

Variabel livshistorie hos krøkle (*Osmerus eperlanus*) i Mjøsa og Randsfjorden

Av Odd Terje Sandlund, Finn Audun Grøndahl, Gösta Kjellberg og Tor F. Næsje

Odd Terje Sandlund er cand.real. fra Universitetet i Oslo og dr.philos. fra NTNU, og er nå forskningssjef ved NINAs akvatiske avdeling i Trondheim.

Finn Audun Grøndahl er naturforvaltningskandidat fra Norges Landbrukshøgskole/NMBU og konservator NMF, og er nå leder for naturhistorisk seksjon ved Randsfjordmuseene.

Gösta Kjellberg er fil.kand. fra Universitetet i Uppsala, og er nå pensjonert fra mange år som forsker ved NIVA, med spesielt fokus på Mjøsa.

Tor F. Næsje er cand.real. fra Universitetet i Oslo og dr.scient. fra NTNU, og er nå forskningssjef ved NINAs akvatiske avdeling i Trondheim.

Summary

Smelt (*Osmerus eperlanus*) – a versatile and flexible prey fish species

European smelt is an ecologically important, but little studied, fish species in many lowland lakes in southern Norway. Here we describe some ecological characteristics of the smelt populations in the lakes Mjøsa and Randsfjorden. A short summary based on earlier investigations indicates the position of smelt in the food web of Lake Mjøsa. Analysis of spawners over several years (1980-85, 2010 and 2013 in Mjøsa, 2009-14 in Randsfjorden) demonstrated that age at first spawning may vary from cohort to cohort, in Mjøsa between age 2 and 3, in Randsfjorden between age 3 and 4. There was variable year class strengths, with some cohorts numerically dominant in the spawning population over several years. The most numerous length of spawners in Randsfjorden varied between 95 and 125 mm, and no fish was more than 150 mm in length. In Mjøsa the most numerous length of spawners was between 100 and 130 mm, while the largest fish was 288 mm. The cannibalistic and large smelt in Mjøsa (≥ 155

mm length) constituted approx. 1-2% of multi-mesh survey net catches. The peculiar population dynamics and variability of smelt are discussed in view of their role in the lake ecosystem.

Sammendrag

Krøkle er en lite undersøkt fiskeart som forekommer i mange lavlandssjøer på Østlandet der den bl.a. utgjør den viktigste næringen til storauren. Her beskrives noen trekk ved krøklebestandene i Mjøsa og Randsfjorden. Analyse av gyttende fisk over flere år viste at alder ved første gyting varierte fra år til år, i Mjøsa ble krøkla kjønnsmoden ved 2-3 års alder, i Randsfjorden 3-4 år. Det var variabel rekruttering til gytebestanden og enkelte årsklasser var antallsmessig dominerende i flere år. I Randsfjorden varierte den mest tallrike lengdegruppa av gytefisk fra 95 til 125 mm, og ingen fisk var over 150 mm. I Mjøsa var tilsvarende verdier fra 100 til 130 mm, og største målte fisk var 288 mm. Den kannibalistiske og storvokste krøkla i Mjøsa (fra 155 mm og oppover) utgjorde 1-2 % av prøvegarnfangstene. Krøklas spesielle

bestandsdynamikk og variabilitet diskuteres i lys av dens rolle i økosystemet.

Innledning

Krøkle (*Osmerus eperlanus* (L., 1758)) er grunnlaget for mange av våre bestander av fiskepisende storaure. Krøkle er en småvokst fiskeart som tilhører loddefamilien (Osmeridae), og den forekommer naturlig i flere innsjøer under marin grense i Sørøst-Norge så langt vest som til Vegår i Aust-Agder. I andre deler av Europa er anadrome krøklebestander vanlige, men i Norge må krøkle regnes som en ferskvannsart. Potensielt er f.eks. Drammensfjorden og Øra (ved Fredrikstad) steder der man kunne vente at krøkle utnytter brakkvannsområdene, men undersøkelser i disse estuariene har ikke påvist arten (Eken og Garnås 1993, Haugen m.fl. 2009, Pethon 1980). Krøkla er også satt ut i enkelte innsjøer, i Storsjøen i Rendalen skjedde dette trolig i 2007 (Hagenlund m.fl. 2015). Både krøklas kroppsstørrelse og det faktum at den lever hele livet i de åpne vannmassene, gjør at den er en ypperlig byttefisk for mange andre fiskearter (Sandlund m.fl. 1985a, 2005, Grøndahl m.fl. 2015). I innsjøer der krøkla lever sammen med aure (*Salmo trutta*) er den den viktigste byttefisken som gir grunnlaget for en god og vedvarende vekst som resulterer i attraktiv storaure (Kjellberg og Sandlund 1983, Nielsen m.fl. 1985, Sandlund og Næsje 2000). Når auren skal gå over fra å spise små virvelløse dyr til større bytte, noe som vanligvis skjer ved lengde 20-25 cm, så er den avhengig av å finne små byttefisk. Årsyngel, ungfisk og voksne individer av krøkla betyr at auren hele tiden har passende byttefisk tilgjengelig (Næsje m.fl. 1987). Til tross for at krøkla er en så viktig del av grunnlaget for mange fiskebestander som både allmennhet og forvaltning ser på som svært viktige (jf. Taugbøl 1995, Dervo m.fl. 1996, Ugedal m.fl. 1999), så er det publisert lite om artens økologi i norske innsjøer.

Det ble tidlig observert at krøklas bestandsstørrelse ofte varierer mye fra år til år (Belyanina 1969), og at dette skyldes variabel årsklassestyrke, dvs. at rekrutteringen varierer. Aldersbestemmelse ved hjelp av skjell kunne gi inn-

trykk av at krøkla er en kortlivet art, der nesten alle individene dør etter første eller andre gyting. Da man tok i bruk otolitter (øresteiner) til aldersbestemmelse (jf. Bergaust 1972, Garnås 1978, 1979) ble det klart at mange individer gyter flere ganger, og at sterke årsklasser kunne vise seg som tallmessig dominerende i bestanden over flere år (Garnås 1978, Sandlund m.fl. 1980). Hos fiskearter som vokser lite eller slutter å vokse etter kjønnsmodning, så fortsetter otolittene, i motsetning til skjell, å danne lesbare årssoner.

Undersøkelser i Mjøsa har vist at krøkle kan ha en fleksibel livshistorie. Lengde etter første vekstsesong kan variere svært mye (Næsje m.fl. 1987, Hambo og Stang 2003), og det er kjent at det forekommer to økologiske former: en «normalkrøkle» der veksten stagnerer ved ca. 12 cm, og en «krøklekjør», som fortsetter å vokse og kan bli opp mot 30 cm (Sandlund m.fl. 1980). Undersøkelser av krøkle i Randsfjorden tyder på at den storvokste formen ikke forekommer i Randsfjordbestanden (Sandlund m.fl. 2015).

