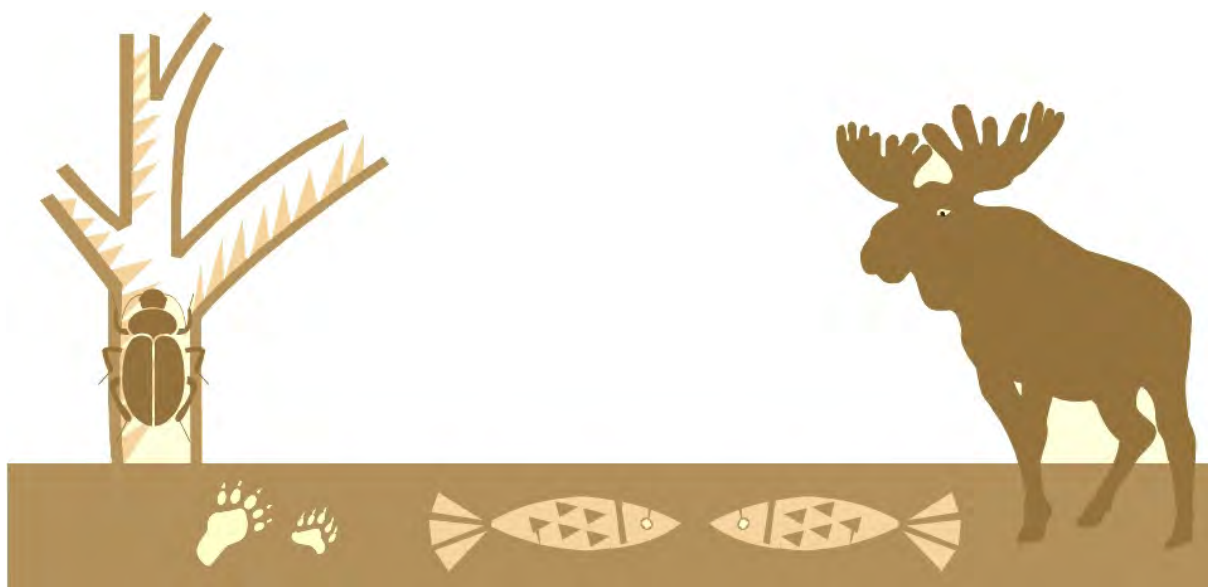




Rödingavel
En summering av det Svenska avelsprogrammet från
1982-2011

Eva Brännäs, Jan Nilsson och Lars-Ove Eriksson



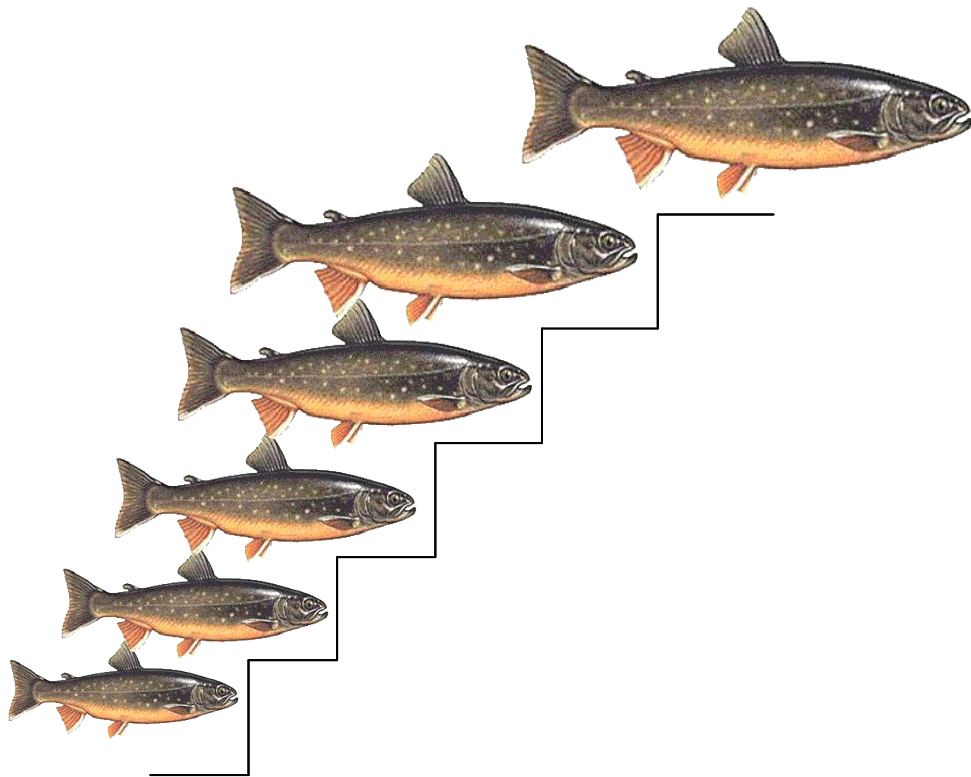
Sveriges Lantbruksuniversitet
Institutionen för Vilt, Fisk och Miljö

Rapport 9

Swedish University of Agricultural Sciences
Department of Wildlife, Fish, and Environmental Studies

Umeå 2011

Rödingavel



En summering av det Svenska avelsprogrammet från 1982-2011
Eva Brännäs, Jan Nilsson och Lars-Ove Eriksson Vilt, Fisk och Miljö, SLU, Umeå.



**Northern
Periphery
Programme**
2007–2013

Innovatively investing
in Europe's Northern
Periphery for a sustainable
and prosperous future



European Union
European Regional Development Fund

Innehåll

Inledning.....	3
Varför odlar vi fisk, och varför avlar vi dom?.....	4
Vad är avel?	6
Avelsmål.....	6
Val av stam.....	6
Beräkning av genetiska parametrar.....	7
Urvalsmetoder.....	8
Individbaserad avel.....	8
Familjebaserad avel.....	8
Ny teknik i avelsarbetet.....	10
Avelsprogrammet på röding.....	11
Viktiga egenskaper för avelsarbetet.....	11
Urval av stam.....	11
Beräkningar av genetiska parametrar.....	12
Genetiska korrelationer.....	13
Individ och familjeurval.....	14
Summering av uppnådda förbättringar genom aveln	14
Den praktiska betydelsen för odlarna.....	15
Jämförelse mellan tillväxt på avels- och testanläggningar.....	16
Årsklass 2009.....	17
Tillväxt.....	17
Förändring av familjemedelvikter under odlingsperioden...	19
Viktvariation mellan individer.....	20
Konditionsfaktor.....	21
Genotyper och odlingsmiljö.....	22
Övriga mätningar.....	23
Avelsmaterialets bakgrund/Stamtavla.....	23
Tillväxten av honor respektive hanar.....	24
Specifika forskningsinsatser inom avelsprojektet.....	26
Test av ”releasing hormones”.....	29
Äggkvalitet.....	30
Genetiska markörer.....	35
Beteendestudier.....	35
Avelsprogrammets finansiering.....	36
Avelsprogrammets logistik.....	37
Kvarstående problem.....	38
Licensavtal.....	38
Tack.....	38
Referenser.....	38
Vetenskapliga publikationer.....	39
Övriga publikationer och rapporter.....	40
Internationella publikationer.....	40
Avhandlingar.....	42

Inledning

Avelsprogrammet på röding startades egentligen redan åren 1982-1985 då intresset för att odla röding för konsumtion började visa sig i Sverige. Efter en 3-årig försöksperiod kunde den mest lämpade rödingstammen väljas ut. Det 1985 startade avelsarbetet pågående fortfarande år 2011 och är nu inne på den 7:e generationens avelsfiskar, vilka redan från 2:e generationen fick beteckningen "Arctic superior". Arctic superior av 2005 års modell växer dubbelt så snabbt som de ursprungliga, icke avlade rödingarna från Hornvavan, något som visar att avelsarbetet har varit mycket framgångsrikt. År 2011 pekar jämförelser mellan ursprunglig och avlad röding på att tillväxten tillväxten är 3 ggr så snabb hos den avlade fisken. Avelsarbetet och även intresset för rödingodling initierades av Professor Lars-Ove Eriksson, då vid Institutionen för Ekologisk Zoologi, Umeå Universitet och som 1987 startade vattenbruksinstitutionen inom SLU, fortfarande i Umeå. Finansieringen, liksom det praktiska genomförandet av avelsarbetet har genom åren emellanåt varit osäkra och ibland har hela projektet varit nära katastrofens rand. Trots problem med produktionsstörningar och kortsiktig finansiering har avelsarbetet varit mycket konstruktivt. Arbetet har gjorts av forskare vid Vattenbruksinstitutionen (nu Vilt, Fisk och Miljö) vid SLU i Umeå tillsammans med Fiskeriverkets försöksstation i Kälarne. Finansieringen har huvudsakligen skett genom regionala medel från de 4 nordliga länen till Stiftelsen Vattenbruksutveckling samt av EU-strukturfondmedel genom Fiskeriverket. Sedan 2010 är finansieringen av avelsprogrammet mera långsiktigt finansierat som ett uppdrag från Landsbyggsdepartementet via SLU. Sverige var länge det enda landet som hade en speciellt utvecklad och framavlade rödingstam för matfiskodling, något som våra konkurrentländer Norge och Island saknade. Numera är det främst Island har en målmedveten satsning i betydligt större skala än vad som varit möjligt i Sverige men ligger fortfarande 3 generationers urval efter det Svenska avelsprogrammet.

Forskningsintensiteten liksom inriktningen inom avelsprogrammet har även den varierat och förändrats genom åren. I början av avelsprogrammet var själva selektionsarbetet på fisk huvudtemat med ett nyhetsvärde som resulterade i vetenskapliga publikationer, de flesta från Jan Nilsson som är genetiker vid institutionen. Under senare år har medlen huvudsakligen täckt kostnaderna för själva avelsarbetet och fiskhållningen i Kälarne. Mellan år 2002-2004 och från 2010 finansieras dock forskning inom avelsprogrammet. Vi har främst satsat på två, för avelsprogrammet viktiga områden. Det ena handlar om att förstå varför äggöverlevnaden är så mycket sämre hos odlad röding jämfört med t.ex. öring och att förhoppningsvis förbättra denna. Den andra satsningen har gått ut på att förenkla avelsarbetet genom att lokalisera genetiska markörer för viktiga egenskaper hos odlad fisk. Sådana markörer kan göra avelsarbetet mycket effektivare. Beteendegenetik är ett annat område som vi har börjat arbeta med vilket i princip innebär att egenskaper som stresstålighet och aggressivitet kan, om de är ärvbara, ingå i selektionsarbetet.

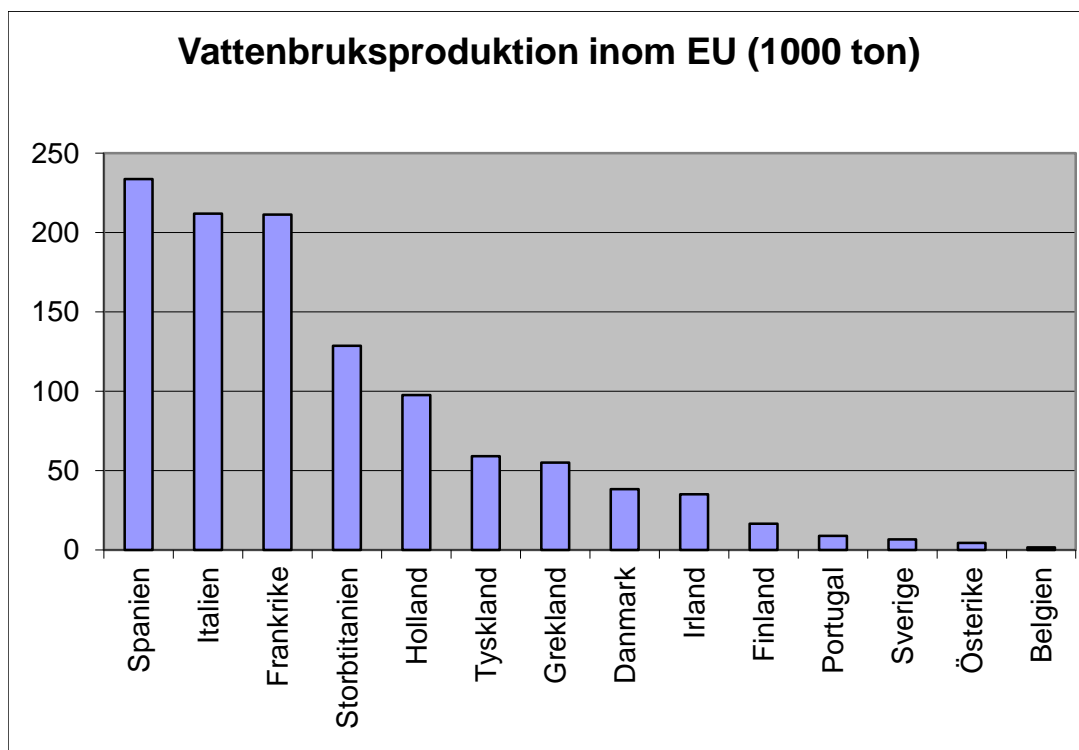
Denna sammanställning är en sammanfattning av hela avelsprogrammets verksamhet och utgör också en rapportering till avelsarbetets olika finansörer. Vi har valt att sammanställa hela avelsprogrammet eftersom allt avelsarbete förutsätter kontinuitet och därför skall ses som en helhet och inte uppdelat i de olika kortsiktiga

finansieringsformerna som av olika skäl långt ifrån alltid varit synkroniserade med själva avelsarbetet.

