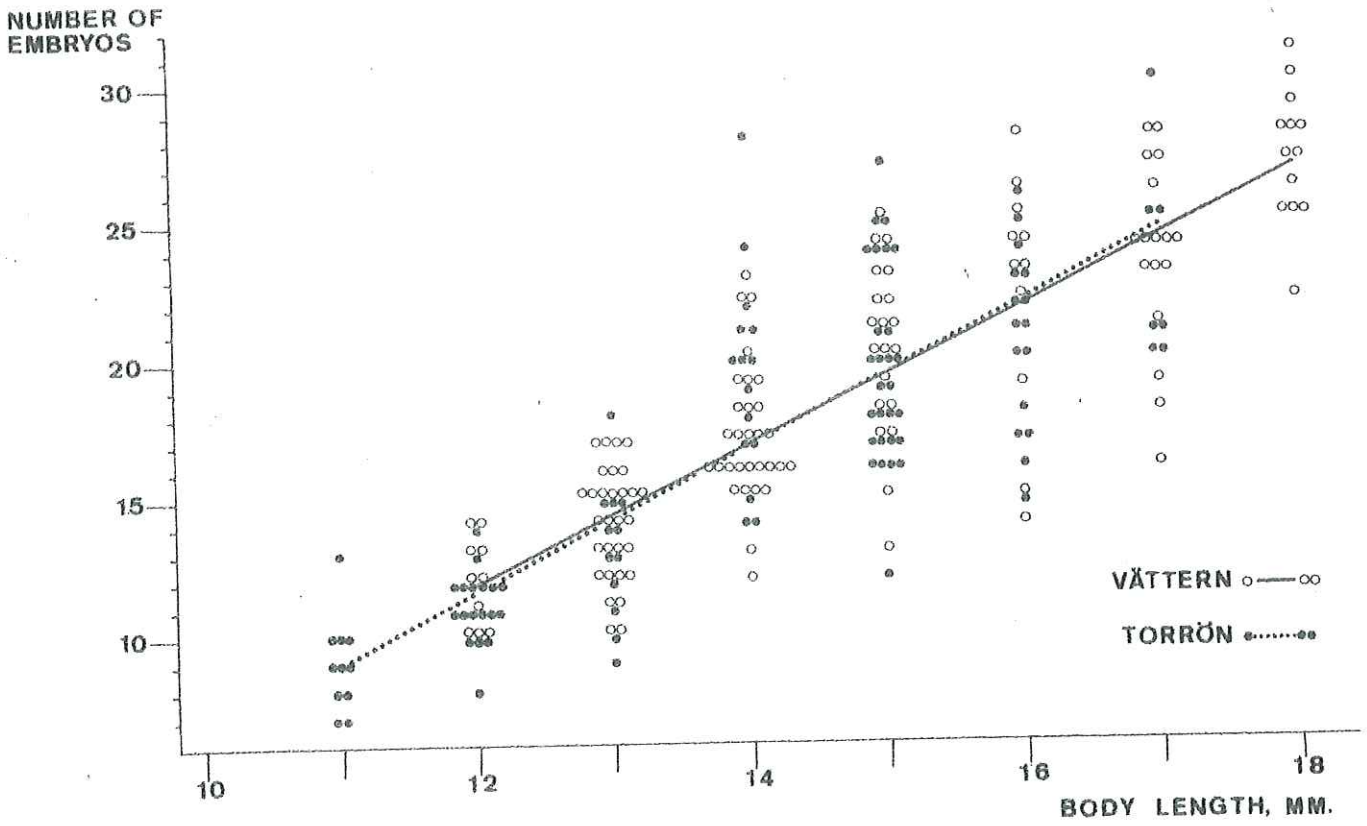


Fig. 10. Antal embryoner per hona. Vätern 16.1.1972, 131 ex. ($\delta_1, \delta_2, \delta_3$) och Torrön 2.1.1972, 109 ex. (δ_1, δ_2).

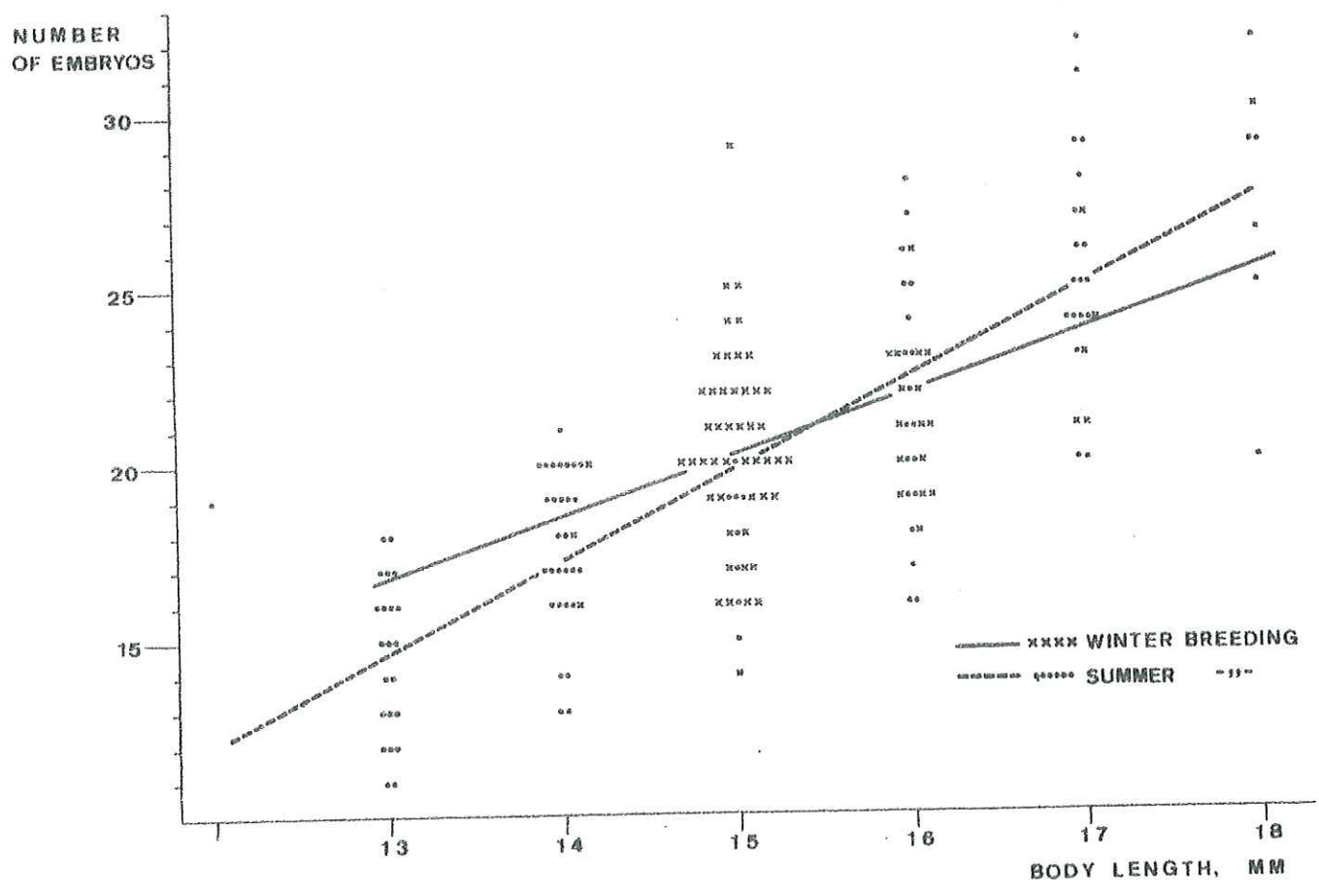


Fig. 11. Antal embryoner per hona i Yxningen. Vinterpopulationen 22.10.1969 och 28.12.1968, 72 ex. (δ_1). Sommarpopulationen 18.6.1970 och 23.7.1970, 101 ex. (δ_1).