I denne artikkelen fokuserer vi på forhold omkring livshistorie og rekruttering hos krøklebestandene i Mjøsa og Randsfjorden, og vi gir også et kort sammendrag av krøklas rolle i økosystemet i Mjøsa for å illustrere den spesielle posisjonen denne arten kan ha i innsjøer.

Materiale og metoder

Denne artikkelen bygger på analyser av størrelse, alder og årsklassevariasjon hos krøkle samlet på gyteplasser i Randsfjorden 2009-14 og i Mjøsa i 1978-85 og 2010-13. I 2012 ble det tatt prøver av storvokst krøkle fanget i lagesildgarn på ca. 30 m dyp i Mjøsa. Krøklas totale lengde ble målt med halefinnen i naturlig utspent stilling, og aldersbestemmelse ble gjort ved avlesing av øresteiner (otolitter) under stereolupe, enten direkte på hele øresteiner (fra ung fisk) eller på tverrsnittet av øresteinene etter brenning og deling (se Klyve 1985). Alderen oppgis i denne artikkelen som antall vintre fisken har levd.

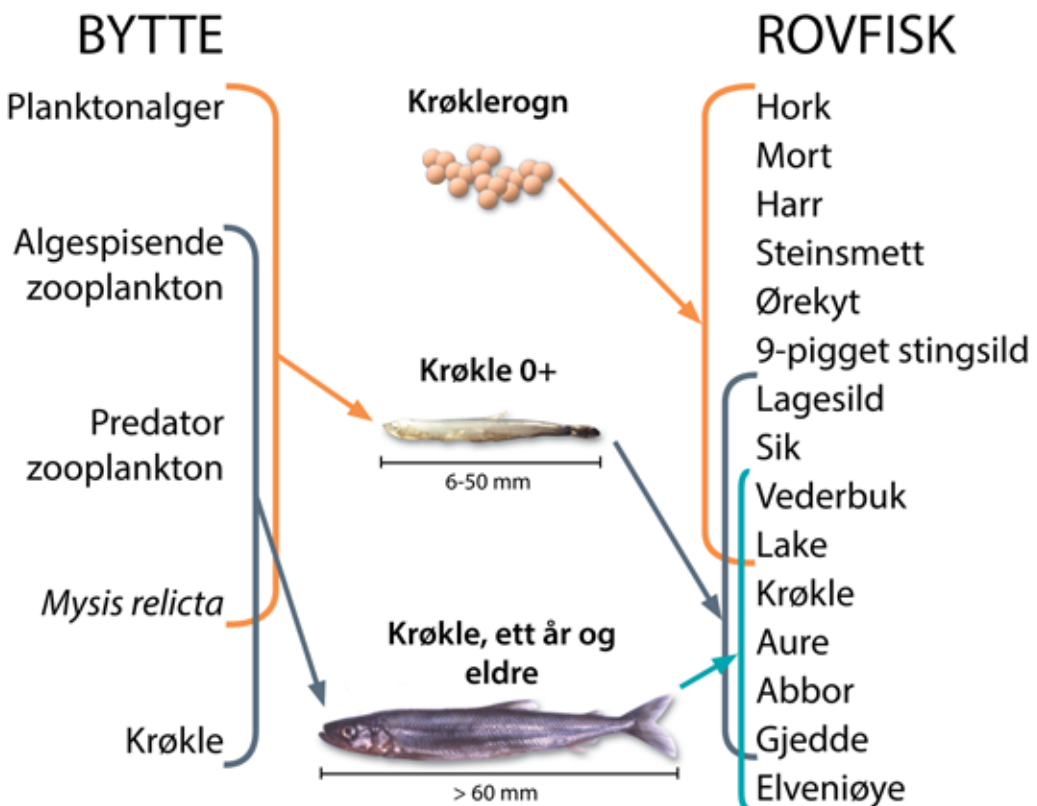
Oppsummeringen av krøklas økologiske posisjon i Mjøsa er basert på tidligere publisert så vel som upublisert informasjon. Data om krøklas habitatvalg og ernæring gjennom livs-

syklus er samlet ved prøvofiske med garn og trål i Mjøsa i 1978-81 (Sandlund m.fl. 1985a, 2005, Næsje m.fl. 1987) og i 2002 (Hambo og Stang 2003). I perioden 1979-85 ble andre fiskearters predasjon på krøkle observert både under gyting i Mjøsa, og gjennom mageanalyser av andre fiskearter fanget ved prøvofiske (Sandlund og Næsje 1984, Sandlund m.fl. 1985b, Sandlund m.fl. 2005, upubliserte data).

Krøklas plass i næringsnettet

På grunnlag av observasjoner på krøklas gyteplass og analyse av mageinnhold hos krøkle og hos andre fiskearter, kan vi sette opp en skjematisk illustrasjon av hva krøklas diett er i Mjøsa i løpet av livet, og hvilke arter som spiser ulike livsstadier av krøkle figur 1.

Detaljerte undersøkelser av yngelens næring og vekst i 1979 og 1980 viste at nyklekt yngel spiste planktonalger, vesentlig diatomeer, de første ukene. Ved en lengde på 12-15 mm gikk de over til å spise planktoniske krepsdyr (Næsje m.fl. 1987). Fra en lengde på ca. 60-70 mm, dvs. ved slutten av første eller starten av andre sommer, spiste de også *Mysis relicta*, som er et større krepsdyr som forekommer i Mjøsa, men ikke i Randsfjorden (Kjellberg m.fl. 1991, Spikeland m.fl. 2016). Når krøkla nådde en lengde på 9-10 cm, dvs. i løpet av andre sommer, ble den delvis kannibal og begynte å spise krøkleyngel (Sandlund m.fl. 1980, Klyve 1985, Hambo og Stang 2003). Ved en lengde på 11-12 cm stagnerte veksten hos de aller fleste, og de ble da «normalkrøkle». Et lite antall fisk som sannsynligvis



Figur 1. Skjematisk bilde av krøklas posisjon i næringsnettet i Mjøsa, med krøklas næring til venstre og predatorer til høyre. Omtegnet etter Sandlund m.fl. (2005).

Figure 1. Schematic and simplified illustration of the position of smelt in the food web of Lake Mjøsa. Left side: smelt prey; right side: fish preying on smelt. Redrawn from Sandlund et al. (2005).



Bilde 1. Illustrasjon av gjellegitter og tannsett hos krøkle. Gjellelokket er skåret vekk.
 Picture 1. Illustration of the gillrakers and dentition of European smelt. The operculum has been removed. Foto: Finn Audun Grøndahl

spesialiserer seg på å spise fisk, fortsetter imidlertid å vokse og kan nå opp mot 30 cm (Sandlund m.fl. 1980). Dette gjelder spesielt hunnfisk. Hvis vi ser nærmere på krøklas trofiske morfologi, dvs. bygningstrekk som har med matinntak å gjøre, blir det klart hvordan den kan fylle rollen som en slik generalist i matveien, bilde 1. Den har underbitt og har et tett gjellegitter, noe som er karakteristisk for planktonspisende fisk. I tillegg har den kraftige tenner som er vel egnet til å fange fisk og andre relativt store byttedyr.

