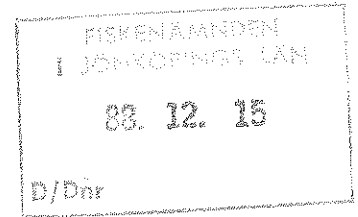




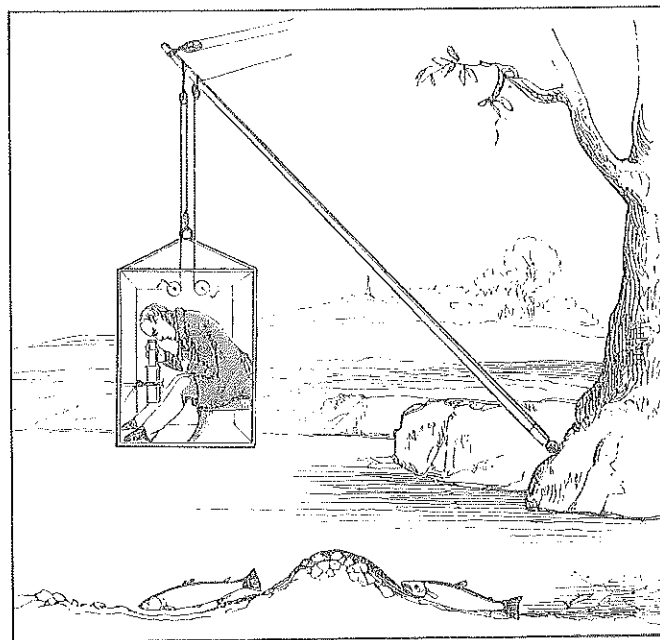
Nr 13 1988



Information från

SÖTVATTENS- LABORATORIET

Drottningholm



JOHAN HAMMAR
OLOF FILIPSSON

Rödingen i Stora Rensjön:
ett genbanks- och natur-
reservatobjekt

Författare:

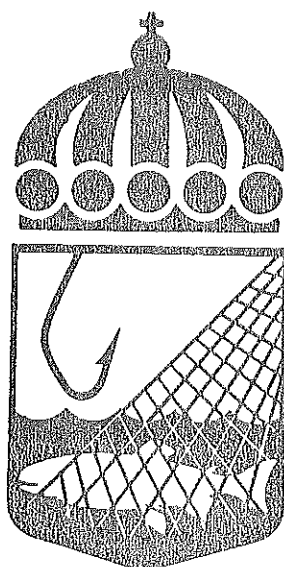
Johan Hammar

Sötvattenslaboratoriet
170 11 DROTTNINGHOLM

Zoologiska Institutionen
avd. för zoöekologi
Uppsala Universitet

Olof Filipsson

Sötvattenslaboratoriet
170 11 DROTTNINGHOLM



FISKERIVERKET

ISSN 0346-7007

RÖDINGEN I STORA RENSJÖN; ETT GENBANKS- OCH NATURRESERVATOBJEKT

Johan Hammar
Olof Filipsson

FÖRORD	1
SAMMANFATTNING	2
INLEDNING	3
BESKRIVNING AV STORA OCH LILLA RENSJÖN	5
MATERIAL OCH METODER	10
RESULTAT	12
<u>Fångst och habitatval</u>	12
<u>Tillväxt, röding</u>	12
<u>Tillväxt, öring och lake</u>	17
<u>Genetik, röding</u>	17
<u>Djupfördelning, röding</u>	20
<u>Reproduktion, röding</u>	21
<u>Näringsval, röding</u>	23
<u>Näringsval, öring och lake</u>	25
<u>Parasiter</u>	26
<u>Kvalitet och kondition för röding och öring</u>	33
DISKUSSION	35
<u>Allmänt</u>	35
<u>Rödingens tillväxt och åldersstruktur</u>	36
<u>Rödingens näringsval och parasitfauna</u>	37
<u>Predationen på småröding</u>	39
<u>Rödingarnas populationsstrukturer</u>	40
<u>Öringens och lakens näringsval och parasitfaunor</u>	41
<u>Näringskonkurrens mellan röding, öring och lake</u>	42
<u>Rödingens och öringens kvalitet</u>	44
<u>Betydelsen av Mysis relicta</u>	44
<u>Temperaturen en begränsande faktor</u>	46

<u>Dubbla rödingarter</u>	47
<u>Naturreservat</u>	54
ERKÄNNANDEN	55
LITTERATUR	56
ENGLISH SUMMARY: THE ARCTIC CHAR IN LAKE STORA RENSJÖN; A PRIMARY GENE BANK FOR CONSERVATION IN A NATURAL RESERVE	67

Till Julia och Fredrik

FÖRORD

Naturliga förekomster av röding har i många nordliga områden varit en förutsättning för mänsklig existens och överlevnad, och utgör än idag ett avgörande underlag för yrkesmässigt fiske, såväl som husbehovs- och rekreationsfiske i flera vatten. Rödingen har funnits i dessa sjöar under årtusenden och har med tiden anpassats till många naturligt uppkomna konkurrenssituationer. Rödingarna är med stor sannolikhet den grupp av fiskar som utnyttjar våra kalla och näringsfattiga fjällsjöar mest effektivt, och är därmed att betrakta som en värdefull resurs. En sådan naturtillgång måste skyddas och vårdas.

Dessa självklara naturtillgångar har dock under några årtionden utsatts för allt större påfrestningar och ingrepp. Rödingen har visserligen i många vatten visat prov på extrem ekologisk plasticitet och anpassningsförmåga, men bestånden avslöjar ändå i allt fler sjöar allvarliga tecken på skador, vanvård och alltför hård eller effektiv exploatering.

Försurning, sjöreglering, nätfiske, eutrofiering, introgression, introduktioner av näringskonkurrenter och predatorer har dramatiskt påverkat allt för många rödingbestånd i norr såväl som i söder. Behovet av opåverkade rödingsjöar inom landet blir mot denna bakgrund allt större. Vi behöver dessa populationer som referenser i fiskevårdsarbetet, som romtäkter för egenskapskarterad fisk i en mer modern och genetiskt medveten fiskodling samt som genbanker för framtiden. Sådana fiskpopulationer måste uppenbart skyddas, helst inom naturreservatsgränser (Nyman et al. 1982).

En omfattande undersökning av fiskfaunans populationsstruktur, systematik och mellanartsrelationer i Stora Rensjön, Jämtland, påvisade en storvuxen, konkurrenskraftig och kvalitativt mycket fin fjällröding, sannolikt endast måttligt påverkad av människan, i samexistens med en fördivärgad strandlevande genetiskt avvikande annan rödingpopulation, samt öring och lake. Resultaten är av sådan art att de visar att Stora Rensjön i Jämtlandsfjällen snarast borde avsättas som naturreservat för att skapa ett långsiktigt

skydd för dess värdefulla rödingar. Tack vare Stora Rensjöns stora vattenvolym bör sjön sannolikt kunna erbjuda ett gott skydd mot pågående och framtida dramatiska miljöförändringar som tex försurning, förorening från stabila och radioaktiva ämnen samt allmän exploatering av fjällmiljön.

Författarna vänder sig därför med denna rapport till Stora Rensjöns fiskerättsägare, Åre kommun, Fiskenämden och Länsstyrelsen i Jämtlands län, Statens Naturvårdsverk och Fiskeristyrelsen med en vädjan om att omedelbart avsätta Stora och Lilla Rensjön med lämplig omnejd (tillrinningsområde) som naturreservat.

SAMMANFATTNING

Många rödingbestånd visar idag allvarliga tecken på skador, vanvård och allt för hård eller effektiv exploatering. Försurning, sjöreglering, nätfiske, eutrofiering, näringskonkurrens och predation från introducerade nya arter har dramatiskt utrotat eller allvarligt skadat många bestånd, i norr såväl som i söder. Opåverkade sjöar med ekologiskt och genetiskt värdefulla rödingpopulationer blir mot denna bakgrund allt mer skyddsvärda.

Ett provfiske med moderna översiktsnät (6.25 - 75 mm) och mycket bred provtagningsmetodik ägde rum i Stora Rensjön, i augusti 1983. Sjön är 49 km² stor och utgör källsjö till den övre grenen av Indalsälven. Sjön är måttligt reglerad, och Mysis relicta har introducerats. Fångsten i bottennät från stranden ned till 42 meters djup utgjordes av röding, öring och lake i nämnd storleksordning. Inga fångster erhöles i flytnät placerade mellan ytan och 12 meter. Rödingen var förutom mångtalig även storvuxen och den totala fångsten av all fisk per nätansträngning var 0.66 kilo.

Åldersstrukturen hos rödingen avslöjade en sigmoidformad tillväxtkurva, typisk för oexploaterade populationer. Resultaten av elektroforetisk analys av produkterna från Esteras-2-locuset och stickprovsartad analys av antalet pylorusbihang påvisade två genetiskt skilda rödingpopulationer: en snabbvuxen röding med gen-

frekvensen 0.88 och 43 pylorusbihang samt en sämre växande röding med genfrekvensen 0.44 och 29 pylorusbihang. Analysresultat av endoparasiter med pepsinteknik, val av habitat och födoorganismer förstärker mönstret av två segregerade sympatriska rödingpopulationer i Stora Rensjön med två skilda livshistorie-strategier: en population av små, litoralbentiska, tidigt köns mogna och tidigt lekande rödingar samt en storsvuxnen, profundalbentisk, sent köns mogen och senare lekande predatorisk röding. Den förra hade redan påbörjat sin lek längs stranden den 27:e augusti. Båda grupperna omfattade även flera årsklasser av lekmogen fisk. Undersökningen antyder vidare att den litorala dvärgrödingen utgör bytesunderlag för den storsvuxna rödingen, men även för öring och lake. De två senare arterna uppvisade snarlika tillväxtkurvor som dock var ett resp fyra år förskjutna hos öring resp lake i förhållande till den större rödingens.

Författarna betraktar den större rödingen som tillhörande arten "Större fjällröding" medan den fördivärgade rödingen representerar arten "storröding". De omkastade storleksrelationerna mellan rödingarna samt de omkastade dominansförhållandena mellan röding å ena sidan och öring och lake å andra sidan antas bero på att Stora Rensjön generellt bör betraktas som mycket oligotrof och kall. De anmärkningsvärda resultaten med den genetiskt, ekologiskt och kvalitativt mycket värdefulla rödingen i Stora Rensjön visar att det är angeläget att snarast möjligt skapa ett långvarigt skydd för denna naturresurs i norra Jämtland.

Författarna föreslår därför att Stora Rensjön med lämplig omnejd snarast avsätts som naturreservat.

INLEDNING

I modern fiskevård i exploaterade sjöar med värdefulla populationer av laxartad fisk utgör den systematiska kunskapen ett allt viktigare komplement till den ekologiska karakteriseringen och utvärderingen (Nyman 1984). Rödingfiskevård och rödingart-komplexet har därför blivit två stora sammanhängande fiskeribiologiska

grundproblem av avgörande betydelse i nordliga områden. Dels är rödingen naturligt den dominerande fiskgruppen i stora områden i norr, dels försöker man tillvarata och utnyttja rödingens genetiska och ekologiska särdrag i ett allt mer nordligt orienterat intresse för vattenbruk.

Rödingarna utgör en mångfasetterad opportunistisk grupp av fiskar med stor ekologisk och fenotypisk plasticitet (t ex Johnson 1980). Rödingarna kännetecknas av komplicerade intraspecifika populationsstrukturer såväl som komplicerade mönster av interspecifika relationer. Man talar alltmer om röding-artkomplexet Salvelinus alpinus som en grupp av flera syskonarter eller taxonomiska enheter underställda artbegreppet (se olika bidrag i Johnson & Burns 1984). Genom att kombinera olika ekologiska särdrag med en genetisk markör urskiljes i Sverige tre syskonarter: Storröding, Större och Mindre Fjällröding. De tre arterna har olika utbredningsområden men samexisterar i olika kombinationer i många sjöar (Nyman 1972, 1984, Gydemo 1978, 1979, 1980a, Hammar 1980, 1983a, 1984a, b, Nyman, Hammar & Gydemo 1981, Hammar et al. 1983).

På Sötvattenslaboratoriet bedrivs en generell kartering av rödingpopulationernas ekologiska och genetiska dynamik. Många rödingbestånd är av sådan natur eller belyser sådana specifika biologiska problemställningar, att de framöver kommer att bli beskrivna i detalj i laboratoriets Informationsserie. Tidigare har Nyman och Filipsson (1972) beskrivit de hårt introgresserade dubbla rödingarna i Yraf. Andersson, Gustafson och Lindström (1971) beskrev de mer välskilda rödingpopulationerna i Stora Rösjön på Fulufjäll i samband med påbörjad uppföljning av effekter av försurning och kalkning. De allmänna principerna för rödingfiskevård summerades av Filipsson och Svärdson (1976).

Många rödingbestånd visar idag allvarliga tecken på skador, vanvård och allt för hård eller effektiv exploatering. Försurning, eutrofiering, sik-, siklöje- och gäddinplanteringar har dramatiskt urotat många sydligare reliktbestånd i Sverige (Dickson et al. 1975, Filipsson & Svärdson 1976, Nyberg et al. 1986, Hammar 1988b). Sjöreglering, försurning, ökat fiske med småmaskiga nylonnät,

predation från öring, lake och gädda, näringskonkurrens från inplanterad sik och det nya näringsdjuret Mysis relicta samt en generellt ökad introgression av rödingsyskonarterna genom nedbrytning av de ekologiska artbarriärerna är några av de faktorer som mer eller mindre katastrofalt påverkat rödingpopulationerna i fjällkedjan, både ekologiskt och genetiskt (Svårdson 1949, 1976, Nilsson 1955, 1960, 1961, 1963, 1964, 1965, 1967, Nyman 1972, Nyman & Filipsson 1972, Nilsson & Pejler 1973, Filipsson & Svårdson 1976, Henricson & Nyman 1976, Hansson & Lindström 1979, Hammar 1980, 1983a, 1984a, Langeland 1981b, Lindström & Andersson 1981, Hansson 1982, Lindström et al. 1982, 1984, Hammar et al. 1983, Aass 1984, Furst & Hammar 1984, Furst et al. 1984, Filipsson 1987).

I samband med utvärderingen av effekterna av Mysis relicta på olika fiskarter, och som en del av Sötvattenslaboratoriets vidare utarbetande av råd och anvisningar för rödingfiskevård, utfördes i augusti 1983 ett provfiske i Stora Rensjön med moderna översiktsnät, dvs förstärkta med finare maskstorlekar. Dels för att beskriva en rödingpopulation som är relativt opåverkad av nätfiske och dels för att klargöra de olika fiskarternas ekologiska roller i Mysis-problematiken, utfördes ett brett provtagningsprogram. Bland annat utnyttjades fiskarnas parasiter som indirekta indikatorer på fiskarnas mer långsiktigt dominerande näringsval.

BESKRIVNING AV STORA OCH LILLA RENSJÖN

Rensjön är en isolerad stor källsjö, belägen uppströms Anjanmagasinet i Indalsälven bakom Åreskutan i nordvästra Jämtland (Figur 1). Rensjön omfattar egentligen två bassänger; den djupa Stora Rensjön (46 km²) och den mindre och grunda Lilla Rensjön (3 km²) (Tabell 1).

Avrinningsområdet omfattar totalt 119 km², varav hela 41.8 % utgöres av sjöareal (Wersén 1928). Endast mindre tillflöden mynnar i Rensjön som avvattnas genom Rensjöån via flera mindre sjöar ned till Anjanmagasinet. Ett vattenfall några hundratals meter uppströms Anjan utgör idag ett definitivt vandringshinder mellan de bägge stora sjöarna (Runnström 1952).

Tabell 1. Geografisk och limnologisk information om Stora och Lilla Rensjön.
Geographical and limnological description of the Lakes Stora and Lilla Rensjön.

Höjd över havet M.a.s.l	Areal Area (km ²)	Maxdjup Max.depth (m)	Reglersuppgifter			
			år year	sänkning lowering (m)	dämning damming (m)	amplitud amplitude (m)
503	49.0	136	1940,41	0.34	1.76	2.10

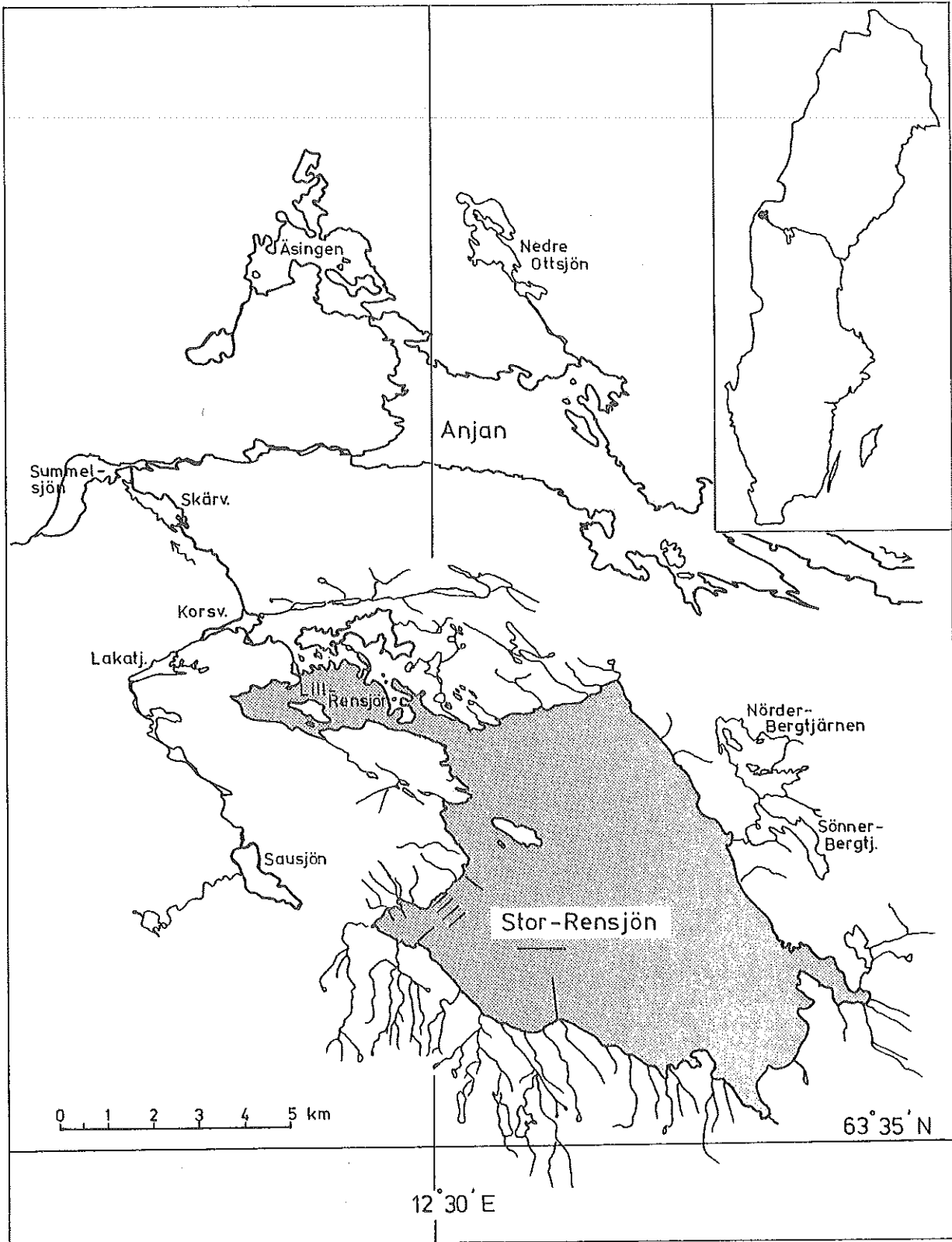
Lokal Locality	Datum Date	pH	Alk. Alc. (mmol/l)	Kond. Cond. (mS/m)	Färg Colour (mgPt/l)	CaMg CaMg (mmol/l)
L. Rensjön	79 vint.	6.5	0.06	2.4		
St.Rensjön, inl.	85 0429	6.8	0.07	1.9	5	0.08
St.Rensjön, utl.	85 0429	6.7	0.07	2.0	5	0.07

Lokal Locality	Datum Date	Tidpunkt Time	Yttemperatur Surface temp. (°C)	Siktdjup Secchi transp. (m)
St.Rensjön	830824	17.00	9.2	10.0

De kemiska analysvärdena (Tabell 1) visar goda pH-nivåer, men låg alkalinitet. Den låga ledningsförmågan och de låga halterna av kalcium plus magnesium antyder att Stora Rensjön är ett extremt oligotroft vatten.