Vid dessa tillfällen består materialet huvudsakligen av små ettåriga honor. Från Yxningen (S) jämförs populationerna med sommar- respektive vinterfortplantning i Fig. 11. Antalet embryoner är nästan samma. Detta gäller även för Vänern (materialet ej redovisat).

Hos många crustaceer har ett samband mellan kullstorlek och kroppsstorlek konstaterats. Jensen (1958) har visat att äggantalet nästan är en exakt funktion av honans volym hos flera crustaceer tillhörande Malacostraca. I Fig. 10 visas antalet embryoner hos Mysis relicta. En statistisk bedömning av sambandet mellan antal embryoner och honornas längd visar att detta kan beskrivas med en rät linje.

Mc Laren (1965) har konstaterat att temperatur och kroppsstorlek har störst inverkan på kullstorlekarna, men tillgången på näring är även viktig.

Vid samma längd har honor från de långsammast växande populationerna, t ex Fryken, ett lågt antal embryoner och från de snabbast växande på samma breddgrad, t ex Mälaren, ett högt antal. I Fig. 12 visas emellertid att förhållandet mellan tillväxt och antal embryoner inte tyder på något säkert samband, om man tar hänsyn till hela materialet. (Korrelationskoefficienten 0,55 är ej statistiskt säker.) Om tillväxten är ett mått på näringstillgången får man ej heller ett säkert samband mellan näringstillgång och antal embryoner. Det är tydligen endast om man jämför ytterligheterna, som man kan få samband mellan näringstillgång (via tillväxten) och antal embryoner. Detta förefaller adekvat på biologiska grunder om man jämför med t ex fåglar och fiskar.

Sommarpopulationerna i Vänern och Yxningen faller utanför ramen på så sätt att antalet embryoner är "för högt" i förhållande till slutlängden. (Tillväxten hålls tillbaka i varje fall under vintern i dessa populationer.) Det höga relativa antalet embryoner kompenseras i viss mån det faktum att djuren är korta.

IV:4 Morfologisk jämförelse. Ett antal Mysis från de båda populationerna i Vänern i samma könsnadsstadium har jämförts med avseende på eventuella morfologiska olikheter.

Inga skillnader har emellertid upptäckts på de organ som jämförts, nämligen telson, antennfjäll (antennal scale), I och II maxill, uropoder, 4:e pleopoden, tungplatta och ett par andra organ, som ingår i apparaten för födoupptagning.

Holmquist sammanfattar beträffande morfologiska skillnader hos de av henne studerade populationerna att det tycks förekomma någon variation mellan dem men att denna ej ger anledning att tala om geografiska raser. Inte ens mellan europeiska och amerikanska populationer finns någon distinkt skillnad hos olika organ.

IV:5 Ekologisk jämförelse. Ingen direkt jämförelse har gjorts mellan vinter- och sommarpopulationerna, men man kan anta att en skillnad automatiskt föreligger i fråga om diet eftersom de två populationerna alternerar ifråga om kroppsstorlek under året. Grese (1956), Cechova (1961) har studerat skillnaden i maginnehåll hos små och stora exemplar av Mysis relicta och funnit att födans storlek står i proportion till kroppsstorleken. Små individer levde huvudsakligen av små fytoplanktonarter, och stora individer av större fytoplanktonarter. Detritus och rester av zooplankton, vilket ibland tolkas som rester av rov, påträffades i högre grad hos större djur. Southern och Gardiner (1926) och Larkin (1948) observerade att adulta Mysis var känsligare för ljus (negativt fototaktiska) än juvenila. Cechova (1961) har i Östersjön funnit att små exemplar av Mysis relicta börjar sin uppåtvandring i skymningen tidigare än stora, stiger högre och dröjer i gryningen kvar längre i pelagialen än stora exemplar. Under dagsljus finns alla storleksgrupper närmast botten. Cechova har tolkat detta så att små Mysis för att ha tillgång till fytoplankton lämpligen borde vara mindre känsliga för ljus.

Om samma skillnad i näringsval föreligger hos vinter- och sommarpopulationerna är det en väsentlig ekologisk olikhet vid varje särskild tidpunkt. Den bör minska konkurrensen mellan populationerna under vegetationsperioden samtidigt som tillgången på fytoplankton är god. Under vintern bör däremot sommarpopulationen vara hänvisad till i stort sett samma föda som vinterpopulationen. Detta kan betyda ökad konkurrens med hämmad tillväxt som följd. Tillväxten är, som tidigare visats för Vänern, tillbakahållen under denna årstid. Å andra sidan är det tänkbart att sommarpopulationen anpassat sig till konkurrensen med vinterpopulationen genom att vara mindre, dvs genom att äta föda av mindre storlek. Som nämnts kompenseras den kortare kroppslängden med ökad fruktsamhet.

I Fig. 13 och 14 visas storleksfördelningen av Mysis på skilda djupområden. De punkterade linjerna anger inom vilka storleksklasser, som fortplantning försiggår.

De tre fortplantningstyperna representeras av olika sjöar. Både Vänern och Yxningen med sommarfortplantning har i två fall medtagits som jämförelse eftersom dessa sjöar är så olika till sin karaktär. I alla sjöar utom Yxningen har den grundare provtagningsstationen legat på sluttningen ut mot den djupare.

En jämförelse mellan provtagningsstationer kan ej göras utan försiktighet eftersom varje sample endast anger relativa tal för de olika storleksklasserna. Vid samma tillfälle kan man t ex på olika djup i verkligheten ha samma antal stora djur per ytenhet, men förekomsten av ett stort antal små exemplar på grunt vatten kan ge intryck av att endast få stora finns på samma område.

Under de homoterma förhållandena har en omblandning av Mysisbeståndet skett i Vättern (1V) och Fryken (2V) i maj, samt i Vänern (S) och Mälaren (1V) i november. I Yxningen (S) finns däremot en skillnad i proportionerna mellan stora och små djur på olika djup. Under sommaren, när i allmänhet språngskikt utbildats, finns ett relativt litet