Krøklas rolle som bytte er svært mangfoldig både i Mjøsa og i Randsfjorden. Gjennom seks års notfiske på gyteplassen i mai kunne vi observere at en stor andel av Mjøsas fiskearter beveget seg inn i tette stimer av gytende krøkle, og mageanalyser av «bifangsten» i landnotdragene viste at predatorerne her tok for seg av de fleste størrelser av krøkle. Små fiskearter som steinsmett, hork, mort og andre arter som vanligvis ikke betraktes som rovfisk, spiste krøkleroegn,

iblandet sand. På den annen side spiste større fiskearter som aure, gjedde og abbor gytende krøkle. Også fugl og pattedyr har glede av krøkla. På gyteplassen ved Odnes i Randsfjorden kan man hvert år etter at gyttinga er slutt observere et stort antall kvinand-hanner, i 2016 mer enn 50 individer. De spiser trolig krøkleroegn. Under selve gyttinga er det derimot de fiskespisende laksendene og fiskemåkene som er aktive. I 2016 ble det dessuten sett både oter og en katt som tok krøkle på denne gyteplassen.

Dette etegildet på gyteplassen varer bare noen få netter i mai. Innholdet i magene til garnfanget fisk i Mjøsa gjennom sommersesongen viste imidlertid at mange arter nyttiggjorde seg de ulike størrelsene av krøkle i innsjøen (Sandlund m.fl. 1980, 2005, Kjellberg og Sandlund 1983). Og spesielt er krøkla viktig for storauren. Hos 59 aure med mageinnhold fanget ved prøvefiske i Mjøsa mellom oktober 1978 og desember 1979 gikk det et klart skille ved 25 cm lengde.



Bilde 2. Gytende krøkle på gyteplassen ved Odnnes i Randsfjorden (Foto: Finn Audun Grøndahl)
 Picture 2. Spawning smelt at Odnnes in Randsfjorden.

Alle de 13 aurene under 25 cm hadde bare virvelløse dyr i magene, mens de 46 fiskene over 25 cm alle hadde spist fisk. Av 250 byttefisk det var mulig å artsbestemme, var 95 % krøkle, 4 % lagesild (*Coregonus albula*) og 1 % sik (*C. lavaretus*) (Sandlund og Næsje 1984).

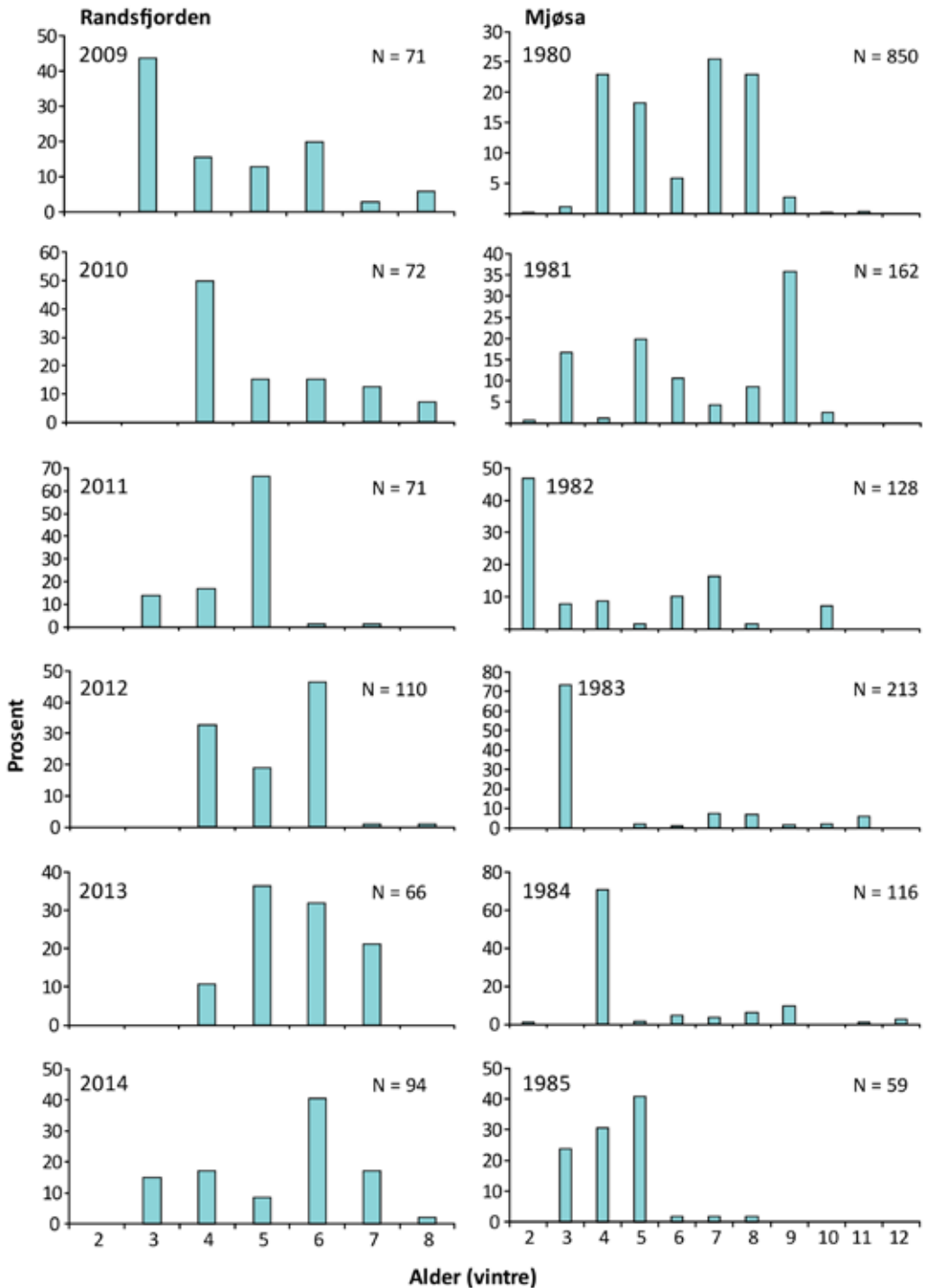
Fangstene ved prøvegarfniske i Mjøsa i 1978-80 viste at krøkla utnyttet habitatet i de åpne vannmassene fra overflata ned til 80 m dyp, mens det langs bunnen bare ble fanget et betydelig antall krøkle på 10-50 m dyp (Sandlund m.fl. 1985a). Et unntak er altså gytetida i mai. Gytinga skjer som oftest på fin sandbunn grunnere enn 1 m. Dette er observert både i Mjøsa og Randsfjorden, så vel som i Tyrifjorden (Garnås 1978). Notfiske på gyteplass i Furnesfjorden i Mjøsa i årene mellom 1980 og 1985 viste at gytinga skjedde i perioden 15.-20. mai, med et maksimalt antall fisk inne på gyteplassen natta mellom 16. og 17. mai. Fangster med hæv på en gyteplass i Mjøsa ved Lillehammer i 2010 og 2013 tyder på at gytinga fortsatt skjer på omtrent samme tid. Observasjoner og fangster på gyteplassen ved Odnnes i Randsfjorden i 2009-2016 viste at gytinga også der som regel foregår på denne tiden, som oftest mellom 15. og 23. mai