Genom avsaknad av tillfartsvägar och koncentrerad bebyggelse har Stora Rensjön hittills klarat sig undan många av de skador och ingrepp som normalt följer i människans spår. De få människor som idag lever vid Stora Rensjön är väl medvetna om sjöns värdefulla och känsliga tillgångar och har sedan länge förstått att förvalta dem väl. Endast ett måttligt husbehovsfiske i ordets egentliga mening förekommer. Fiskbestånden är därför än idag i det närmaste opåverkade av nätfiske.

Olsson (1882) nämner förekomsten av öring, röding och lake i Storrensjön och Lillrensjön. Senare under slutet av 1800-talet förekom dock omfattande utplanteringar av amerikansk bäckröding (*Salvelinus fontinalis* (Mitchill)) i Jämtland (Lönnerberg 1905) och



Figur 1. Karta över Stora Rensjön med omnejd, med lokalerna angivna där provfiske med bottensatta resp pelagiska översiktsnät ägde rum i augusti 1983.
Map of Lake Stora Rensjön with location of the benthic and pelagic testfishing stations sampled in August 1983.

även i mindre tjärnar runt Stora Rensjön (Eriksson 1906). Den amerikanska bäckrödingen finns ännu kvar och kallas allmänt för "käll-lax" inom området (F. Andersson, St. Rensjön, muntl. medd.).

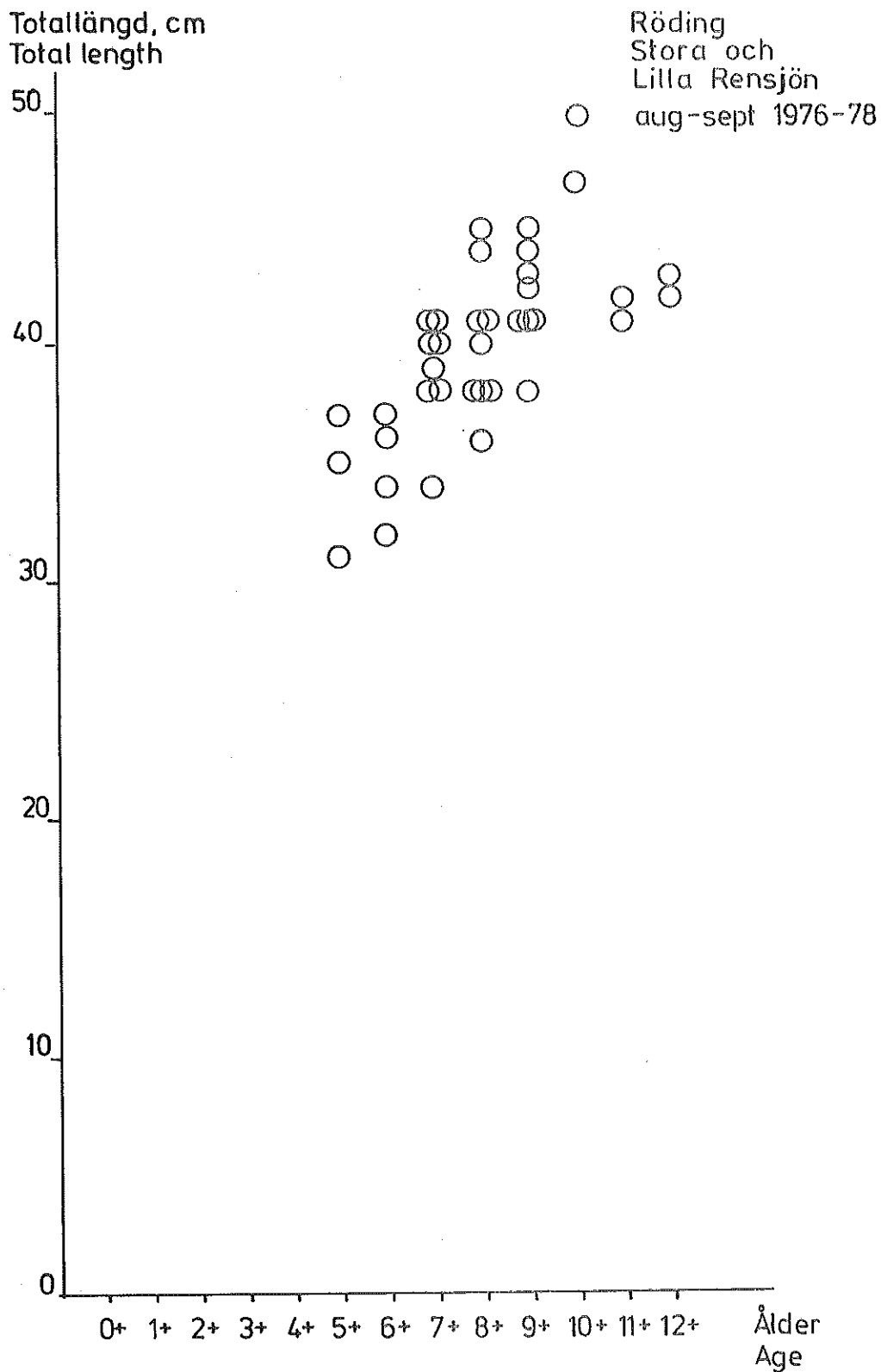
Nilsson (1957) jämförde näringsvalet hos öring fångade 1947, 1951 och 1955 i Lilla Rensjön och på olika stationer nedströms i Rensjöån. Senare utökades jämförelsen till att gälla öring och röding insamlade redan i september 1939 och juli 1940 i själva Rensjön (Nilsson 1960). Under 1940- och 50-talet utnyttjades bl a Stora Rensjön som underlag för utvärderingen av sjöregleringens effekter på öring (Runnström 1949, 1952, 1957), men har sedan dess endast i ringa omfattning studerats av Sötvattenslaboratoriet.

Fångsterna i ett spärrfiske 1947-56 påvisade storvuxen röding under uppvandring (Runnström 1957). Runnström (1957) nämner också att det fanns tre former av röding; där den storvuxna formen lekte i Lilla Rensjön i början av september, medan en mer traditionell fjällröding skulle leka senare under samma månad och så sent som i början av november uppe i Stora Rensjön. Vid fiske med finmaskiga nät i september upptäcktes även en dvärgform med utvecklade gonader.

Den totala avkastningen av fisk i Stora Rensjön uppskattades till 1300 kg, dvs ca 0.3 kg per hektar. Största andelen utgjordes av röding (Runnström 1957).

Stora Rensjön är intressant ur många aspekter och dess rödingbestånd har sedan länge varit känt pga sina stora exemplar. Tillväxtanalyser av Stora och Lilla Rensjöns röding från 1976 resp 1977 och 1978 påvisade en mycket bra tillväxt (Figur 2). Elektroforetisk analys av produkter representerande Esteras-2 locuset från nämnda rödingpopulation gav hög frekvens av den snabbare allelen (2) (Hammar opubl.), vilket antydde förekomst av Större Fjällröding (Salvelinus alpinus (L.)), dvs den mest bentiska av rödingarterna (Hammar 1984a).

Tyvärr har inte Stora Rensjön undgått kraftbolagens ingrepp och åtgärdspaket. Sjön är måttligt dämnd (1.76 m) och något sänkt (0.36 m) sedan 1940-1941 (Tabell 1).



Figur 2. Rödingens tillväxt uttryckt som individuell längd mot otolit-ålder i Lilla Rensjön, 1976, 1977 och 1978. The total length - otolith age relationships of Arctic char in Lake Lilla Rensjön, 1976, 1977 and 1978.

Olyckligtvis introducerades 1972 pungräkan Mysis relicta från Blåsjön, som nytt näringsdjur för att kompensera eventuella näringsskador p g a regleringen. Att pungräkorna etablerat sig genom reproduktion konstaterades redan 1976 (Fürst 1981).

I Anjanmagasinet nedströms finns förutom röding, öring och lake även inplanterad harr (Milbrink och Holmgren 1981). Även här har Mysis relicta introducerats (Fürst 1981). Förekomsten av storrröding och större fjällröding i Åsingen, en med Anjan indämd mindre sjö, registrerades av Hammar et al. (1983). Förmodligen är det också denna rödingkombination som förekommer i Anjan (Hammar opubl.).

MATERIAL OCH METODER

Provfisket utfördes under perioden 24 till 28 augusti 1983 med två typer av bottensatta 5 fots översiktsnät (6.25 - 75 mm resp 10 - 75 mm:s maska) samt 20 fots pelagiska översiktsskötar förstärkta med 6.25 och 8 mm:s maskor (Tabell 2). Metodiken och de använda näten har mer utförligt beskrivits av Filipsson (1972) och Hammar & Filipsson (1985). På kartan (Figur 1) är de olika fångststationerna angivna. För att öka fångsterna av större öring, röding och lake förstärktes översiktsnäten med standardnät med 33 (18 v/a) och 38 (16 v/a) mm:s maskor på vissa stationer. Vid jämförelsen mellan olika stationer har dock endast de fiskar som fångats i 10 - 75 mm:s maskor i översiktsnäten redovisats.

För samtliga fiskar noterades längd, vikt, kön, könsmognad, köttfärg samt eventuella morfologiska särdrag som t ex dvärgkaraktär (tita). På alla fiskar, även osmälta bytesfiskar, togs otoliter för åldersbestämning. Dessa analyser utfördes enligt metodik och kriterier beskrivna av Nordeng (1961) och Filipsson (1967).

För de populationsgenetiska rutinanalyserna togs ca 50 mikroliter helblod från varje röding. Genom horisontell stärkelse-gel-elektrofores bestämdes frekvensen för Esteras-2:s anodala allel, enligt metodik beskriven av Nyman (1967). Denna markör gen används dels i kombination med rödingpopulationens ekologiska karaktärer för

att placera rödingen taxonomiskt (Nyman, Hammar & Gydemo 1981), dels som en enkel metod för att särskilja eventuella förekomster av dubbla rödingbestånd (Nyman 1972, 1984, Nyman & Filipsson 1972, Klemetsen & Grotnes 1975, 1980, Henricson och Nyman 1976, Gydemo 1980b, 1983, 1984, Hammar 1980, 1984a, b, Hammar et al. 1983).

Tabell 2. Maskstorlekar mätt i varv/aln resp. mm i Lundgrens översiktsnät för bentiskt resp pelagiskt fiske. Order and mesh sizes in the Lundgren experimental gillnets of multiple mesh size. (Varv/aln, turns per ell, is an old Swedish system, still in use by fishermen, meaning number of meshes per forearm, i.e. 0.594 m.)

Stickända	Bottennät 1) Benthic gillnets				Skötar 2) Pelagic gillnets sektioner					
	typ S	v/a	mm	typ S rev.	v/a	mm	v/a	mm	v/a	mm
Ordning: 1	36	16.5	60	10	96	6.25				
Order 2	8	75	10	60	75	8				
3	16	38	20	30			60	10		
4	24	25	14	40			48	12.5		
5	48	12.5	27	22			36	16.5		
6	18	33	12	50			27	22		
7	12	50	18	33			24	25		
8	27	22	48	12.5			20	30		
9	14	43	24	25					18	33
10	20	30	16	38					16	38
11	10	60	8	75					14	43
12	60	10	36	16.5					12	50
13			75	8					10	60
14			96	6.25					8	75

- 1) På de bentiska översiktsnäten är varje sektion 3 meter lång och 1.5 meter hög, dvs hela nätet är 36 resp 42 meter långt.
- 2) Skötarnas sektioner är däremot 6 meter långa och 6 meter höga, dvs de tre delarna är 12, 36 resp 36 meter långa.

P g a misstankar om eventuell inblandning av amerikansk bäckröding (Salvelinus fontinalis) i Stora Rensjöns rödingbestånd noterades även antalet gälträfständer och pylorusbihang på vissa avvikande små rödingar.

Eventuella okulärt synliga fiskparasiter som Cystidicola sp., Phyllodistomum sp., Salmincola spp., Diphyllobothrium spp. på

lever, njure, bukvägg, gonader samt simblåsa kontrollerades och räknades vid provtagningen. Hårt angripna magar och tarmsystem placerades i en surgjord pepsinlösning (Meyer & Vik 1961), efter att maginnehållet undersökts och konserverats, i fält. Efter att mag- och tarmvävnad delvis upplöstes räknades och konserverades plerocercoider av Diphyllobothrium spp., adulta cestoder, acanthocephaler samt andra oidentifierade endoparasiter. Övriga magar analyserades först i laboratorium.

Maginnehållet bedömdes i procentuella volymsandelar för olika näringsorganismer enligt Sötvattenslaboratoriets ordinarie rutiner.

RESULTAT

Fångst och habitatval

Totalt fångades under fyra nätters fiske med sammanlagt 27 nätansträngningar på botten 79 fiskar, varav 63 rödingar, 12 öringar och 4 lakar, med en sammanlagd vikt på 17.9 kg. Denna fångst representerar 0.66 kilo per nätansträngning. Det pelagiska fisket utfördes på 0-6 och 6-12 meters djup utan att ge någon fångst. Då skötarna placerades på botten på 41-43 meters djup fångades 3 små rödingar.

Rödingen dominerade fångsten både i antal och vikt samt förekom dessutom på alla de djup som avfiskades med bottennät (Tabell 3). Öringen påträffades endast grundare än 5 meter. De få lakar som fångades befann sig också främst på grunda bottenar. Medelviktarna för röding var högst för individer insamlade mellan 6 och 18 meter och minskade mot stränderna och mot djupen, på g a den större frekvensen av mindre rödingar där.

Tillväxt, röding

Den totala sammanslagna fångsten av röding visade en markant uppdelning i två storleksgrupper med medellängderna 121 resp 374 mm. Motsvarande medelvikter var 20 resp 507 gram. Bland de mindre rödingarna fanns både unga individer och äldre sk titor. Titorna

Tabell 3. Fångststatistik på översiktsnät, 10-75mm, i Stora Rensjön 24-28 augusti, 1983. (n/a : antal per nätansträngning och natt, g/a : vikt (gram) per nätansträngning och natt, \bar{x} : medelvikt (gram).) Catch statistics in experimental gillnet with multiple mesh sizes, 10-75 mm, in Lake Stora Rensjön, August 24-28, 1983. (CPUE expressed as number (n) and gram (g) per effort (e = 1 gillnet during 1 night). Mean weight in gram.)

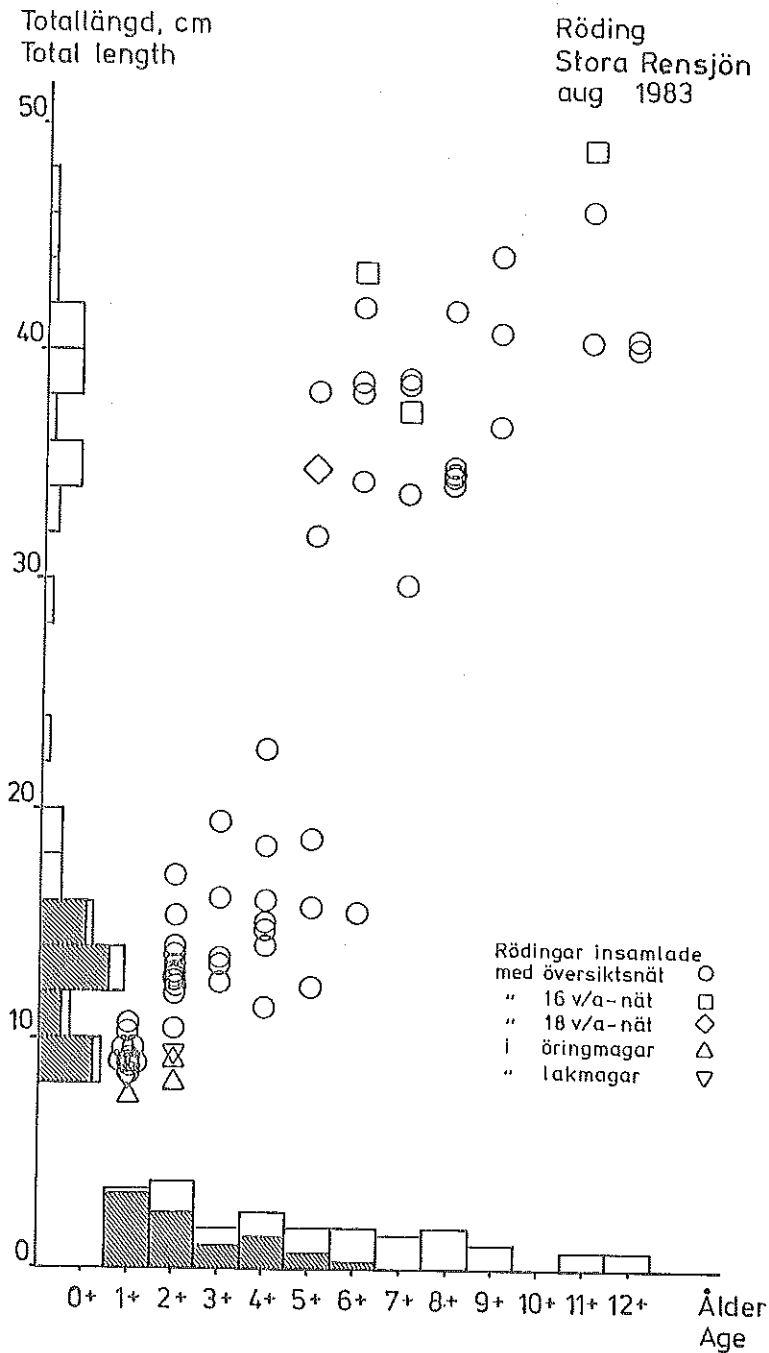
Zon	Antal	Öring			Röding			Lake		
m	nät	n/a	g/a	\bar{x}	n/a	g/a	\bar{x}	n/a	g/a	\bar{x}
Zone	Number	Brown Trout			Arctic char			Burbot		
m	of nets	n/e	g/e	x	n/e	g/e	x	n/e	g/e	x
Bottennät / Benthic gillnets:										
1- 6	14	0.7	117	163	2.1	436	210	0.2	49	230
6-12	3				3.0	1176	392			
12-18	2				3.5	814	233	0.5	272	544
18-24	2				1.0	28	28			
24-30	2				1.0	27	27			
Totalt:	23	0.4	71	163	2.1	494	232	0.2	54	309

Flytnät /
Pelagic gillnets:

0- 6	1									
6-12	1									
botten	1				3.0	118	39			
Totalt:	3				1.0	39	39			

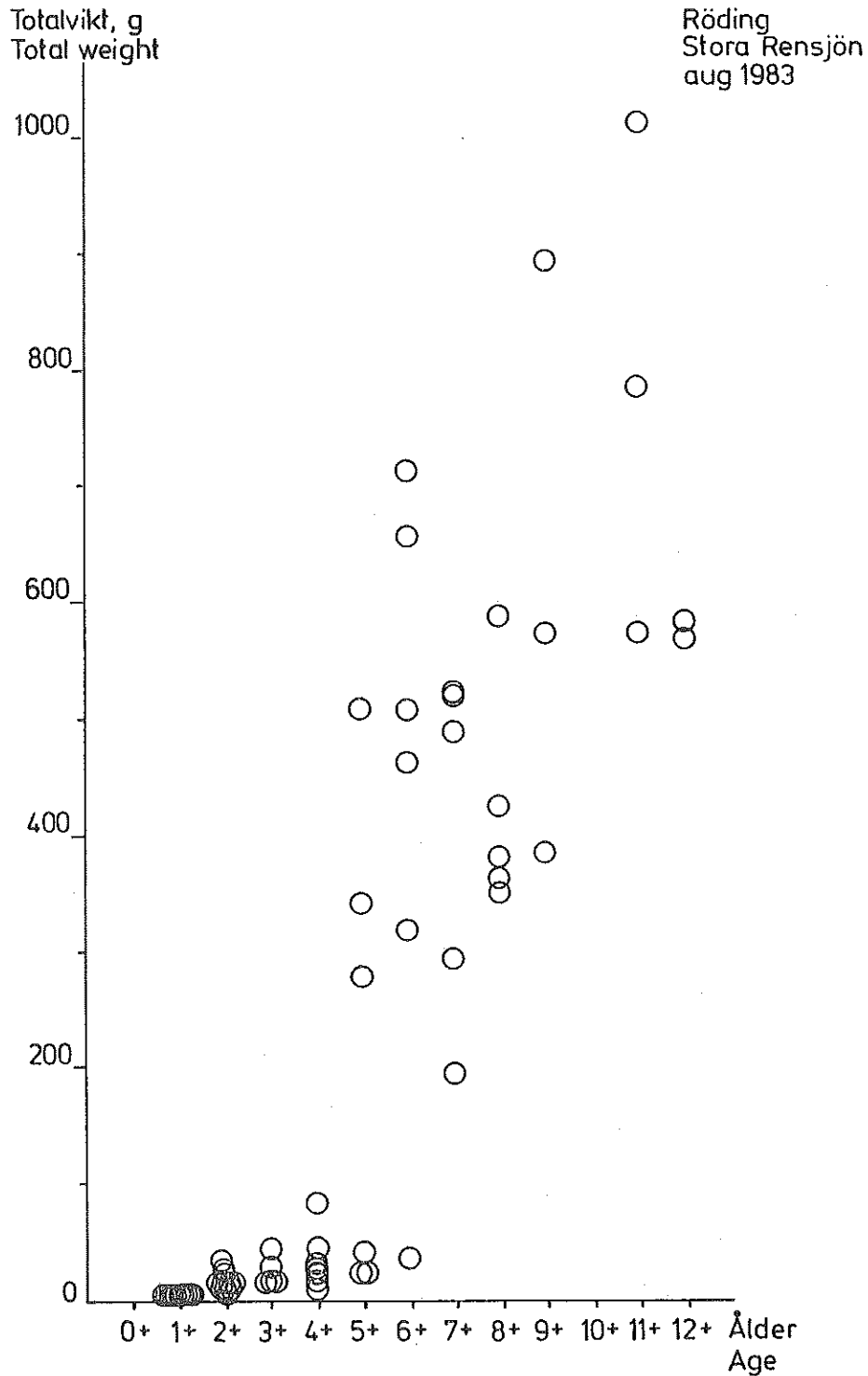
avvek även utseendemässigt med sitt bäckrödinglika marmormönster längs ryggen. Efter åldersbestämning befanns de små rödingarna vara mellan 1+ och 6+ år gamla, medan de större exemplarens ålder varierade mellan 5+ och 12+ år.