Varför odlar vi fisk, och varför avlar vi dom?

Fiskodling som matproduktion har länge varit kontroversiell i Sverige men får alltmer acceptans eftersom det blir allt tydligare att behovet av fisk inte täcks upp genom att beskatta naturliga fiskpopulationer. Att avskjutningen av vilda djur inte täcker vår efterfrågan av kött är accepterat sedan länge och vi föder därför upp djur för köttproduktion. Lika naturligt måste vi se på odling av fisk för människoföda. Alternativet är att konsumtionen av fisk måste minska avsevärt. Den globala konsumtionen av fisk har ökat från 45 miljoner ton under 1973 till mer än 130 miljoner ton under 2000 och behovet förväntas öka kraftigt även framöver. Samtidigt är 75 % av världens mest eftertraktade marina fiskpopulationer på gränsen till att vara utfiskade eller redan där. Vi vet ju alla vad som har hänt med torsken, både runt Sveriges hav och inte minst i Kanada där populationen har kraschat.

För att säkra kontinuitet, kvaliteten i tillgången samt de naturliga beståndens fortlevnad är det därför nödvändigt att öka fiskodlingen. Fiskens höga kvalitéer som livsmedel förstärker också behovet. Nyttan med fettsyror som omega-3 som framförallt finns i fet fisk som laxfiskar har belysts i pressen under senare år. Vattenbruket har också ökat kraftigt och kunnat förse oss konsumenter med fisk, bland annat i Europa (Figur 1).

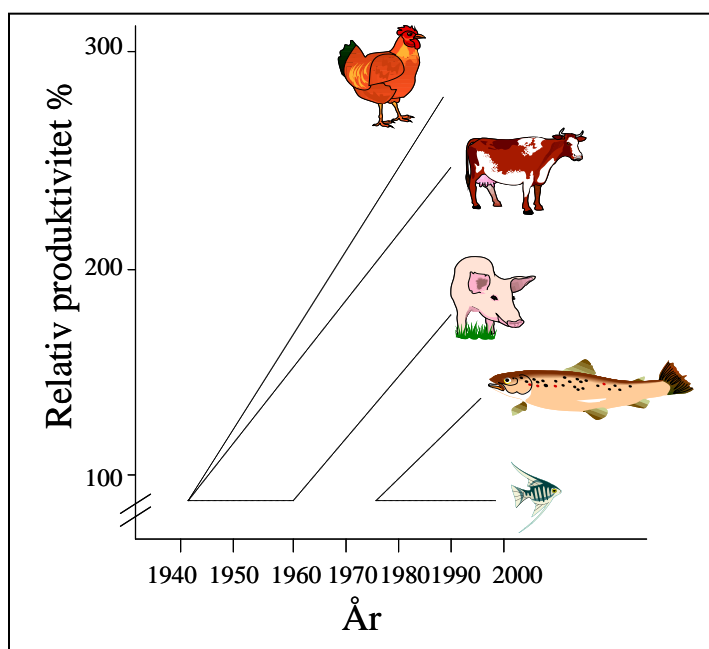


Figur 1. Produktionen av vattenbruksprodukter år 2000 inom EU (OBS ej Norge, där det producerades c:a 500.000 ton).

För närvarande överstiger den globala produktionen av lax (*Salmo salar*) 1 miljon ton, och laxodling rankas som en av de viktigaste affärsverksamheterna i västvärden med en omsättning på 3.4 billion USD (FAO, 2004). Odlingen av andra arter än lax är på stark frammarsch både som slaktfärdig fisk för att direkt förse konsumenterna men också för utsättningar. Utsättningar av odlad fisk görs bland annat för att rehabilitera naturliga populationer som har minskat eller utplånats t.ex. genom överfiske. Put-and take fiske av utplanterad fisk är en annan viktigt verksamhet som i huvudsak avser att rehabilitera människor genom ökade sportfiskemöjligheter.

De största invändningarna mot fiskodling har varit att utsläpp från odlingar belastar miljön och att fisk fiskas för att utfodra annan fisk i odling. Utvecklingen går dock framåt t.ex. när det gäller utfodringstekniken för att minska spillet, olika beräkningsmodeller för att minimera närsaltsbelastningen från fiskodling och vad olika vattenområden kan tåla i form av fiskodlingar. Det sker också ett riktat avelsarbete för att förbättra foderkonverteringen, dvs. hur mycket torrfoder som behövs för att producera ett kilo matfisk. Det sker ett stort utvecklingsarbete med att hitta för fisken och konsumenten hållbara ersättningsnivåer av andra proteinkällor än industrifisk i fiskfoder. Redan idag kan c:a 50% av proteinet i fiskfoder utgöras av vegetabiliska proteiner och utvecklingen av alternativa protein källor är intensiv, t.ex. mikroorganismer och musslor. Dessutom går utvecklingen mot att ersätta en stor del av fiskoljan i fodret med växtoljor, t.ex. soja och rapsolja. Utvecklingen följer här ett mönster, som är väl känt från t.ex. produktionen av kyckling och gris.

Motsvarande jämförelser mellan kött- och fiskproduktion gäller även behovet av ett långsiktigt avelsarbete (Figur 2). Tamgrisen, värphönan, mjölkkon etc. är resultat av ett målinriktat avelsarbete. Dessa djur har avlats fram för att göra produktionen lönsammare och är anpassade till konsumenternas efterfrågan. Lika irrationellt som det vore för en kött- eller äggproducent att föda upp de vilda stamfäderna till djuren är det för en fiskodlare att odla fisk med enbart "vilda" egenskaper. Fiskaveln syftar därför till att förbättra de egenskaper hos fisken som är viktiga för en ekonomisk och etiskt sund fiskodling.



Figur 2. Produktionsutvecklingen av våra vanligaste husdjur, inklusive lax som en effekt av aveln. Motsvarande utveckling av en akvariefisk finns med som jämförelse. (Modifierad efter Gjedrem 1995)

Ett målmedvetet avelsarbete är mycket lönsamt! Enligt norska erfarenheter motsvarar vinsten av ett långsiktigt avelsarbete 1 kr per kilo producerad fisk för varje generation i avel. För tusen ton odlad fisk betyder det alltså en vinstökning på 1 miljon kronor, som naturligtvis även kan avspeglas sig i ett lägre pris för oss konsumenter.

Vad är avel?

Det finns flera definitioner på avel, beroende på ändamålet; enbart förökning, förökning inriktad på att bevara naturliga egenskaper och förökning som avser att förbättra vissa egenskaper som tillväxt. I vårt fall är avsikten med avel att förbättra rödingens egenskaper för matfiskodling. Fisk har en stor fördel vid avelsarbete jämfört med t.ex. kor när det gäller avel som avser att förbättra egenskaper. Detta beror på att det antal avkommor, som man kan göra urval från är så många fler hos fiskar jämfört med kor! Att kunna välja bland 5000 individer i stället för 1-2 snabbar upp processen. Med många avkommor och yttre befruktning går det att testa ärvbarheten på viktiga egenskaper hos både på hel- och halvsyskon inom samma generation. Den Norska genetikern Trygve Gjødrem beskriver att de flesta undersökta egenskaper, som är viktiga för odling har en stor variation hos fisk och är ärvbara. Även egenskaper med låg ärvbarhet kan selekteras genom att man kan mäta egenskaper från både hel- och halvsyskon, vilket stärker urvalsmöjligheterna. Detta tack vare de många avkommorna från varje hona.

Ett standardiserat avelsprogram utgör stegvis process med specifika mål (Gjødrem 1995; Refstie 1990).

Avelsmål

Det första steget är att fastställa, vilka som är de viktigaste egenskaper hos fisken som både odlare och konsumenter vill ha. Dessa egenskaper måste vara av både kvalitativ och ekonomisk betydelse och måste ha en fenotypisk (mätbar) så väl som genetisk (ärfdig) variation i populationen.

För laxfiskar har följande egenskaper bedömts vara viktigast:

- Tillväxthastighet – hur snabbt kan en fisk av marknadsstorlek produceras under givna betingelser?
- Foderkonvertering – hur effektivt omvandlas fodrets innehåll till fiskkött?
- Överlevnad- hur stor andel av en starbesättning överlever normalt fram till slakt?
- Ålder och storlek för könsmognad- tidig könsmognad innebär tillväxtförlust, stress, risk för skador och sjukdomar
- Köttkvalitet- hur matchar fiskköttets struktur och smak konsumentens preferenser?

Val av stam

Laxfiskar, inklusive vår röding (*Salvelinus alpinus*) består av geografiskt och ekologiskt skilda populationer med egenskaper som är utmejslade av sin speciella miljö, men som

kan vara mer eller mindre lämpliga i odlingsmiljö. Det finns flera exempel på olikheter i tillväxt och könsmodnad mellan stammar (sammanfattning av Kinghorn 1983). Vid starten av ett selektionsprogram är det därför också viktigt att jämföra hur dess olika stammar uppträder i odling, så att urvalet i aveln kan utgå från det lämpligaste materialet.

Beräkning av genetiska parametrar

Ett avelsprogram kräver egentligen bara att egenskapen uppvisar en genetisk variation som urvalet kan utgå från. Skillnader i tillväxt mm, som beror direkt av odlingsmiljön (fenotypisk variation) är inte intressanta. För att göra avelsarbetet mer effektivt måste dock effekten av selektionen kunna förutsägas genom pålitliga fenotypiska såväl som genotypiska egenskaper eller parametrar. Data måste därför samlas in från den selekterade individen, dess syskon, halvsyskon samt föräldrar. De viktigaste fenotypiska parametrarna som då samlas in är; medelvärden av det insamlade datat, standardavvikelsen och fenotypiska korrelationer mellan "släktingarna" samt det relativa ekonomiska värdet av varje egenskap. Genetisk korrelation och ärvbarhet kan sedan räknas ut som de viktigaste genetiska parametrarna för varje egenskap som testats. Den genetiska korrelationen avgör hur effektivt ett avelsprogram kan bli.

Det är vanligt att flera ekonomiskt viktiga egenskaper ingår samtidigt i ett avelsprogram, eftersom beräkningar visar att den största avelseffekten uppnås genom att selektera för flera egenskaper samtidigt. Detta förutsätter dock att sambandet mellan samverkande och icke-samverkande ärvbarhet av olika egenskaper undersöks. Om egenskapernas ärvbarhet är samverkande kan selektionsarbetet startas men om ärvbarheten inte är samverkande så måste avelsarbetet ske genom en kombination av selektion och korsbefruktning för att säkerställa att de önskade egenskaperna "hänger med" i nedärvningen.

Dessutom är det viktigt att undersöka sambandet mellan miljö och genotyp. Om miljön påverkar en viss egenskap, t.ex. att vissa familjegrupper växer dåligt vid låg (eller hög) temperatur medan andra grupper växer mycket bra vid samma temperatur bör man ta ställning till om man bör driva två eller fler avelslinjer.

Beräkningarna av genetiska parametrar ger upphov till ett ärvbarhetsvärde mellan 0-1 för varje utvald egenskap där 0 är en egenskap som saknar ärvbarhet och 1 är en egenskap där 100% av den uppmätta variationen kan förklaras av ärvbara (genetiska) faktorer. Avelsvärdet hos varje djur kan beräknas om individens prestanda kombineras med syskonens, halvsyskonens och föräldrarnas prestanda i ett s.k. BLUP (Best Linear Unbiased Prediction) index.