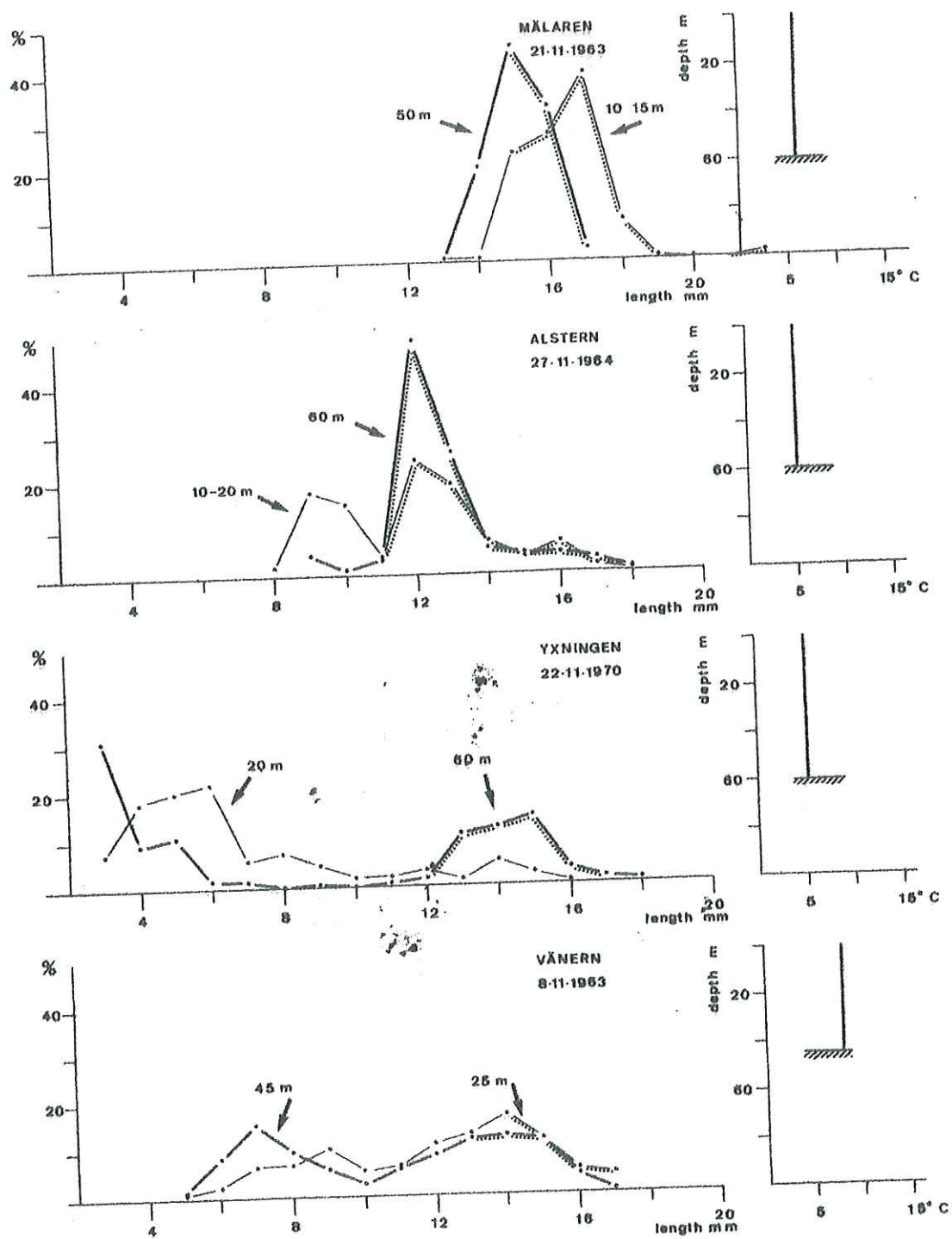


Fig. 13. Vinterfortplantning (punkterad linje) och längdfördelning på skilda djupområden i november. Mälaren (1V), Alstern (2V), Yxningen och Vänern (S).

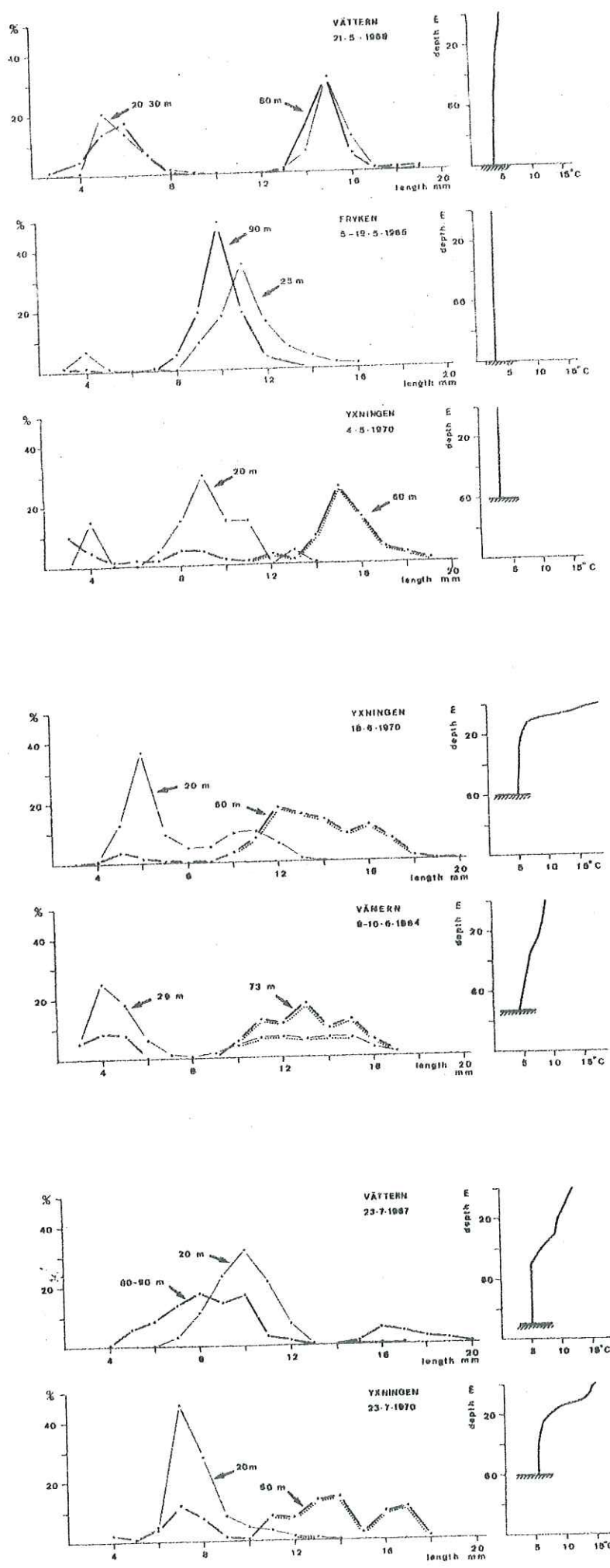


Fig. 14. Sommarfortplantning (punkterad linje) och längdfördelning på skilda djupområden under tre olika månader.

Maj - Vättern(1V), Fryken (2V)
 Yxningen (S).
 Juni - Yxningen, Vänern (S).
 Juli - Vättern, Yxningen.

antal stora exemplar på grunt vatten, men små finns i gengäld både djupt och grunt. I Yxningen (S) är detta särskilt tydligt under juni och juli, men i Vänern (S) finns bara en svag tendens (juni).

Vinterfortplantning förekommer i november både på djupet och tämligen grunt i Mälaren (1V), Alstern (2V) och Vänern (S). I Yxningen (S) finns inget exempel på fortplantning inom det mera avgränsade grundområdet på 15-20 m. Ekman (1920, sid 550) antog däremot beträffande Vänern att vinterfortplantningen försiggick i littoralregionen.

Sommarfortplantningen i Yxningen påträffas huvudsakligen på 60 m och delvis på 35 m men ej på 15-20 m. Detta överensstämmer helt med Ekman (1920) slutsatser från Vänern (se citat). Även övriga Mysis av motsvarande storlek men som inte deltar i fortplantningen uppehåller sig på samma djupområden. Orsaken till denna djupfördelning står sannolikt i samband med den högre ljusintensiteten och den större skillnad i temperatur mellan olika djupnivåer som råder under sommaren. Inga tecken tyder på att de djur, som fortplantar sig, har något från övriga av samma storlek avvikande beteende i fråga om utbredning i djupled.