I ett tillväxtdiagram (Figur 3) beskrev rödingarna en S-formad tillväxt med tendenser till dramatiska tillväxtförändringar efter 4+. Efter en medelvikt på 34 g under femte sommaren ökade medelvikten till 203 resp 452 g under sjätte och sjunde sommaren (Figur 4). Alla rödingar äldre än 6+ var längre än 30 cm. Möjligen sker en viss utplaning i tillväxten, mätt som längd, för de äldsta individerna.

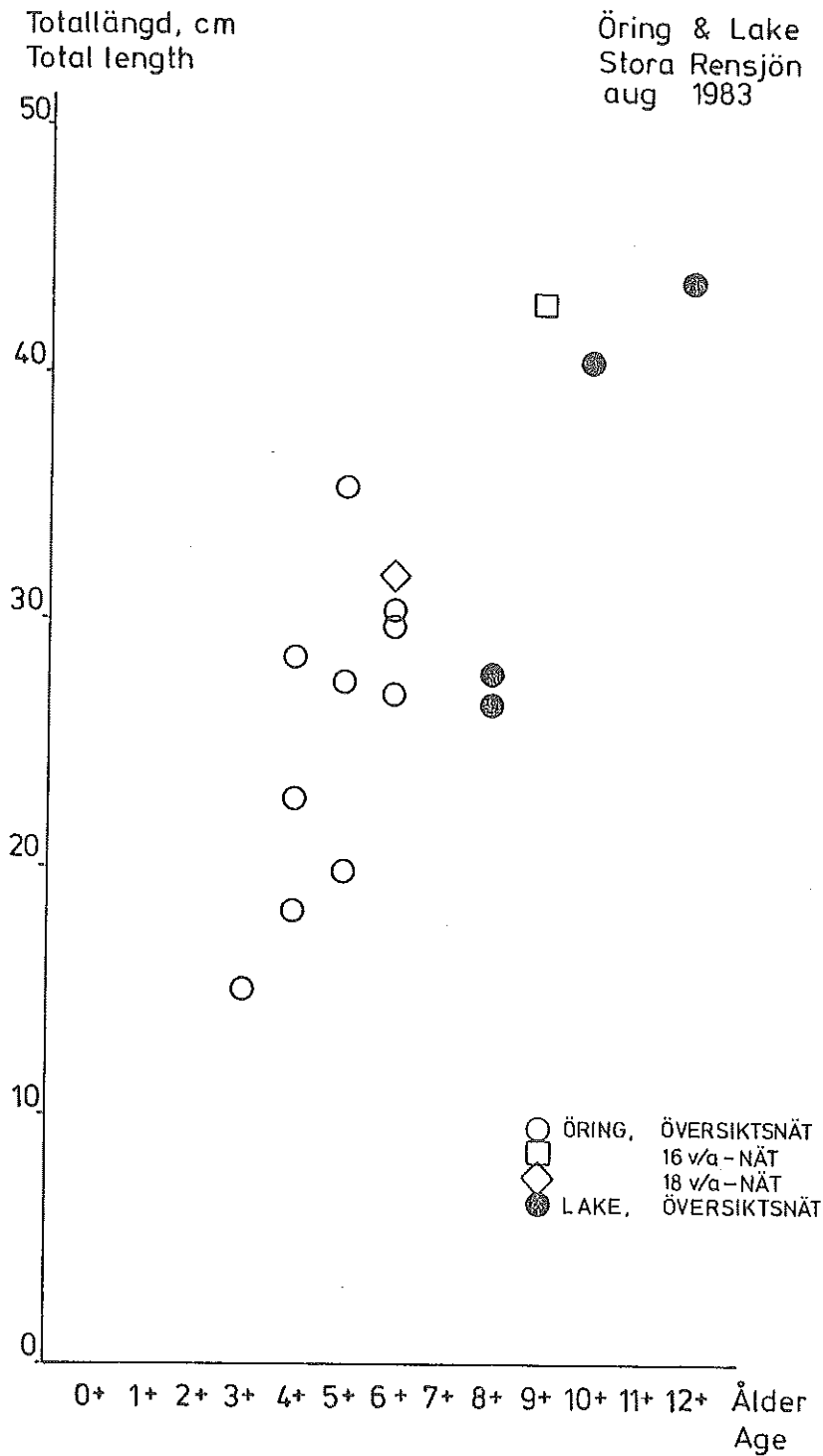


Figur 3. Rödingens tillväxt uttryckt som individuell längd mot otolit-ålder i Stora Rensjön, augusti 1983. I diagrammet har även medtagits fiskar fångade med 16 och 18 v/a-nät samt intakta rödingar funna i öring och lakmagar. Längs axlarna anges de två olika rödingpopulationernas ålders- resp. längdstrukturer baserade på fångsten i översiktsnäten.

The total length - otolith age relationships of Arctic char in Lake Stora Rensjön, August 1983. The diagram contains fish from experimental gillnets (○), standard gillnets 38 (□) and 33 (◇) mm, knot to knot, and specimens found in stomachs of burbot (▽) and brown trout (△). The age structures and length structures for the two sympatric populations are shown along the two axes based on specimens caught in the experimental gillnets with multiple mesh sizes.



Figur 4. Rödingens tillväxt uttryckt som individuell vikt mot otolit-ålder i Stora Rensjön, augusti 1983. I diagrammet har även medtagits fiskar fångade med 16 och 18 v/a-nät.
The total weight - otolith age relationships of Arctic char in Lake Stora Rensjön, August 1983. The diagram contains fish from experimental gillnets and standard gillnets 38 and 33 mm, knot to knot.



Figur 5. Öringens och lakens tillväxt uttryckt som individuell längd mot otolit-ålder i Stora Rensjön, augusti 1983. Diagrammet innehåller fiskar från översiktsnät och 16 resp 18 v/a-nät.
The total length - otolith age relationships of brown trout and burbot in Lake Stora Rensjön, August 1983. The diagram contains fish from both experimental gillnets (trout \circ burbot \bullet) and standard gillnets 38 (\square) and 33 (\diamond) mm, knot to knot.

Det fanns inga uppenbara tecken på att populationen påverkats av selektion från nät. Flera åldersgrupper visade tendenser till en medellängd som var förskjuten mot en nedre del av spridningen för varje åldersgrupp, dvs det fanns omvänt en märkbar spridning av enstaka fiskar med längder högre än medelvärdet. Längdstrukturen för de yngsta åldersgrupperna antyder möjligen en selektiv kraft mot de sämst växande individerna.

Tillväxt, öring och lake

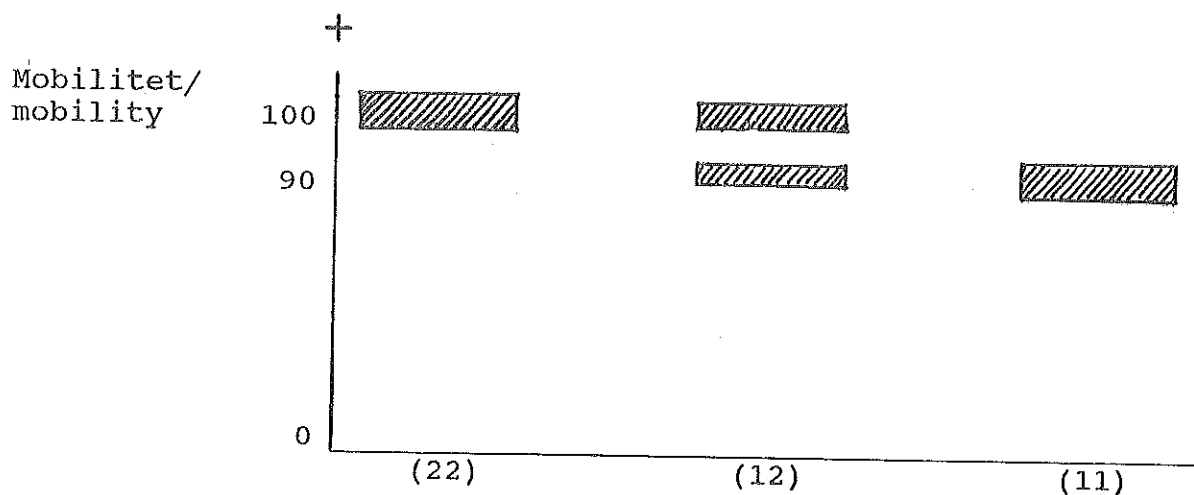
Öringens tillväxt var lika snabb som rödingens, men saknade ett utpräglat S-format mönster. I Figur 5 åskådliggörs de tolv öringarnas längd/ålder relationer baserade på analys av otoliter. Ingen av de i sjön fångade öringarna var yngre än 3+.

De fyra lakarnas tillväxt var jämfört med röding och öring något fördröjd (Figur 5).

Genetik, röding

Esteraser är ur genetisk synvinkel en grupp av monomeriska enzym-system. Hos den arktiska rödinggruppen har esteräserna beskrivits som produkter av fem loci (Kornfield et al. 1981). Rödingens ester-locus nummer två, vilket uttrycks i serum, lever och muskel, utnyttjas som populationsmarkör vid separering av populationerna i dubbla bestånd (Nyman 1972, 1984, Nyman & Filipsson 1972, Klemetsen & Grotnes 1975, 1980, Henricson & Nyman 1976, Gydemo 1980b, 1984, Hammar 1980, 1982, 1984a, b, Hammar et al. 1983, Nyman & Ring 1988). En kombination av Esteras-2-allel-frekvensen och olika ekologiska karaktärer har dessutom använts för att särskilja tre syskonarter inom artkomplexet (Nyman 1972, Nyman, Hammar & Gydemo 1981, Klemetsen 1984).

De individuella rödingarnas anlag uttrycks vid elektrofores beroende på homozygoti eller heterozygoti som ett snabbt band (22), ett långsamt band (11) eller båda (12) (Figur 6). Frekvensen anges genomgående för den snabba allelen (2).



Figur 6. Bandmönster och mobilitet för produkterna av rödingens esteras-locus nummer två.
Banding pattern and mobility of the products of Esterase-locus 2 in Arctic char.

De i Stora Rensjön 1983 insamlade rödingarna uppvisade totalt en genfrekvens på 0.71 (Tabell 4). Den observerade fördelningen av de tre fenotyperna avviker från den förväntade enligt Castle-Hardy-Weinbergs lag med ett stort homozygot-överskott, vilket avslöjar att materialet troligen innehåller mer än en lekpopulation. Vid jämförelse av röding i de båda storleksgrupperna större eller mindre än 25 cm (Figur 3), avslöjas två markant skilda genfrekvensområden. De stora rödingarna har frekvensen 0.87 och de mindre frekvensen 0.60. Fortfarande uppvisas ett stort homozygotöverskott hos de mindre rödingarna. Genom att dela upp dessa smårödingar efter fångstdjup, tillväxt, könsmognadsgrad och parasitmängd (se Tabell 9) erhålles ytterligare två grupper med genfrekvenserna 0.92 resp 0.44.

De insamlade rödingarna kan således uppdelas i två grupper, en snabbväxande stor röding med hög genfrekvens (0.88) och en sämre växande liten röding med intermediär frekvens (0.44), vilket antyder förekomst av minst två genetiskt skilda rödingpopulationer. Genfrekvenserna för de bägge populationerna är signifikant skilda enligt 95 %:s konfidensintervall.

Tabell 4. Frekvenser för den anodala allelen hos Esteras-2 hos röding i Stora Rensjön.
Frequencies of the anodal allele expressed by the Esterase-2 locus in Arctic char in Lake Stora Rensjön.

			Fenotyper			p	95%	
	n	f(2)	22	12	11	chi-2	df=2	konf. interv.
Totalt / Pooled	63	0.706	obs 35 exp 31.4	19 26.2	9 5.4	4.695	<.1	.081 .625-.787
> 25 cm	26	0.865	obs 20 exp 19.5	5 6.1	1 0.5	.793	<.7	.095 .770-.960
< 25 cm	37	0.595	obs 15 exp 13.1	14 17.8	8 6.1	1.713	<.5	.114 .481-.709
 < 25 cm, ej köns mogna, bra tillväxt, fångade djupt, ej <i>Diphyllbothrium</i> spp. Immature, good growth, deep-living, no <i>Diphyllbothrium</i> spp. infestation.								
	12	0.917	obs 10 exp 10.1	2 1.8	0 0.1	.099	>.95	.113 .804-1.00
 < 25 cm, köns mogna, sämre tillväxt, fångade litoralt, med <u><i>Diphyllbothrium</i></u> spp. Mature, poor growth, littoral, infested by <u><i>Diphyllbothrium</i></u> spp.								
	25	0.440	obs 5 exp 4.8	12 12.3	8 7.8	.017	>.99	.140 .300-.580
 Grupperna med höga genfrekvenser sammanslagna. High frequency groups pooled.								
	38	0.882	obs 30 exp 29.5	7 7.9	1 0.5	.527	>.75	.074 .808-.956

Av de insamlade rödingarna utgör de lågfrekventa dvärgarna 40 % av det totala materialet och 68 % av rödingarna mindre än 25 cm i Figur 3. Då man känner genfrekvenserna för de bägge populationerna och frekvensen för det totala materialet kan man enligt formeln för "direkt allel-frekvens-proportionalitet" (Nyman & Filipsson 1972, Henricson & Nyman 1976) beräkna de bägge populationernas genetiska proportioner.

$$\frac{f(\text{populationen med högst frekv}) - f(\text{hela provets frekv})}{f(\text{populationen med högst frekv}) - f(\text{populationen med lägst frekv})}$$

Formeln ger också samma resultat dvs att 40 % av de insamlade rödingarna utgöres av röding med genfrekvensen 0.440.

Hädanefter kommer dock rödingarna att behandlas som tre ekologiska grupper. Grupp 1 består av de litoralt fångade smårödingarna (<25 cm) med låg genfrekvens; grupp 2 utgöres av de djupt fångade smårödingarna (<25 cm) med hög genfrekvens; grupp 3 omfattar de stora (>25 cm) rödingarna som fångades på grunt vatten.

Eftersom en del av de insamlade rödingtitorna avvek så markant utseendemässigt gjordes även några kompletterande meristiska beräkningar (Tabell 5).

Tabell 5. Några meristiska analyser av röding i Stora Rensjön, september 1983.
Meristic counts of gill rakers and pyloric caeca in Arctic char, Lake Stora Rensjön, September 1983.

	Antal Number	Gälträfständer Gillrakers	Pylorusbihang Pyloric caeca
> 25 cm, hög genfrekvens / high gene frequency:	1	-	55
< 25 cm, hög genfrekvens / high gene frequency:	5	-	41.0 (sd=6.44)
Totalt, hög genfrekvens / Pooled, high gene frequency:	6	-	43.3 (sd=8.12)
< 25 cm, låg genfrekvens / low gene frequency	18	-	29.3 (sd=3.14)
	4	23.6 (sd=1.82)	-

Det fanns en signifikant skillnad i antalet pylorusbihang mellan de båda rödinggrupperna (Mann Whitney U-test, U=88, $n_1=5$, $n_2=18$, $p<0.001$).

Djupfördelning, röding

Det fanns en ansamling av både små och stora rödingar längs stranden på botten grundare än 8 meter. Djupare än 16 meter fångades endast små rödingar mindre än 20 cm. Åldersfördelningen visade att det förekom fisk i alla åldersgrupperna, 1+ till 12+,

på grunt vatten medan åldern markant sjönk med stigande djup ned till 42 meter. Medeldjupet för små rödingar (medellängd = 12.1 cm, n = 25) med låg genfrekvens var 4.1 m, medan medeldjupet för de små rödingarna (15.7 cm, n = 12) med hög genfrekvens var 22.9 m. De stora rödingarna (medellängd = 38.5 cm, n = 26) fångades på 6.0 m:s djup.

Reproduktion, röding

Som tidigare nämnts var en hel del av de små rödingarna som fångades nära land köns mogna och av dessa hade fem individer (4 hanar) redan påbörjat leken den 27:e augusti. De lekmogna rödingarnas fångstdjup var 3.4 m (sd=1.0, n=6). Bland de mindre rödingarna med låg genfrekvens fanns köns mogna hanar inom åldersgrupperna 1+ till 5+, och köns mogna honor inom grupperna 2+ till 6+ (Tabell 6). Det fanns dessutom två ej lekmogna 2+ honor vars gonader antydde att de möjligen hade lekt redan som 1+.

Av de rödingar som tillhörde populationen med hög genfrekvens var den yngsta köns mogna individen en 4+ hona och den äldsta köns mogna individen en 11+ hane. Både bland dessa hanar och honor fanns flera individer som lekt året tidigare men ej skulle leka under 1983. Även dessa slutsatser drogs baserat på morfologin hos "gamla" resp "nya" gonader.

Det finns således tydliga tecken på att det i båda rödingpopulationerna finns individer som inte leker varje år.

Av de litorala dvärgrödingarna förekom lekmogna individer i samtliga fångade 5 åldersgrupper hos hannarna och i fem av de sex insamlade åldersgrupperna av honor. Hos den mer snabbväxande populationen förekom 4 lekmogna åldersgrupper av 11 fångade bland hannarna resp 3 av 8 bland honorna. Räknar vi med de årsklasser som lekt hösten tidigare blir siffrorna betydligt högre.

Könskvoten för rödinggruppen med låg genfrekvens var jämn (13 hanar : 12 honor), medan hanarna var klart överrepresenterade bland de högfrekventa rödingarna (24 hanar : 14 honor).

Livslängden för de båda rödinggrupperna i det insamlade materialet skiljde sig också markant, med 12 år för de snabbväxande rödingarna med sen könsmognad medan den äldsta rödingen bland de tidigt mogna fiskarna endast var 6+. Medelåldern kan ej beräknas pga underrepresentation av ungfisk bland de snabbväxande rödingarna i fångsten.

Tabell 6. Tidigaste lekålder och lekfrekvens hos två rödingpopulationer i Stora Rensjön.
Spawning frequency and age at maturity in two sympatric populations of Arctic char in Lake Stora Rensjön.

Ålder, age:
1+ 2+ 3+ 4+ 5+ 6+ 7+ 8+ 9+ 10+ 11+ 12+

Rödingpopulation med låg genfrekvens:
Char population with low gene frequency:

Hanar / males:

1. juvenila	1											
2. ej könsmogna	1											
3. könsmogna	3	1		2	1							
4. rinnande		2	2									

Honor / females:

1. juvenila	3											
2. ej könsmogna		1										
3. könsmogna		1	1	2	1							
4. rinnande												1
7. lek 1982 men ej 1983		2										

Rödingpopulation med hög genfrekvens:
Char population with high gene frequency:

Hanar / males:

1. juvenila	1											
2. ej könsmogna		2	2	1	2	3	1	2			1	
3. könsmogna						1		1			1	
4. rinnande							1					
7. lek 1982 men ej 1983					1	1			1		1	1

Honor / females:

1. juvenila	1	2										
2. ej könsmogna				1								
3. könsmogna				1				1	1			
4. rinnande												
7. lek 1982 men ej 1983					1		3	1	1			1

(Explanation: 1: juveniles, 2: immature, 3: mature, 4: ripe, 7: spawners in 1982 but not in 1983, according to the system described by Vladykov (1956).)

Näringsval, röding

Med den heterogena bild av olika rödingpopulationer i Stora Rensjön som nu beskrivits, spridda med olika storleksgrupper på olika djup, blir det svårt att meningsfullt beskriva deras näringsval objektivt med avseende på storlek eller djup, utan att ta hänsyn till det systematiska problemet.