Hur beräkningarna av ärvbarhet och BLUP-index finns beskrivna i fackböcker om avelsarbete. Det finns även program tillgängliga gratis på nätet (t.ex. <http://www-personal.une.edu.au/~bkinghor/pedigree.htm>).

Urvalsmetoder

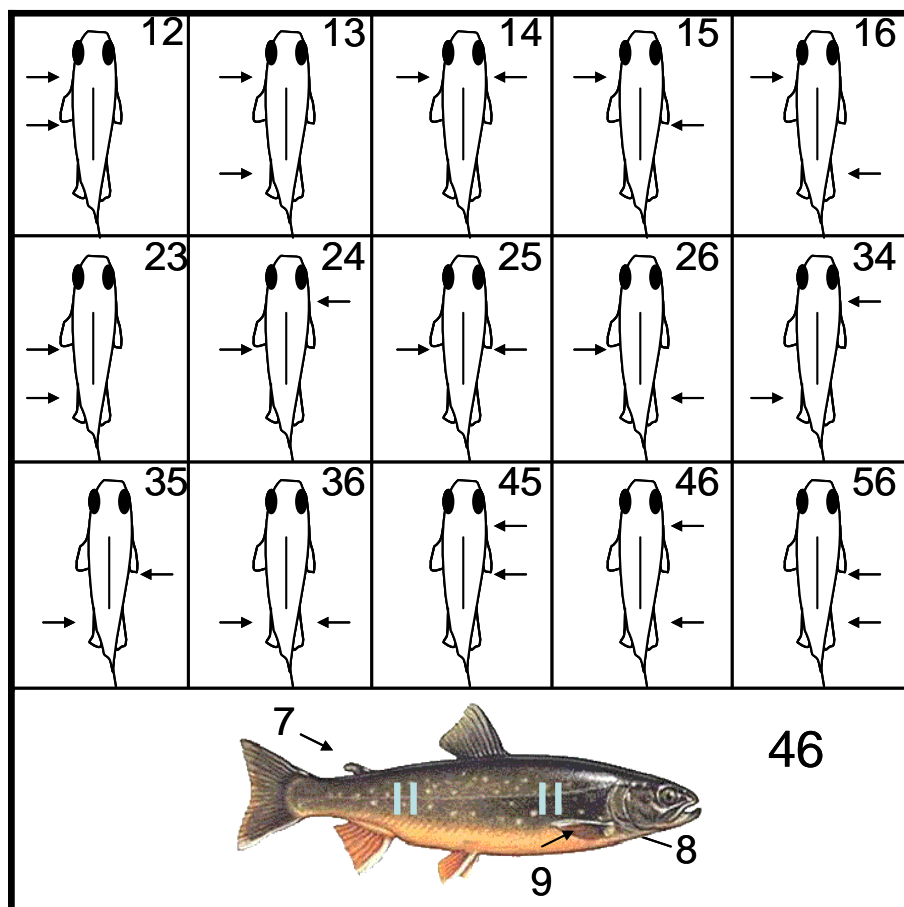
Individbaserad avel och *familjebaserad* avel är de två viktigaste urvalsmetoder hos fisk.

Individbaserad avel eller masselektion baseras på att enskilda fiskar väljs ut utifrån dess önskade egenskaper och prestanda. Detta var den vanligaste metoden för avelsarbete innan det nationella avelsprogrammet på lax startade i Norge på 60-talet. Individbaserad selektion kräver att ärvbarheten för de egenskaper man vill selektera för är hög och att egenskaperna är mätbara på det levande djuret. Fördelarna med en individbaserad selektion är den jämförelsevis låga kostnaden. Tillväxt är en egenskap som lämpar sig väl för individbaserad selektion eftersom ärvbarhetsfaktorn är hög (0.20-0.30) och lätt kan mätas på levande fisk.

Egenskaper som sjukdomsresistens, ålder och storlek för könsmognad eller köttkvalitet är inte lika lätta att mäta på levande fisk. De är därför inte lämpliga urvalskriterier i ett individbaserat avelsarbete men utgör ändå lika ekonomiskt viktiga egenskaper som tillväxt för ett avelsprogram.

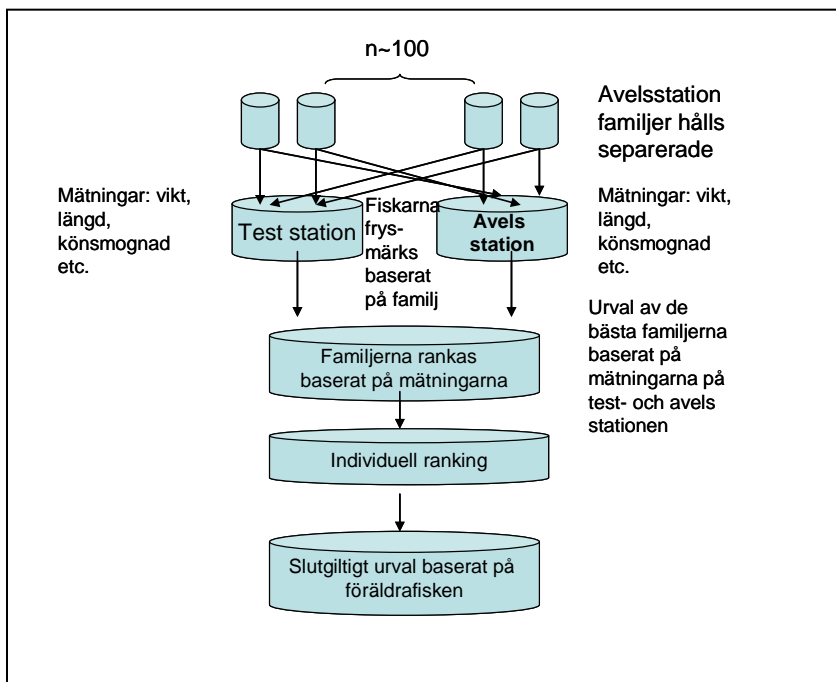
Ett effektivt individbaserat avelsprogram är också beroende av standardiserade odlingsbetingelser som ljus, temperatur, täthet, utfodringsrutiner, o.s.v. Om en avelsbesättning kommer från flera odlingar eller om sättfisk säljs från sättfiskodling till matfiskodling kan skillnader i odlingsbetingelser minska effekten av avelsarbetet. Detta beror på att individer i sådana fall kan reagera olika på olika betingelser som t.ex. temperatur. En väsentlig ytterligare risk med individbaserad avel är risken för inavel eftersom man inte vet det inbördes släktskapet i en stor grupp fiskar. Det kan finnas familjer vars individer växer speciellt bra och därför blir överrepresenterade när föräldrafiskarna ska väljas ut. Inavel leder till minskad tillväxt och överlevnad, s.k. inavelsdepression (Gjredre et al. 1983).

Familjebaserad avel baseras på att mäta kriterier och prestanda hos halv-syskon och syskon för att styrka beräkningarna av den genetiska ärvbarheten hos olika egenskaper. Fisk har stora "familjer", en laxhona kan t.ex. ge upphov till 10.000 ägg som kan delas upp i delar och befruktas med olika hanar som då ger upphov till halvsyskongrupper. Effekten av släktskap på en egenskap är i medeltal 50 % lika hos helsyskon och 25 % hos halvsyskon. Förekomsten av en viss egenskap kan då mätas i olika andelar beroende på om det är syskon eller halvsyskon. Familjebaserad avel är speciellt effektivt för egenskaper som sjukdomsresistens och ålder för könsmognad. Ingen av dessa egenskaper lämpar sig för individbaserad selektion eftersom de antingen har en ganska låg ärvbarhet eller är svåra att mäta då odlingsbetingelserna har en stor betydelse. Könsmognad påverkas t.ex. av utfodringsmönstret, samt både temperatur och ljus. Nackdelen med ett familjebaserat avelsprogram är att det är mycket dyrare än ett individbaserat eftersom familjerna måste hållas åtskilda fram tills dess att fiskarna är tillräckligt stora för att märkas. Den metod som oftast används för att kunna separera fiskarna utifrån familj är frysmärkning och fiskarna kan därefter släppas ihop i stora grupper (Figur 3).



Figur 3. En kombination av frysmärkning och fenklippning kan användas för att märka fisk i familjegrupper. Genom att frysmärka varje fisk på två ställen på varje sida av kroppen kan 15 grupper skapas. Genom att dessutom fenklippa fettfenan eller antingen höger eller vänster bukfenan ökas de möjliga kombinationerna till 120. Om fettfenan klipps på fisken i figuren tillhör den familj nr 746. Om vänster bukfenan klipps tillhör den familjen nr 846 och 946 om höger bukfenan klipps i stället (modifierad efter Gjedrem 1995).

Den effektivaste avelsmetoden är en kombination av ett individ- och familjebaserat avelsprogram (Figur 4) eftersom urvalet av individer **efter** familjervalet gör att beräkningarna av ärvbarheten blir säkrare. Familjervalet minskar också effektivt risken för inavel.



Figur 4. En summering av en generations avelsprogram där både familjebaserad och individbaserad avel har använts. Mätningar av viktiga egenskaper bör ske åtminstone i på en testodling förutom på avelsstationen.

Ny teknik i avelsarbetet

För närvarande sker det mesta av avelsarbetet på traditionell väg, vilken beskrivits ovan. Utvecklingen av DNA-tekniker kan i framtiden förenkla och förbättra avelsarbetet och är på stark framfarsch. Målet är att lokalisera en grupp gener som medverkar i att styra utvecklingen av en viss egenskap och som därför kan användas som genetiska ”markörer”. Målsättningen för vårt och andras arbete har i första hand varit att lokalisera DNA markörer för ”traditionella” egenskaper som tillväxt och könsmognad. När detta är gjort skulle föräldrafiskar med bra tillväxt kunna väljas ut genom ett genprov från en liten del kroppsvävnad t.ex. fettfenan i stället för att vägas vid ett flertal tillfällen. Urvalet skulle också ske snabbare vilket minskar behovet av antalet potentiella föräldrafiskar som måste hållas i odling fram till könsmognad. Markörer för tillväxt och konditionsfaktor har nu identifierats hos lax, regnbåge och röding (Reid et al. 2004; Tao and Boulding 2003). Identifieringen av andra viktiga egenskaper hos röding och regnbåge pågår, ett exempel är genetiska markörer för temperaturlöslighet (Ildiko et al. 2003). Ökad temperaturlöslighet kan bli en allt viktigare egenskap med tanke på den globala uppvärmningen, eftersom längre perioder med högre temperaturer än c:a 15 °C leder till ökad dödlighet hos främst röding. Hela rödingens genom håller för närvarande att kartläggas av Kanadensiska forskare (www.genomebc.ca).

Avelsprogrammet på röding

Från Hornavanröding till Arctic superior - en sammanfattning

Avelsarbetet på röding är ett bra exempel på effekter som är möjliga att uppnå genom ett målmedvetet selektionsarbete på en ny art i vattenbruket. Sju generationers avelsarbete på röding har gett mycket goda resultat. Planer att använda röding för odling av konsumtionsfisk i Sverige väcktes i början av -80 talet. Det odlingsmaterial som då fanns var av direkt vilt ursprung och fiskarna var inte på något sätt anpassat till odling. Vårt avelsprogram på röding strukturerades därför enligt den modell som utvecklats för lax i Norge.