(Sandlund m.fl. 2015). Årene 2011 og 2012 var unntak, da skjedde gytinga mellom 9. og 11. mai (Grøndahl upublisert materiale). I Mjøsa ble den første nyklekte yngelen, med en lengde på ca. 6 mm, observert 9. juni (Næsje m.fl. 1987), det vil si at krøklerogna i Mjøsa klekkes etter 3-4 uker.

Trålfangster av årsyngel i Mjøsa viste at veksten i løpet av første sommer varierte mye fra år til år. Fra en lengde ved klekking på 6 mm, var lengden ved slutten av vekstsesongen 47 mm i 1979, mens tilsvarende lengde i 1980 var 72 mm (Næsje m.fl. 1987). Dette hadde trolig sammenheng med at vanntemperaturen i overflatelagene (0-5 m) i Mjøsa var vesentlig lavere i 1979 enn i 1980. Tilbakeberegning av vekst på grunnlag av øresteinene hos krøkle fanget i Mjøsa i 2002 viste også at årsklassene 1995-2000 hadde hatt stor variasjon i lengde etter første sommer, mellom 52 og 67 mm (Hambo og Stang 2003).

Variabel rekruttering og alder ved gyting

I perioden 2009 til 2014 var gytekrøkla i Randsfjorden mellom 3 og 8 år gammel (Figur 2). Dette tyder på at enkelte fisk gyter opptil seks ganger. I Mjøsa i perioden 1980-85 var gytefisken mellom



Figur 2. Aldersfordeling i gytebestanden av krøkle fra Randsfjorden 2009-2014 og Mjøsa 1980-1985. N er antall fisk.

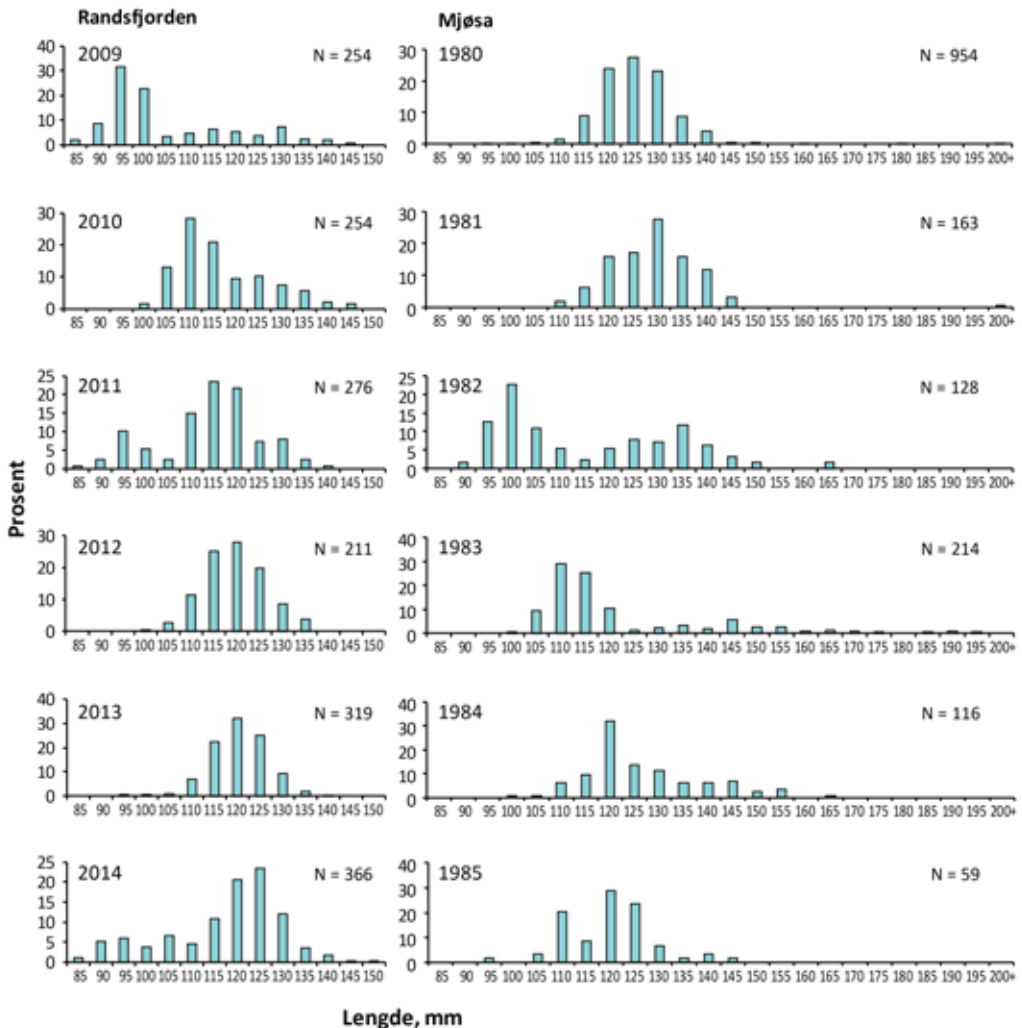
Figure 2. Age distribution in the spawning population of smelt in Lake Randsfjorden 2009-2014 and in Lake Mjøsa in 1980-1985. N is number of fish.

to og 12 år (Figur 2). Dette innebærer at enkelte fisk kunne gyte opptil 9-10 ganger. Dette var også situasjonen i 2012-13, da krøkle fanget i lagesildgarn i Mjøsa, både om høsten og på gyteplassene, var mellom tre og 13 år gammel (og opp til 288 mm lang, jf. figur 4).