Tabell 7. Rödingens näringsval (volymsprocent) i Stora Rensjön, augusti 1983.
Diet composition (% volume) of the Arctic char in Lake Stora Rensjön, August 1983.

Näringsgrupper:
Major prey categories:

1. Gammarus lacustris.
2. Mollusca (Lymnaea, Gyraulus, Pisidium).
3. Ytfångade insekts-imagos (Coleoptera).
4. Bottenlevande stadier av insekter (Larver och puppor av t ex Chironomidae, Trichoptera, Plecoptera).
5. Semibentiska planktongrupper (Eurycercus, Polyphemus).
6. Mysis relicta
7. Övrigt (granbarr).

	n	N Ä R I N G S G R U P P E R						
		P R E Y G R O U P S						
		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.
Totalt / Pooled:	54	3.3	24.5	4.9	32.9	4.6	24.5	1.5
Storlek / Size:								
5-10 cm:	7	2.9	1.4	15.0	62.1	7.1	11.4	
10-15 cm:	15	1.7	52.0	3.3	23.7	13.0	6.3	
15-20 cm:	8		15.0		25.6		49.4	10.0
20-30 cm:	2				62.5		37.5	
30-40 cm:	12		9.8	8.8	26.7	0.2	54.6	
40-50 cm:	10	13.1	50.4	0.5	33.5		2.5	
Djup / Depth:								
1- 6 m:	32	3.6	41.7	8.3	32.8	1.6	12.0	
6-12 m:	9	6.8	17.4		35.0	0.2	31.7	8.9
12-18 m:	7		2.9		16.4	27.9	52.9	
18-42 m:	6		3.3		49.2		47.5	
Population:								
< 25 cm med låg genfrekvens:	21	2.1	41.9	7.4	33.1	2.4	13.1	
< 25 cm med hög genfrekvens:	10		3.0		32.5	19.5	37.0	8.0
> 25 cm med hög genfrekvens:	23	5.7	27.1	4.8	32.8	0.9	29.6	

I Tabell 7 redovisas rödingens näringsval dels totalt, dels med avseende på fiskens storlek, fångstdjup och slutligen med hänsyn till den genetiska indelningen. Endast magar som ansetts fulla eller halvfulla ingår i analysen. Totalt var 62% fulla, 21% halvfulla, 14% nästan och 3% helt tomma av de 65 undersökta rödingmagarna.

Gammarus lacustris som är en litoral amfipod och därmed mycket känslig för sjöreglering (Grimås 1961, 1962, Nilsson 1961), fanns kvar i Stora Rensjön och hade betydelse för större och för grunt förekommande rödingar. Även en stor grupp snäckor, bl a Lymnaea, är känsliga för sjöreglering (Grimås 1961, 1962) men fanns fortfarande kvar i Rensjön, där de spelade en mycket stor roll för både stora och små rödingar, och för röding inom litoralen. Även insekter fångade på vattenytan förekom i dieten hos små och stora rödingar insamlade på grunt vatten. Olika grupper av vatteninsekter med larv- och puppstadier på botten dominerade dieten hos röding, oavsett storlek och fångstdjup. De bottenlevande cladocercerna (hinnkräftor) äts av mindre rödingar fångade på såväl grunda som djupa bottenar.

Den inplanterade pungräkan Mysis relicta förekom i 35 % av de totalt 62 undersökta rödingmagarna. Betydelsen ökade med både rödingens storlek och fångstdjup. Mysis dominerade i fisk inom storleksgruppen 30-40 cm och i röding fångade på 12-18 meters djup.

Då små rödingar uppträdde både grunt och djupt försvåras över-skådligheten i det ovan beskrivna näringsvalet, och det blir därför mer naturligt att utnyttja den genetiska separeringen som modell för näringsvalsjämförelser.

Grunt fångade titor med låg genfrekvens utnyttjade i första hand molluskerna Lymnaea och Gyraulus samt larver av chironomider och trichopterer, men även Mysis, Gammarus och ytinsekter.

De djupt fångade smärödingarna med hög genfrekvens hade främst ätit Mysis, chironomid-larver och cladoceren Polyphemus pediculus. De stora rödingarna med hög genfrekvens innehöll larver och puppor av chironomider och trichopterer, Mysis och molluskerna Lymnaea

och Pisidium, men även ytinsekter och Gammarus, en diet som mer påminde om de grunt fångade rödingtitornas.

Näringsval, öring och lake

Med ett undantag hade alla öringar och lakar fångats grundare än 5 meter. Laken som fångades på ca 15 meters djup innehöll dock litorala näringsdjur. Jämfört med rödingen tillkom i öringens och lakens diet nya grupper av insektslarver, men framför allt tillkom en betydande predation på småröding och rödingrom (Tabell 8).

Av de i magarna funna 6 rödingarna kunde fem via otolitålder och längd klassificeras som unga smårödingar, möjligen också med för åldern anmärkningsvärt liten totallängd (Figur 3). Eftersom de dessutom var osmälta är sannolikheten stor för att de även fångats på samma djup som resp öringar och lakar.

Tabell 8. Öringens och lakens näringsval (volym procent) i Stora Rensjön, augusti 1983.
Diet composition (% volume) of brown trout and burbot in Lake Stora Rensjön, August 1983.

Näringsgrupper:
Major prey categories:

1. Gammarus lacustris.
2. Mollusca (Lymnaea).
3. Ytfångade insektsimagos (Coleoptera, Diptera, Mecoptera).
4. Bottenlevande stadier av insekter (Larver av t ex Trichoptera, Ephemeroptera och Plecoptera)
6. Mysis relicta
8. Röding (7-10 cm), Arctic char (7-10 cm)
9. Rödingrom, char eggs

		N Ä R I N G S G R U P P E R						
		P R E Y G R O U P S						
	n	1.	2.	3.	4.	6.	8.	9.
Öring (15-43cm) Brown trout	8		16.3	42.0	17.0		24.8	
Lake (27-44cm) Burbot	3	34.0	1.0		0.3		31.7	33.0

Förutom småröding åt öringarna ytinsekter, Lymnaea och larver av Trichoptera och Ephemeroptera. Av den senare gruppen dominerade arten Ameletes inopinatus (P.E. Lingdell, Limnodata, Stockholm,

pers.medd.). En lake som fångats på 3 meters djup hade även ätit rödingrom, vilket stöder observationerna att rödingen börjat leka. Gammarus utgjorde också ett betydande näringsdjur för lake.

Parasiter

Genom att studera en rödings maginnehåll får vi bl a kunskap om vad fisken ätit timmarna innan den fångades. Undersöker vi däremot rödingens parasitfauna får vi en inblick i vad fisken i vissa fall ätit under hela sitt liv. Generellt kan nämligen olika fiskparasitgrupper sägas representera fiskars olika ekologiska näringsvalsgrupper. Vissa parasiter når dessutom relativt hög ålder i sina värdjur. Henricson och Nyman (1976) kunde t ex via parasiterna separera två genetiskt skilda rödingpopulationer i en serie sjöar i övre Vojmån, södra Lappland.

Diphyllobothrium spp. ökar successivt hos planktonätande fiskar, och anrikas mycket snabbt till stora mängder hos rovfiskar som livnär sig på planktonätande bytesfiskar (Halvorsen 1970). Det samma gäller binnikemasken Eubothrium sp. som också utnyttjar copepoder som första mellanvärd (Hoffman 1967). Om den parasitiska copepodgruppen Salmincola spp. anrikas hos just planktonätande fisk är fortfarande okänt, men vissa resultat talar för att så är fallet (Hammar & Henricson 1983).

Parasiterna Cystidicola farionis, Cyathocephalus truncatus och de olika Acanthocephalerna når fiskarna via amfipod-diet (Hoffman 1967, Smith & Lankester 1979, Black & Lankester 1984).

Den stora gruppen av olika trematoder i fisk utnyttjar i första hand insekter och mollusker som första mellanvärdar (Hoffman 1967).

Det finns således ett antal lämpliga indikatorparasiter för att i en sjö indirekt kunna indela fiskarna med avseende på deras dominerande bytesdjur inom grupperna plankton, bottendjur, ytinsekter och annan fisk.

Tabell 9. Angreppsfrekvens och intensitet av olika parasiter i olika grupper av röding i Stora Rensjön, augusti 1983. Incidence and intensity of various parasites in different groups of Arctic char in Lake Stora Rensjön, August 1983.

Grupp 1: < 25 cm, låg genfrekv., low genefrequency
 Grupp 2: < 25 cm, hög genfrekv., high genefrequency
 Grupp 3: > 25 cm, hög genfrekv., high genefrequency

	Totalt Pooled			Grupp 1 Group 1			Grupp 2 Group 2			Grupp 3 Group 3		
	%	\bar{x}	sd	%	\bar{x}	sd	%	\bar{x}	sd	%	\bar{x}	sd
Diph	57.1	13.1	28.0	60.0	2.8	4.5	0	-	-	80.8	29.0	38.3
Eubo	12.7	-	-	0	-	-	0	-	-	30.8	-	-
Cyat	11.8	-	-	6.7	0.3	1.0	0	-	-	(50.0)	-	-
Prot	5.9	-	-	6.7	0.1	0.3	0	-	-	(0)	-	-
Echi	12.7	2.3	12.4	24.0	4.5	19.1	0	-	-	(100)	16.0	9.9
Phyl	25.4	-	-	0	-	-	0	-	-	61.5	-	-
Crep	47.1	8.2	18.4	46.7	7.5	19.0	0	-	-	(50.0)	-	-
Cyst	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Oid.	1.6	-	-	4	0.04	0.2	0	-	-	0	-	-
Salm	28.6	0.6	1.4	20.0	0.4	1.3	25.0	0.3	0.5	38.5	0.8	1.7

Cestoda: Diphyllobothrium spp., Eubothrium sp.,
Cyathocephalus truncatus, Proteocephalus sp.
 Acanthocephala: Echinorhynchidae.
 Trematoda: Phyllodistomum conostomum, Crepidostomum sp.
 Nematoda: Cystidicola sp., oidentifierad art
 Copepoda: Salmincola spp.

Röding, Diphyllobothrium spp.

Båda Diphyllobothrium-arterna, D. dendriticum (måsbinnikemask) och D. ditremum (dykandsbinnikemask), förekom hos rödingarna, men den sistnämnda dominerade klart. Endast mindre än 1 % av de totalt undersökta plerocercoiderna (parasitlarv-stadium) utgjordes av D. dendriticum, vilken betraktas som den mest patogena enligt Halvorsen (1970) och Henricson (1977, 1978b, 1980). Båda dessa parasitarter utnyttjar copepoder (hoppkräftdjur) som första mellanvärd, olika fiskarter som andra mellanvärd och som de svenska namnen antyder en fiskätande fågel, t ex fiskmås och storlom, som slutvärd (Henricson 1978a). De förekommer naturligt i fisk i

flertalet fjällsjöar, och ofta i större mängd (Henricson 1978a, Hammar et al. 1983). De båda arterna har något olika geografisk utbredning (Halvorsen 1970). Henricson (1978a) konstaterade att D. dendriticum är relativt ovanlig i Indalsälven.

Parasiterna syns som vita cystor (med plerocercoider) på magsäck eller andra bukorgan. I svårare fall är även lever, njure, gonader och bukvägg angripna, vilket i synnerhet gäller måsbinnikemasken.

Både storlom och fiskmås observerades på Stora Rensjön i samband med provfisket.

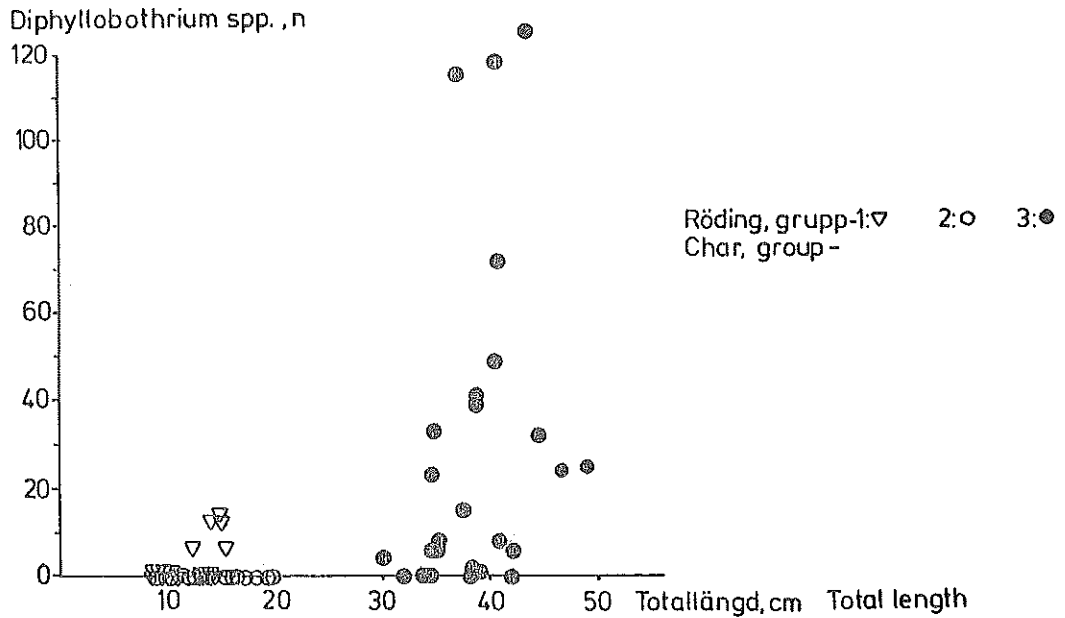
Av de 63 undersökta rödingarna var endast 57 % angripna och innehöll i medeltal 13.1 plerocercoider per fisk (Tabell 9). Drygt 80 % av cystorna fanns i och på magsäcksväggen och 13 % i anslutning till pylorusbihangen. Den mest angripna rödingen hade 126 plerocercoider, varav två i levern (Tabell 10).

Tabell 10. Fördelningen av Diphyllbothrium spp. på olika organ i röding i Stora Rensjön, augusti 1983. Distribution of plerocercoids of Diphyllbothrium spp. in various tissue of Arctic char in Lake Stora Rensjön, August 1983. (n = 63)

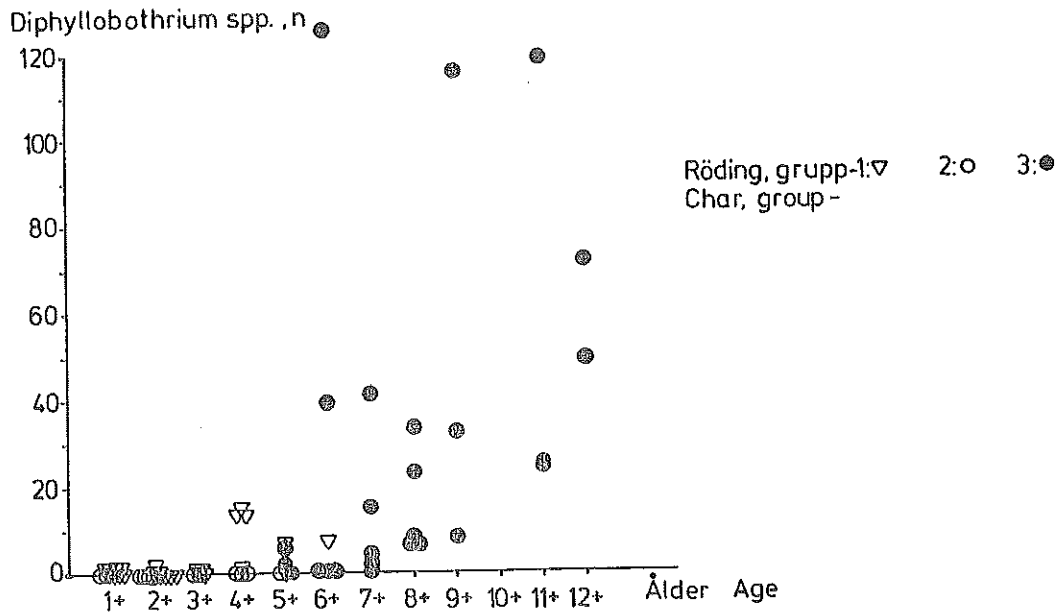
	Frekvens rödingar, % Incidence in fish, %	\bar{x}	max	sd	Fördelning på olika organ, % Proportions in diff. tissue, %
		\bar{x}	max	sd	
Magsäck / stomach	50.8	10.7	120	23.5	81.6
Pylorus / pylorus	33.3	1.7	25	4.0	12.9
Tarm / intestine	0	0		0	0
Lever / liver	12.7	0.1	2	0.4	1.1
Gonader / gonads	6.3	0.3	18	2.3	2.9
Simblåsa / swimbl.	3.2	0.1	3	0.4	0.5
Njure / kidney	7.9	0.1	1	0.3	0.6
Muskel / muscle	0	0		0	0
Totalt, totally	57.1	13.1	126	28.0	

Det var främst de största fiskarna, större än 30 cm, som hade ett kraftigt ökat antal plerocercoider, men även några av de mindre litorala rödingarna var angripna. Antalet cystor i förhållande till de individuella rödingarnas längd resp ålder visar en bimodal fördelning (Figur 7, 8). De djupt levande smårödingarna med

hög genfrekvens var inte alls angripna medan de större rödingarna med hög genfrekvens vid en längd över 35 cm resp en ålder över 6+ påvisade en explosiv ökning av antalet plerocercoider. De litoralt fångade dvärgrödingarna med låg genfrekvens visade redan vid 14 cm resp 4+ en markant mängd Diphyllbothrium-plerocercoider.



Figur 7. Intensiteten av Diphyllbothrium spp. i röding i förhållande till fiskens totallängd. Gruppindelning av fisk enligt Tabell 9. Intensity of Diphyllbothrium spp. in relation to the total length of Arctic char. Fish categories according to Table 9.



Figur 8. Intensiteten av Diphyllbothrium spp. i röding i förhållande till fiskens ålder. Jämför Fig 7. Intensity of Diphyllbothrium spp. in relation to the age of Arctic char. Compare Fig. 7.

Röding, Eubothrium sp.

Bandmaskar tillhörande gruppen Eubothrium utnyttjar flertalet fiskarter som slutvärdar. Parasiternas livscyklar är snarlika Diphyllobothriums med copepoder som första mellanvärd (Hoffman 1967). Det är en platt, tätt segmenterad och relativt lång binikemask som oftast påträffas inne i pylorusbihangen och främre delen av tarmen. De ibland inne i magsäcken förekommande exemplaren antas ha tagit sig dit genom magmunnen efter det att värdjuret dödats (G. Black, St. John's, Nfld, muntl. medd). Enligt Hoffman et al. (1986) utgör Eubothrium salvelini en märkbart patogen belastning för röding.

Totalt påträffades Eubothrium i 13% av de undersökta rödingarna. Dessa var uteslutande fiskar större än 25 cm.

Röding, Cyathocephalus truncatus och Proteocephalus sp.

Dessa båda små bandmaskar påträffas i pylorusbihangen hos t ex röding som för båda parasiterna kan utgöra slutvärd. Cyathocephalus truncatus når fisken via Gammarus lacustris medan Proteocephalus sp. i likhet med Diphyllobothrium och Eubothrium når rödingen via copepoder (Hoffman 1967).

De påträffades båda hos de litorala smårödingarna, dock inte i några större mängder. Cyathocephalus truncatus kunde även noteras i de största rödingarna.

Röding, Echinorhynchidae

Hakmaskar kan förekomma i mycket stora mängder i tarmkanalen hos fiskarter som till stor del utnyttjar amfipoder som bytesdjur. Gruppen Echinorhynchidae utnyttjar bl a Gammarus lacustris som mellanvärd (Hoffman 1967). Parasiten förekom i de litorala smårödingarna med låg genfrekvens men saknades i de djupt levande smårödingarna med hög genfrekvens. Av de stickprovsundersökta stora rödingarna innehöll alla Echinorhynchidae (Tabell 9).

Röding, Phyllodistomum conostomum och andra digena trematoder

Trematoden Phyllodistomum sp. noterades i 62% av de större rödingarna i Stora Rensjön, men inte i några av de små individerna (Tabell 9).

Phyllodistomum conostomum har fått en intressant roll efter det att Nordeng (1983) poängterat dess eventuella betydelse som begränsande faktor för havsvandrande röding i Norge. Trematoden påträffas i njuren och kan möjligen vid hög angreppsintensitet påverka sin värd fysiologiskt. Den når sin slutvärd via vissa mindre musslor och olika arthropoder (Hoffman 1967). I samband med en kartering av parasitfaunan i olika rödingsjöar i Skellefte-, Fax- samt Indalsälven, med avseende på effekten av inplantering av Mysis relicta, noterades en spektakulär geografisk variation. Phyllodistomum påträffades i samtliga undersökta sjöar i Indalsälven men inte i några sjöar från Fax- eller Skellefteälven (Hammar et al 1983, Hammar & Henricson in prep.).