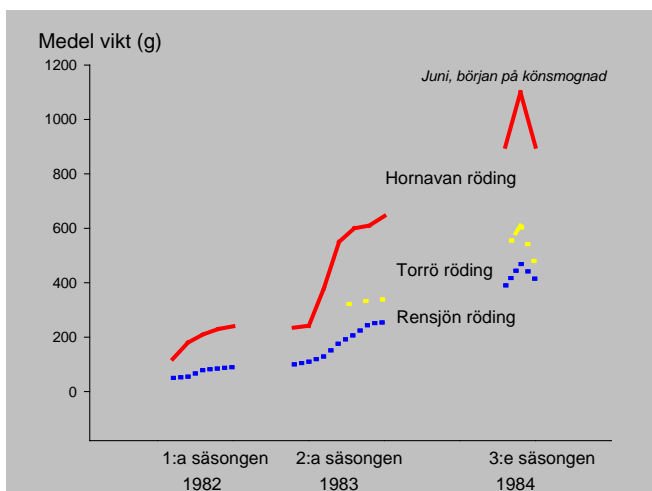
Viktiga egenskaper för avelsarbetet

Följande egenskaper bedömdes vara viktigast:

- Storlek
- Könsmognad
- Sjukdomsresistens
- Köttfärg
- Fetthalt i filén

Urval av stam

Under 1982-1985 genomfördes jämförande försök med ett antal stammar i kassodling för att testa vilket stammamaterial som var lämpligast för avel med avseende på tillväxt (hög) och tidig könsmognad (låg). Hornavanröding, Rensjöröding och Torröröding odlades i kassar i Storumanmagasinet i Umeälven under 3 säsonger. Resultatet av detta försök var att Hornavanröding hade den klart högsta tillväxten och lägre andel könsmogna vid samma ålder. Hornavanrödingen valdes därför som utgångsmaterial för det fortsatta avelsarbetet (se figur 5).



Figur 5. En jämförelse av tillväxten av 3 rödingstammar odlade i kassar under 3 säsonger i Storumanmagasinet 1982-1985.

Beräkningar av genetiska parametrar

Under perioden 1985-92 genomfördes en rad skattningar av genetiska parametrar som var nödvändiga för att ge avelsprogrammet en lämplig utformning. Ärvbarhetsskattningar har gjorts av de egenskaper som är intressanta att förändra genom urval:

- tillväxt längd
- tillväxt vikt konditionsfaktor
- könsmognad vid åldern 2+ år
- resistens mot svampinfektion
- fetthalt i filé
- köttfärg
- könsmognad vid åldern 1 +år

Tillväxt: för denna egenskap har en ärvbarhet i intervallet 0.27-0.55 skattats vilket visar på en relativt stor betydelse av den genetiska sammansättningen för tillväxt. Möjligheterna att förbättra tillväxten genom urval är därför mycket goda.

Konditionsfaktor: Denna egenskap är ett möjligt mått på kroppsform hos fisken. Skattningar av ärvbarheter har dock gett mycket varierande resultat. Egenskapen används för att hålla en viss kontroll av kroppsform så att inte oönskade bieffekter av urval på tillväxt förekommer, till exempel alltför hög rygg ("dasslocksmodellen")

Könsmognad vid 2+: skattningar av ärvbarheten ger att även denna egenskap till ganska stor del påverkas genetiskt då skattningarna uppgår till 0.19-0.45. Att förändra könsmognadsålder genom urval är därför genomförbart.

Resistens mot svampinfektion: dödlighet till följd av svampangrepp har varit ett problem i vissa odlingar. Ärvbarheten för resistens skattades till 0.34 vilket tyder på att möjligheten finns att förbättra motståndskraften. Av framförallt kostnadsskäl är ett urval för detta dock inte genomförbart i likhet med resistens mot andra sjukdomar. Det finns även indikationer på att angreppen är kopplade till frekvensen könsmognad, varför angreppen har minskat under åren.

Fetthalt i filé': i motsats till övriga egenskaper har inte några genetiska effekter av betydelse kunnat påvisas för fetthalt. För att förändra denna egenskap bör därför med fördel odlingstekniska åtgärder (ändrad fodersammansättning, mängd osv) vidtas.

Köttfärg: Ärvbarheten för köttfärg (vid två års ålder) är relativt hög, skattad till 0.26. Detta medför att egenskapen bör kunna förbättras genom avel.

Könsmognad vid 1 +. Tidig könsmognad förekommer i det närmaste enbart hos hannar. Tidig könsmognad hos fisk i avelsbesättningen förekom inte förrän hos årsklass 1991 då den uppträdde hos 10% av fisken. Ärvbarhetsskattning visade på en mycket hög grad av genetisk påverkan. Det kan utslutas att tidigare urvalsarbete har orsakat förekomst av tidig könsmognad då en kontrollgrupp bestående av oselekerat material uppvisade en något högre frekvens tidigt könsmogna hannar (12%). Sannolikt orsakas tidig

könsmognad delvis av goda tillväxtbetingelser under det första levnadsåret. Som framgår av tabell 1 drabbades årsklass 1991 av tidig könsmognad samtidigt som den hade den dittills snabbaste tillväxten fram till 1 års ålder. Årsklass 1988 växte mycket bra mellan 1 och 1,5 års ålder och nådde en vikt vid 1,5 år som var högre än för årsklass 1991. Trots detta fanns inga tidigt könsmogna i denna årsklass. Detta tyder på att könsmognadsfrekvensen avgörs av tillväxten under det första året. De senaste generationerna av Arctic superior i Kälarne har i princip inga könsmogna alls fram till slaktvikten på cirka 800 g förutsatt att de då är 1+.

Tabell 1. Andel könsmogna rödingar från avelsbesättningar i Kälarne fram till och med år 1993.

Årsklass	könsmogna 1,5 år %	Vikt 1 år (g)	Vikt 1.5 år (g)
1986	0.0	29.1	165.7
1988	0.0	22.8	393.1
1989	0.0	38.6	143.6
1991	9.6	65.6	361.4

Korsningar av Hornavanrödingen med andra stammaterial har gjorts för att testa om det kan ge positiva effekter av att skapa stamhybrider. Resultaten visade dock entydigt att ingen korsning visade bättre, eller ens lika bra tillväxt som den rena Hornavanstammen.

Genetiska korrelationer

Gener påverkar ofta mer än en egenskap. Detta medför att urval för en egenskap indirekt kan påverka andra egenskaper i positiv eller negativ riktning. De beräkningar som gjorts för rödingen i avelsprogrammet har inte påvisat några negativa samband. Tvärtom finns det ett positivt genetiskt samband mellan ökad tillväxt och högre halt av astaxanthin i köttet och mellan ökad tillväxt och resistens mot svampinfektioner. Något påvisbart genetiskt samband mellan ålder för könsmognad och tillväxt har inte kunnat bevisas.

Sjukdomsresistensen är en annan viktig egenskap för avelsarbete, liksom att fisken inte blir könsmogen för tidig. Könsmognad innebär att fiskfodret omvandlas till rom eller mjölke istället för tillväxt. Köttfärgen hos laxfiskar är en annan, för konsumenten, viktig egenskap. Laxfiskar anrikas karotenoider i muskulaturen vilket ger en för laxfiskar karakteristiskt röd färg. Variationen i köttfärgen beror av två faktorer, tillskott av färgämnet/vitaminer i födan och en ärvbar förmåga att ta upp ämnet.

Individ- och familjeurval

Selektionsarbetet har skett under varje period som en ny generation bildats (3-4 år). Förutom valet av ursprungsföräldrarna till Arctic superior har nya selekterade familjer skapats vid sex tillfällen; år 1985-86, 1991, 1996, 2000, 2004 och 2009. Mätningarna av egenskaperna har skett kontinuerligt.

År 1985-86, 1991, 1996 skedde ett negativt urval mot tidig könsmognad. Resultat: Minskning av andelen *tidigt könsmogna* från i genomsnitt 40% (1985) till < 1% (2009).

År 1985-86, 1991, 1996, 2000, 2004 skedde en selektion för *ökad tillväxt*. Resultat: Ökad tillväxthastighet med minst 50-75 % tom 600-800g (10-15% per generation)

År 1991 skedde ett negativt urval mot *sjukdomskänslighet* (familjeurval, svampinfektion.). Resultat: Ökad sjukdomsresistens

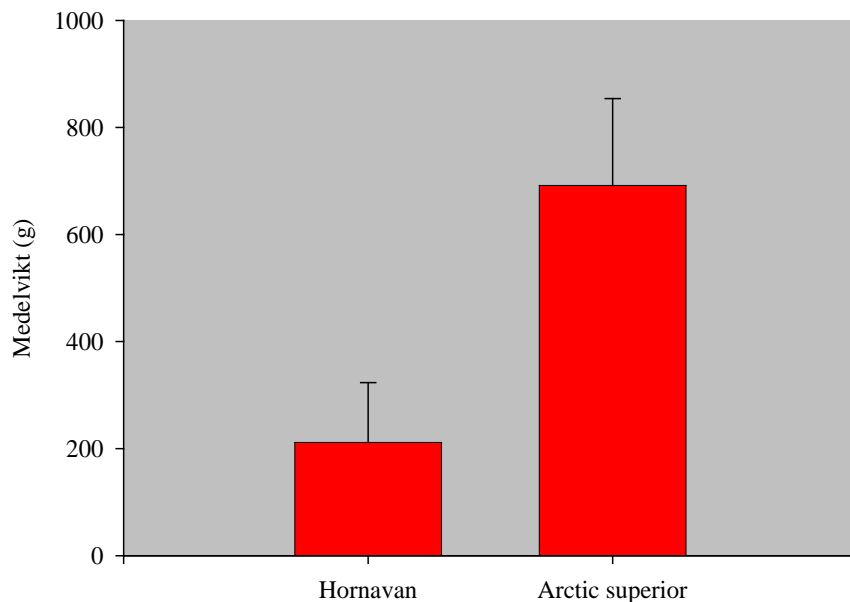
År 1989 och 1996 skedde urval för bättre och tidigare infärgning. Resultat: Infärgningskoefficienten förbättras med c:a 5% (per selektionsomgång). Dessutom finns en genetisk samvariation mellan ökad tillväxt och bättre infärgning. Tillfredställande infärgning beräknas därför idag uppnås vid 350-450 g storlek jämfört med hittillsvarande 400-500g, vid i övrigt jämförbara betingelser. Större fisk blir rödare i köttet än hittills.

År 2009 För denna årsklass har ett preliminärt urval baserat på BLUP-index för vikt vid 1.5 års ålder genomförts under 2011. Detta är en tidigareläggning med 6 månader i förhållande till tidigare generationer. I tillägg har även selektion gjorts mot hög konditionsfaktor (d.v.s. mot alltför grov kroppsform). Tidig könsmognad (vid 1.5 år) var sällsynt (< 1 %) men en familj hade hög frekvens (ca 30%) vilket medförde att den uteslöts från fortsatt avel.

Summering av uppnådda förbättringar genom aveln

Tillväxten är den egenskap som har varit prioriterat vid varje urval av nya föräldrar, speciellt under de tre senaste generationerna då andra egenskaper inte selekterats för. Tidig könsmognad (innan 2 års ålder, eller innan fisken väger ett kilo) är en egenskap som i princip är bortselektad. Infärgningen som tidigare varit ett problem har också förbättrats avsevärt. En praktisk utvärdering av avelsarbetets effekt på infärgningen av muskulaturen kunde inte utvärderas då försöksfiskarna dog. Avelsarbetets faktiska resultat på tillväxten är inte så enkelt att mäta som det verkar. Att jämföra tillväxten av Hornavanröding år 1986 med tillväxten på Arctic superior år 2006 är missvisande då både foderkvaliteter och odlingsteknik har förändrats. En exakt jämförelse skulle kräva att en parallell besättning av Hornavanröding hållits under identiska betingelser under samma tidsperiod som avelsprogrammet (t.ex.1985-2004) men utan målmedveten selektion. Alternativt att samma grundmaterial togs in till odling och föds upp på exakt samma sätt under en tillväxtperiod. Detta skulle kräva en mycket större budget och hade knappast varit möjligt med tanke på de problem med katastrofdödligheter och

användandet av reservbesättningar som präglat avelsprogrammet första generationer. I stället har vi jämfört storleken av Hornavanröding och Arctic superior hos besättningar av samma åldersklass som inte varit storlekssorterade och odlats i bassänger i samma tråghall. Denna jämförelse gjordes 2005 och är inte exakt enligt de argument som redovisats ovan men tillräckligt tydliga för att visa att prognosen med ett riktat avelsarbete ger en minst 10 % -ig tillväxtökning per generation. Arctic superior var som 1+ dubbelt så stor som den oselecterade Hornavanrödingen efter 5 generationer, dvs. 100 % tillväxtökning (Figur 6). En senare jämförelse visar på ännu större skillnader (se nedan, sidan 17-19).



Figur 6. Medelvikten av 1+ Hornavanröding och den avlade Arctic superior år 2005. Båda besättningarna var osorterade och hade odlats under identiska betingelser i Kälarne.