Möjligheten att sommarfortplantningen skulle kunna framkallas parallellt inom flera sjöar under inverkan av för dessa sjöar eller delar av sjöar speciella miljöförhållanden (spatial isolation) förefaller helt utsluten med tanke på resultaten av de mycket väl dokumenterade undersökningarna av bl a dygnsvandringen (Beaton 1960) och direkta observationer (Robertson et al. 1968), som alla visar att populationerna är mycket rörliga och blandas effektivt.

Förutsättningar för skillnad i utveckling mellan sjöar skulle kunna finnas i Vänern (S) jämfört med Yxningen (S) och Årtingen (S). Vindhverkan genom ström och temperatur liksom trofigrad är mycket olika. Trots dessa ytterligheter när det gäller miljöskillnader är Mysisbestånden lika när det gäller livscyklerna.

IV:6 Miljöfaktorer. För att om möjligt klargöra om de olika livscyklerna står i någon viss relation till miljöfaktorer har några enkla samband prövats.

Temperatur. Så länge ett markerat språngskikt är utbildat är Mysispopulationen under den ljusa delen av dygnet fördelad längs bottenarna i profundalen. De står då under inflytande av olika temperaturnivåer beroende på vilket djup de råkar hamna på efter föregående natts dygnsvandring. Det aktuella genomsnittliga gradtalet för denna inverkan på hela populationen återfinns i närheten av själva profundalens medeldjup (Tabell 3, sid. 29).

Om man tar hänsyn till detta kan man möjligen men med stor osäkerhet ur tabellen utläsa en något lägre temperatur på denna nivå i de flesta sjöar med tvååriga Mysis än i sådana med ettåriga. Sjöarna med sommarfortplantning är mycket varierande i termiskt hänseende. Ytterligheterna är Vänern och den relativt grunda Årtingen (25 m). Under vintern är Vänern (S) och Vättern (1V) i allmänhet isfria.

Tabell 3 Temperaturskiktning

Sjö	Nr	Datum	Typ av fortpl.	ytan	T e m p e r a t u r								Max. djup	
					10	15	20	30	40	50	60	80		
Gesunden	8	22.7.62	1-V	13	12,5	12,5	11,5	8,0						41
Hjälmaren	26	10.7.66	1-V	18		18	17							22
Mälaren (A)	27	10.8.65	1-V	17,5	16,5		9,9	7,7						64
Vättern	30	23.7.64	1-V	12			9,5	9,0	6,5	5,0				119
Storsjön	33	21.10.65	1-V	10	10		6,8	6,0						35
Mjörn	35	26.7.65	1-V	17,2	17,2		10,0	8,8						48,2
Ivösjön (H) ^{x)}	37	21.9.55	1-V		15,8		9,4	8,0	7,5					50
Furesjö (H) ^{x)}	38	24.7.54	1-V		15,8	7,8	7,4	7,3						36
Blåsjön	6	24.7.70	2-V	12,0	10,5	9,0	6,5	5,1	4,8	4,8	4,8			147
Torrön	9	21.8.71	2-V	12,2	11,8	11,8	8,0	6,5	5,7	5,3	5,3			
Siljan (F)	10	9.8.63	2-V	17,0	10,3		7,6	7,5	6,6	6,4	5,9	5,9		120
Salbosjön (W)	11	24.9.65	2-V	12,9	11,2	7,7	6,3	5,6	5,4	5,5				53
Fryken	13	29.7.65	2-V	15,5	12,8	8,8	6,2	4,5	4,0					120
Alstern	14	29.7.65	2-V	17,2	8,0		6,2	5,8	5,5	5,4				70
Stora Le	21	27.7.65	2-V	13,0	11,5		6,0	5,0	4,2	4,0				99
Skiren	28	29.6.67	2-V	17,0	8,5	7,6	6,4	6,3						44,5
Unden	29	31.7.65	2-V	15,0	15,0		8,0							93
Hunneln (L)	34	21.8.68	2-V	19,2	8,7	7,0	6,2	4,6	4,6	4,6				61
Lelången	18	28.7.65	S	17,2	11,5		7,0							61
Ärtingen	19	28.7.65	S	17,9	8,5	7,5	7,1							25
Örann	20	27.7.65	S	18,2	8,0		5,6	5,0	4,8					42,4
Ännummen	23	27.7.65	S	17,0	11,3	8,8	7,1							29,4
Vänern (G) ^{x)}	24	31.7.63	S	18,5	15,0	14,5	13,5	7,2	5,9	5,6				98
Yxningen	31	24.7.70	S	14,8	12,9	9,4	7,5	6,1	5,6	5,6	5,6			75
Åsunden	32	31.7.66	S	18,2	11,4	9,2	8,0	7,8						52
Gamlebyviken	44	25.7.64	S	18,7	9,9	7,8		2,8		2,2				60

^{x)} = uppskattade värden efter temperaturkurvor

A = Ahl, T. muntl.

G = Grimås, U. (1970)

H = Holmquist (1959)

L = Lettevall, U. muntl.

P = Pajler (1965)

W = Westin (1967)

Hela vattenvolymen kyls ner starkt och temperaturen ligger endast någon eller några tiondels grader över fryspunkten. Temperaturen är då ca 2-3 grader lägre än i Fryken-Alstern (2V), Mälaren (1V) och Yxningen (S), som alla är istäckta under knappt fyra månader. I Östersjön är bottenvattnet kallare än i insjöarna, men genom att det bräckta vattnet har en annan fysiologisk inverkan på t ex Mysis än sötvatten kan temperaturförhållandena ej jämföras direkt med insjöarna.

Elektrolythalt. I Fig. 15 ställs elektrolythalt mätt som specifik ledningsförmåga (μS_{20}) i relation till typ av livscykel. Ledningsförmågan som representerar elektrolythalten anses här som ett grovt mått på trofigrad. I de sjöar där livscykeln är säkert klarlagd finns vissa samband. Alla sjöar med tvåårig vinterfortplantning har låg ledningsförmåga. De ettåriga finns oftast i sjöar med hög ledningsförmåga. Undantag är Aspsjön (9) som endast är 9 m djup, Gesunden (8) som har glest Mysisbestånd och Ölen. Enstaka samples som är mindre säkra och som tyder på ettårig livscykel finns från några sjöar i norra Sverige med låg ledningsförmåga. Med tanke på dessa sjöar finns det anledning att tills vidare bedöma sambandet med ledningsförmåga försiktigt.

De olika sjöarna med sommarfortplantning representerar en stor variation när det gäller ledningsförmåga.

IV:7 Geografisk utbredning. Om man skall försöka karaktärisera utbredningen av ett- respektive tvååriga fortplantningstyper förefaller det att vara riktigast att beskriva den i relation till lågland-slätland för den ettåriga och till skogsland-urbergsområde för den tvååriga.

Sommarfortplantningen förekommer i sjöar som är belägna i ett bälte tvärs över södra Sverige. Den är av allt att döma ej bunden till någon speciell typ av sjö, i varje fall inte när det gäller kemiska eller fysikaliska faktorer. I Östersjön finns sommarfortplantningen i höjd med detta bälte tvärs över Sverige, men mot norr försvinner den. Om man har ett- eller tvåårig fortplantning i norra delarna är ej känt.

Inom eller i kontakt med sommarfortplantningens utbredningsområde finns en rad arter som i stort sett kan ha samma invandringshistoria. Segerstråle (1957) sammanfattar några av dessa arter i "Grupp II", som invaderade Skandinavien under Baltiska issjöns sista skede. Dessa är Gammaracanthus lacustris SARS, Mesidothea entomon L. och Myoxocephalus quadricornis L. Svärdson (1961, 1970) skriver att de dubbla arterna (s k tvillingarter) av siklöja och nors har en utbredning som tycks stå i samband med detta skede.