Röding, Cystidicola sp.

Introduktioner av Pallasea quadrispinosa som nytt fisknäringdjur har med stor sannolikhet medfört en spridning av Cystidicola farionis Fischer.

Gruppen Cystidicola utgöres av nematoder som lever i simblåsan på ett stort antal olika fiskarter, t ex öring, röding, sik och nors. C. cristivomeri som utnyttjar Mysis relicta som mellanvärd är geografiskt begränsad till Nordamerika medan däremot C. farionis är känd från Europa (Petersson 1971). Man har ansett dem vara glacial-relikta (Polyanski 1958) och C. farionis' utbredning bör därmed vara begränsad till Östersjökusten och de kustnära sjöar som tidigare täckts av eller stått i förbindelse med ett forna stadium av Östersjön. Cystidicola farionis utnyttjar amfipoder (märlkräftor), framför allt Pontoporeia sp. som mellanvärd.

I samband med ett provfiske i Stora Offsjön ovanför Ottsjön i Indalsälven upptäcktes ansevärliga mängder nematoder i simblåsorna

på röding. I sjön som har ett tätt Gammarus-bestånd, har man planterat in amfipoden Pallasea quadrispinosa som nytt fisknäringdjur från Stora Öfsjön i Jämtlands skogsland och sannolikt därmed också den relikta nematoden Cystidicola farionis (Hammar 1983b). Motsvarande överföringar av Pallasea och sannolikt Cystidicola från Stora Öfsjön har även skett till Övre Umeälvens reglerade sjöar (Fürst, Hammar & Hill 1986). Inplanteringen av Pallasea till Blåsjön, Faxälven, skedde däremot med djur från Gesunden. Vid vidare överföringar av Mysis relicta från Blåsjön har ibland även Pallasea oavsiktligt följt med till vissa sjöar t ex Björkvattnet ovanför Kvarnbergsvattnet (Hammar 1979). I samband med ett provfiske i Björkvattnet sommaren 1986 konstaterades Cystidicola sp. även här (Hammar & Lindh, opubl.). Dock har ännu inga Cystidicola sp. konstaterats i öring och röding från själva Blåsjön (Hammar & Henricson in prep.). Uppenbarligen är mekanismen bakom spridningen av Cystidicola sp. mer komplicerad än vad vi tidigare ansett. Det återstår att undersöka möjligheterna till spridning via fisk resp den naturligt förekommande amfipoden Gammarus lacustris' roll som mellanvärd.

Varken Pallasea eller Cystidicola har konstaterats i röding från Stora Rensjön (Tabell 9).

Röding, Salmincola spp.

Den parasitiska copepodgruppen Salmincola förekommer relativt vanligt på fisk i fjällsjöarna. Den suger sig fast på tungan, gälar, gällock och olika fenor (Black, Montgomery & Whoriskey 1983). Olika Salmincola-arter angriper olika kroppsdelar och olika fiskarter (G. Black, St. John's, Nfld, muntl. medd).

Salmincola sp. påträffades hos mindre än 30% av de undersökta rödingarna och var klart mer förekommande hos de större individerna. De var dessutom den enda parasit som påträffades i de djupt fångade smårödingarna (Tabell 9).

Öring och lake

Av de 12 öringar som undersöktes innehöll 7 stycken (58%) Diphyllobothrium spp. Medeltalet var 10.7 (sd=20.0) plerocercoider per fisk och fördelade sig till 79% på magsäcken, 9% på pylorus, 5% på levern, 4% i bukväggen och övriga på mjölkesträngar, simblåsa och tarm. Ytterst få av de 128 plerocercoiderna bedömdes tillhöra arten D. dendriticum.

Inga Salmincola spp. eller Cystidicola sp. påträffades. Phyllostomum conostomum noterades i njuren på två (17%) individer. Mängden Eubothrium spp. varierade markant. Vissa individer saknade den helt medan några var mycket hårt belastade.

På öringar yngre än 5+ noterades över huvud taget inga parasiter.

Samtliga 4 lakar var angripna av Diphyllobothrium spp. I medeltal innehöll de 240 (sd=292) plerocercoider per fisk och förekom på magsäck och pylorusbihang till mer än 99%. Drygt 5% av plerocercoiderna tillhörde arten D. dendriticum. Antalet Diphyllobothrium spp. ökade markant hos de lakar som var äldre än 8+.

Lakarna innehöll även en del hakmaskar tillhörande gruppen Echinorhynchidae.

Kvalitet och kondition för röding och öring

Fiskens kvalitet kan mätas på många sätt. Flertalet måste dock betraktas som subjektiva, flera ibland missvisande (Hill & Boström 1985).

Fiskarnas köttfärg, som angavs enligt en skala från 1 till 9 (vit 1, svagt skär 3, skär 6, röd 9), förbättrades med storleken för både röding och öring (Tabell 11). De litorala smårödingarna hade sämre köttfärg än de djupt fångade små rödingarna. Generellt hade rödingen bättre köttfärg än öringen i motsvarande längdgrupper.

Tabell 11. Fultons konditionsfaktor samt köttfärg för röding och öring i olika storleksgrupper, Stora Rensjön, augusti 1983.
Condition factor (Fulton's) and meat color (1-9) in Arctic char and brown trout in different sizes, Lake Stora Rensjön, August 1983.

	n	Fulton's condition	Färg/Color
Röding, Arctic char:			
5-10 cm,	8	0.763	1.0
10-15 cm	18	0.707	1.0
15-20 cm	10	0.725	3.2
20-30 cm	2	0.726	6.5
30-40 cm	15	0.867	7.5
40-50 cm	10	0.869	6.5
Totalt / pooled sample	63	0.781	3.9
1. <25 cm, låg genfrekvens	25	0.748	1.2
2. <25 cm, hög "	12	0.674	2.8
3. >25 cm, hög "	26	0.863	7.1
Öring, brown trout:			
15-20 cm,	3	0.818	1.0
20-30 cm,	5	0.859	3.0
30-40 cm,	3	0.876	6.3
40-50 cm,	1	0.936	8
Totalt / pooled sample	12	0.859	3.8

Konditionen brukar anges som Fultons konditionsfaktor (vikten/längden³) (Ricker 1975). Röding i olika längdgrupper visade en bimodal fördelning av denna faktor med 0.763 hos de allra minsta rödingarna medan gruppen 10-15 cm visade lägre värden för att sedan åter stiga med ökad längd (Tabell 11). De litoralt fångade smårödingarna hade högre konditionsfaktor jämfört med de djupt fångade smårödingarna. De större rödingarna visade däremot betydligt högre konditionsfaktor.

Öringarna visade också en stigande konditionsfaktor med längden och överträffade genomgående motsvarande rödinggruppers värden, om denna jämförelse mellan två olika arter tillåts.

DISKUSSION

Allmänt

Provfisket och efterföljande undersökningar av det insamlade materialet från Stora Rensjön har påvisat en mycket storvuxen och dominant rödingpopulation i samexistens med ytterligare en, genetiskt avvikande, fördivärgad och litoralt levande rödingpopulation, samt dessutom öring och lake.

De genetiska analyserna skiljer ut en storvuxen röding med hög frekvens av Esteras-2-locusets anodala allel ($f(2)$: 0.882), ett större antal pylorusbihang (43), sen könsmognad (4+ för båda könen) och en intraspecifik habitatuppdelning med ungfisk på djupare bottnar och de äldre fiskarna litoralt. Dessa äldre stora rödingar samexisterar på de grunda bottnarna med en långsamväxande, annorlunda färgad röding med en låg genfrekvens ($f(2)$: 0.440), ett lägre antal pylorusbihang (29), tidig könsmognad (1+ för hannar, 2+ för honor) och tidig lektid (slutet av augusti) längs stränderna. Den större rödingen leker omkring 5-10 september i Lilla Rensjön och ytterligare ett par veckor senare i Stora Rensjön (F. Andersson, St. Rensjön, muntl. medd.). Generellt måste leken för båda populationerna betraktas som tidig, något som troligen beror på sjöns kalla karaktär.

Det har vid undersökningen känts naturligt att särskilja rödingpopulationerna i tre ekologiska grupper. En grupp av litorala dvärgar (mindre än 25 cm), en grupp av djuplevande ungröding (mindre än 25 cm) samt slutligen en grupp av storvuxen röding (större än 25 cm). De två sistnämnda grupperna betraktas dock som delar av en och samma genetiska pool, skild från den litorala dvärgpopulationen.

Rödingarnas djupfördelning och populationsstruktur avvek markant från förhållandena i de hundratals rödingsjöar som författarna tidigare undersökt. Kan vi ändå dra några slutsatser av detta enda provfiske, som dessutom skedde under en period då det kanske dominerande bytesfiskbeståndet, dvs dvärgrödingarna,

lekte? I regel inte, men med den breda provtagning med flera parametrar som stöder varandra får vi betydligt större säkerhet och kan beskriva de olika fiskarternas ekologiska roller, relationer och avvikande förhållande i Stora Rensjön. Denna arbetsmetodik, med ett ekologiskt orienterat provfiske med översiktsnät, inte alltför stora och ensidiga uttag av fisk ur sjön och en bredare analys av det insamlade materialet, har visat sig vara tillräckligt informativt i känsliga ekosystem (Hammar & Filipsson 1985, Hammar 1987b, Hammar, Porter, Sköld & Verspoor 1988).

Rödingens tillväxt och åldersstruktur

Genom det intensifierade nätfisket med allt mindre maskstorlekar i många nordliga sjöar har rödingpopulationerna påverkats oroande selektivt. De snabbväxande exemplaren fångas som allt yngre individer i de effektiva nylonnäten. Hela populationen tenderar därigenom att växa allt sämre, och ytterst få individer lyckas ta sig förbi den storleksspärr som avgörs av den i sjön aktuellt fungerande minsta maskstorleken. Tillväxtkurvan planar ut på ett allt för tidigt stadium och medelåldern kan ofta bli låg. I vissa extremfall når endast få snabbväxande rödingar upp till könsmogen ålder och ordentlig storlek (Filipsson & Svärdson 1976, Fürst, Boström & Hammar 1978, Filipsson 1983, 1987, Hammar et al 1983, Hammar 1984a).

Provfisken med översiktsnät i arktiska och subarktiska områden har dokumenterat oexploaterade rödingpopulationers tillväxt och struktur (Johnson 1980, 1983, Hammar 1982, 1987a, b). I sjöar på Svalbard med klimat- och näringsbetingelser betydligt hårdare än i något svenskt vatten följer rödingen ett närmast "linjärt" förhållande mellan ålder och storlek. Rödingarna blir både gamla och stora, dvs tillåts rödingen att åldras, så fortsätter den att växa (Hammar 1982, 1987a).

Tillväxtkurvan (Figur 2-4) för rödingen i Stora Rensjön utgör således ett tydligt exempel på en jämförelsevis opåverkad populationsstruktur. Inga tendenser till utplanande tillväxt kunde spåras hos den storvuxna populationen. Båda rödingpopulationerna

påvisade också flera köns mogna årsklasser. Dessutom visade varje åldersgrupp en väl varierad spridning i storlek utan tecken på selektiva krafter från något håll, utom möjligen ett predationstryck riktat mot de litoralt levande smårödingarna. Det är författarnas övertygelse att förekomsten av så storvuxen röding som i Stora Rensjön endast kan påträffas i sjöar med ett mycket svagt nät-fisketryck, vilket gör Stora Rensjön till en mycket unik röding-sjö i Sverige.

Enligt Fredrik Andersson, som nästan tillbringat ett helt sekel vid Stora Rensjön, har rödingens storlek ändå minskat under årens lopp. Under 1920-talet användes 10 och 12 varvs nät vid röding-fisket. Vid lekfisket som endast skedde i Lilla Rensjön lades nät med maskorna 8, 10 och 12 varv per aln. Det "finmaskigaste" nätet lades närmast land och de grövre ytterst i langan. Näten köptes först från Malmö Fiskredskapsfabrik och senare från Gnesta. Idag använder Fredrik Andersson 16 och 18-varvs nät, hälften av varje. Man lär ha fångat röding på upp till 4 kg. De stora "skivorna" (lekröding-hannarna) i Lilla Rensjön försvann i samband med att sjön började regleras. (Lekrödinghonan kallas för övrigt "rynga".) På 1970-talet togs en röding på 2.7 kg med pimpel (F. Andersson muntl. medd.).

Rödingens näringsval och parasitfauna

Den storvuxna rödingen i Stora Rensjön fångades strandnära och dess näringsval dominerades av strandlevande bottendjur. Förekomsten av Mysis i magarna kan möjligen tyda på en viss vandring mellan stränder och de något djupare bottnar där Mysis är tillgänglig som föda. Mysis har en dominerande ställning som bytesdjur på djup över 12 meter, där framför allt de unga rödingarna med likaledes hög genfrekvens fångades.

Dessa unga rödingar hade främst ätit Mysis, chironomid-larver och den stora semibentiska cladoceren (hinnkräftan) Polyphemus sp. Inga gammarider eller ytinsekter påträffades i dessa djupt fångade smårödingar.

Dvärgrödingpopulationen åt som väntat också övervägande strandlevande bottendjur, men även hos dessa utgjorde Mysis en väsentlig del av näringen, vilket indikerar en viss vandring utåt något djupare bottnar.

Nilsson (1960), som studerade de säsongsbundna skillnaderna och likheterna i öringens och rödingens näringsval i Rensjön, fann att Lymnaea dominerade i juli och cladocerer i september hos röding insamlade 1939-40.

Förekomsten av parasiterna Cyathocephalus truncatus och Echinorhynchidea i de såväl stora som fördrvärgade rödingarna längs stränderna styrker betydelsen av Gammarus i dieten på grunt vatten. Likaså förekom en hel del digena trematoder i de snäckätande dvärgrödingarna.

Phyllodistomum sp. noterades bara i de största rödingarna och Salmincola spp. befanns vara jämnt fördelade mellan de bägge grupperna av småröding men fördubblad i antal och frekvens på de större rödingarna.

De litorala smårödingarna uppvisade en annorlunda parasitbild än de djupt fångade, som var i det närmaste oangripna. Skillnaden som måste bero på olika näringsvalsinriktning, där cyclopoida copepoder i högre grad ingår i de litorala rödingarnas diet. Detta styrker vidare den konstaterade avvikande djupfördelningen, trots den pågående leken på grunt vatten.

Parasitanalyserna visar vidare att 81 % av de stora rödingarna (större än 25 cm) var infekterade med Diphyllobothrium spp. och att de i medeltal hade 28 plerocercoider per fisk. Parasiterna anrikas mycket dramatiskt först då rödingen nått över 30 cm (Figur 7). Detta mönster kan inte tolkas på något annat sätt än att rödingen då blir predatorisk. Om predationen sker på småröding, som i sin tur livnär sig på copepoder och därmed infekteras av Diphyllobothrium spp., vilket konstaterats hos den småvuxna litorala rödingpopulationen, blir bilden den funna. Det är också möjligt att en viss predation sker på smålake vilket t ex konstaterats hos rödingen i Rebnisjaure, Norrbotten (Hammar opubl.).

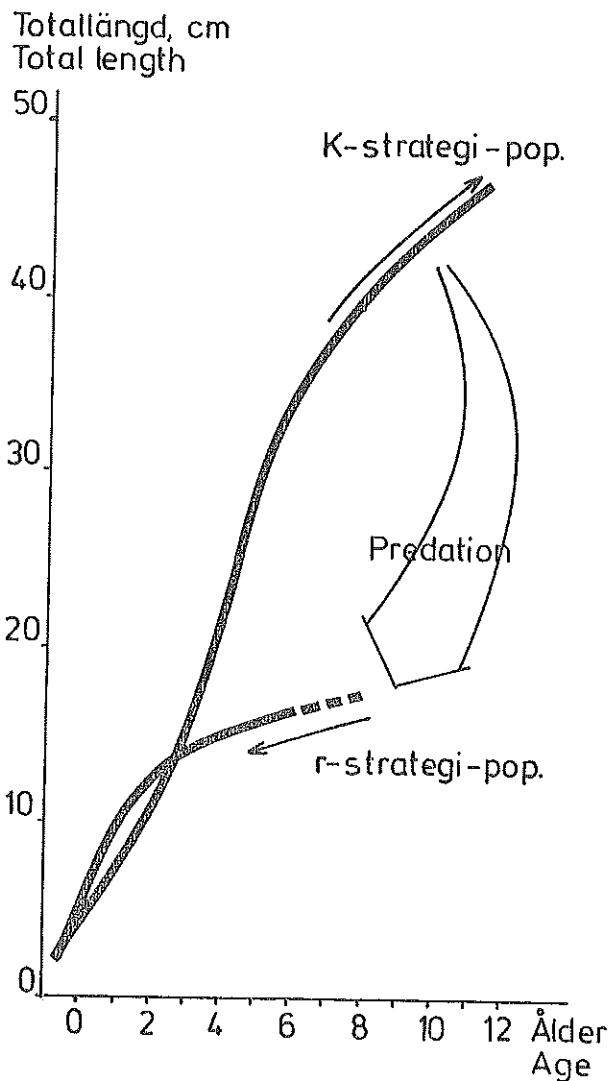
Predationen på småröding

Anrikning av Diphyllbothrium spp. har också dokumenterats hos öringen och laken. Speciellt lakarna större än 30-40 cm uppvisade mycket höga antal Diphyllbothrium spp. Nilsson (1957) fann att 35% av den sjölevande Rensjö-öringens bytesdjur i augusti 1955 bestod av fisk. Dessa utgjordes av oidentifierade salmonider samt lake. Runnström (1957) antog att just övergången till fiskdiet var förklaringen till öringens starka tillväxtökning efter att den börjat leva i själva sjön. Den strömlevande lakens fiskdiet däremot bestod av enbart lake (Nilsson 1957). I föreliggande undersökning visade maganalyserna tydligt att just smårödingen utgjorde en avsevärd del av dieten. Ännu mer intressant är att notera att de i både öring- och lakmagar funna smårödingarna möjligen haft speciellt dålig tillväxt (Figur 3).

Det finns anledning att misstänka att predationen från litorala resp djuplevande rovfiskar selektivt påverkar en rödingpopulations tillväxtstruktur på olika sätt. Riktad predation på småröding med bra begynnelse-tillväxt och därmed, enligt Thorpe's (1986) tolkning av Alms (1959) resultat, risk för tidig köns-mognad och för-dvärgning, kan i praktiken gynna de små rödingar som tenderar att ha dålig begynnelse-tillväxt, en senare köns-mognad och därför möjligheter till en längre utsträckt tillväxtperiod, dvs möjligheten att nå storrödingklass. I Stora Rensjön tycks båda predatorerna göra sitt urval dels bland de litoralt förekommande rödingarna, dels bland de sämst växande av dessa. Troligen gäller detta även predationen från den storvuxna rödingen. De tre predatorernas selektiva påverkan på en rödingpopulation blir därmed den dia-metralt motsatt den selektiva påverkan som ett fisknät åstadkommer och tenderar därför att gynna den noterade tillväxtbilden. Om våra provfisker-nät vidare fångat de mest snabbväxande individerna och de sämst växande individerna i första hand blir föremål för predation, då är det tillväxtmönster vi ser hos de små rödingarna i Figur 3 något bättre än i verkligheten.

Rödingarnas populationsstrukturer

Den sigmoid-formade tillväxtkurvan (Figur 3,4) och parasitförändringarna (Figur 7,8) antyder tendenser till flera dietbyten hos rödingen, dels efter 4+ och dels efter 8+. Den storvuxna rödingpopulationen i Stora Rensjön torde genomgå flera ekologiskt stora rollbyten i samband med förändringar i djupfördelning, byte av näringsdjur via Mysis till mollusker m.m. och småröding samt intagandet av sin gentemot öring och lake ekologiskt dominantaställning.



Figur 9. Modell över interspecifica relationer mellan två sympatriska rödingpopulationer med tillväxt enligt två skilda livshistoriestrategier. Model representing interspecific relationship of two sympatric populations of Arctic char with growth according to two different lifehistory strategies.

Möjligen utgör den sigmoid-formade tillväxtkurvan en syntes av två populationer med olika levnadsstrategier påminnande om den sk. r- resp K-selektion som först beskrevs av MacArthur och Wilson (1967) (Fig. 9). Den med hög frekvens av esteras-2 karakteriserade rödingpopulationen med djupt levande ungfisk, sen könsmognad och mycket stora äldre fiskar lever enligt den sk K-strategien, medan den lågfrekventa litoralt levande dvärgrödingen med tidig könsmognad följer den sk r-strategien. Genom det predationstryck som både storröding, öring och lake utövar på den litorala dvärgrödingen så överlever ytterst få av dessa dvärgar en ålder över 6+. Om nätfisket ökar däremot försvinner allt fler av de stora predatorerna och de fördvärgade rödingarna som växer enligt r-strategien tenderar att öka i antal och ålder (Figur 9).