Alderssammensetningen i gytebestandene av krøkle i Mjøsa og Randsfjorden tyder på svært variabel årsklassestyrke i begge bestandene (Figur 2). Vi kan følge enkelte årsklasser som dominerende eller tallrike gjennom mange år. I

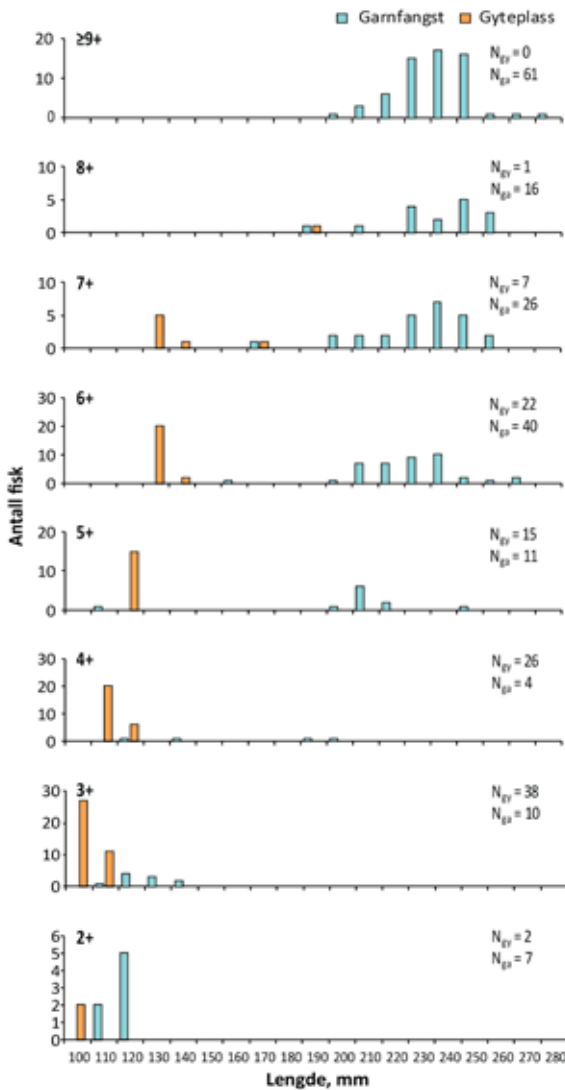
Randsfjorden var f.eks. den årsklasse som var mest tallrik ved gytinga i 2009 (3 år, klekt i 2006) tallmessig dominerende fram til 2012, og den kunne følges i fangstene helt fram til 2014. I Mjøsa var 1980-årsklasse (aldersgruppe 2 ved gytetidspunktet i 1982) tallmessig dominerende fram til og med 1985 (som var siste innsamlingsår).

Både i Mjøsa og Randsfjorden varierte alder og størrelse ved første gyting mellom de ulike årsklassene, figur 2 og 3. I fem av de seks årene



Figur 3. Lengdefordeling i gytebestanden av krøkle fra Randsfjorden 2009-2014 og Mjøsa 1980-1985. N er antall fisk.

Figure 3. Length distribution in the spawning population of smelt in Lake Randsfjorden 2009-2014 and in Lake Mjøsa in 1980-1985. N is number of fish.



Figur 4. Lengdefordeling hos krøkle fra Mjøsa fanget i lagesildgarn (maskevidder 22-26 mm) i oktober 2012 og med hâv på gyteplass i mai 2013. Aldersgrupper er basert på alderen til fisken fanget høsten 2012. Fisken fanget på gyteplassen våren 2013 er altså en vinter eldre. N_{gy} og N_{ga} er antall fisk fra hhv. gyteplass og garnfangst. Figure 4. Length distribution of smelt in Lake Mjøsa. Age groups denote the age of fish in the autumn catches in 2012. Fish from the spawning grounds in 2013 is one winter older. "Gyteplass": catches at the spawning site in May 2013 (N_{gy} is number of fish), "Garnfangst": in pelagic gill nets (mesh sizes 22-26 mm) in October 2012 (N_{ga} is number of fish).

1980-85 var minste størrelse og alder hos gytefisken i Mjøsa 105-120 mm og 3 år, men i 1982 var de minste gytefiskene bare ca. 90 mm og 2 år (det vil si at den yngste gytefisken våren 1982 var klekt i 1980). Også i 2010 og 2013 var yngste aldersgruppe hos gytefisk i Mjøsa 3 år, figur 4 og upublisert materiale. I gytematerialet fra Randsfjorden i 2009-14 varierte alder og lengde ved første gyting på tilsvarende måte. I tre av seks år (2009, 2011 og 2014) var yngste og minste gytefisk aldersgruppe 3 år og 85-90 mm, i de resterende åra var tilsvarende alder og lengde 4 år og 100-110 mm. Årsklassene som kom tidlig til gyting i Randsfjorden var altså klekt i 2006, 2008 og 2011.

Alternative livshistorier

Den vanligste lengden til gytemoden krøkle både i Mjøsa og Randsfjorden var omkring 12 cm, figur 4. Denne fisken kalles gjerne «normalkrøkle». I Mjøsa i perioden 1979-1985 inneholdt både fangster på gyteplassene og i prøvegarnfisket omkring 2 % fisk som var større enn 15,5 cm, og enkelte fisk var opp mot 30 cm (Sandlund m.fl. 1980, Klyve 1985). Disse store individene er kjent blant lokale fiskere med egne navn, f.eks. «krøklekjør», «kongekrøkle» eller «slomme» (må ikke forveksles med «sлом», som er lokalnavn på karpfisken gullbust, *Leuciscus leuciscus*, bl.a. i Solør). I hâvfangster på gyteplassen i Mjøsa i 2010 og 2013 var bare 0,5 % av fisken over 15,5 cm. I fangstene med lagesildgarn (maskevidde ca. 20 mm) om høsten har stor krøkle utgjort opptil ca. 40 % (Mass Haugen, pers. medd.). I Randsfjorden er derimot slik storvokst krøkle så vidt vi vet aldri observert, og i våre fangster fra 2009-14, i alt 1680 fisk, var det ingen fisk som var over 15 cm.

Lengdefordelingen av krøkle fra Mjøsa i ulike aldersgrupper fanget i lagesildgarn høsten 2012 og med hâv på gyteplass ved Vingnes våren 2013 viser denne todelingen i lengdevekst, figur 4. I hâvfangstene var det bare to av 332 fisk som var over 15,5 cm, og bare én av 109 aldersbestemte fisk var ni år eller eldre. Lagesildgarna er selektive og fanger nesten bare stor krøkle. I garnfangstene var derfor 153 av 175 fisk (87,4 %) større enn 15,5 cm, det største individet var 28,8 cm og 13 år gammel. De små krøklene i denne

garnfangsten var såkalte maskebitere, som hang fast i garn med tennene.

Diskusjon

Oppsummeringen av krøklas økologi og rolle som byttefisk i Mjøsa viser at arten har en nøkkelrolle i innsjøen (Sandlund m.fl. 2005). Det er ikke gjort like omfattende undersøkelser i Randsfjorden, men også der er det vist at krøkla spiller en vesentlig rolle som byttefisk for storaure og røye (Nielsen m.fl. 1985, Skurdal m.fl. 1992, Engdahl 2006). Dessuten viser observasjonene ved Odnes at både fugl og pattedyr utnytter den store ansamlingen av gytende fisk. Også i Tyrifjorden er krøkla en sentral byttefisk for storauren (Garnås 1978, Qvenild og Skurdal 1983). I Storsjøen i Rendal har arten fått en lignende rolle som byttefisk for storaure etter å ha blitt introdusert i den innsjøen for mindre enn ti år siden (Hagenlund m.fl. 2015, Museth m.fl. 2015). Undersøkelser i de store svenske innsjøene Vänern og Vättern viser en tilsvarende sentral rolle for krøkle i innsjøens økosystem (Nilsson 1979, Pettersson 1991, Nyberg m.fl. 2001).