Den praktiska betydelsen för odlarna är betydande och kan sammanfattas så här:

Rödingodlingen 1985

- Odlingscykel på 3-4 år (2-årig sättfisk, 50 g)
- Långsam tillväxt, dåligt foderutnyttjande
- Tidig könsmodnhet (40-100 % innan 500 g)
- Ojämn kvalitet
- Teoretisk produktionskostnad 40-60 kr / kg

Rödingodling 2011

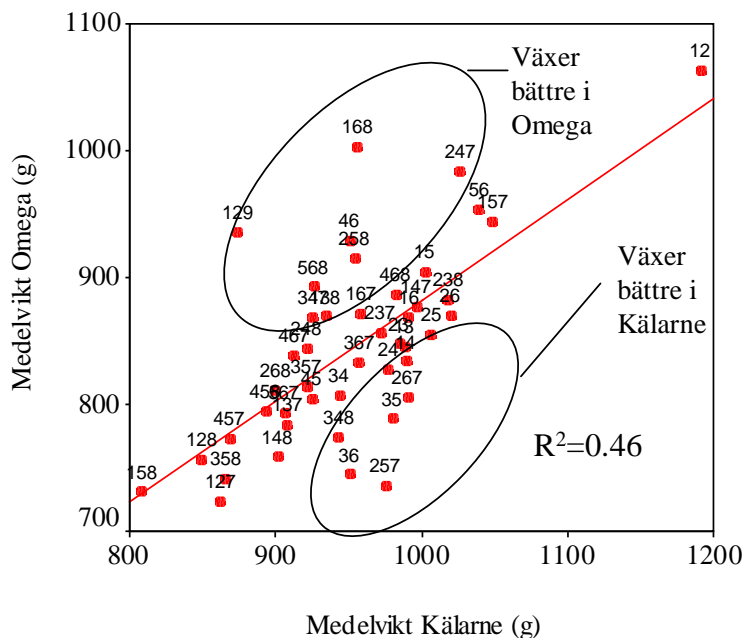
- Odlingscykel 2 år
- Snabb tillväxt, utvecklad utfodringsteknik, bra foderutnyttjande
- Låg frekvens av tidigt köns mogna (0.02 % innan 800 g)
- Teoretisk produktionskostnad 25-35 kr / kg

Jämförelse mellan tillväxt på avels- och testanläggning

Varje generations utvalda föräldrafiskar bör baseras på mätningar på minst 2 stationer, avelsstationen och en odling i en annan miljö, helst en kassodling för att jämföra tillväxt under olika betingelser. När det gäller avelsprogrammet på röding har detta inte alltid varit möjligt beroende på en rad omständigheter. Det har däremot alltid varit möjligt att hålla en reservbesättning, vilket även har bidragit till att rädda avelsprogrammets existens vid flera tillfällen under årens lopp. Vid två tillfällen (årsklass 1996 och 2000) har dessutom parallella mätningar av familjer kunnat utföras, båda gångerna på avelsstationen i Kälarne och teststationen (reservgruppen) i Omega, Timrå norr om Sundsvall. År 2009 och 2010 kunde dessutom 100 individer från 125 familjer (12 500) PIT-tag märkas och tillväxten jämföras på 3 odlingar; VBCN (Kälarne), Sälla (Arjeplog) och Omega (Timrå). Alla 3 odlingarna är landbaserade men har olika temperaturförhållanden. Omega försörjs med grundvatten som håller en temperatur mellan 5-8 °C året runt och Kälarne med sjövattnen som varierar mellan nära 0 °C under vintern och c.a 20 °C under sommaren. Sälla försörjs också med grundvatten men ligger 400 km norr om Kälarne och har en kortare period av sommartemperaturer, som också är lägre. Fiskarna hålls inomhus i Kälarne men utomhus på de andra anläggningarna. Sambandet (korrelationen) mellan familjernas tillväxt i Kälarne och Omega år 1996 och 2000 blev nästan exakt lika vid båda tillfällen; $R=0.62$ respektive $R=0.68$. Några familjer faller utanför linjen och växer bättre eller sämre i Kälarne eller i reservbesättningen i Omega (Figur 7).

Utfallet för tre odlingar för årsklass 2009 ges på sid 22 under rubriken Genotyper och odlingsmiljö.

Utvärdering av effekter av rödingavelsprogrammet år 2009 möjliggjorde en djupare analys på tillväxtförbättringar i den 6:e generationen vid 1.5 års ålder som effekter på viktvariation, konditionsfaktor samt miljö-genotypsamspel.



Figur 7. Medelvikten av familjerna i den 4:e generationens Arctic superior som vuxit upp i avelsstationen i Kälärne och reservbesättningen i Omega. Fiskarna vägdes våren 2003. De inringade familjerna har inte valts ut för fortsatt avel.

Årsklass 2009

Den 6:e generationen av avelsprogrammet röding är baserad på avelsfisk som har hållits i replikat i Slussfors (Kassolding) och i Kälärne. Befruktning av honor skedde i Vilhelmina sättfiskodling dit avelsfisken transporterats från Slussfors 1 månad före lektiden och i Kälärne under hösten 2008 och därefter lades all rom in i Kälärne. Efter kläckning i mars 2009 placerades familjegrupperna (helsyskon) ut i skilda tråg i Kälärnes x-hall där de fick gå fram till pit-tagmärkningen i november samma år. I samband med märkningen slogs familjerna (125 st) samman till tre replikat vilka senare placerades i Sälla, Omegalax och Kälärne. Totalt märktes ca 12 500 fiskar. Mätningar (vikt, längd) och avläsning av märken har genomförts vid märkning samt i Kälärne vid 11, 14, 20, 23 och 26 månaders ålder. Könsmognad registrerades vid 20 månaders ålder. I Sälla har mätningar genomförts vid 20 och 26 månader och i Omegalax vid 26 månaders ålder.

Tillväxt

Avelsarbetet med röding har nu pågått i sex generationer och trots att det varit tydligt för alla inblandade att det skett en påtaglig förbättring av odlingsbarheten så har det varit svårt att i siffror ange hur stor förbättring som faktiskt åstadkommit. Svårigheterna har delvis berott på att generationerna efter 1991 har hanterats på ett sådant sätt att tillväxten inte varit jämförbar med de första generationerna. Generation 3 (AS96) odlades under en period i Omegalax i Timrå och är därigenom inte jämförbar, för generationerna 4 och 5

användes av ekonomiska skäl ett kullningsförfarande som gjorde jämförelser med generation 1 (AS86) och 2 (AS91) svåra att hantera. Den nu existerande 6:e generationen (AS09) har emellertid hållits på ett sätt som gör jämförelser med de första generationerna möjliga. Den 6:e generationen har hela tiden odlats i Kälarneanläggningen och ingen storleksortering har förekommit, dvs. samma procedur har använts som för generation 1 och 2. Vissa skillnader föreligger trots det mellan generationerna 1, 2 och 6 och korrigeringar av data måste till för att få jämförbara värden. Framförallt måste hänsyn tas till att start av ynglen varierar med upp till 2.5 månader och även till att datum för återkommande mätningar skiljer sig åt. Data för årsklass -86 är hämtade från Nilsson (1994).

I Tabell 2 ges datum för åtgärder samt medelvikt, uppmätt och korregerad, för de tre generationerna. Korrigeringar för startdatum baseras på observationer från generation 6 där fiskmaterialet bestod av en grupp med ursprung från Vilhelmina och en Kälarnegrupp. Vilhelminamaterialet utplacerades i Kälarnes X-hall 10 mars och Kälarnematerialet den 24 mars. Dessa två grupper har fortsättningsvis, fram till senaste mätning vid 1.5 år, visat en konstant medelviktskillnad på ca 15 %. Detta ger en korrigeringsfaktor om 1.1 % per dag för skillnader i startdatum vilken använts för att kompensera för den tidiga starten av generation 2. Skillnaden i datum för mätning har korregerats genom att medelvikten för generation 1 ökats motsvarande 0.5 % specifik tillväxt under 28 dagar och för generation 2 minskats motsvarande 8 dagar.

Tabell 2. Mätdatum och vikter för tre årsklasser av röding.

generation (år)	start	mätdatum 1.5 år	vikt(g) 1.5 år	korregerad vikt(g)	n vid 1.5 år
1 (86)	17 mars	13 oktober	166	191	4642
2 (91)	30 jan	18 november	354	226	1409
6 (09)	17 mars	10 november	618	618	2170

Tillväxtskillnaden mellan generation 1 och 2 var 35g eller 18.3 %. Mellan generation 1 och 6 uppgick skillnaden till 427g vilket är 324 % av vikten för 1:a generationen och motsvarar en ökning med 26.5 % per generation.

Responserna på urval beror på tre faktorer: selektionsintensitet (i), ärvbarheten (h^2) samt egenskapens standardavvikelse (sd). För vår röding är alla tre faktorer fördelaktiga. Selektionsintensiteten kan hållas hög genom att många avkommor erhålls från varje hona, ärvbarheten för tillväxt är relativt hög, exempelvis skattad till 0.47 för årsklass -09 och även standardavvikelsen är hög. En grov skattning av förväntad respons ($R_{exp} = i \times h^2 \times sd$) baserad på $i = 1,8$, $h^2 = 0,47$ och på en standardavvikelse som motsvarar variationskoefficienten $cv = 0,3$, ger $R_{exp} = 25,4\%$ per generation. Den teoretiskt förväntade responsen, beräknad från realistiska värden, visar att tillväxtförändringen är av samma storleksordning som den förväntade. Det finns några faktorer som kan göra att effekten

av selektion inte utgör hela tillväxtförbättringen. En uppenbar sådan faktor är de förbättringar av foderkvalitet som har skett, framförallt med införandet av extruderat foder.

Kälarseanläggningen förses med vatten som har naturgiven temperatur och variationer mellan år påverkar jämförelser. Någon specifikt gynnsam temperatur har dock inte förekommit för generation 6, sommaren 2010 medförde som vanligt stagnerad tillväxt under augusti till följd av hög vattentemperatur. Även långsiktiga temperaturförändringar genom klimatförändringar kan ha påverkat tillväxtförändringar under perioden 1986-2009 men det är inte självklart hur detta påverkar rödingen i Kälarseanläggningen. En höjning av vintertemperaturen bör ha medfört snabbare tillväxt men en höjning av sommartemperaturen kan för Kälarnes del ha inverkat negativt på tillväxten.

Tabell 3. Spearman rankkorrelation mellan familjemedelvikt vid olika åldrar. Korrelationerna är baserade på 125 helsyskonfamiljer. n = antal mätta individer.

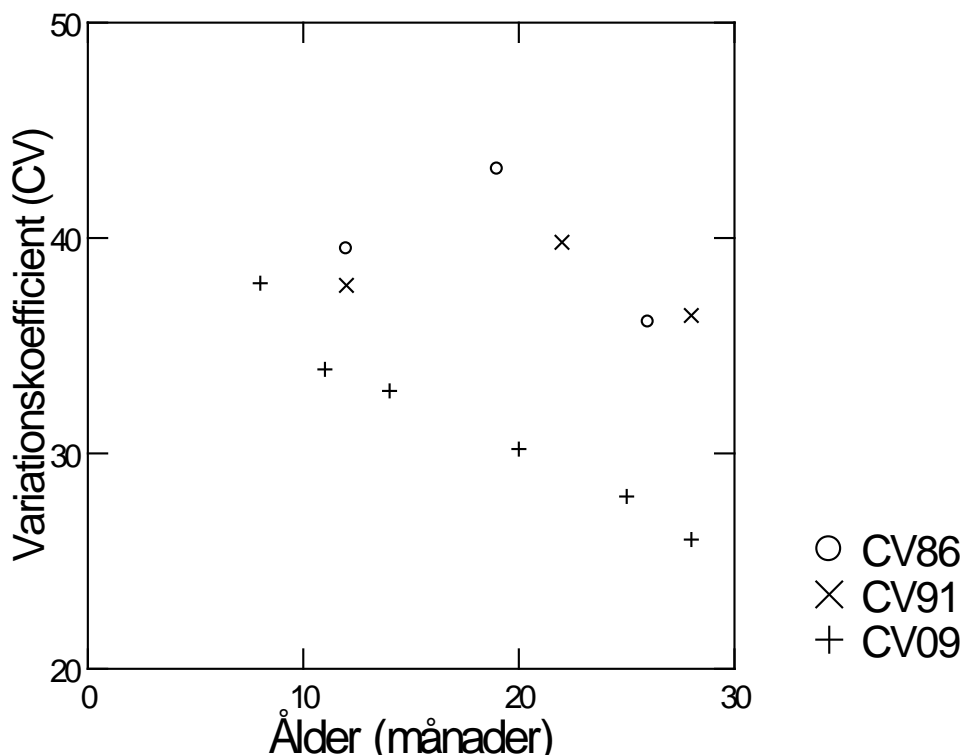
ålder (månader)	8	11	14	20	23	n
8						8171
11	0.89					8175
14	0.87	0.97				7947
20	0.67	0.77	0.84			2170
23	0.66	0.79	0.84	0.97		2150
26	0.59	0.72	0.79	0.96	0.96	2153

Förändring av familjemedelvikter under odlingsperioden

Vid familjeurval är det av intresse att veta vid vilken ålder och storlek som rangordningen av familjernas medelvikt avspeglar den som gäller för tidpunkten för urval. Korrelationerna för vikt mellan olika åldrar ges i Tabell 3 och visar klar att efter att fisken uppnått 20 månaders ålder är korrelationerna mycket höga (>0.95) vilket innebär att mätningar som görs vid denna tidpunkt är fullt tillräckliga och att inte någon ökad precision för urval av familjer erhålls genom senare mätningar. Det är även möjligt att göra familjeurvalet vid lägre ålder, men ju lägre man går i ålder hos fisken desto sämre blir effekten av urvalet. För årsklass 2009 har tidpunkt för urvalet tidigare lagts och baserats på vikt vid 20 månaders ålder, tidigare i avelsprogrammet användes viktvärden vid ca 26 månader.