Denna populationsdynamik är väl beskriven i arktiska sjöar med allopatriska rödingbestånd (Johnson 1976, 1980, 1981, 1983, 1988). Syntesen blir i det här fallet en unikt förstärkt sigmoidformad tillväxtkurva bestående av två sympatriska rödingpopulationer med olika val av livshistoriestrategier. Denna hypotes kommer att behandlas mer utförligt i en senare rapport, där jämförelsen just görs med en serie subarktiska rödingpopulationer (Hammar et al. in prep.). Tillväxtkurvans lutning och speciella karaktär är således ett resultat av sjöns storlek och morfometri, rödingens intraspecifika strategi-struktur, dess näringsval, parasiter, rangordning i ett komplext konkurrensförhållande med andra röding- och fiskarter samt en eventuell förekomst av selektivt predations-såväl som nätfisketryck.

Öringens och lakens näringsval och parasitfaunor

Utöver småröding utgjordes öringens näring av ytinsekter, Lymnaea och olika insektslarver. I öring som insamlats i augusti 1955 är bilden den samma (Nilsson 1957). Förutom fisk dominerade då ytinsekter, Trichoptera-larver samt olika snäckor.

I Nilssons (1960) näringsvalsstudier på fisk från 1939-49 dominerade ytföda i öring fångad i juli och Trichopter-larver i september.

Laken hade förutom sin predation på röding och rödingrom konsumerat betydande mängder Gammarus lacustris vilket också avslöjades genom infektionsgraden av acanthocephaler. Varken öring eller lake hade ätit Mysis, som konstaterats vara dominerande som bytesdjur för dessa båda arter i så många andra fjällsjöar (Fürst, Boström & Hammar 1978, 1980, 1981, Hammar, Neumann & Notter 1988). I dessa reglerade sjöar påträffades dock öring och lake betydligt djupare.

Näringskonkurrens mellan röding, öring och lake

Nilsson (1955, 1963, 1965) fann generellt att allopatriska röding- resp öringpopulationer livnärde sig på nästan identiska näringsorganismer. Tillsammans segregerade de med öringen litoralt och med bottendjursdiet, medan rödingen uppehöll sig i pelagialen där den livnärde sig på plankton. Denna sommarsituation med närings- och biotopsegregering (interactive segregation) förstärktes vid reglering av sjön då den litorala näringsfaunan allvarligt utarmades medan zooplanktonfaunan blev den viktigaste näringstillgången (Nilsson 1961, 1963, 1964). Våra undersökningar visar under augusti att både öring och röding i jämförbara storleksklasser livnärde sig på Lymnaea och Trichoptera-larver. Däremot dominerade ytföda och småröding i öringens diet medan Mysis, chironomidlarver och puppor utgjorde en väsentlig andel av den större rödingens näringsval. I de få lakarna som fångades dominerade Gammarus lacustris, småröding och rödingrom. Således en markant uppdelning och parvis överlappning av den tillgängliga näringsfaunan. Mycket talar dock för att den verkliga konkurrensen sker hos de mindre individerna. I vilken grad konkurrerar de litoralt förekommande dvärgrödingarna, nyutvandrade öringungarna samt de små ännu ej predatoriska lakarna? Kommande undersökningar kommer kanske att ge svar på denna viktiga fråga.

Den största öringen som landats under de senaste 100 åren vägde 6 kg och fångades på spinn på 1950-talet. Ingen direkt förändring har noterats med avseende på öringens antal eller vikt. Två lakar på 60-70 cm togs 1958 på nät (F.Andersson, St. Rensjön, muntl. medd.).

De stora rödingarna, öringarna och de få lakarna som undersöktes 1983 uppvisar mycket snarlika tillväxtkurvor. Skillnaden utgjordes av en parallellförskjutning av kurvan så att en viss längd först nås av röding, året därefter av öring och ytterligare tre år senare av lake. Det finns därför anledning att misstänka förekomst av stora likheter i näringsvalet hos större individer av de tre predatorerna. Skillnaderna i tidsförskjutning bör vara av artberoende karaktär med skillnader i födovalsstrategier under unga år.

Hela predationstrycket från dessa tre olika arter tycks vara riktat mot den litoralt förekommande dvärgrödingpopulationen. Det är möjligt att tidig könsmognad, utsträckt lekperiod och ett mycket varierat och rikt sammansatt näringsunderlag ger dvärgrödingpopulationen en rekryteringsbas stor och effektiv nog att tåla ett så hårt predationstryck. Mycket talar för att tillgången på dvärgröding som bytesfisk balanserar mängden och storleken på predatorerna precis som i arktiska sjöar (Johnson 1980, 1983).

Normalt dominerar öring längs stränderna, rödingen i pelagialen och laken djupare längs botten i svenska fjällsjöar (Nilsson 1955, 1961, 1965). Öringens predation på röding anses på indirekt bevismaterial vara av avgörande karaktär för upprätthållandet av ett välvuxet rödingbestånd (Filipsson & Svärdson 1976). Få undersökningar har direkt dokumenterat förekomsten av röding i öringmagar. Lakens betydelse för rödingbeståndets beskattning är sannolikt större, genom dess omfattande predation på djuplevande och sämre växande röding (Filipsson & Svärdson 1976). Förekomsten av iögonfallande dubbla rödingbestånd med en pelagisk resp en fördivärgad, djuplevande population är mycket ovanliga i områden med förekomst av lake (Filipsson & Svärdson 1976). Rester av sympatri har dock i vissa fall kunnat konstateras med hjälp av de genetiska analyserna, men tillväxtmässigt sett så verkar rödingbestånden vara monomorfa i sjöar med lake (Hammar 1984a). I naturliga sjöar i norra Norrbotten med den enkla kombinationen röding och lake växer rödingen i regel mycket bra (Hammar 1984b). Liknande resultat har även konstaterats i två jämtländska sjöar (Filipsson opubl.).

Rödingens och öringens kvalitet

De subjektiva kvalitetsjämförelser som gjordes mellan rödingen och öringen framställer rödingen som betydligt bättre. Konditionen enligt Fulton visade dock bättre vikt/längd relationer för öring än för röding. Vid analys av de olika rödingarna uppvisade titorna bättre konditionsfaktor än de unga snabbväxande rödingarna. Denna missvisande bild torde bero på rödingtitornas speciella morfologiska särdrag. Generellt framstår dock konditionsvärdena för röding som relativt låga jämfört med andra jämtländska rödingpopulationer (Hammar et al. 1983).

Betydelsen av *Mysis relicta*

Förekomsten av *Lymnaea* sp., *Gammarus lacustris* och *Eurycercus lamellatus* i de stora rödingarnas magar visar att Stora Rensjön ännu inte påverkats alltför hårt av försurning, reglering och den introducerade *Mysis relicta*. Både snäckor och gammarider har utnyttjats som indikatororganismer i karteringen av försurningens utbredning (Engblom & Lingdell 1985a, b). *Lymnaea* och *Gammarus* är vidare kända för sin känslighet för sjöreglering (Grimås 1961, 1962, Nilsson 1961). Slutligen återfanns den för rödingen så värdefulla *Eurycercus lamellatus* som efter introduktioner av *Mysis relicta* på kort tid utrotats av denna (Fürst, Boström & Hammar 1978, Hammar 1988a).

Mysis relicta har visat sig vara en mycket effektiv zooplankton-predator, som successivt betar ned planktonfaunan i en bestämd ordning (Lasenby & Langford 1973, Fürst, Boström & Hammar 1978, Cooper & Goldman 1980, Kinsten & Olsén 1981, Langeland 1981a, Lasenby & Fürst 1981, Morgan, Goldman & Richards 1981). De för fiskarna värdefulla stora cladocererna (hinnkräftorna) betas ned och de av zooplankton beroende fiskarterna eller fiskstadierna får vidkännas en överlägsen konkurrent i *Mysis relicta*. Genom sin selektiva predation på cladocerer ökar *Mysis* betydelsen av copepoder i planktonätande fiskarters diet och därmed de fiskparasiter som utnyttjar copepoderna som mellanvärd (Hammar 1988a). De fiskarter som kan utnyttja *Mysis* som nytt näringsdjur bryter

bildligt talat parasitens livscykel och undgår vidare infektion (Hammar & Henricson 1983, 1984, Hammar et al. 1983, Hammar 1988a). Frekvensen Diphyllbothrium-angripna rödingar i Stora Rensjön är att betrakta som mycket låg i förhållande till andra rödingpopulationer (Henricson 1978a) och är jämförbar med sjöar dit Mysis relicta överförts (Hammar et al. 1983). Intensiteten, dvs antalet parasiter per fisk, måste dock betecknas som något högre än i sjöar med täta bestånd av Mysis. Möjligen sker fortfarande en förändring mot mindre resp högre angreppsgrad beroende på vilka fiskar som utnyttjar Mysis i Stora Rensjön (Hammar & Henricson 1983, 1984, Hammar 1988a). Dessutom verkar den storvuxna rödingpopulationen i Stora Rensjön indirekt påverkas av angreppsgraden för den dvärgvuxna rödingpopulationen. Denna i sin tur ligger dock väl inom den infektionsnivå som karakteriserar rödingbestånd som gynnats av Mysis relicta (Hammar et al. 1983).

De omfattande förlusterna av fisk som skett i svenska, norska och nordamerikanska sjöar efter introduktion av Mysis relicta har framför allt drabbat pelagisk röding, sik och indianlax (Morgan, Threlkeld & Goldman 1978, Langeland 1981b, Fürst et al. 1984, Lasenby, Northcote & Fürst 1986, Hammar 1988a). De positiva effekterna har noterats hos större bentiska arter, som t ex öring och lake. Är den fisktomma pelagialen i Stora Rensjön en tillfällighet pga provfiskets ringa omfattning, eller ett resultat av Mysis relictas effektiva zooplanktonpredation? Förekomsten av Eurycercus lamellatus och de numerärt små fångsterna av öring och lake antyder att effekterna av Mysis relicta inte kan vara av sådan betydelse, än. Möjligen begränsas Mysis' utvecklingsmöjligheter av en redan fattig zooplanktonfauna.

Man kan vidare fråga sig om förekomsten av en snabbvuxen ung röding på djupare bottnar är ett resultat av tillgången på Mysis relicta. Resultaten antyder att miljön för dessa rödingar på större djup bör vara bättre än tidigare. Däremot kan inte förekomsten av Mysis förklara den allmänt goda tillväxten hos den större rödingen. Storleken var känd och dokumenterad långt innan Mysis introducerades.

Med tanke på de effekter som registrerats på fiskfaunan i andra sjöar dit Mysis relicta överförts måste dock Stora Rensjön ses som en sjötyp där Mysis torde ha en generell positiv effekt på fiskfaunan eftersom den bentiska fiskproduktion klart dominerar här. Med de resultat vi sett av övrig näringsfauna framstår dock Mysis-introduktionen som en helt onödig risktagning. Vad som kommer att hända på lång sikt i Mysis-sjöar är fortfarande oklart.

Temperaturen en begränsande faktor

Stora Rensjön är ett lågproduktivt vatten. Dessutom utgör Stora Rensjön en väldig bassäng högst upp Indalsälven, en älv som är känd som allmänt kall. Det är därför mycket troligt att Stora Rensjöns fria vattenmassor är för näringsfattiga och för kalla för en pelagisk fiskproduktion, i likhet med vissa andra högt eller nordligt belägna stora sjöar t ex Blåsjön och Torneträsk. Detta borde innebära en koncentration till bentisk fiskproduktion och en ökad konkurrens om de bentiska näringsdjuren. Av dessa utgör dagsländan Ameletus inopinatus, vars larver återfanns i öringmagar, en ytterligare indikation på att vattnet är kallt (P.E. Lingdell, Limnodata, pers. medd.).

Det finns tydliga tecken på att det i båda rödingpopulationerna finns individer som inte leker varje år, ett fenomen som ökar mot norr och lägre temperaturer (Johnson 1980, G.Hunter, ABS, St. Ann-de-Bellevue, Quebec, pers. medd). Det storvuxna rödingbestånd som beskrivits från Stora Rensjön utgör en konkurrenskraftig population i ett för den aktuella rödingen uppenbart gynnsamt miljöförhållande. Den intar en ranghög ställning med en numerär överlägsenhet, ett brett och effektivt utnyttjande av den oligotrofa och kalla fjällsjöns näringsunderlag. Den uppvisar en könsmognad, en mycket god tillväxt och en hög kvalitet; värdefulla ekologiska karaktär i en karg miljö. Stora Rensjöns röding har därför sedan hösten 1982 funnits med bland avelsstammarna av storvuxen röding på Fiskeristyrelsens Försöksstation i Kälarne.

Laken är känd som en kallstenoterm art, men har ett tidigt pelagiskt och därmed känsligt yngelstadium. Den lever som adult bentiskt

längs stränder men även på större djup. Laken kan vidare beskrivas som "ekologiskt aggressiv". Dess näringsval av bottendjur är mycket brett och den utgör en allvarlig konkurrent till varje annan bentisk fiskart, såväl som en betydande predator på all fisk, framför allt den egna arten, i lämplig storlek (Hammar opubl.). Ingen av de fyra lakarna innehöll dock lake i magarna. Laken i Stora Rensjön antydde via en markant anrikning av Diphyllbothrium spp. en relativt sen övergång till fiskdiet i livet. Kan detta vara resultatet av dels kannibalism och dels den tidigare behandlade predationen på dvärgröding? Kanske lakbestånd i likhet med gäddbestånd (Svärdson 1964) regleras hårdare internt än vad vi tidigare föreställt oss.

Öringen är en art som gynnas av högre temperatur. Den intar i lägre belägna fjällsjöar en dominerande litoral position där den lever av bottendjur, ytföda och fisk (Nilsson 1965). Dess dåliga möjligheter till att utnyttja zooplankton gör den konkurrenssvag i pelagialen resp. i reglerade sjöar där pelagisk produktion av näring dominerar (Filipsson & Svärdson 1976). Trots förekomsten av en artrik bottenfauna och Mysis relicta i Stora Rensjön är öringen fåtalig vilket enklast torde förklaras av sjöns låga temperaturregim och bristen på större reproduktionslokaler nedströms Lilla Rensjön efter tillkomsten av en damm i utloppet. De små tilloppen till Stora Rensjön har dock troligen fått ökad betydelse som reproduktionslokaler efter Stora Rensjöns dämning. Runnström (1953) konstaterade att enda förutsättningen för vidare reproduktion av öring nedströms Lilla Rensjön var en kontinuerlig vattenföring i Rensjöån.

Dubbla rödingarter

Svärdsons (1958, 1961a, b, 1979) teorier om multipla invandringar av preglacialt skilda röding- och sikarter till skandinaviska vatten från olika övervintringsområden har varit banbrytande för den systematiska och ekologiska forskningen runt dessa salmonidgrupper som bedrivits vid Sötvattenslaboratoriet. Ideerna delas dock inte av alla systematiker. Behnke (t ex 1972) och andra menar att de små och stora förändringar av såväl ekologisk som genetisk karaktär som noterats är resultatet av en snabb postglacial an-

passning. Med denna inställning nonchalerar man de resultat som klart visar betydelsen av ett genflöde mellan populationer som inte är geografiskt isolerade. De små skillnader som spåras i det stora mönstret visar istället enligt Svärdson (1979) introgressionen på olika sätt mellan de ekologiskt så vitt skilda arterna i olika sympatriska kombinationer. Detta kan ses som en följd av avsaknaden av fullständiga genetiska barriärer mellan de olika syskonarterna. Den genetiska markör som utnyttjats för sik är antalet gälräfständer, en polygenetiskt nedärvd meristisk karaktär som speglar långtgången anpassning till olika näringsdjur (Svärdson 1979). Hos röding har tre distinkta allelfrekvensområden för Esteras-2-locuset använts. Detta locus är det enda polymorfa system med känd relation till miljön som hittills kunnat användas med framgång i Skandinavien för att karakterisera olika ekologiska grupper av arktisk röding (Nyman, Hammar & Gydemo 1981).

Produkterna av de båda esteras-2-varianterna som utnyttjats som genmarkörer har konstaterats ha ett visst fysiologiskt samband med temperaturen (Nyman & Shaw 1971, Nyman 1972, Nyman & Filipsson 1972, Dempson, Verspoor & Hammar 1988). Det snabbvandrande esteraset (produkten av allel 2) fungerar optimalt vid en högre temperatur än det andra långsamvandrande esteraset. Trots detta så dominerar populationer med höga genfrekvenser i de nordligaste, de högst belägna och de kallaste sjöarna (Hammar 1980, 1984a, 1987a, 1989, Gydemo 1984). Förklaringen till detta avvikande mönster måste bero på den genetiska bakgrunden, dvs den olika genetiska miljö som varianterna förekommer i hos de olika rödingarterna, och sannolikt även på invandringshistoriska skillnader mellan olika populationer (Hammar 1984a).

Andersson, Ryman och Ståhl (1983) som undersökt ett större antal loci hos några geografisk begränsade svenska rödingpopulationer, menar att den genetiska variationen totalt hos röding är mycket liten och därför inte tillåter någon uppdelning i preglacialt uppkomna syskonarter. Man drar därvid slutsatsen att bristen på polymorfa system kan användas för att mäta systematisk samhörighet. Dock finns det stationära rödingpopulationer i Nordamerika och Skandinavien som inom samma analyserade avsnitt av sina genom

framstår som fullständigt elektroforetiskt identiska (Hammar & Verspoor opubl.). Denna brist på genetisk variation hos så historiskt och geografiskt väl skilda populationer antyder i stället att den grova elektroforestekniken egentligen inte är lämplig för storsystematiskt evolutionsarbete inom rödingartgruppen.

Genetiskt uppmätta skillnader, angivna som avstånd i tid, baseras på kvalitativa och kvantitativa allelskillnader vid elektroforetiska analyser av en större serie proteiner och enzymsystem. Dock är dessa ej fler än att analysen endast omfattar en bråkdel av en fisks totala genom. Eventuella skillnader mellan närstående populationer antas vara ett mått på den slumpmässiga förändring av allelfrekvenserna som skett efter att populationerna särats. Denna förändring sker efter en grovt uppskattad hastighet, enligt den sk molekylära klockan, och utgör ett medelvärde av såväl evolutionistiskt snabba som långsamförändrande proteiner. Skillnaderna kan var 40-faldiga (R. Behnke, Fort Collins, Colorado, pers. medd.). Hypotesen utgår vidare från att inga av de använda enzymerna påverkas genom selektion av miljön. Trots den allmänt accepterade stabiliteten hos allelfrekvenser inom olika arter från olika geografiska områden ökar dock kunskapen om selektiva kopplingar mellan olika enzymer och miljöfaktorer. Först då vi vet mer om dessa samband kan vi trovärdigt mäta och uttala oss om de genetiska skillnaderna mellan olika populationer mätta i tid.

Förekomsten av två- och tredubbla rödingbestånd, förekomsten av dvärg- och normalrödingmorfer i allopatriska bestånd samt extrema populationer med sigmoidformad tillväxtkurva och bimodala längdstrukturer har under senare år lite felaktigt kommit att jämföras i diskussionen om multipla arter. Norska undersökningar (Nordeng 1983) har dokumenterat hur rödingpopulationer genom intraspecifika variationer kunnat indelas i en serie grupper med olika tillväxtförhållanden. De rödingar som blivit tidigt köns mogna har fått dvärgkaraktär medan de sent köns mogna individerna fortsatt att växa under ytterligare år och därmed blivit större. De olika rödingformerna har var och en i sin avkomma kunnat ge upphov till samtliga typer. De olika rödingarna har därför ansetts tillhöra samma genetiska population. Genom subjektiva urval har tre grupper;

dvärgar, stora stationära samt potentiella havsvandrare urskiljts. Denna uppdelning har tyvärr kommit att jämföras med indelningen i syskonarter och betraktats som lösningen på den arktiska röding-problematiken av författare som valt att tolka Nordengs (1983) resultat på detta sätt.

Hindar och Jonsson (1982) föreslår att antalet rödingformer i en sjö enligt ovan, beror på antalet nischer tillgängliga under tillväxtsåsongen. Under perioder av överflöd på näringsdjur minskade segregeringen i habitat- och näringsval (Hindar & Jonsson op. cit.). Detta resonemang, som säkert är den troliga förklaringen till många populationers intraspecifika ekologiska variationsbredd, kan dock i och för sig ses som en omkastad förklaring till teorin om att antalet tillgängliga nischer i en sjö avgör om en eller flera närstående populationer eller arter kan samexistera.