Krøkla i Mjøsa er en generalist i matveien, ved at den gjennom livet går fra å spise alger, via krepsdyrplankton og større krepsdyr til å bli fiskepisser og kannibal. Den utnytter de fleste habitatene i innsjøen. Krøkla tjener også som bytte for mange andre fiskearter. Svårdson (1976) kalte krøkla en «bufferart», i betydningen at nærvær av krøkle kunne redusere predasjonstrykket og konkurransen om mat og plass mellom andre arter. Evnen til å fylle denne rollen som en art som «spiser alt og blir spist av alle» henger trolig sammen med dens bygningsmessige tilpasninger til et liv både som planktonpisser og som rovfisk. Men ikke minst er det viktig at krøkla befinner seg i de åpne vannmassene fra overflata og ned på store dyp gjennom hele livsløpet (Sandlund m.fl. 1985a), og den finnes i store antall. I mange av de store innsjøene på Østlandet er det vist at krøkla er den suverent mest tallrike fiskearten i vannmassene. Dette gjelder både i Mjøsa (Gjelland m.fl. 2013) og i Norsjø, Eikeren, Tyrifjorden og Randsfjorden (Sandlund m.fl. 2016).

Krøklas fleksible livshistorie, som trolig er uttrykk for fenotypisk plastisitet (evne til å utvikle ulike former når det gjelder utseende, atferd og livshistorie uten genetiske endringer), er en tilpasning til et liv som generalist og økologisk opportunist. Denne fleksibiliteten viser seg særlig ved den variable alderen ved første gyting og det faktum at enkelte individer vokser gjennom og ut av «predasjonsvinduet», dvs. den størrelsen da de er mest utsatt for predasjon, slik at de raskt kan nå en større kroppsstørrelse og høyere alder.

For å kunne tåle hard predasjon vil en småvokst byttefisk måtte ha stor reproduksjonsevne, dvs. mange egg (potensielt mange avkom) og kort tid fra klekking til første gyting. I Mjøsa ble antall egg per hunnfisk beregnet til mellom 2000 hos 10 cm fisk til over 30000 hos fisk på 25 cm (Sandlund m.fl. 1980). Første gyting skjedde etter enten to (i 1982) eller tre vekstsesonger. I Randsfjorden var tilsvarende første gyting etter enten tre eller fire vekstsesonger. Kjønnsmodning etter to eller tre vekstsesonger er en vanlig situasjon hos småvokste pelagiske fisk på våre breddegrader. Krøkle kan bli kjønnsmoden etter bare én vekstsesong (Bergaust 1972, Ivanova 1982), men vanligere er to eller tre vekstsesonger. I Pasvikvassdraget utviklet den introduserte lagesilda, som ofte har en livshistorie som kan ligne på krøkle, en livssyklus som innebar at 80 % av fisken var kjønnsmoden etter to vekstsesonger (Bøhn m.fl. 2004). Det er imidlertid vanlig at dødeligheten etter første gyting er svært høy, slik at bestanden kun består av én eller to aldersgrupper med ungfisk (ett og eventuelt to år) og én gruppe gytemoden fisk (enten to eller tre år) (se f.eks. Keskinen m.fl. 2012). Dette er en livshistorie vi kan kalle r-selektert, dvs. liten kroppsstørrelse, tidlig gyting, kort levealder og stor formeringsevne. Både i Mjøsa og Randsfjorden har imidlertid krøkla et lengre liv, og relativt mange individer deltar i mange gytninger.

Alder ved første gyting varierer hos ulike årsklasser av krøkle både i Mjøsa og Randsfjorden. I Mjøsa var den yngste kjønnsmodne fisken vanligvis nesten tre år gammel (hadde levd gjennom

tre vintre). Dette gjaldt både i 1980-81, i 1983-85, i 2010 og i 2013. Et tydelig unntak var 1982, da over 45 % av fangstene på gyteplassen var fisk var to år (dvs. 1980-årsklassen). I Randsfjorden var yngste gytefisk tre år gammel i tre av årene fra 2009 til 2014, og fire år i tre av årene. De årene som frambrakte tidlige gytere var 2006, 2008 og 2011. Tidlig kjønnsmodning henger ofte sammen med god vekst hos ungfisken. I Mjøsa opplevde krøkleyingelen langt bedre vekst i 1980 enn i 1979, noe som trolig hadde sammenheng med varmere vann i innsjøen i 1980 (Næsje m. fl. 1987). Vi kan ikke si om bedre vekst første år er generelt for de årsklassene som blir tidlig kjønnsmodne, men det er rimelig å tenke seg at varmere vann gir bedre vekstforhold i innsjøer som Mjøsa og Randsfjorden, der oksygenvinn ikke er et aktuelt problem. I eutrofe sjøer kan derimot høy temperatur bidra til ugunstige leveforhold, oksygenvinn og sammenbrudd i krøklebestanden (Keskinen m.fl. 2012). Både i Mjøsa og Randsfjorden ser alle årsklassene som ble tidlig gytmodne ut til å være relativt sterke årsklasser som dominerer eller gir viktige bidrag til gytebestanden gjennom mange år.

Denne evnen til å endre en viktig livshistorieparameter som alder ved kjønnsmodning er et aspekt ved krøklas fenotypiske plastisitet, dvs. en evne til å tilpasse seg endrete forutsetninger uten genetiske endringer. De alternative livshistoriene som vi ser hos krøkla i Mjøsa, der de fleste fiskene stagnerer i vekst ved ca. 12 cm lengde, mens noen fortsetter å vokse og kan nå lengder på opp mot 30 cm, kan også være et uttrykk for fenotypisk plastisitet. Den krøkla som blir storvokst har gjennom hele livet hatt bedre vekst enn normalkrøkla (Sandlund m.fl. 1980, Hambo og Stang 2003). Sannsynligvis er evnen til rask vekst og eventuelt forsinket kjønnsmodning i noen grad genetisk styrt. Ettersom slik storvokst krøkle ikke er påvist i Randsfjorden, men forekommer f.eks. i Tyrifjorden, Steinsfjorden (Bergaust 1972, Skurdal 1982) og Eikeren (Sandlund m.fl. 2016), er det rimelig å anta at aspekter ved miljøet, f.eks. næringsforhold eller predasjonstrykk spiller en rolle for om fenomenet krøklekjør skal forekomme.