Viktvariation mellan individer

Som framgår av Figur 8 har spridningen i vikt mellan individer, mätt som variationskoefficienten, CV, ($(\text{standardavvikelse}/\text{medelvikt}) \cdot 100$), förändrats från de två tidigaste generationerna till nuvarande generation. I utgångsläget (vid märkningstillfället) har alla tre årsklasser ungefär lika stora CV men därefter ökar CV för -86 och -91 fram till 1,5 års ålder för att sedan sjunka till ca 36 % vid sista mätningen. I motsats till de två tidigaste generationerna så sjunker CV för -09 snabbt efter märkning och närmar sig 25 %. Vid ca 1,5 års ålder var CV 43,2 % för -86, 39, 8 % för -91 och 30,2 % för -09. Det ger en minskning av CV över tid på ca 10 %-enheter mätt vid 1,5 års ålder. Jämförelser mellan CV vid ungefär lika vikt, men med 8 månaders åldersskillnad, ger en minskning med ca 6 %-enheter från årsklass -91 (medelvikt 673g, CV 36,4) till årsklass -09 (medelvikt 618g, CV 30,2). Denna skillnad kan vara mer relevant än vid lika åldrar då det anger viktvariationen för fisk som närmar sig slaktbar storlek.



Figur 8. Relation mellan variation i vikt och ålder för tre årsklasser av röding

Den allt lägre variationsgraden innebär att avelsprogrammet röding har blivit mer homogen avseende storlek. Trots det finns fortfarande åtskillig variation kvar, men skillnaden mot andra odlade laxfiskar i detta avseende har minskat betydligt.

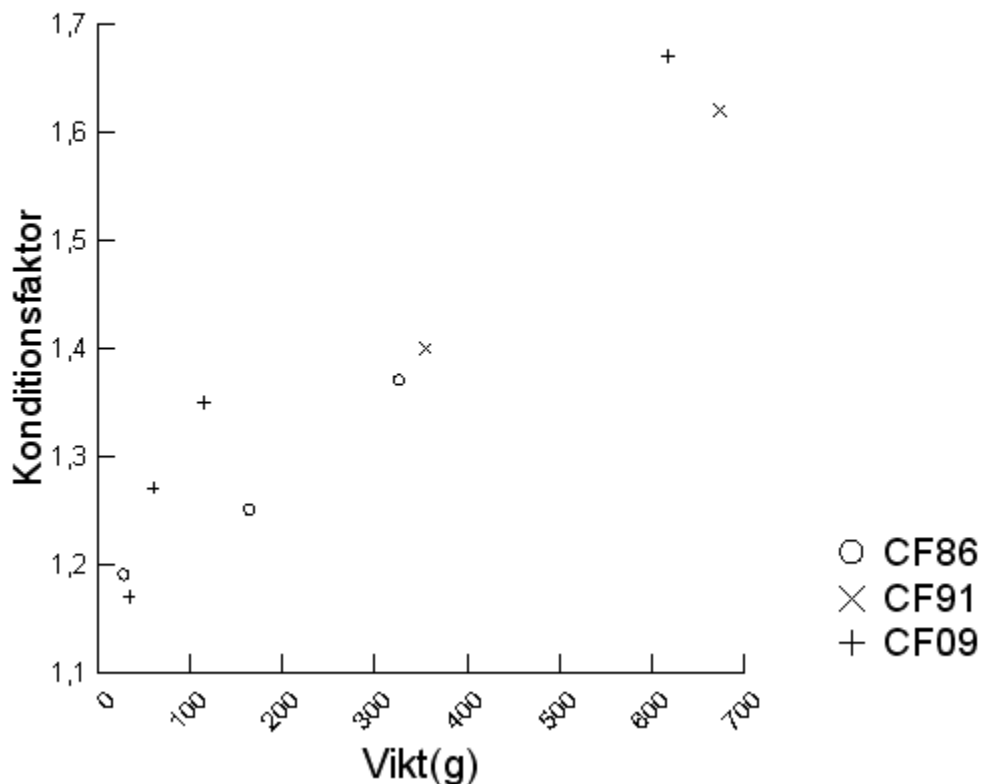
Konditionsfaktor

För alla tre årsklasser visade konditionsfaktorn ($((\text{vikt}/\text{längd}^3)*100)$) en ökning med vikt (se Figur 9) som var approximativt parallell från ca 100 g medelvikt. Beräknad för en enhetsvikt av 500 g blev konditionsfaktorn för de olika årsklasserna följande: -86 1.48, -91 1.51, -09 1.59. Totalt innebär detta en ökning av konditionsfaktorn med 7,4 % från -86 till -09. Detta medför att en 500 g fisk av årsklass -86 var 323,2 mm lång och en av samma vikt från årsklass -09 var 7,6 mm kortare, dvs 315,6 mm.

Av Figur 9 framgår även att konditionsfaktorn för årsklass -09 ökade markant från märkningstillfället fram till ca 100g medelvikt. Motsvarande ökning förekom ej för årsklass -86.

Beräkningar av den genetiska korrelationen mellan vikt och konditionsfaktor för -86 visade att denna var positiv och av måttlig storlek för yngre fisk (<2 år) men hög för äldre. Ökningen av konditionsfaktorn som observerats är därför helt väntad som ett korrelerat respons för urval för ökad tillväxt.

relation konditionsfaktor och vikt



Figur 9. Förhållandet mellan konditionsfaktor och vikt för tre årsklasser av röding.

Tillsvidare bedöms inte ökningen av konditionsfaktorn utgöra något problem. På lång sikt, om ökningen fortsätter, kan fisken komma att bli alltför knubbig för att det ska ses som önskvärt. En förhållandevis enkel åtgärd vore att övergå från att selektera för ökning

av vikt till urval för längdtillväxt. För årsklass 2009 kasseras fisk som avviker mer än 2 standardavvikelser från konditionsfaktorns medelvärde.

Genotyper och odlingsmiljö

Odling av replikerade familjegrupper i olika odlingar är ett sätt att få kunskap om familjer växer lika bra, relativt andra familjer, oberoende av odlingsmiljö. Årsklass 2009 har hållits i replikat vid tre olika odlingar: VBCN i Kälarne, Omegalax i Timrå och Sälla i Arjeplog. Genom att beräkna korrelationen i rank för familjernas tillväxt mellan de olika odlingarna får man ett mått på hur mycket odlingsmiljön påverkar familjernas prestationer. Är miljön betydelselös bör man få en korrelation nära 1.0. Ju mer korrelationen sjunker från 1.0 desto mer genotyp-miljösamspel finns det. I Tabell 4 kan man utläsa att samtliga korrelationer var positiva d.v.s. familjer som växte bra i en odling tenderar även att växa bra i de andra. Korrelationernas storlek var emellertid klart under 1.0. Framförallt var korrelationen mellan Kälarne och Omegalax förhållandevis svag medan övriga korrelationer var starkare.

Tabell 4. Genotyp och odlingsmiljö. Korrelationer för medelvikt (Spearman rank) mellan replikerade familjer i tre olika odlingar. Mätningar från maj 2011 (28 månaders ålder) av 123 familjegrupper. Antal mätta individer var i Arjeplog 5591, i Kälarne 2153 och i Omegalax 2085.

	Arjeplog	Kälarne
Kälarne	0.707	
Omega	0.764	0.593

Detta betyder att utvärderingar av tillväxt som görs på röding i Kälarne inte blir helt rättvisande för tillväxt vid Omegalax. Bättre samstämmighet fås mellan Omegalax och Arjeplog och mellan Kälarne och Arjeplog. Avvikelsen mellan Kälarne och Omegalax har även påvisats tidigare (Nilsson et al 2010) och sid 16-17 i denna rapport. Orsaken till att familjerna skiljer sig åt mellan odlingar är rimligtvis att olika genotyper är olika väl anpassade för de skillnader som föreligger mellan de olika odlingarna. Det finns med andra ord ett samspel mellan miljö och genotyp som blir viktigt att ta hänsyn till. Det går för närvarande inte att peka ut någon specifik faktor som avgörande för familjernas olika prestationer, sannolikt är det heller inte någon enskild komponent utan flera eller miljön som helhet som är betydelsefull. De tre odlingar som har använts här representerar emellertid inte sådan odlingsmiljö som huvuddelen av svenskodlad röding hålls vid. Den stora mängden föds upp i stora kassar i insjöar medan odlingarna här är baserade på uppfödning i betongtråg. Det vore värdefullt för avelsprogrammet att kunna utvärdera familjegruppernas prestationer i kassodling som motsvara den miljö som huvuddelen av den odlade rödingen utsätts för. Att detta inte har gjorts ännu beror på ekonomiska och praktiska svårigheter.

Övriga mätningar

Avelsmaterialets bakgrund/ stamtavla

Avelsmaterialet härstammar från avelsfisk som fångades i Hornavan, BD, 1979. En uppskattning av antalet honor respektive hanar som användes som föräldrar från detta fiske för att bilda denna avelsbesättning har gjorts av Ring & Hanell (1991). De beräknar att den effektiva populationsstorleken för denna generation uppgick till 10-12 individer. Detta kan verka som ett lågt antal men förlusten av genetisk variation under denna generation uppgick inte till mer än c.a 5 procent. Från avkomman av årsklass -80 togs till avelsprogrammet 65 honor och 65 hanar fördelade på två årsklasser (-85 respektive -86). Från dessa bildades årsklassen 1991 med 50 honor och 20 hanar. Till årsklass 1991 infogades även ett mindre antal avkommor från ett senare fiske i Hornavan. Från årsklass -91 bildades årsklass -96 från 50 honor och 20 hanar. Antalet föräldrar till årsklasserna -91 och -96 är lägre än önskvärt beroende på att för årsklass -91 måste reservmaterial som fanns i en kassodling i sjön Rappen (Nb) utnyttjas då avelsfisken i Kälarne var sjukdomsdrabbad. För årsklass 1996 beror antalet på dåligt befruktningsresultat vid romtagningen hösten 1995. Detta problem har kvarstått under de två sista årsklasserna år 2000 och 2004 som bygger på 48 respektive 47 familjer. År 2004 fick dessutom familjerna förstärkas med 20 familjer från Omega lax där parallellbesättningen av årsklass 2000 odlats och selekteras på samma sätt. En summering av antalet honor och hanar finns i tabell 5.