Jonsson och Hindar (1982) förklarar själva uppkomsten av dubbla morfer i Vangsvatnet som ett resultat av intraspecifik konkurrens och skilda fortplantningsstrategier. Man menar att de olika morferna uppstått i sen tid och att de utgör ett naturligt fenomen inom rödingens naturliga variation. Hindar, Ryman och Ståhl (1986) kunde verifiera den genetiska överensstämmelsen mellan de bågge rödingformerna i Vangsvatnet. De kunde också verifiera att sämre resp bättre växande rödingar i en serie sjöar i flertalet fall tillhörde samma population. De fann dock större genetiska skillnader mellan olika rödingformer i två andra sjöar vilket dock inte vidareutvecklades ekologiskt i rapporten. I den skotska sjön Loch Rannoch fann dock Sahonera-Irahola (1985) betydande genetiska skillnader mellan bentiska och pelagiska rödingar som enligt den ovan kritiserade analysen för uppmätning av genetiskt avstånd uppskattades till mellan 150 000 och 300 000 år, beroende på vilken molekylär klockfrekvens som utnyttjades. Sahonera-Irahola (1985) menar dock att skillnaderna endast visar att dessa båda rödingpopulationer varit allopatriska under en relativt kort tid innan de hamnat i samma sjö. Oavsett hur länge de båda rödingpopulationerna varit isolerade innan de invaderat Loch Rannoch så demonstrerades dock ett tydligt exempel på multipel invandring.

Den intressanta frågan gäller hur pass stora genetiska, meristiska, morfologiska och ekologiska skillnader som kan uppstå inom en rödingpopulation med olika varianter av reproduktions-strategier, men inte betraktas som geografiskt eller genetiskt isolerade från varandra. Kan så stora skillnader som noterats mellan rödingarna i Stora Rensjön uppstå postglacialt?

Eftersom den introgressiva hybridiseringen mellan tvillingarter i en gemensam geografisk miljö i många fall är en vanligare process än den omvända, dvs den som gynnar uppdelningen av en art i flera subtaxonomiska enheter inom samma geografiska lokal, så måste eventuella genetiska, meristiska, morfologiska och ekologiska skillnader som noteras betraktas i ett betydligt större perspektiv.

Om rödingen dels genom sin opportunistiska karaktär tenderar att fylla miljön med individer som följer olika reproduktionsstrategier pga av intraspecifik konkurrens, dels i många sjöar samexisterar med likasinnade rödingpopulationer med annan genetisk bakgrund p g a invandringshistoriska skillnader, då är det lättare att förstå varför vi har så svårt för att identifiera de komplicerade populationsekologiska mönster som karakteriser så många större rödingbestånd i norr.

Åtskilliga sådana sjöar med genetiskt och ekologiskt väl skilda rödingpopulationer har tidigare beskrivits från Sverige, Norge och Island (Saemundsson 1909, Fridriksson 1939, Andersson, Gustafson & Lindström 1971, Nilsson & Filipsson 1971, Nyman 1972, Nyman & Filipsson 1972, Klemetsen & Grotnes 1975, 1980, Henricson & Nyman 1976, Gydemo 1984, Hammar 1984a). Förutom signifikanta allelfrekvens-skillnader för esteras-2 har meristiska, morfologiska och ekologiska skillnader kunnat noteras. Ett mönster av tre rödinggrupper har kunnat definierats. På grund av den sannolika preglaciala uppdelningen har de tre rödingtyperna ansetts vara skilda åt på syskonart-nivå.

I Tabell 12 redovisas de tre rödingarternas ekologiska karaktärer och storleksrelationer (efter Hammar 1984a, b).

Tabell 12. Taxonomi, ekologiska särdrag, utbredning och esteras-2-frekvenser för tre syskonarter inom det arktiska rödingartkomplexet enligt Nyman, Hammar och Gydemo 1981.

Taxonomy, ecological characteristics, distribution and esterase-2-allele frequencies of three sibling species within the Arctic char species complex according to Nyman, Hammar and Gydemo 1981.

N)	F)	S)
Storröding <u>S. salvelinus</u> (L.)	Större Fjällröding <u>S. alpinus</u> (L.)	Mindre Fjällröding <u>S. stagnalis</u> (Fabr.)
I låglandet och i sydsvenska sjöar	Högt belägna fjällsjöar	Västliga fjällsjöar inom vissa regioner
Sen invandring, ev. från syd och öst	Tidig invandring, ev. från öst	Rel. tidig invandr., ev. från sydväst
Plastiskt biotopval	Bentisk	Pelagisk
Plastiskt näringsval ofta fiskpredator	Bottendjur och fisk. Kannibal	Plankton
Maxvikt 10-12 kg	Maxvikt 6-7 kg	Maxvikt 1 kg
Leker grunt i stillastående vatten	Leker grunt, gärna i strömmande vatten	Leker grunt eller djupt i stillastående vatten
Konkurrenskraftigast	Konkurrenssvagast	Intermediär konkurrensstyrka
Genfrekvenser för den anodala allelen av Esteras-2: 0.40 - 0.70	0.90 - 1.00	0.00 - 0.10

Av tabellen framgår att de båda rödingpopulationerna i Stora Rensjön både genetiskt och ekologiskt stämmer väl överens med karaktärerna för de bägge bentiska arterna Större Fjällröding och Storröding. Det är dessutom dessa båda arter som noterats i Anjan och Äsingen nedströms Stora Rensjön (Hammar et al 1983). De förekommer vidare som ensamma arter i många mindre sjöar söder om Stora Rensjön (Hammar 1984a). Mycket talar för att den konkurrenskraftiga rödingen med hög genfrekvens i Stora Rensjön dock tillhör den normalt mycket konkurrenskänsliga Större Fjällrödingen. En storvuxen röding med ett bentiskt närings- och habitatval överraskade redan 1947 med att fångas i rinnande vatten i de spärrar man byggt med avsikt att fånga öring i (Runnström 1957). Den större fjällrödingen påträffas strömlekande i många högfjällsvatten (Hammar 1984a),

men någon rödinglek i Rensjöns rinnande vatten har dock ännu inte dokumenterats.

Detta innebär en omkastad rangordning mellan de bägge arterna. I flertalet dubbla rödingsjöar har Storrödingen genomgående dominerat storleksmässigt över den Större Fjällrödingen (Andersson, Gustafson & Lindström 1971, Nilsson & Filipsson 1971, Nyman 1972, 1984, Hammar 1980, 1984a, Hammar et al. 1983). Det har dock i vissa mycket kalla fjällsjöar funnits belägg för att den konkurrenskraftiga storrödingen fått en underordnad roll. Det intressanta är vidare att i dessa sjöar utgör den fördivärgade rödingpopulationen den litoralt förekommande (Hammar opubl.), medan de dvärgbestånd som annars beskrivits oftast utgjorts av djupt levande bentiska rödingar. Det är fullt tänkbart att den rödingart vi betraktar som den först invandrade och som uppvisat en hårdörd ekologisk karaktär gentemot en karg och kall miljö, just i denna miljö framtår som konkurrenskraftig och överlägsen andra rödingarter. Det finns flera exempel på hur erkänt storvuxna och fiskätande storrödingstammar från t ex Vättern och Hornavan vid utsättningar högt ovanför deras ursprungsvatten misslyckats med att hävda sina omtalade egenskaper (t ex i Övre Särvsjön samt Pieskejaure med flera källsjöar i Piteälven (Nilsson 1972, Hammar opubl.data)). Eftersom kombinationen av de genetiska och ekologiska karaktärerna ändå måste betraktas som de viktigaste kriterierna vid indelningen av artkomplexet, måste en slutgiltig bedömning ske först efter att de båda populationerna sammanförts i en betydligt "mildare" miljö. Sådana experiment genomförs för närvarande vid Fiskeristyrelsens Försöksstation i Kälarne (Henricson et al. in prep.).

En annan möjlig förklaring till den litoralt avvikande rödingen med det bäckrödinglika mönstret på ryggen vore introgression med den sedan slutet på artonhundratalet inplanterade amerikanska bäckrödingen. Det finns inga genetiska hinder för hybridisering mellan arktisk röding och amerikansk bäckröding. I Labrador har t.o.m långt gånge introgression mellan de bägge arterna nyligen dokumenterats (Hammar, Dempson & Verspoor in prep.). En eventuell hybridisering motsägs av det faktum att amerikansk bäckröding endast uttrycker den anodala allelen för Esteras-2 och att denna

allel är den mindre vanliga i just de litorala rödingdvärgarna i Stora Rensjön. Om dock introgression pågått i flera generationer kanske den amerikanska bäckrödingens egenskaper inte framträder i just det andra esteras-locuset, som då i ett totalt annorlunda genom tillåter en temperaturselektion för den allel som visat sig fungera bäst i just miljön med låg temperatur.

Naturreservat

Djur och växter i limniska ekosystem löper i högre grad än i terrestra och för människan mer välexponerade system risken att drabbas av dolda utsläpp, miljöfaror och överexploatering. Möjligheterna till migrationer och återkolonisering för vattenlevande organismer är dessutom mycket mer begränsade. Vid planeringen av framtida naturreservat och nationalparker måste därför större hänsyn tas till t ex ursprungliga fiskpopulationer av stor betydelse.

Sjöar med ursprungliga rödingbestånd i Skandinavien antas ha koloniserats under den period då senaste inlandssisens avsmältning pågick, dvs med början för ca 12 000 år sedan. Invandringen antas ha skett från olika övervintringsrefugier och olika stadier under de olika faserna av Östersjöns utveckling. Dessa olika rödingpopulationer utgör idag betydande genetiska, ekologiska och ekonomiska tillgångar.

Genom århundradens klimatförändringar och naturliga successioner har många relikta rödingbestånd försvunnit naturligt. Utvecklingen under 1900-talet med ökad försurning, ökad sjöreglering, dolda giftutsläpp, stadig eutrofiering, inplanteringar av begränsande konkurrenter som t ex sik, siklöja och Mysis relicta samt förödande predatorer som t ex gädda, har dock i en allt mer accelererande takt slagit ut många värdefulla rödingpopulationer på kort tid. Hårt okontrollerat nätfiske med effektiva nylonnät och allt mindre maskstorlekar har allvarligt förändrat populationsstrukturen i återstående rödingbestånd i många svenska fjällsjöar. Ytterst få rødingsjöar kan idag sägas innehålla oexploaterade bestånd. De av dessa vatten som dessutom innehåller ekologiskt och genetiskt

skyddsvärda rödingbestånd borde snarast avsättas som naturreservat. Ett sådant är Stora Rensjön i Jämtland.

Ett utökat nätfiske i Stora Rensjön skulle slå snabbt och hårt. För att skydda Stora Rensjöns genetiskt och ekologiskt mycket värdefulla och i Sverige unikt storvuxna fjällrödingpopulation åt framtida generationer som referens i arbetet med den ekologiskt och ekonomiskt viktiga rödingfiskevården, som romtäkt åt den moderna fiskodlingen och avancerade akvakulturen med en mer genetisk medvetenhet samt som opåverkad genbank, måste Stora Rensjön skyddas mot framtida miljöstörningar. Det må gälla försurning och ökad reglering, eutrofiering och förgiftning, inplantering av nya fisk- och näringsdjursarter, ökat nät- och sportfiske. Att skydda Stora Rensjöns röding kräver ett skydd av Stora Rensjön själv. Sverige måste även börja måna om opåverkade fjällsjöar i framtida miljöövervakningsprogram.

Författarna vänder sig därför till Stora Rensjöns fiskerättsägare, Åre Kommun, Fiskenämnden och Länsstyrelsen i Jämtlands län, Statens Naturvårdsverk och Fiskeristyrelsen med en vädjan att med föreliggande biologiska rapport som preliminärt underlag undersöka möjligheterna att omedelbart avsätta Stora Rensjön med omnejd (tillrinningsområde) som naturreservat.

ERKÄNNANDEN

Författarna vill rikta ett stort och varmt tack till Julia Björkli och Fredrik Andersson för deras gästfrihet, hjälp och omtanke. Julia och Fredrik lever utan tillgång till elkraft sedan ett helt sekel, tillsammans med kor, getter och höns, på en isolerad sluttning mot Stora Rensjön. De vårdar sin miljö, sin hembygd, sitt arv på ett naturligt sätt som få människor idag förstår vidden av. Låt oss hoppas att vi, med de möjligheter till erkänsla och insikt som vi har kvar för nordlig natur, kan fortsätta att med samhälleliga medel skydda Stora Rensjön till framtida generationer. Det är vi biologer skyldiga att garantera Julias och Fredriks generation såväl som efterkommande generationer. Ett stort tack också till kollegorna Erik Degerman och Lennart Nyman för värdefulla

kommentarer på en tidigare version av rapporten, och Monica Bergman för hjälp med figurer. De kemiska analysvärdena har tillhållits av Naturvårdsenheten, Länsstyrelsen i Jämtlands län. Författarna vill också framföra ett tack till Skalstugans AB., Skandinaviska Enskilda Banken, för hjälp med logi och båt. Prov-fisket utfördes av författarna och finansierades av Fiskeristyrelsens Sötvattenslaboratorium samt Vattenregleringsföretagens Samarbetsorgan (VASO).

LITTERATUR

- Aass, P. 1984. Management and utilization of Arctic charr in Norwegian hydroelectric reservoirs. p. 277-291. In Biology of the Arctic charr. Eds.: L. Johnson & B.L. Burns. Proceedings of the International Symposium on Arctic charr, Winnipeg, Manitoba, May 1981. Univ.Manitoba Press, Winnipeg.
- Alm, G. 1959. Connection between maturity, size and age in fishes. Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm 40:5-145.
- Andersson, G., K.J. Gustafson & T. Lindström. 1971. Rödingen i Rösjöarna på Fulufjäll. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm. (8). 19 p.
- Andersson, L., N. Ryman & G. Ståhl. 1983. Protein loci in the Arctic charr, Salvelinus alpinus L.: electrophoretic expression and genetic variability patterns. J.Fish.Biol. 23:75-94.
- Behnke, R.J. 1972. The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes. J.Fish.Res.Board Can. 29:639-671.
- Black, G.A., W.L. Montgomery & F.G. Whoriskey. 1983. Abundance and distribution of Salmincola edwardsii (Copepoda) on anadromous brook trout, Salvelinus fontinalis, (Mitchill) in the Moisie River system, Quebec. J.Fish.Biol. 22:567-575.
- & M.W Lankester. 1984. Distribution and biology of swimbladder nematodes, Cystidicola spp. (Habronematoidea), in charr, Salvelinus spp. p.413-429. In Biology of the Arctic charr. Eds.: L. Johnson & B. L. Burns. Proceedings of the International Symposium on Arctic charr, Winnipeg, Manitoba, May 1981. Univ.Manitoba Press, Winnipeg.
- Cooper, S.D. & C.R. Goldman. 1980. Opossum shrimp (Mysis relicta) predation on zooplankton. Can.J.Fish.Aquat.Sci. 37:909-919.

- Dempson, J.B., E. Verspoor & J. Hammar. 1988. Intrapopulation variation of the Esterase-2 polymorphism in the serum of anadromous Arctic charr, Salvelinus alpinus, from a northern Labrador river. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 45:463-468.
- Dickson, W., E. Hörnström, C. Ekström & B. Almer. 1975. Rödingsjöar söder om Dalälven. (English summary: Char-lakes south of River Dalälven.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (7). 138 p.
- Engblom, E. & P.E. Lingdell. 1985a. Hur påverkar reningsverk med olika fällningskemikalier bottenfaunan? SNV PM 1798. 75 p.
- & P.E. Lingdell. 1985b. Hur påverkar kalkdoserare bottenfaunan? SNV PM 1994. 81 p.
- Eriksson, O. 1906. Uppgift å de fiskevatten där Regnbågsforeller och Källax blifvit från Äggfors fiskodlingsanstalt utplanterade under åren 1890-1906. *Svensk Fisk.Tidskr.* (6):189-190.
- Filipsson, O. 1967. Åldersbestämning av röding med hjälp av otoliter. Information från Sötvattenslaboratoriet. (5). 10 p.
- 1972. Sötvattenslaboratoriets provfiske- och provtagningsmetoder. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (16). 26 p. (Andra reviderade upplagan 1985.)
- 1983. Vätterns fiskbestånd belysta genom provfisken med bottenät. (English summary: The fish stocks of Lake Vättern as seen from bottom-set gillnets.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (1). 61 p.
- 1987. The effects of banned gillnet fishing on the fish populations of a northern lake. p. 27-30. In Proceedings of the fourth ISACF workshop on Arctic char. ISACF Information Series (4), Inst.Freshw.Res., Drottningholm.
- & G. Svärdson. 1976. Principer för fiskevård i rödingsjöar. (English summary: Principles for the management of char populations.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (2). 79 p.
- Fridriksson, A. 1939. On the murta in Thingvellir Lake in relation to the char and trout in the lake. *Náttúrufræðingnum* (1):1-36.
- Fürst, M. 1981. Results of introductions of new fish food organisms into Swedish lakes. *Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm* 59:33-47.
- U. Boström & J. Hammar. 1978. Effekter av nya fisknäringdjur i Blåsjön. (English summary: Effects of new fish-food organisms in Lake Blåsjön.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (15). 94 p.

- U. Boström & J. Hammar. 1980. Effekter av nya fisknäringssdjur i Vojmsjön. (English summary: Effects of introduced Mysis relicta on fish in Lake Vojmsjön.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (3). 42 p.
 - U. Boström & J. Hammar. 1981. Effekter av nya fisknäringssdjur i Torrön. (English summary: Effects of introduced Mysis relicta on fish in Lake Torrön.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (1). 48 p.
 - & J. Hammar. 1984. Effects of water level fluctuations on the recruitment of Arctic charr. p. 303-311. In Biology of the Arctic charr. Eds.: L. Johnson & B.L. Burns. Proceedings of the International Symposium on Arctic charr, Winnipeg, Manitoba, May 1981. Univ. Manitoba Press, Winnipeg.
 - J. Hammar, C. Hill, U. Boström & B. Kinsten. 1984. Effekter av introduktion av Mysis relicta i reglerade sjöar i Sverige. (English summary: Effects of the introduction of Mysis relicta into impounded lakes in Sweden.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm. (1). 84 p.
 - J. Hammar & C. Hill. 1986. Inplantering av nya näringsdjur i reglerade sjöar. Slutrapport från FÅK, del II. Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm. 78 p.
- Grimås, U. 1961. The bottom fauna of natural and impounded lakes in northern Sweden (Ankarvattnet and Blåsjön). Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm 42:183-237.
- 1962. The effect of increased water level fluctuations upon the bottom fauna in Lake Blåsjön, northern Sweden. Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm 44:14-41.
- Gydemo, R. 1978. Populationsgenetisk undersökning av röding i Västerbottens län. Del 1. Fiskenämden och Lantbruksnämnden i Västerbottens län. 72 p. (Stencil.)
- 1979. Populationsgenetisk undersökning av röding i Västerbottens län. Del 2. Fiskenämden och Lantbruksnämnden i Västerbottens län. 41 p. (Stencil.)
 - 1980a. Populationsgenetisk undersökning av röding i Västerbottens län. Del 3. Fiskenämden och Lantbruksnämnden i Västerbottens län. 20 p. (Stencil.)
 - 1980b. Electrophoretic studies on Arctic char in the county of Västerbotten, northern Sweden, and Iceland: a survey of the distribution of the Arctic char species. p. 15-17. In Proceedings of the first ISACF workshop on Arctic char. ISACF Information Series (1), Inst. Freshw. Res., Drottningholm.
 - 1983. Pattern of distribution of the Arctic char species complex on Iceland. p. 43-46. In Proceedings of the second ISACF workshop on Arctic char. ISACF Information Series (2). Inst. Freshw. Res., Drottningholm.

- 1984. Preliminary survey results of the distribution of the Arctic charr species complex in Iceland. p. 91-107. In Biology of the Arctic charr. Eds.: L. Johnson & B. L. Burns. Proceedings of the International Symposium on Arctic charr, Winnipeg, Manitoba, May 1981. Univ. Manitoba Press, Winnipeg.

Halvorsen, O. 1970. Studies of the helminth fauna of Norway XV: On the taxonomy and biology of plerocercoids of *Diphyllobothrium* Cobbold, 1858 (Cestoda, Pseudophyllidea) from north-western Europe. *Nytt Mag. Zool.* 18:113-174.

Hammar, J. 1979. PM ang provtrålning efter Mysis relicta utsatta i oreglerade sjöar tillhörande Faxälven. Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm. 3 p. (Stencil.)