Variabel årsklassestyrke er karakteristisk for mange fiskearter (f.eks. Alm 1946, Aass 1972, Heibo og Vøllestad 2002, Linløkken og Sandlund 2015). Mange av disse artene har et stort antall små egg, og dermed et stort potensial for å produsere mange avkom. Årsakene til slik variabel rekruttering kan være mange, og gjøre seg gjeldende på alle fiskens livsstadier. Hvis antall gytefisk er lite kan det resultere i at få fisk vokser opp. Predasjon, sykdom eller skadelig miljø under eggutviklingen (inkubasjonen) kan føre til at få egg når fram til klekking. Nyklekt yngel er avhengig av tilgangen på passende næring når plommesekken er oppbrukt, og yngelen er også utsatt for predasjon. Dårlig vekst på grunn av lite mat eller lave temperaturer fører til økt predasjonsrisiko. Dette forsterkes av at dårlig vekst også kan føre til senere kjønnsmodning, dvs. sjansen for å overleve fram til første gyting blir redusert. Det faktum at alle de årsklassene i vårt materiale som ble tidlig kjønnsmodne også ble relativt sterke årsklasser kan tyde på at dødelighet før første gyting er et viktig element i samspillet av faktorer som avgjør en årsklasses styrke. Analyse av rekruttering hos krøkle i forhold til klima i de store svenske innsjøene tyder på at varm vår og sommer gir god overlevelse hos yngelen (Nyberg m.fl. 2001, Sandström m.fl. 2014).

Konklusjoner

Krøkle er en nøkkelart i mange østnorske innsjøer og er en viktig del av grunnlaget for stor-auren i disse innsjøene. Krøkla både i Mjøsa og Randsfjorden oppviser stor variasjon i årsklassestyrke, og enkelte årsklasser er dominerende eller svært tallrike i gytebestanden over mange år. Også alder ved første gyting varierer fra år til år. I begge innsjøene er vanlig størrelse hos gytefisk av krøkle ca. 10-12 cm. I Mjøsa er også storvokste individer opp til nesten 30 cm vanlige, mens slike individer ikke er registrert i Randsfjorden.

Takk

Hjelp med innsamling av krøklemateriale har vi på 2000-tallet fått fra Kitty Selj, Geir Høitomt, Stein Haugen, Geir Haugen, Mass Haugen og

Espen Haugen Dalbak, mens Leif Klyve og Helge Hagen takkes for god hjelp på 1980-tallet. Kari Sivertsen, NINA, har hjulpet oss med figurene. To anonyme fagfeller takkes for gode og nyttige kommentarer på den første versjonen av artikkelen.

Litteratur

Aass, P. (1972). Age determination and year-class fluctuations of cisco, *Coregonus albula* L., in the Mjøsa hydro-electric reservoir, Norway. Report Institute of Freshwater Research Drottningholm 52: 5-23.

Alm, G. (1946). Reasons for occurrence of stunted fish populations with special regard to perch. Report Institute of Freshwater Research Drottningholm 25: 1-146.

Belyanina, T.N. (1969). Synopsis of biological data on smelt *Osmerus eperlanus* (Linnaeus) 1758. FAO Fisheries Synopsis (78) pag. var. FAO, Roma.

Bergaust, O.P. (1972). Krøkla (*Osmerus eperlanus* L.) i Steinsfjorden. Ernæring, alder og vekst. Hovedfagsoppgave (Cand.real.) i zoologi, Universitetet i Oslo. 62 s. + vedlegg.

Bøhn, T., Sandlund, O.T., Amundsen P.-A., Primicerio, R. (2004). Rapidly changing life history during a fish invasion. *Oikos* 106: 138-150.

Dervo, B., Taugbøl, T., Skurdal, J. (1996). Storørret i Norge. Status, trusler og erfaringer med dagens forvaltning. ØF-rapport 10/1996, 110 s. Østlandsforskning, Lillehammer.

Eken, M., Garnås, E. (1993). Fiskeribiologiske undersøkelser i Drammensfjorden 1991. Fylkesmannen i Buskerud Miljøvernnavdelingen Rapport nr 22 – 1993. 19 s.

Engdahl, G.O. (2006). Evidence of trophic polymorphism in Lake Randsfjorden, Norway?: analyses of morphology, stable isotopes and mercury concentrations in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). MSc avhandling, NMBU, Ås. 38 s.

Garnås, E. (1978). Ernæring, alder og vekst hos krøkle (*Osmerus eperlanus* (L.)) i Holsfjorden (del av Tyrifjorden). Hovedfagsoppgave (Cand.real.) i zoologi, Universitetet i Oslo. 99 s. + vedlegg.

Garnås, E. (1979). Krøkla i Nordfjorden. Rapport fra Tyrifjordundersøkelsen 3. 17 s.

Gjelland, K.Ø., Rustadbakken, A., Haugen, T.O. & Sandlund, O.T. (2013). Forsøk med trål og ekkolodd i Mjøsa, 2012. NINA Rapport 927. 27 s. + vedlegg.

Grøndahl, F.A., Kjellberg, G., Sandlund, O.T. (2015). Krøkle - Nøkkelen til Mjøsas store fiskeavkastning. S. 150-156 i: Berg, A.J. (red.). Mjøsmuseets årbok 2015. Mjøsmuseet AS, Kapp.

Hagenlund, M., Østbye, K., Langdal, K., Hassve, M., Pettersen, R.A., Anderson, E., Gregersen, F., Præbel, K. (2015). Fauna crime: elucidating the potential source and introduction history of European smelt (*Osmerus eperlanus* L.) into Lake Storsjøen, Norway. *Conservation Genetics* 16(5): 1085-1098.

Hambo, M.U., Stang, Y.G. (2003). Miljøendringer i Mjøsa, effekter på populasjonsdynamikk og diett for krøkle, *Osmerus eperlanus*. Hovedoppgave (Cand.agric.) i fiskeforvaltning. Norges landbrukshøgskole, Ås. 65 s + vedlegg.

Haugen, T.O., Lund, E., Bækken, T., Mjelde, M., Norling, K. (2009). Biologisk undersøkelse av indre Drammensfjord med spesielt fokus på gruntvannsområdene. NIVA Rapport 5798-2009. 79 s.

Heibo, E., Vøllestad, L. A. (2002). Life-history variation in perch (*Perca fluviatilis* L.) in five neighbouring Norwegian lakes. *Ecology of Freshwater Fish* 11: 270-280.

Ivanova, N.M. (1982). The influence of environmental conditions on the population dynamics of smelt, *Osmerus eperlanus* (Osmeridae). *Journal of Ichthyology* 22: 45-51.

Keskinen, T., Lilja, J., Högmänder, P., Holmes, J.A., Karjalainen, J., Marjomaki, T.J. (2012). Collapse and recovery of the European smelt (*Osmerus eperlanus*) population in a small boreal lake - an early warning of the consequences of climate change. *Boreal Environment Research* 17: 398-410.