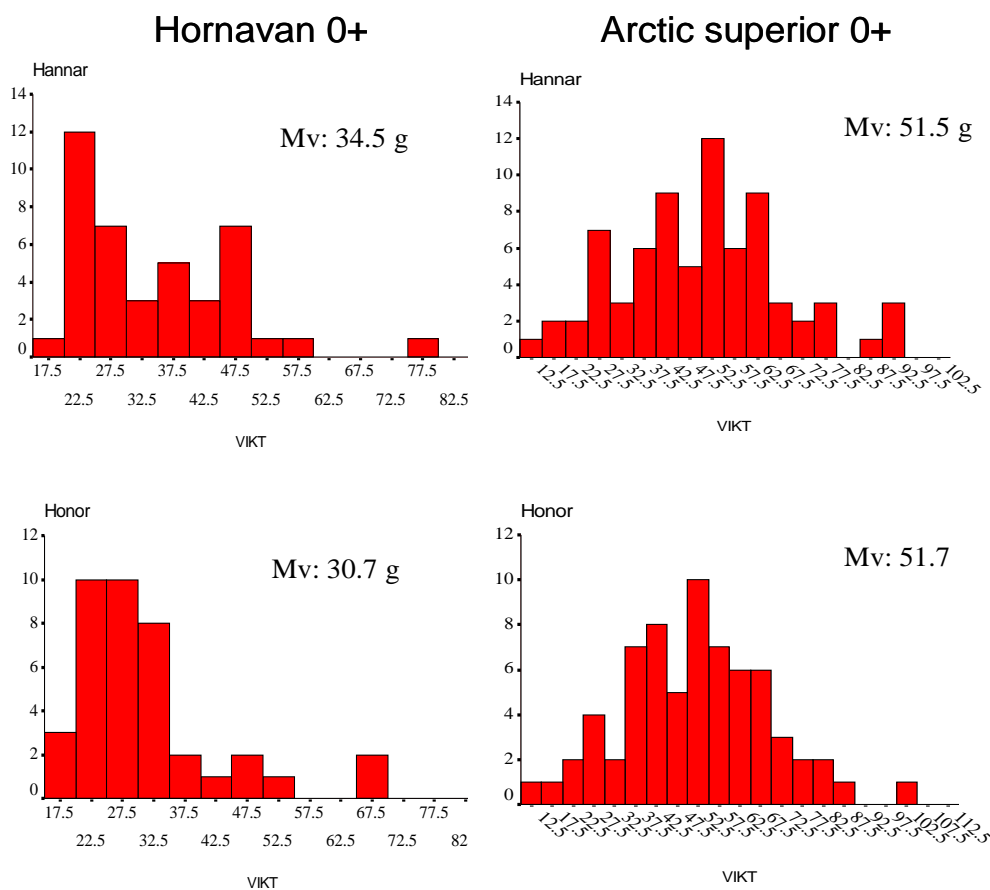
Tabell 5. Antalet honor, hanar, respektive familjer som grundat generation 1-5 av Arctic superior.

Generation	År	Antal honor	Antal hanar	Familjer
1	85/86	65	65	65
2	1991	50	20	50
3	1996	50	20	50
4	2000	43	25	43
5	2004	47	25	47

I avelsprogrammet för röding tar vi alltså hänsyn till släktskap vid urval för att hålla nere inavelsnivån. En viss grad av inavel är dock ofrånkomlig vid urval för avel. Inavelsökningen från avelsprogrammets start t.o.m. årsklass 2005 är beräknad till 0.048 %, vilket är mycket litet.

Tillväxten av honor respektive hanar av Arctic superior och hos oselekerad Hornavanröding

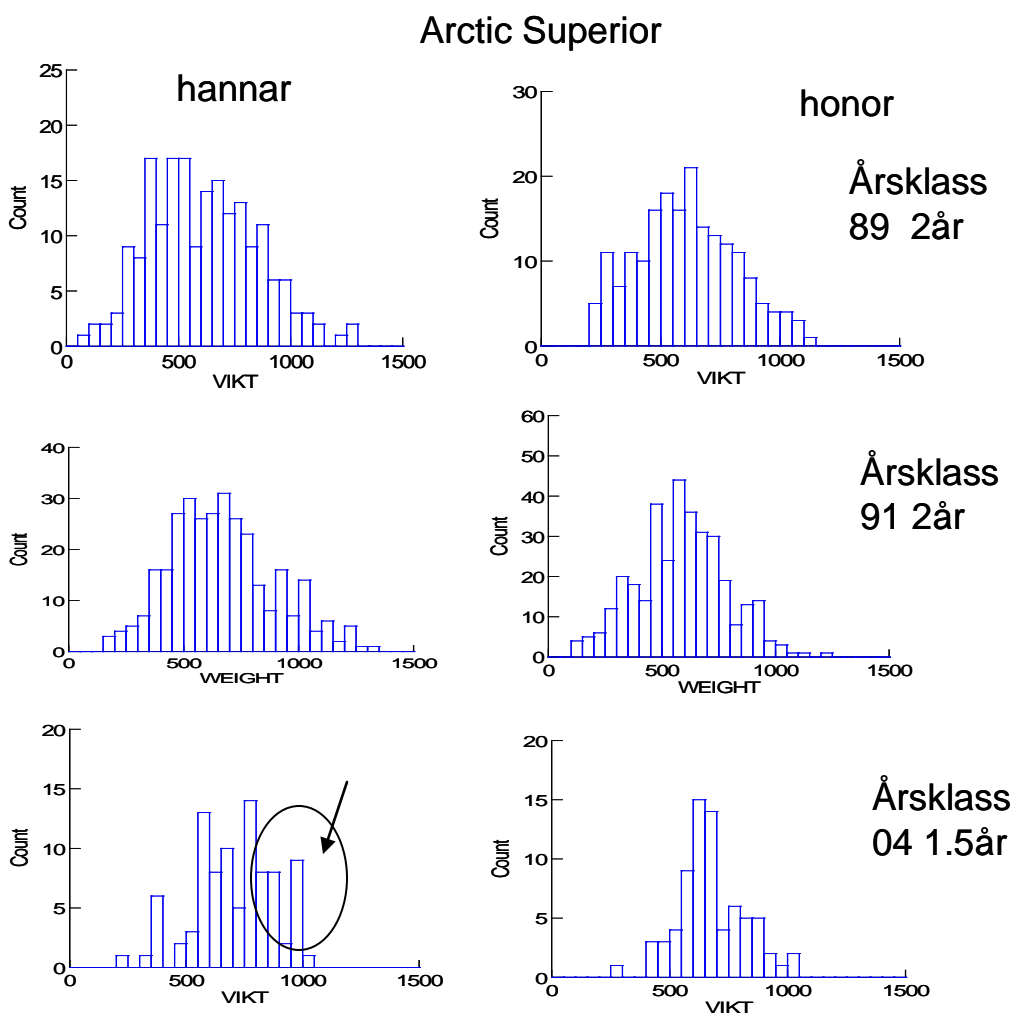
Vid de tidiga urvalsprocesserna då avsikten är att reducera antalet fiskar (se Figur 10) har de minsta individerna regelmässigt gallrats bort. Eftersom honor och hanar ursprungligen växte lika bra, honor t.o.m. något bättre, skulle en sådan utgallring inte resultera i en senare skev könskvot. De senare föräldragenerationernas besättningar har dock präglats av en större andel hanar. Eftersom honor och framför allt honor som ger dugliga ägg är begränsat är detta ett problem både för avelsprogrammet och för de odlare som vill producera rom. Vikt och längd samt kön mättes därför på två åldersklasser av Arctic superior och oselekerad Hornavanröding (0+ och 1+) som vuxit upp under likartade förhållanden. Avsikten var att utreda om selektionsarbetet resulterat i en snabbare tillväxt hos hanar. Om så är fallet kan inte de första utgallringarna i framtiden baseras på storlek utan måste ske slumpvis.



Figur 10. Histogram över viktfordelningen av oselekerad Hornavanröding och Arctic superior av årsklass 2003

Storleksfördelningen av de båda rödingstammarna påvisade ingen skillnad mellan könen. Däremot var skillnaden mellan stammarna tydlig. Medelvikten var nästan dubbelt så hög för Arctic superior som för Hornavanrödingen. Dessutom var storleksfördelningen skev med en överrepresentation av små individer hos Hornavanrödingen. Det mönstret fanns också i den första generationen av Arctic superior (se Figur 10).

Storleksfördelningen av honor respektive hanar av Arctic superior har förskjutits från att vara lika de första generationerna till att förskjutas till större andel stora hanar än honor (Figur 11).



Figur 11. Histogram av viktfordelningen hos honor respektive hanar av Arctic superior från olika årsklasser. Ökningen av andelen stora hanar är markerad längst ner till vänster. Medelvikten Årsklass 04 var 705.2 (± 176.96) hos hannarna och 674.5 (± 142.9) hos honorna.

Vi har ingen förklaring till varför hanarna har blivit större än honorna. Det ställer dock till med problem vid urvalet. Ett visst storleksurval har skett tidigare när avelsbesättningarna har kullats ner, framför allt vid den första mätningen då familjerna har blandats ihop till större grupper efter frysmärkningen och vuxit under identiska förhållanden från första våren till hösten då fiskarna är 0+. Hanarnas ökade tillväxt verkar dock ske efter 0+ stadiet eftersom hanar och honor var lika stora då (se Figur 11) men effekten av storleksurval på en ökad andel hanar sker redan då. Storleksurvalet i samband med avkullningar måste ske med försiktighet framledes eftersom man riskerar att få en alltför stor andel hannar. Det är ofta brist på honor och en hane används för att befrukta ägg från flera honor för att skapa halvsyskongrupper. Därför måste alla åtgärder som riskerar att minska andelen honor minimeras. Urvalet måste istället baseras på faktisk tillväxt och familjeegenskaper. I tabell 6 nedan är effekten av storlekssortering vid avkullningar exemplifierade från 1:a avelsgenerationen till den senaste.

Tabell 6. Effekten av storleksurval vid första vägningen av ihoplagna familjegrupper på andelen honor och hannar. 1989 var den första generationens vägning och 2005 den senaste. Tre nivåer av urval finns exemplifierade år 2005.

Urval (Största %)	MV (Käl)	Hannar (%)	Honor (%)	Anm
10	600g	c.a 40	60	År 1989 (2år)
10	900g	71	29	År 2005 (1,5 år)
25	800g	65	35	D:o
50	700g	64	36	D:o

Specifika forskningsinsatser inom avelsprojektet

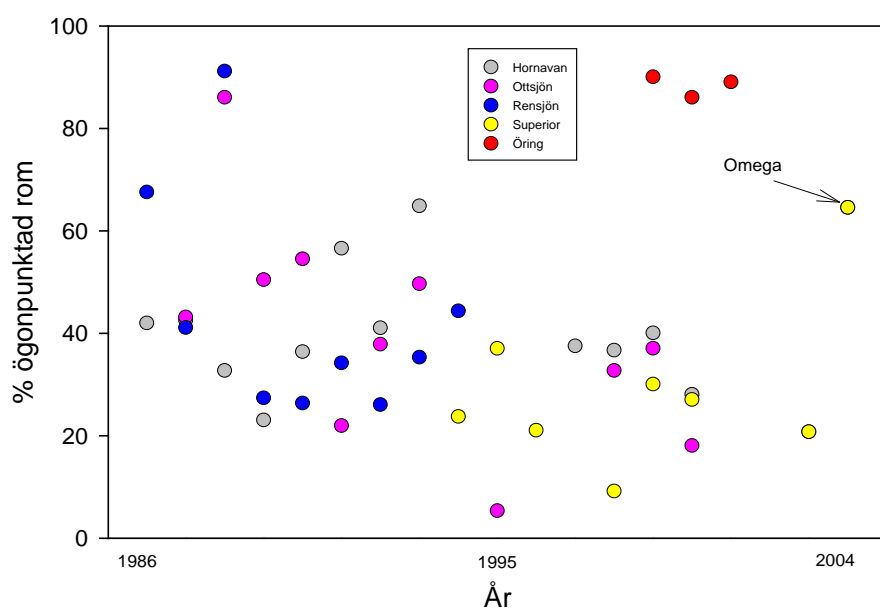
Problem med dålig och opredikterbar romkvaliteten har utvecklats den mest begränsande faktorn för en kraftfull utveckling av volymerna av odlad röding. En klart skriftligt dokumenterad definierad beskrivning av kramningsutfall av Arctic superior i Kälarne finns inte förrän 1994. Innan dess kramades avelsröding dels i Norrbyn i havet söder om Umeå dels i Kläppen vid Arjeplog. I Norrbyn som var starten på avelsprojektet var romkvaliteten mycket god, nästan 80 % överlevde till kläckning. En sammanställning av andelen rödingägg, som överlevt till ögonpunktstadiet i Kälarne under åren 1986 -2006 från avelsfisk av Hornavanröding (ej avlad), Rensjöröding, Ottsjöröding samt Arctic

superior Finns i Figur 8. Samtliga av dessa har hållits i odling under uppväxten fram till kramningen. Detta gäller rom som tillvaratagits och befruktats. Andelen kasserad rom finns ej med i statistiken, men kan vara betydande vissa år. En jämförelse med andelen ögonpunktade ägg under 3 år har inkluderats i figuren. En generell försämring av överlevnaden verkar ha skett hos samtliga rödingstammar. Arctic superior har den lägsta överlevnaden. Avelsfiskarna inom Arctic superior är dock minst ett år yngre vid kramningen än fiskarna i de andra stammarna, eftersom tillväxten har fördubblats. Det är ett välbekant fenomen bland fiskodlare, att yngre, framförallt honor, oftast har sämre kvalitet på sina könsprodukter. Avelsfisken som hålls i Kälarne är individmärkta med PIT-tag och kan alltså följas under flera år. Resultatet från 9 honor som kramats under 4 år, första gången som 2+, visar tydligt att andelen ägg som överlever fram till ögonpunktningen blir allt bättre med honans ålder från i snitt 5.7 % till 65.5 % (tabell 7). Det är fortfarande en påfallande variation av utfallet mellan honorna. Under 4:e kramningen varierade utfallet mellan 17.4 och 94.4 %. Vi har ingen förklaring till detta men att hålla avelshonor i odling under sammanlagt 7-8 år är ingen hållbar lösning på grund av kostnaderna. Andra sätt att förbättra överlevnaden av rödingarnas ägg måste utarbetas.