- 1980. The ecology and taxonomy of Arctic char in lake reservoirs in Sweden. p. 18-28. In Proceedings of the first ISACF workshop on Arctic char. ISACF Information Series (1), Inst. Freshw. Res., Drottningholm.
- 1982. Röding i Arktis. (English summary: Arctic char in Arctic areas.) *Fauna och flora* 77(2):85-92.
- 1983a. Salvelinus alpinus (L.) - Röding... umbla, tita, blattjen, smulf, svartskalle, skiron, gaka, Helgamässröra, Nordlunds röra, skifa, ålrör, smårör, gråröding osv... (s)kärt barn har många namn. *Flugfiske i Norden.* 4:28-31.
- 1983b. PM ang preliminära resultat av fiskeribiologiska undersökningar i Lilla Offsjön, Stora Offsjön och Ygyln, Indalsälven, Jämtland. Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm. 8 p. (Stencil.)
- 1984a. Ecological characters of different combinations of sympatric populations of Arctic charr in Sweden. p. 35-63. In Biology of the Arctic charr. Eds.: L. Johnson & B. L. Burns. Proceedings of the International Symposium on Arctic charr, Winnipeg, Manitoba, May 1981. Univ. Manitoba Press, Winnipeg.
- 1984b. PM ang populationsgenetiska undersökningar av röding från Torneträsk och omgivande sjöar i övre Torneälven. Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm 22 p. (Stencil.)
- 1987a. Rödingen - de arktiska sjöarnas känsliga invånare - en indikator- och referensfisk inom modern fiskebiologi. p. 157-165. In Expeditionen Ymer-80 - en slutrapport. Eds.: G. Hoppe, S. Björn-Rasmussen & M. Wiberg Roland. Polarforskningskommittén, Kungl. Vet. Ak., Stockholm.
- 1987b. Zoogeographical zonation of fish communities in insular Newfoundland: A preliminary attempt to use the Arctic char population ecology to describe early postglacial colonization interactions. p. 31-38. In Proceedings of the fourth ISACF workshop on Arctic char. ISACF Information Series (4), Inst. Freshw. Res., Drottningholm.

- 1988a. Planktivorous whitefish and introduced Mysis relicta: ultimate competitors in the pelagic community. Finnish.Res.9 (In press.).
- 1988b. Landlocked Arctic char in southern Sweden; ecology, prerequisites and present status of a glacial relict in multispecies fish communities. Intern.Symp.Charrs and Masu Salmon, Sapporo Oct. 3-9, 1988. (Abstract).
- 1989. Freshwater ecosystems of polar regions: vulnerable resources of genetic and ecologic information. A synthesis. Ambio (in press.).
- & J. Henricson. 1983. Effects of introduced Mysis relicta on the infestation of Arctic char (Salvelinus alpinus species complex) by Diphyllbothrium spp. p. 47-66. In Proceedings of the second ISACF workshop on Arctic char. ISACF Information Series (2). Inst.Freshw.Res., Drottningholm.
- O. Lindh, U. Boström, M. Fürst & P.E. Lingdell. 1983. Relationerna röding, mås- och dykandsbinnikemask (Diphyllbothrium spp.) samt förändringar i angreppsgrad efter introduktion av nya fisknäringdjur. (English summary: The Arctic char and Diphyllbothrium spp. Control of infection by means of the introduction of Mysis relicta as a new and alternative fish food organism.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (4). 72 p.
- & J. Henricson. 1984. Förändringar i angreppsgrad av Diphyllbothrium spp. på röding och sik efter introduktion av Mysis relicta. p. 145-162. In Interaksjoner mellom trofiske nivåer i ferskvann. Eds.: S. Bosheim & M. Nicholls. Nordisk Limnologsymposium, Fagerfjell, Norge.
- & O. Filipsson. 1985. Ecological testfishing with the Lundgren gillnets of multiple mesh size: the Drottningholm technique modified for Newfoundland Arctic char populations. Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm 62:12-35.
- G. Neumann & M. Notter. 1988. Betydelsen av inplanterad Mysis relicta för överföring av Cesium-137 från Tjernobyl till öring och röding i naturliga och reglerade fjällsjöar i norra Sverige. (English summary: The significance of introduced Mysis relicta for the transport of Cesium-137, originating from Chernobyl, to brown trout and Arctic char in natural and impounded mountain lakes in northern Sweden.) Fifth Nordic Workshop on Radioecology, August 22-25, 1985, Rättvik, Sweden. 16 p.
- R. Porter, E. Sköld & E. Verspoor. 1988. Mixed or reversed anadromy - life history strategies of Arctic char in southern Labrador? Intern.Symp.Charrs and Masu Salmon, Sapporo Oct. 3-9, 1988. (Abstract).

- Hanson, M. 1982. Effekter av nya fisknäringdjur i Suorva. (English summary: Effects of introduced Mysis relicta on fish in Lake Suorva.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (3). 28 p.
- & T. Lindström. 1979. Suorva - en reglerad sjö, där fisken inte har försvagats. (English summary: Suorva: a lake reservoir with char and whitefish of good size.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (4). 33 p.
- Henricson, J. 1977. The abundance and distribution of Diphyllbothrium dendriticum (Nitzsch) and D. ditremum (Creplin) in the char Salvelinus alpinus (L.) in Sweden. J.Fish.Biol. 11:231-248.
- 1978a. Population ecology of parasites of char, Salvelinus alpinus, especially Diphyllbothrium species. Thesis, Umeå University, Sweden.
 - 1978b. The dynamics of infection of Diphyllbothrium dendriticum (Nitzsch) and D. ditremum (Creplin) in the char Salvelinus alpinus (L.) in Sweden. J.Fish.Biol. 13:51-71.
 - 1980. Increased mortality rate in char Salvelinus alpinus, caused by infections of Diphyllbothrium dendriticum. p. 29-32. In Proceedings of the second ISACF workshop on Arctic char. ISACF Information Series (1). Inst.Freshw.Res., Drottningholm.
 - & L. Nyman. 1976. The ecological and genetical segregation of two sympatric species of dwarfed char (Salvelinus alpinus (L.) species complex). Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm 55:15-37.
- Hill, C. & U. Boström. 1985. Kvaliteten hos röding i sjöar med introducerad Mysis relicta. (English summary: Effects of the introduction of Mysis relicta on the quality of Arctic char.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (3) 54 p.
- Hindar, K. & B. Jonsson. 1982. Habitat and food segregation of dwarf and normal Arctic charr (Salvelinus alpinus) from Vangsvatnet Lake, Western Norway. Can.J.Fish.Aquat.Sci. 39:1030-1045.
- N. Ryman & G. Ståhl. Genetic differentiation among local populations and morphotypes of Arctic charr, Salvelinus alpinus. Biol.J.Linnean Soc. 27:269-285.
- Hoffman, G. L. 1967. Parasites of North American Freshwater fishes. Univ.Calif.Press, Los Angeles. 486 p.
- Hoffman, R., C.R. Kennedy & J. Meder. 1986. Effects of Eubothrium salvelini Schrank, 1790 on Arctic charr, Salvelinus alpinus (L.), in an alpine lake. J.Fish.Diseas. 9:153-157.

- Johnson, L. 1976. The ecology of Arctic populations of lake trout, Salvelinus namaycush, lake whitefish, Coregonus clupeaformis, Arctic char, Salvelinus alpinus, and associated species in unexploited lakes of the Canadian Northwest Territories. *J.Fish.Res.Board.Can.*, 33:2459-2488.
- 1980. The Arctic charr, Salvelinus alpinus. p. 19-98. In *Charrs, salmonid fishes of the genus Salvelinus*. Ed.: E.K. Balon. W. Junk Publishers. The Hague.
 - 1981. The thermodynamic origin of ecosystems. *Can.J.Fish. Aquat.Sci.*, 38:571-590.
 - 1983. Homeostatic mechanisms in single species fish stocks in Arctic lakes. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 40:987-1024.
 - 1988. The thermodynamic origin of ecosystems: a tale of broken symmetry. In *Entropy, Information and Evolution*. Eds.: B.H. Weber, D.J. Depew & J.D. Smith. Bradford Book, The MIT Press, Cambridge.
 - & B. L. Burns. (eds.) 1984. *Biology of the Arctic charr. Proceedings of the international symposium on Arctic charr. Winnipeg, Manitoba, May 1981.* Univ.Manitoba Press, Winnipeg. 584 p.
- Jonsson, B. & K. Hindar. 1982. Reproductive strategy of dwarf and normal Arctic charr (Salvelinus alpinus) from Vangsvatnet Lake, western Norway. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.*39:1404-1413.
- Kinsten, B. & P. Olsén. 1981. Impact of Mysis relicta Lovén introduction on the plankton of two mountain lakes, Sweden. *Rep.Inst.Freshw.Res.*, Drottningholm 59:64-74.
- Klemetsen, A. 1984. The Arctic charr speciation problem as seen from northern Norway. p. 65-77. In *Biology of the Arctic charr*. Eds.: L. Johnson & B. L. Burns. *Proceedings of the International Symposium on Arctic charr, Winnipeg, Manitoba, May 1981.* Univ.Manitoba Press, Winnipeg.
- & P.E. Grotnes. 1975. Food and habitat segregation by two sympatric Arctic char populations. *Verh.Internat.Verein. Limnol.* 19:251-2528.
 - & P.E. Grotnes. 1980. Coexistence and immigration of two sympatric Arctic char. p. 757-763. In *Charrs, salmonid fishes of the genus Salvelinus*. Ed: E.K. Balon. W. Junk Publishers, The Hague.
- Kornfield, I., K.F. Beland, J.R. Moring & F.W. Kircheis. 1981. Genetic similarity among endemic Arctic char (Salvelinus alpinus) and implications for their management. *Can.J.Fish. Aquat.Sci.* 38:32-39.
- Langeland, A. 1981a. Decreased zooplankton density in two Norwegian lakes caused by predation of recently introduced Mysis relicta. *Verh.Internat.Verein.Limnol.* 21:926-937.

- 1981b. Fiskerisakkyndig uttalelse vedrørende skader på fisket og fiskbestand i Selbusjøen som følge av reguleringene i vassdraget ovenfor og i innsjøen. Sak. nr. 10/1970B, overskjønn for regulering av Nea-Nesjø dam i Tydal. Del 4: Selbusjøen rundt m.m. Ved Midt-Trøndelag Herredsrett. 66 p. (Stencil.)
- Lasenby, D.C. & R.R. Langford. 1973. Feeding and assimilation of Mysis relicta. Limnol. & Oceanogr. 18:280-285.
- & M. Fürst. 1981. Feeding of Mysis relicta Love'n on macrozooplankton. Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm 59:75-80.
- T.G. Northcote & M. Fürst. 1986. Theory, practise, and effects of Mysis relicta introductions to North America and Scandinavian lakes. Can.J.Fish.Aquat.Sci.43:1277-1284.
- Lindström, T. & G. Andersson. 1981. Population ecology of salmonid populations on the verge of extinction in acid environments. Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm 59:81-95.
- W. Dickson, M. Hanson & G. Andersson. 1982. Dålig kondisjon hos röding i ett surt område - en effekt av næringsbrist eller stress? (English summary: Low condition factor in fish of acidified lakes - an effect of insufficient food or physiological stress?) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (5). 24 p.
- W. Dickson & G. Andersson. 1984. Reclaiming acid high mountain lakes by liming: a progress report. Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm 61:128-137.
- Lönnberg, E. 1905. Bäckrödingen och regnbågsforellen i Jämtlands vatten. Svensk Fisk.Tidskr. (6):169-172.
- MacArthur, J.W. & E.O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Monogr.Popul.Biol. I. Princetown Univ.Press, Princetown. 203 p.
- Meyer, M.C. & R. Vik. 1961. Sparganum sebago, incidence and location on host fishes. Parasitology 47, Suppl.: 56.
- Milbrink, G. & S. Holmgren. 1981. Fish species interactions in a fertilized reservoir. Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm 59:121-127.
- Morgan, M.D., S.T. Threlkeld & C.R. Goldman. 1978. Impact of the introduction of kokanee (*Oncorhynchus nerka*) and opossum shrimp (Mysis relicta) on a subalpine lake. J.Fish.Res.Board Can. 35:1572-1579.
- C.R. Goldman & R.C. Richards. 1981. Impact of introduced populations of Mysis relicta on zooplankton in oligotrophic subalpine lakes. Verh.Internat.Verein.Limnol. 21:339-345.

- Nilsson, N.-A. 1955. Studies on the feeding habits of trout and char in North Swedish lakes. Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm 36:163-225.
- 1957. On the feeding habits of trout in a stream of northern Sweden. Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm 38:154-166.
 - 1960. Seasonal fluctuations in the food segregation of trout, char and whitefish in 14 North-Swedish lakes. Rep. Inst.Freshw.Res., Drottningholm 41:185-205.
 - 1961. The effect of water-level fluctuations on the feeding habits of trout and char in the Lakes Blåsjön and Jormsjön, North Sweden. Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm 42:238-261.
 - 1963. Interaction between trout and char in Scandinavia. Trans.Amer.Fish.Soc. 92:276-285.
 - 1964. Effects of impoundment on the feeding habits of brown trout and char in Lake Ransaren (Swedish Lapland). Verh. Internat.Verein.Limnol. XV:444-452.
 - 1965. Food segregation between salmonoid species in North Sweden. Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm 46:58-78.
 - 1967. Interactive segregation between fish species. p. 295-313. In The biological basis of freshwater fish production. Ed.: S.D. Gerking. Blackwell Scientific Publications. Oxford and Edinburgh.
 - 1972. Effects of introductions of salmonids into barren lakes. J.Fish.Res.Board Can. 29:693-697.
 - & O. Filipsson. 1971. Characteristics of two discrete populations of Arctic char (Salvelinus alpinus L.) in a north Swedish lake. Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm 51:90-108.
 - & B. Pejler. 1973. On the relation between fish fauna and zooplankton composition in north Swedish lakes. Rep.Inst. Freshw.Res., Drottningholm 53:51-77.
- Nordeng, H. 1961. On the biology of char (Salmo alpinus L.) in Salangen, North Norway. I. Age and spawning frequency determined from scales and otoliths. Nytt Mag.Zool. 10:67-123.
- 1983. Solution to the "char problem" based on Arctic char (Salvelinus alpinus) in Norway. Can.J.Fish.Aquat.Sci. 40:1372-1387.
- Nyberg, P., E. Degerman, C. Ekström & E. Hörnström. 1986. Försurningskänsliga rödingsjöar i Syd- och Mellansverige. (English summary: Acid-sensitive Arctic char, (Salvelinus alpinus), lakes in southern and central Sweden). Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (6). 240 p.

- Nyman, L. 1967. Protein variation in Salmonidae. Rep.Inst. Freshw.Res., Drottningholm 47:5-38.
- 1972. A new approach to the taxonomy of the "Salvelinus alpinus species complex". Rep.Inst.Freshw.Res. Drottningholm 52:103-131.
 - 1984. Management of allopatric and sympatric populations of landlocked Arctic charr in Sweden. p. 23-34. In Biology of the Arctic charr. Eds.: L. Johnson & B.L. Burns. Proceedings of the International Symposium on Arctic charr, Winnipeg, Manitoba, May 1981. Univ.Manitoba Press, Winnipeg.
 - & D.H. Shaw. 1971. Molecular weight heterogeneity of serum esterases in four species of salmonid fish. Comp.Biochem. Physiol. 40B:563-566.
 - & O. Filipsson. 1972. Rödingen i Yraf. (English summary: The charrs of Lake Yraf.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (10). 20 p.
 - J. Hammar & R. Gydemo. 1981. The systematics and biology of landlocked populations of Arctic char from northern Europe. Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm 59:128-141.
 - J. Hammar, B. Larsson, N. Ryman, N. Steffner & G. Ståhl. 1982. Fiskevård och fiskodling. Vattenbrukets avelsmetodik. (English summary: Fish breeding and fisheries management from a biological perspective.). Forskningsrådsnämnden. Rapp. 82:10. 90 p.
 - & O. Ring. 1988. Interaction among three char taxa in forced sympatry. Intern.Symp.Charrs and Masu Salmon, Sapporo Oct. 3-9, 1988. (In press).
- Olsson, P. 1882. Nya bidrag till kännedomen on Jämtlands fauna. Öfversigt.K.V.A.:s Förhandl. 10:35-53.
- Petersson, Å. 1971. The Cestod fauna of the genus Coregonus in Sweden. Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm 51:124-183.
- Polyanski, Yu.I. 1958. Zoogeography of the parasites of USSR marine fishes. p. 230-245. In Parasitology of fishes. Eds.: V.A. Dogiel, G.K. Petrushevski & Yu.I. Polyanski. Leningrad. (English transl. Edingburgh & London 1961.)
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull.Fish.Res.Bd.Can. 191.
- Runnström, S. 1949. Control of trout migration by a fish ladder. Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm 29:85-88.
- 1952. The population of trout, Salmo trutta, Linné, in regulated lakes. Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm 33:179-198.

- 1957. Migration, age, and growth of the brown trout (Salmo trutta) in Lake Rensjön. Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm 38:194-246.
- Saemundsson, B. 1909. Oversigt over Islands fiske med oplysninger om deres forekomst, vigtigste biologiske forhold og økonomiske betydning. Skr.Komm.Havunders., København 5. 140 p.
- Sahonero-Irahola, R. 1985. Biochemical polymorphism in sympatric and allopatric charr (Salvelinus alpinus L.) populations from four Scottish lochs. Thesis. Univ.Stirling, Scotland. 44 p.
- Smith, J.D. & M.W. Lankester. 1979. Development of swimbladder nematodes (Cystidicola spp.) in their intermediate hosts. Can.J.Zool. 57:1736-1744.
- Svärdson, G. 1949. Competition between trout and char (Salmo trutta and S. alpinus). Rep.Inst.Freshw.Res. Drottningholm 29:108-111.
- 1958. Tvillingarter bland brackvattensfiskarna. Fauna och flora. 53:150-174.
- 1961a. Rödingen. Fiske 1961:25-37.
- 1961b. Young sibling fish in Northwestern Europe. p. 498-513. In Vertebrate speciation. A University of Texas symp.
- 1964. Gäddan. Fiske 1964:8-38.
- 1976. Interspecific population dominance in fish communities of Scandinavian lakes. Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm 55:144-171.
- 1979. Speciation of Scandinavian Coregonus. Rep.Inst.Freshw. Res., Drottningholm 57. 95 p.
- Thorpe, J.E. 1986. Age at first maturity in Atlantic salmon, Salmo salar: freshwater period influences and conflicts with smolting. p. 7-14. In Salmonid age at maturity. Ed.: D.J. Meerburg. Can.Spec.Publ.Fish.Aquat.Sci.89.
- Wersén, G. 1928. De svenska vattendragens arealförhållanden. Del 6. Ångermanälven och Indalsälven m. fl. Medd.SMHI. Bd 4, N:o 7. 24 p.
- Vladykov, V.D. 1956. Fecundity of wild speckled trout (Salvelinus fontinalis) in Quebec Lakes. J.Fish.Res.Board Can. 13:799-841.

ENGLISH SUMMARY: THE ARCTIC CHAR IN LAKE STORA
RENSJÖN; A PRIMARY GENE BANK
FOR CONSERVATION IN A NATURAL
RESERVE

Unexploited populations of Arctic char in Sweden are rare today. Due to their genetic, ecological and economic importance, such resources need protection against further environmental disturbance. The present report emphasizes the characteristics of the unexploited Lake Stora Rensjön (Great Reindeer Lake) and its unique subarctic fish fauna.

Ecological testfishing with experimental gillnets of multiple mesh size (6.25 - 75 mm mesh size knot to knot) in Lake Stora Rensjön (Fig. 1), northern Sweden, in August 1983, revealed an unexploited fish community. Large sized Arctic char (Salvelinus alpinus) dominated ecologically and numerically over brown trout (Salmo trutta) and burbot (Lota lota) (Table 3). Further more, the presence of two sympatric populations of Arctic char were recorded: 1) a fast growing population with the frequency 0.88 of the common allele coded for by the Esterase-2 locus, a high number of pyloric caeca (43), late maturation (4+ in both sexes), and an intraspecific habitat segregation with young year groups in the deep benthic zone and older year groups occurring littorally, and 2) a littoral, dwarfed population with the allele frequency 0.44, a low number of pyloric caeca (29), early maturation (1+ in males and 2+ in females) and an early spawning period (the end of August) (Tables 4, 6). The population structure of the high frequency Arctic char is characterized by a sigmoid-shaped growth curve with an apparent change of diet at the age of 4+ (Figs. 3, 4). The parasite picture (Table 9, Figs. 7, 8) supports the theory of a life history shift from a deep benthic life of young char feeding mainly on introduced Mysis relicta to a littoral piscivorous life, where the main prey are the coexisting littoral Arctic char dwarfs of another gene pool (Table 7, Fig. 9). In fact, growth (Fig. 5), diet composition (Table 8) and parasite fauna of brown trout and burbot also demonstrated the importance of the dwarfed littoral char population as prey for these predators.

The ecological and systematic characteristics of the large-sized Arctic char suggest this population to be a descendant of the early colonizer, Salvelinus alpinus, whereas the dwarfed char are considered a relative to a later invasion of S. salvelinus, according to the classification by Nyman et al. 1981. The reversed ecological dominance between the two char populations, as well as between the large sized Arctic char and the coexisting brown trout and burbot, is suggested to be an effect of the low temperature and the oligotrophic conditions in Lake Stora Rensjön.

The present authors thus recommend that Lake Stora Rensjön and its unique populations of Arctic char be given status as a natural reserve for future conservation.