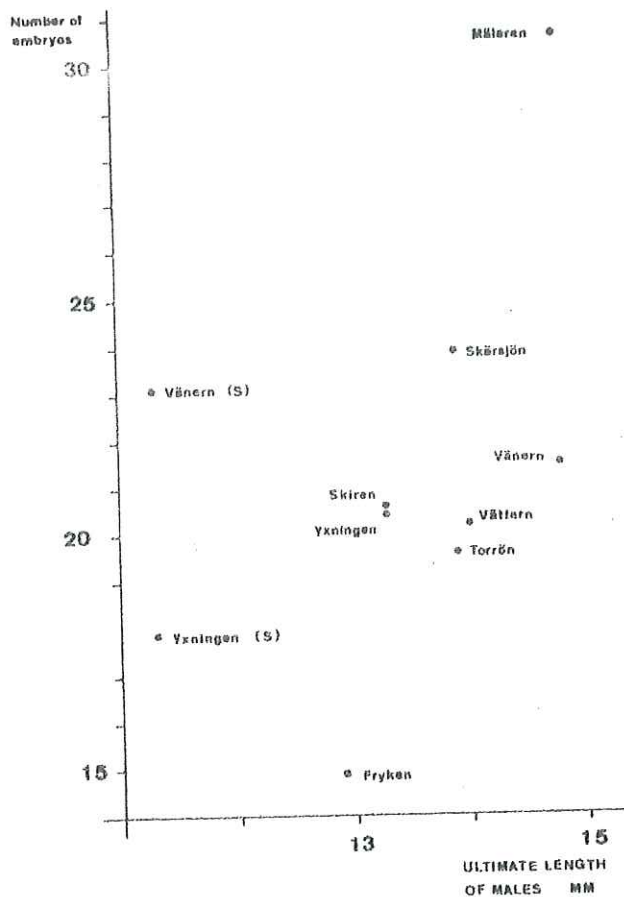


Fig. 12. Antalet embryoner per (15 mm lång) hona i relation till tillväxt (hanarnas slutlängd).

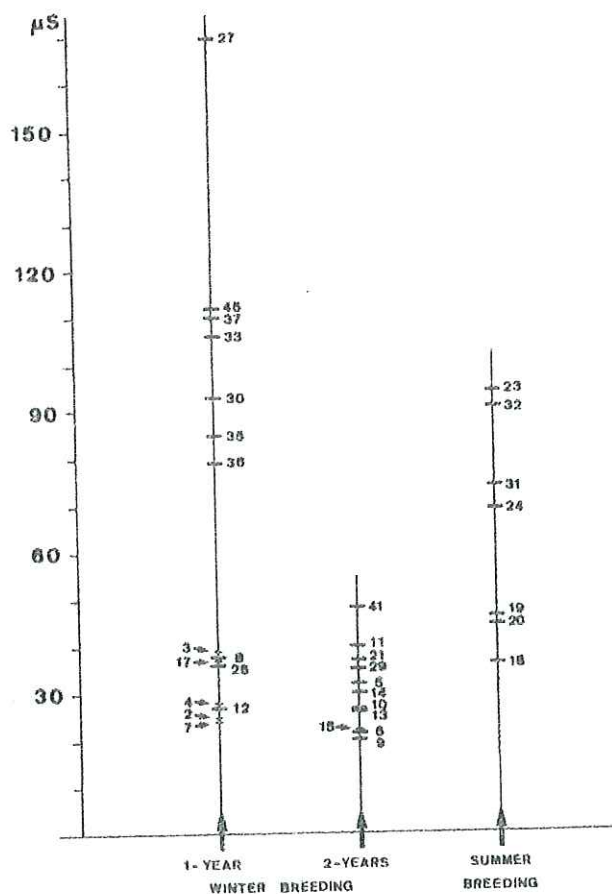


Fig. 15. Relation mellan specifik ledningsförmåga μS_{20} och typ av livscykel. Sjöarnas nummer hänvisar till förteckning i fig 9, sid 18. Tolknigen av dominerande typ av livscykel har gjorts med reservation för de sjöar vars nummer ovan försetts med pil.

V. LIVSCYKLERNAS FÖRANKRING I ÅRSTIDERNA

Skillnaden mellan ett- och tvååriga vinterpopulationer ligger uppenbarligen i en skillnad i tillväxt. I Fig. 7 visas att de tvååriga normalt växer knappt hälften så fort som de ettåriga. Könsmognad inträffar ett år senare då slutlängden är nästan lika med de ettårigas.

Experimenten med att introducera Mysis i de näringsfattiga sjöarna Torrön och Blåsjön visar att den individuella tillväxten minskar när beståndet närmar sig sitt mättnadsvärde. Icke-biologiska miljöfaktorer har under tiden ej ändrats. Slutsatsen blir att näringstillgången är den avgörande faktorn när det gäller tillväxten under ett helt år och att populationer med långsamt växande individer fortplantar sig som tvååriga.

Det mest karaktäristiska för de tre livscyklerna hos Mysis relicta är deras förankring i årstiderna.

Försöket att flytta den ettåriga Vättertyn till den näringsfattiga och nordliga Torrön tycks t o m visa en viss ärftlig förankring i en ettårig cykel eftersom denna fortfarande existerar, trots att de deltagande individerna blir så små att de normalt (i en sjö med tvåårig cykel) borde fortplanta sig först påföljande år (Fig. 7). En del av populationen hinner ej med att fortplanta sig under sin första vinter, men tappar ej orienteringen i tiden, utan står över ett helt år. Man kan därför våga dra den slutsatsen att det är de till hösten bundna förändringarna i miljön, som styr könsutvecklingen mot parning.

Ungarna som tillhör den tvååriga vinterpopulationen föds på våren och sommarpopulationens ungar på sen-sommaren. Därefter kommer båda att utvecklas parallellt under samma inflytande av temperatur, ljus och andra miljöfaktorer. Under våren sker sedan en uppsplittring när det gäller könsutveckling trots att homotermi råder och trots att temperaturstegringen är likartad i de jämförda sjöarna. De exemplar som tillhör fraktionen med sommarfortplantning blir köns mogna trots att de är mindre än de tvååriga, som tillväxer i längd och blir köns mogna 6-7 månader senare.

Den tvååriga cykeln svarar således ej på den ökade dagslängden eller stegrade temperaturen på våren och försommaren genom köns mognad utan på minskande dagslängd och sjunkande temperatur på hösten.

Fig. 4 visar i detalj hur könsutveckling och parning förlöper i Mälaren (IV). Könsdifferentiering uppträder redan i juli och köns mognaden pågår fram till parning just när homotermi och totalcirkulation inträffar. Parningen sker då under en relativt kort period.

När det gäller köns mognaden hos sommarpopulationen styrs denna tydligt av den motsatta utvecklingen - ökande dagslängd och temperatur. Slutlängden är kortare än hos samtliga populationer med vinterfortplantning (undantag Torrön IV). Tillväxten hålls tillbaka under vintern, men könsutvecklingen pågår (Vänern). Den jämförelsevis

dåliga tillväxten hindrar ej att åtminstone huvudparten fortplantar sig som ettåriga. Exempel finns dock som kan tyda på fortplantning hos äldre (2S) exemplar (Yxningen).