Kjellberg, G., Hessen, D., Nilssen, J.P. (1991). Life history, growth and production of *Mysis relicta* in the large, fiord-type Lake Mjøsa, Norway. - *Freshwater Biology* 26: 165-173.

Kjellberg, G., Sandlund, O.T. (1983). Næringsrelasjoner i Mjøsas pelagiske økosystem. DVMjøsuundersøkelsen Rapport 6. 61 s. Tilgjengelig fra: www.nina.no/biblioteket

Klyve, L. (1985). Krøkla (*Osmerus eperlanus* L. 1758) i Mjøsa. Alder, vekst og ernæring. Hovedfagsoppgave i zoologi, Universitetet i Oslo. 62 s.

Linløkken, A.N., Sandlund, O.T. (2015). Recruitment of sympatric vendace (*Coregonus albula*) and whitefish (*C. lavaretus*) is affected by different environmental factors. *Ecology of Freshwater Fish* <http://dx.doi.org/10.1111/eff.12243>

- Museth, J., Johnsen, S.I., Sandlund, O.T. (2015). Fiske-samfunnet i Nordre Rena og Storsjøen. Oppsummering av resultater fra båt-fiske og dreggefiske i perioden 2009-2014. NINA Rapport 1206. 25 s.
- Næsje, T.F., Jonsson, B., Klyve, L., Sandlund, O.T. (1987). Food and growth of age0 smelts, *Osmerus eperlanus*, in a Norwegian fjord lake. *Journal of Fish Biology* 30: 1191-126.
- Nielsen, P.S., Brittain, J.E., Saltveit, S.J., Brabrand, Å. (1985). Randsfjorden: Undersøkelse og vurdering av fiskeribiologiske forhold. LFI-rapport 4679. 70 s. Naturhistorisk museum, Universitetet i Oslo.
- Nilsson, N.-A. (1979). Food and habitat of the fish community of the offshore region of Lake Vänern, Sweden. *Report Institute of Freshwater Research Drottningholm* 58: 126-139.
- Nyberg, P., Bergstrand, E., Degerman, E., Enderlein, O. (2001). Recruitment of pelagic fish in an unstable climate: studies in Sweden's four largest lakes. *Ambio* 30(8): 559-564.
- Pethon, P. (1980). Variations in the fish community of the Øra Estuary, SE Norway, with emphasis on the freshwater fishes. *Fauna norvegica. Series A* 1: 5-14.
- Pettersson, F. (1991). Relativ abundans, tillväxt, födoval och parasiter hos nors (*Osmerus eperlanus* (L.)) i Hjälmaren, Mälaren, Storsjön, Vänern och Vättern. *Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm* (4): 1-22.
- Qvenild, T., Skurdal, J. (1983). Fisk. S. 104-115 i: Berge, D. (red.). *Tyrifjordundersøkelsen 1978-1981. Sammenfattende sluttrapport. Tyrifjordutvalget/NIVA*.
- Sandlund, O.T. (red.), Brabrand, Å., Gjelland, K.Ø., Høitomt, L.E., Linløkken, A.N., Olstad, K., Pettersen, O., Rustadbakken, A. (2016). Overvåking av fiskebestander i store innsjøer. Metodeutprøving og anbefalinger. NINA Rapport 1274.
- Sandlund, O.T., Grøndahl, F.A., Selj, K., Høitomt, G. (2015). Alder og størrelse i gytebestanden av krøkle i Randsfjorden, 2009-2014. NINA Minirapport 568. 8 s. +vedlegg
- Sandlund, O.T., Klyve, L., Hagen, H., Næsje, T.F. (1980). Krøkla i Mjøsa. Alderssammensetning, vekst og ernæring. DVMjøsaundersøkelsen Rapport 2: 70 s. Tilgjengelig fra: www.nina.no/biblioteket
- Sandlund, O.T., Klyve, L., Næsje, T.F. (1985b). Vekst, habitat og ernæring hos lake *Lota lota* i Mjøsa. *Fauna* 38: 37-43.
- Sandlund, O.T., Næsje, T.F. (2000). Komplekse, laksefisk-dominerte fiskesamfunn på Østlandet. S. 109-129 i: Borgstrøm, R. og Hansen, L.P. (red.). *Fisk i ferskvann. Landbruksforlaget, Oslo*.
- Sandlund, O.T., Næsje, T.F., Klyve, L., Lindem, T. (1985a). The vertical distribution of fish species in Lake Mjøsa, Norway, as shown by gill net catches and echo sounder. *Report Institute of Freshwater Research Drottningholm* 62: 136149.
- Sandlund, O.T., Stang, Y.G., Kjellberg, G., Næsje, T.F., Hambo, M.U. (2005). European smelt (*Osmerus eperlanus*) eats all; eaten by all: Is it a key species in lakes? *Verh. Int. Verein. Limnol.* 29: 432-436.
- Sandlund, O.T., T.F. Næsje (1984). Mjøsauren: Alder, vekst og ernæring hos fisk fanget med garn i Mjøsa. Selskapet for Norges vel, notat. 7 s. Tilgjengelig fra: www.nina.no/biblioteket
- Sandström, A., Ragnarsson-Stabo, H., Axenrot, T., Bergstrand, E. (2014). Has climate variability driven the trends and dynamics of pelagic fish species in Swedish lakes Vänern and Vättern in recent decades? *Aquatic Ecosystem Health & Management* 17(4): 349-356.
- Skurdal, J. (1982). Gytebestanden av krøkle, *Osmerus eperlanus* L., i Sokna, Tyrifjorden. Rapport. Fiskerikon-sulenten i Øst-Norge.
- Skurdal, J., Hegge, O., Taugbøl, T. (1992). Ernæring hos storørret i Mjøsa, Randsfjorden og Tyrifjorden. S. 88-96 i: Taugbøl, T., Skurdal, J. & Nyberg, P. (red.). *Nordisk seminar om forvaltning av storørret. DN-rapport 1992-4*. 195 pp.
- Spikkeland, I., Kinsten, B., Kjellberg, G., Nilssen, J.P., Väinölä, R. (2012). The aquatic glacial relict fauna of Norway – an update of distribution and conservation status. *Fauna norvegica* 36: 51-65.
- Svårdson, G. (1976). Interspecific population dominance in fish communities of Scandinavian lakes. *Report Institute of Freshwater Research Drottningholm* 55: 144-171.
- Taugbøl, T. (1995). Operasjon Mjøsørret. Sluttrapport. Fylkesmannen i Oppland, Miljøvernnavdelingen, Rapport 1995-9. 51 s.
- Ugedal, O., Næsje, T.F., Forseth, T. (1999). En vurdering av kriterier for klassifisering av storørret. Norsk institutt for naturforskning (NINA). Foreløpig notat, 39 s. Tilgjengelig fra: www.nina.no/biblioteket