Parningsperioden är utsträckt under en längre period under sommaren än under vintern (Fig. 8). Den inleds under homoterma förhållanden och pågår under hela sommaren. Hanarnas slutlängd är nästan konstant under perioden. De blir könsmogna i takt med att de uppnår en viss minimistorlek och dör efter parningen. Detta tyder på en större spridning i tillväxt och utveckling inom sommarpopulationen än inom vinterpopulationen.

Lack (1954) säger: "Most other animals resemble birds in breeding during only part of each year In many cases enough is known of the ecology of these other animals to say that, as in birds, breeding is so timed that young are produced at the most favourable season for their survival and growth." "If the survival of young raised during the normal breeding season could be compared with that of young raised outside this time, it might be possible to prove directly that the breeding season of each species corresponds with the time at which it can raise its young most efficiently." Lack menar att fortplantningsperioderna utvecklats genom naturligt urval och att för det mesta det är tillgången på näring för ungarna, som är avgörande.

Beträffande Mysis relicta med vinterfortplantning vet man att ungarnas viktigaste föda är växtplankton (Hessle och Vallin 1934, Stålberg 1933, Thienemann 1925, Gordejev 1951, Jacobson 1954, Grese 1956, Cechova 1961 m fl) (observera dygnsvandringen) och att de på våren födes i samband med planktonets vårmaximum. Då börjar samtidigt de viktigaste predatorernas - fiskens - tillväxtperiod med ökad konsumtion av föda. Det vore mindre lämpligt om honorna fortfarande bar på embryoner då. Hela utvecklingscykeln är mycket fint koordinerad med de årstidsbundna växlingarna i ett arktiskt eller subarktiskt klimat. Parning vid isläggningen - hanarna dör efter parningen - honorna växer ej under vintern - ungarna föds efter islossningen.

Utvecklingscykeln hos Mysis relicta med vinterfortplantning måste vara starkt genetiskt fixerad i sina olika faser. Man kan utan tvekan urskilja betydelsen av de av Baker (1938) präglade: "ultimate and proximate factors", som har fått en omfattande tillämpning av Lack (1954).

De ultimata faktorerna är i Mysis relictas fall mängden fytoplankton under vårmaximum samt sannolikt predationens samtidigt ökade tryck, vilket sprids på fler individer så snart ungarna föds. De proximala faktorerna styr utvecklingscykeln så att ungarna föds vid från överlevnadssynpunkt lämpligaste tillfälle. De viktigaste av de proximala är sannolikt temperaturen och/eller ljusdagslängd under senhösten, vilket inverkar på parningstidens infall och samma faktorer på våren i samband med vårmaximum. Vinterperioden i en mer eller mindre konstant miljö i fråga om näring, temperatur och mörker under istäcke med snö kan även tänkas vara en proximal faktor. Under den tiden utvecklas embryonerna, men honorna växer ej.

VI. UPPKOMSTEN AV SOMMARFORTPLANTNING

Livscykeln hos Mysis relicta är uppenbarligen "logisk" och klar i sina olika faser så länge vinterfortplantning äger rum. För att förstå sommarfortplantningen och dess positiva urvalsvärde måste man söka bilda sig en uppfattning om hur den uppstått. Detta kan endast ske spekulativt.

Man måste bl a med ledning av vad som nu är känt beträffande den geografiska utbredningen av denna fortplantningstyp dra slutsatsen att den ej förekommer som en allmänt ursprunglig företeelse hos arten Mysis relicta. Det har vidare ej kunnat påvisas och är ej heller troligt att de olika sjöarna, dvs miljön där sommarfortplantning nu förekommer, var för sig har framkallat förekomsten av densamma. I annat fall borde den t ex rimligtvis förekomma i flera sjöar där den nu saknas.

Den mest plausibla förklaringen är att sommarfortplantning uppkommit under inflytande av andra miljöfaktorer än de nu existerande och att den lyckats överleva i vissa miljöer, dvs i en del av de sjöar dit den senare spritts (Först 1966).

Eftersom det är de ultimata faktorerna, som enligt de tidigare refererade författarna skulle bestämma fortplantningsperiodens infall, måste man tänka sig att dessa varit annorlunda vid uppkomsten av sommarfortplantningen. Vissa områden har genom en barriär blivit isolerade från ursprungsbeståndet. I isolatet har planktonproduktionen (och predationen) varit mindre intensiv just under våren-försommaren och mera utdragen under hela vegetationsperioden. Klimatet bör ha varit varmare än nu för att sådana villkor skall kunna uppfyllas. Interglacialerna anses ha varit varma, likaså den postglaciala värmeperioden inledd av den preboreala omkring 7500 f K i början av Ancylustid. Man skulle alltså hypotetiskt kunna tänka sig uppkomsten av sommarfortplantningen under en interglacial och att den överlevt den senaste istiden i något sydligt refugium. Man lägger i det sammanhanget märke till förekomsten av sommarfortplantning i de sydligaste kända Mysis relicta-lokalerna i norra Tyskland. Dessa är Luciensjöarna (Thienemann 1925), som avrinner åt söder-väster till Elbe samt Dratzigsee (Samter och Weltner 1904), som avvattnas åt söder till Oder. Från refugierna har sommarfortplantningen spritt sig i sött eller mixohalint vatten t ex under den preboreala perioden i Ancylussjön över just de områden där den fortfarande kan påträffas i vissa sjöar såsom Åsunden och Yxningen samt i Vänerområdet. Att sommarfortplantningen fortfarande kan existera i de sjöar där den nu finns kvar, kan tänkas bero på att ungarna förmår utnyttja höstmaximum i primärproduktionen och att den genom att den alternerar i utveckling med den ettåriga vinterpopulationen ej konkurreras ut av denna.

VII. MOTSVARIGHETER HOS ANDRA ARTER

Bland de glacialrelikta fiskarterna och bland brackvattensfiskar förekommer flera sibling species (Svärdson 1958, 1961, 1970). Ett par av dessa, den vår- och den höstlekande siklöjan, liknar Mysis relicta med hänsyn till de två fortplantningsperioderna. Svärdson tolkar förekomsten av dessa arter som resultatet av en artbildning, som ägt rum i samband med de senaste istiderna Riss och Würm eller rättare sagt under mellanisperioderna. Segerstråle (1957, 1962) antar att siklöjan redan i slutet av Rissglaciationen spritts över mellaneuropa och då nått de brittiska öarna, där den sedermera kvarlevat både under interglacialen Riss-Würm och under Würm. Svärdson anser därmed att man fått en rimlig förklaring till hur vårsiklöjan uppstått. Vidare skriver han: "Den vårlekande siklöjan bör därför ha utvecklats ur sin höstlekande stamform i ett relativt varmt klimat."

Sommarfortplantning vid sidan om vinterfortplantning hos Pontoporeia affinis Lindström har beskrivits av Green (1968). Han drar slutsatsen (sid 195) "that the Winter and summer breeders represent temporarily isolated populations living in the same lake" och han diskuterar utvecklingen av sommarpopulationen med samma innebörd som Svärdson.

Segerstråle (1967) å andra sidan menar med ledning bl a av undersökningar i Östersjön att sommarfortplantningen hos Pontoporeia där endast förekommer djupare än 60 m. Fixeringen av fortplantningen till vintern (sid 63): "becomes less pronounced with depth; below a certain level a proportion of the population reproduces during the warm season," Orsaken antyds vara förändring snarare i ljus än i temperatur på djupare vatten.

VIII. SPRIDNING OCH NUVARANDE UTBREDNING

Mysis relictas invandringshistoria är sammankopplad med Östersjöns historia och olika utvecklingsfaser. Detta betyder att spridningen påverkats av att salthalten varierat kraftigt under olika skeden när insjöar avsnörts samtidigt som klimatet varierat. Det är tänkbart att sommarfortplantningen kan existera under andra temperaturförhållanden och påverkas annorlunda av predation, konkurrens m m om vatten är mixohalint eller helt sött - hela ekosystemet har då en annan uppbyggnad. Thienemann (1928) har visat att Mysis relicta tolererar betydligt lägre syrgashalt i bräckt vatten än i sött. Själva "avsnöringsskedet" kan vara en för många organismer mycket kritisk period i en sjös tillblivelse ofta med utbredd syrgasbrist som följd och det kan tänkas innebära att sommarfortplantning hos Mysis relicta ej kan upprätthållas längre.

Sådana förhållanden kan vara orsaken till att vi numera har svårt att förstå att sommarfortplantning förekommer i vissa sjöar men saknas i andra. Flera oförklarliga detaljer röjer sig t ex vid en jämförelse av sjöarnas höjd över havet. Som tidigare visats förefaller det tydligt att klimatet skulle kunna begränsa förekomsten av sommarfortplantning, men i några fall förekommer den i sjöar på högre höjd över havet och längre in i landet medan den saknas närmare kusten. I östra Sverige (Fig. 9) finns den i Åsunden (86 m ö h) och Yxningen (38 m ö h), som tillhör var sitt nederbördsområde, men saknas i den lägre belägna Storsjön (13 m ö h) i ett tredje nederbördsområde. Dessa tre sjöar är åtminstone till sin allmänna karaktär (t ex trofigrad) lika varandra.

Man kan även tänka sig att sommarfortplantningen utrotats sekundärt t ex genom predation, brist på lämplig föda vid kritiska tidpunkter m m.

IX. EXPERIMENT MED SOMMARFORTPLANTNING

För att om möjligt studera en allopatrisk population av Mysis relicta med sommarfortplantning har följande försök utförts.

Under slutet av juli 1970 insamlades 1500 embryobärande honor av Mysis i Yxningen och överfördes till Glimningen i Stångån.

Glimningen ligger 145,1 m ö h och högsta kustlinjen i området på ca 140 m ö h. Max. djup 40 m. Yta 1,7 km². $\mu S_{20} = 52$.

Annu har inga försök gjorts att konstatera om Mysis bildat bestånd.

Mysis förekommer ej tidigare i sjön.

X. SLUTSATSER

Skillnaden mellan könsmognad hos Mysis vid ett eller två år ligger i en olika snabb tillväxt som i sin tur är en följd av tillgång på näring. Ett visst ärftligt moment, som innebär att livscykeln är antingen ettårig eller tvåårig tycks finnas i varje sjö. En övergång från ettårig till tvåårig livscykel vid förflyttning av arten till en näringsfattigare miljö sker ej omedelbart utan under ett visst "motstånd" från populationen. Sannolikt kommer det naturliga urvalet att småningom eliminera den ettåriga typen.

I början av det nyetablerade beståndets existens, när Mysis har svårigheter att uppnå tillräcklig längd och därmed könsmognad vid den normala tiden för den ettåriga fortplantningen, kommer den ej att fortplanta sig följande vår eller sommar, då den i och för sig vuxit tillräckligt. Den utvecklas i stället mot könsmognad först på följande höst. Detta visar att fortplantningstiden hos arten har stark genetisk förankring i årstiden - sannolikt till minskande dagslängd och sjunkande temperatur.

Fortplantning under sommaren har påträffats i sju svenska sjöar, i en eller två sjöar i nordtyskland samt i Östersjön och en vik av denna. Dessa vatten innebär för Mysis mycket varierande miljöer i biologiskt, fysikaliskt och kemiskt hänseende. Sommarfortplantningen försvinner mot norr i Östersjön, vilket antyder viss klimatkänslighet. Det framlagda materialet ger belägg för att någon utveckling av den livscykel, som sommarpopulationen representerar, ej har skett, vare sig som följd av "spatial isolation" inom de aktuella vattnen eller på annat sätt parallellt mellan dem.

Sannolikt har sommarpopulationen utvecklats under inflytande av andra urvalsfaktorer än de som verkar nu. Därefter har sommar- och vinterpopulationerna vid återförening uppträtt som skilda arter. De utgör morfologiskt oskiljbara populationer, som är fortplantningsmässigt isolerade från varandra. Detta är Mayrs (1942) definition på sibling species.

Om hybridisering förekommer är ej känt, men med tanke på den distinkta skillnaden i fortplantningstider och den åtminstone för vinterpopulationen påvisade starka förankringen i årstiden förefaller hybridisering teoretiskt sett mycket litet sannolik.

XI. SAMMANFATTNING

1. Livscykeln hos Mysis relicta har utretts i 37 svenska, 4 norska och 1 finsk sjö. I sex av de svenska har livscyklerna studerats mera ingående.
2. Ettårig livscykel med vinterfortplantning (1V) har påträffats i 13, tvåårig med vinterfortplantning (2V) i 12 samt sommarfortplantning (S) i 7.
3. Samband mellan begränsad näringstillgång, långsam tillväxt och tvåårig fortplantningstyp har påvisats bl a genom att studera utvecklingen i nyetablerade Mysisbestånd.
4. Sommarfortplantningen förekommer i mycket varierande typer av sjöar inom ett begränsat område i Sverige. Den finns även i mellersta Östersjön och i en eller två sjöar i Nordtyskland.
5. De olika fortplantningstypernas förankring i årstiderna diskuteras. Det har genom överföringarna blivit möjligt att visa att vinterfortplantningen är ärftligt fixerad och bunden till hösten-vintern. Med detta som bakgrund och då sommarfortplantningen förekommer tillsammans (sympatriskt) med vinterfortplantningen, men avskild från denna när det gäller fortplantningstid, dras den slutsatsen att även sommarfortplantningen är ärftligt fixerad till sommaren. Längdtillväxt och könsutveckling, som följts under ett år i två till sin karaktär mycket olika sjöar (Vänern och Yxningen) med sommarfortplantning talar

för två skilda populationer, som under året alternerar i utveckling. Det är mindre sannolikt att hybridisering förekommer. De två populationerna torde kunna definieras som sibling species.

6. En överföring av Mysis relicta med sommarfortplantning, som verkställdes 1970 till en sjö utan Mysis, avses för första gången kunna ge möjligheter till studium av en allopatrisk sommarpopulation.

7. Om man medtar alla jämförbara sjöar (8 st), där antalet embryoner räknats, kan man ej påvisa ett säkert samband mellan fruktsamhet och näringstillgång - tillväxt. Det förekommer däremot ett klart samband om man endast jämför populationer med extremt bra och extremt dålig tillväxt.

8. Det har visats att antalet embryoner per hona ökar med honans längd efter en rät linje.

XII. LITTERATUR

- Alm, G. 1916. Faunistische und biologische Untersuchungen im See Hjälmarén. Arkiv Zool. 10 (18) 47 pp.
- Baker, J.R. 1938. The evolution of breeding seasons. "Evolution", Essays presented to E.S. Goodrich (Oxford), pp 161-77.
- Beaton, A.M. 1960. The vertical migration of Mysis relicta in Lakes Huron and Michigan. J.Fish.Res.Bd. Canada 17 (4):517-539.
- Cechova, V.A. 1961. Vertical migrations of Mysis mixta and M. oculata v. relicta in the Bay of Riga. Trudy naučno-issl. in-ta ryvuogo choz-va, III, lzd-vo AN Latv. SSR, Riga, pp 306-327.
- Ekman, S. 1920. Studien über die marinen Relikte . VII. Fortpflanzung und Lebenslauf der maringlazialen Relikte und ihrer marinen Stammformen. Int.Rev.Hydrob.Hydrogr. 8 (6):543-589.
- Fürst, M. 1965. Experiments on the transplantation of Mysis relicta Lovén into Swedish lakes. Rep.Inst.Freshw.Res. Drottningholm 46: 79-89.
- 1966. Två fortplantningstider hos Mysis relicta Lovén. Filosofie licentiatavhandling. 77 pp.
 - 1967. Successful introductions of glacial relicts as argument in a discussion of postglacial history. Rep.Inst.Freshw.Res. Drottningholm 47:113-117.
 - 1968. Försök med överföring av nya näringsdjur till reglerade sjöar III. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (2). 38 pp.
 - 1970. Försök med överföring av nya fisknäringsdjur till reglerade sjöar. Fauna och Flora 65 (3):94-105.
 - 1972. On the biology and introductions of the opossum shrimp Mysis relicta Lovén. Acta Univ. Upsaliensis. (In press.)

- Fürst, M. & L. Nyman. 1969. Isoenzyme polymorphism in Mysis relicta Lovén. Rep.Inst.Freshw.Res. Drottningholm 49:44-48.
- Gordejev, O.N. 1951. Contribution to the biology and ecology of the relict crustacean Mysis oculata var. relicta in the lakes of Karelia. Tr.Karelo-finnsk.Otdel.Vsesoj.Nauchno-issledov.Institut. Ozeru, i Rechn.Rybn.Hozj. 3 Petrosavodsk.
- Green, R.H. 1968. A summer-breeding population of the relict amphipod Pontoporeia affinis Lindström. Oikos 19:191-197.
- Grese, W.N. 1956. The relict Mysid (Mysis oculata relicta Lov.) and Pontoporeia (Pontoporeia affinis Lindstr.) as acclimatization-objects. The State Res.Inst. of Lake and River Fisheries (GOSNIORK). Leningrad (In Russian).
- Grimås, U. 1961. The bottom fauna of natural and impounded lakes in Sweden. Rep.Inst.Freshw.Res. Drottningholm 42:183-237.
- 1970. Biologiska undersökningar i Vänern. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (2). 49 pp.
- Hessle, Chr. & S. Vallin. 1934. Undersökningar över plankton och dess växlingar i Östersjön under åren 1925-1927. Svenska Hydrogr.-Biol.Komm.Skr. N.S. Biol. 1. 135 pp.
- Holmquist, Ch. 1959. Problems on marine-glacial relicts on account of investigations on the genus Mysis. Doctor thesis, Lund. 270 pp.
- Jacobson, C.-O. 1954. Om marin-glaciala relikter i dalsländska sjöar. Fauna och Flora (5/6):218-228.
- Jensen, J.P. 1958. The relation between body size and the number of eggs in marine malacostrakes. Medd.Danm.Fisk.Havundersøg. N.S 2 (19). 25 pp.
- Juday, Ch. & B.A. Birge. 1927. Pontoporeia and Mysis in Wisconsin Lakes. Ecology, 8 (4):445-452.
- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford, 343 pp.
- Larkin, P.A. 1948. Pontoporeia and Mysis in Athabaska, Great Bear and Great Slave Lakes. Bull.Fish.Res. Bd Canada 78. 33 pp.
- Lundberg, F. 1957. Glacialmarina relikter i Västsverige. Fauna och Flora (3/4):137-155.
- Mayr, E. 1942. Systematics and the origin of the species. New York.
- Mc Laren, I.A. 1965. Some relationships between temperature and egg size, body size, development rate and fecundity of the copepod Pseudocalanus. Limnol.Oceanogr. 10:528-538.
- Pejler, B. 1965. Regional-ecological studies of Swedish fresh-water zooplankton. Zool.Bidr. Uppsala 36 (4). 515 pp.
- Puke, C. 1968. Siljansundersökningen 1963-1965. Gävle. 33 pp.
- Robertson, A., Ch.F. Powers & Ch.F. Anderson. 1968. Direct observations on Mysis relicta from a submarine. Limnol.Oceanogr. 13 (4):700-702.

- Samter, M. & W. Weltner. 1904. Biologische Eigentümlichkeiten der Mysis relicta, Pallasiella quadrispinosa und Pontoporeia affinis, erklärt aus ihrer eiszeitlichen Entstehung. Zool.Anz. 27:676-694.
- Segerstråle, S.G. 1957. On the immigration of the glacial relicts of Northern Europe, with remarks on their prehistory. Soc.Sci. Fenn.Comment.Biol. 16 (16). 117 pp.
- 1962. The immigration and prehistory of the glacial relicts of Eurasia and North America. A survey and discussion of modern views. Int.Rev.Hydrobiol. 47 (1):1-25.
 - 1967. Observations of summer-breeding in populations of the glacial relict Pontoporeia affinis Lindström (Crustacea, Amphipoda), living at greater depths in the Baltic Sea, with notes on the reproduction of P.temorata Kröfer. J.exp.mar. Biol.Ecol. 1:55-64.
- Southern, R. & A.C. Gardiner. 1926. The seasonal distribution of the plankton in Lough Derg and the River Shannon. Fisheries, Ireland, Sci.Invest. (1). 170 pp.
- Stålberg, N. 1939. Beitrag zur Kenntnis der Biologie von Mysis relicta des Vättern. Ark.Zool. 26 A, (15). 29 pp.
- Svärdson, G. 1958. Tvillingarter bland brackvattensfiskarna. Fauna och Flora 53 (5/7):150-174.
- 1961. Young sibling fish in Northwestern Europe. Vertebrate Speciation. Univ. Texas Symp.: 498-513.
 - 1970. Significance of introgression in coregonid evolution. Biology of coregonid fishes, Univ. Manitoba Press: 33-59.
- Thienemann, A. 1925. Mysis relicta. Z.Morph.Ökol. Tiere 3:389-440.
- 1928. Mysis relicta in sauerstoffarmen Tiefwasser der Ostsee und das Problem der Atmung in Salzwasser und Süßwasser. Zool.Jb., Abt.Zool.Physiol. 45:371-384.
- Valle, K.J. 1930. Über das Auftreten von Mysis relicta und Corethra plumicornis während des Sommers, in einigen Seen von Südost-Finnland. Arch.Hydrobiol. 21:483-492.
- Westin, L. 1967. Fiskbeståndet i Salbosjön, Örebro län, hösten 1965. Medd. Mälarundersökningen (7). 21 pp.

XIII. SUMMARY: LIFE CYCLES, GROWTH AND REPRODUCTION IN MYSIS RELICTA
LOVÉN

Three types of life cycles of Mysis relicta Lovén were found in Scandinavian lakes.

1. A one year life cycle with winter breeding (13 lakes).
2. A two year life cycle with winter breeding (12 lakes).
3. Summer breeding and winter breeding populations living sympatrically (7 lakes).

The relation between limited supply of food, slow growth and a two year life cycle is demonstrated. The time of breeding in autumn-winter appears strongly hereditary. There are also indications of a genetically controlled tendency to breed in winter at an age of either one or two years. These results are partly demonstrated in the newly established Mysis populations. The summer breeding populations are delimited from the winter breeding ones, (e.g. males die after propagation) and the summer breeding is probably also genetically fixed to that particular season. The summer breeding populations and the winter breeding populations apparently fulfil sibling species criteria. A transplantation of summer breeders to a lake without Mysis is made in order to study an allopatric population.

The fecundity of Mysis-females increases linearly with length.