Tabell 7. Utfall (överlevnad) av rom fram till ögonpunktningen av 9 Rödinghonor (Arctic superior) som kramats 4 år i följd. Varje rad representerar en och samma PIT-tag märkta hona. Datat kommer från Kälarne.

Inlag t	Inlag t	Inlag t	Inlag t	ÖP	ÖP	ÖP	ÖP	Utfall %	Utfall %	Utfall %	Utfall %
2004	2005	2006	2007	200 4	200 5	200 6	200 7	2004	2005	2006	2007
5112	5539	5133	9782	0	209 3	175 0	170 0	0.0	37.8	34.1	17.4
5868	1643 4	1439	6155	0	638	110 0	320 0	0.0	3.9	76.4	52.0
6736	6240	3935	2178	595	244 7	320 0	193 0	8.8	39.2	8.1	88.6
3554	1527 0	6580	1718	0	600	178 3	155 0	0.0	3.9	27.1	90.2
4391	6650	5440	7203	0	0	350 0	553 0	0.0	0.0	64.3	76.8
4023	8728	8944	1056 5	0	198 9	335 0	412 0	0.0	22.8	3.8	39.0
3578	3520	4491	3360	0	530	287 0	220 0	0.0	15.1	63.9	65.5
3892	6300	1666	1918	141 9	414 7	129 0	181 0	36.5	65.8	77.4	94.4
								5.7	23.6	44.4	65.5

Sammanställningen visar framförallt att bara mellan 20 % och 25 % av alla ägg som kramas lever fram till ögonpunktstadiet. Om romöverlevnaden vore lika hög som hos öring i odling (>90%) skulle antalet honor som resulterar i romproduktion öka. Avelsstationerna skulle då inte behöva hålla lika många avelsfiskar för en bestämd romproduktion vilket idag innebär en stor fördyring! Antalet kasserade rom från vissa honor har inte räknats in i denna sammanställning. Det finns ingen känd statistik på detta. I Omega, som försörjs med grundvatten mellan 5-8 °C rapporteras en ungefär fördubblad överlevnad fram till ögonpunktstadiet. Det är en klar förbättring men fortfarande inte i närheten av den överlevnadsnivå som man har hos t.ex. öringrom. I Omega saknas dock en tydlig dipp i temperaturen vid leken som kan ha stor betydelse för att ägglossningen blir mera synkroniserad bland honorna som då inte behöver hanteras lika ofta.



Figur 12. Statistik från Kälarnes kramningsresultat (% ögonpunktad rom) från 1986 till 2003. Tre olika populationer av röding finns representerade samt den avlade Arctic superior. Resultatet av kramningen av parallellbesättningen i Omega år 2003 finns markerad liksom % ögonpunktad öringrom i Kälarne 1999-2001.

Det finns många möjliga orsaker och spekulationer till varför just röding har en dålig romkvalitet. Analysen ger inget stöd för att dålig romkvalitet skulle vara en effekt av aveln, eftersom alla stammar som hålls i odlingen under hela livscykeln förefaller ha drabbats på samma sätt. Höga sommar- och hösttemperaturer är en trolig delförklaring eftersom överlevnaden är högre i Omega, som har tillgång till vatten av konstant låg temperatur jämfört med Kälarne, som inte har grundvatten och får klart riskabla temperaturer (upp mot 20°C) för röding under sommaren. Vi kunde bekräfta effekten av temperaturen 2008/2009 då samma familjer hölls i Kälarne och i en kassodling i

Slussfors (Umeälven) fram till leken då avelsfisken transporterades till Vilhelmina sättfiskodling för kramning. Sommartemperaturen steg till 20 °C i Kälarne men nådde aldrig över 15 °C i Slussfors. I Vilhelmina som försörjs delvis av vatten från en bäck föll temperaturen från 10 °C till 5 °C under en vecka just innan honorna släppte sin rom vilket också resulterade i en väl synkroniserad lekmognad. Utfallet blev ungefär 30 % fram till kläckning i Kälarnefiskarna men 70 % i Slussforsfiskarna. Samliga ägg inkuberades i Kälarne och kramningen utfördes av samma personer vilket utesluter olika kompetens hos personalen.

Temperaturförhållandena kan dock inte utgöra den enda orsaken till problemen. Överlevnaden hos rödingrom fram till ögonpunktstadiet i Omegalax borde i så fall vara i nivå med den för öring i odling. De två arterna är båda salmonider, har ungefär lika stora ägg och är båda höstlekare. Kvalitén på rödingromen kan uppenbarligen variera betydligt mellan honor och år även i odlingar som har ideala temperaturförhållanden, som Slussfors/Vilhelmina. Liknande problem rapporteras även med odlad röding på Island, där man förvisso har bättre romöverlevnad än i de flesta odlingar i Sverige, men även har problem med oförklarliga variationer i överlevnaden.

Fodrets sammansättning, speciellt vad beträffar fettsyresammansättningen, har förts fram som en annan orsak till kvalitetsproblemen. En annan kvalitetsförsämrande orsak kan också vara att synkroniseringen av ägglossningen mellan honor ofta är dålig. Det är inte ovanligt att kramningsproceduren varar upp till en månad. Då måste honorna tas upp kontrolleras minst 2 ggr per vecka vilket kan försämrans honans och rommens status. Det finns också risk att rommen blir övermogen och därmed dålig om inte honan kramas vid rätt tillfälle. Inte heller är rom som kramas från honor som infångats vilda alltid av bra kvalitet.

Orsakerna bakom den dåliga romkvalitén som framgår ovan en komplex historia och är med stor sannolikhet resultatet av en kombination av flera faktorer. Det skulle krävas stora resurser och framför allt en stor tillgång på avelsfisk för att snabbt hitta orsakssammanhangen och skapa åtgärder som leder till en hög och förutsägbar romtillgång.

En rad orsaker bakom den allt sämre överlevnaden av röding ägg har föreslagit:

- Klimatförändringar
- Dåligt synkroniserad lek
- Fiskfodret

Inom avelsprojektet har vi gjort en del preliminära försök på avelsfisk och rom som inriktats på följande frågeställningar: a) att testa om injektioner av ”releasing hormones” på honor ger en mer synkroniserad ägglossning och bättre romkvalitet, b) att analysera en rad faktorer bakom dålig äggkvalitet

a) Test av “releasing hormones”

År 2000 injicerades 10 avelshonor med ”releasing hormones”(dvs FSsH) för att kontrollera om a) synkroniseringen av ägglossningen ökar och b) om äggkvalitén förbättras. Resultaten blev en ökad synkronisering (alla 10 honor kunde kramas inom en vecka) men äggkvalitén förbättrades inte. Tyvärr hade vi inte tillgång till fler honor varför resultaten bara kan ses som preliminära. Avsaknaden av förbättrad äggkvalité

gjorde dock att vi inte ansåg att denna metod skulle leda till någon avsevärd förbättring av äggkvaliteten, men möjligtvis kan den förenkla kramningsarbetet.

Under senare år har studier visat att även stress har en stor betydelse för äggkvaliteten och förmodligen även spermiekvaliteten. Fiskarna hanteras ofta under kramningssäsongen, först då hanar och honor sorteras och separeras och efter det minst 2 ggr per vecka under oktober och november för att avgöra om honorna är redo att kramas (ägglossning). Ofta är ägglossningen dessutom dåligt synkroniserad och utdragen i tid mellan honorna i samma basäng. Denna hantering är en mycket stressande behandling

b) Äggkvalitet

Klimatförändringar?

Det finns många möjliga orsaker och spekulationer till varför just röding har en dålig romkvalitet. Analysen ger alltså inget stöd för att dålig romkvalitet skulle vara en effekt av aveln, eftersom alla stammar som hålls i odlingen under hela livscykeln förefaller drabbas på samma sätt. Höga sommar- och hösttemperaturer är en trolig delförklaring eftersom överlevnaden är högre i Omegalax som har tillgång till vatten av konstant låg temperatur jämfört med Kälarne, som inte har grundvatten och får klart riskabla temperaturer (upp mot 20°C) för röding under sommaren. Temperaturen under sensommar och höst har varit höga under senare år. En test att senarelägga ägglossning genom ljusbehandling av avelsfiskarna genomfördes därför i Kälarne under 2005. Avsikten var då att en senare ägglossning sker då vattnet har blivit kallare och den förmodade mest känsliga perioden, just innan ägglossningen skulle skjutas fram till kallare vatten. Resultatet av denna test blev visserligen en senare ägglossning då vattnet hade blivit kallare men överlevnaden av äggen förbättrades inte. Förmodligen hade äggen redan påverkats negativt i honornas kroppar under sommaren.

Det finns ingen för oss känd forskning om vissa perioder under äggets mognad i honas kropp är speciellt känsliga för höga temperaturer. Det finns däremot resultat på sådan forskning på lax i Tasmanien som visar att temperaturen som honorna hålls i har på en påtaglig skadlig effekt på romöverlevnaden. Ju längre tid de har hållits i varmare vatten (22 °C) ju sämre överlevnad. En ytterligare test visade på effekten av några få veckors förhöjd temperatur under olika stadier av rommognaden. Resultaten av det försöket visar att äggmognaden är speciellt påverkad av förhöjd temperatur under perioden som motsvarar slutet av juli och början av augusti i Sverige inte månaden just innan kramningen.

Temperaturförhållandena kan dock inte utgöra den enda orsaken till problemen. Överlevnaden hos rödingrom fram till ögonpunktstadiet i Omegalax borde i så fall vara i nivå med den för öring i odling. De två arterna är båda salmonider, har ungefär lika stora ägg och är båda höstlekare. Temperaturbetingelserna borde vara inom gränsen för vad den mer köldanpassade rödingen har. Det finns en möjlighet att avsaknaden av riktiga säsongsvariationer i vattentemperatur saknas i Omega som försörjs med ett grundvatten som inte varierar mer än 2 °C under året. Kvaliteten på rödingrommen kan uppenbarligen variera betydligt mellan honor och år även i odlingar som har ideala temperaturförhållanden under sommaren som i Omega men som saknar distinkta temperatur-sänkningar som i Vilhelmina sättfiskodling. Liknande problem rapporteras även med

odlad röding på Island, där man förvisso har bättre romöverlevnad än i de flesta odlingar i Sverige, men även har problem med oförklarliga variationer i överlevnaden.

Fiskfodret?

Fodrets sammansättning, speciellt vad beträffar fettsyresammansättningen, har förts fram som en annan orsak till kvalitetsproblemen. En av teorierna bakom den dåliga äggkvaliteten är kombinationen hög vattentemperatur och ”fel kvot mellan” omega-3 och omega-6 fettsyror. Funktionen och balansen av dessa två grupper av fettsyror är ett av de just nu hetaste ämnen när det gäller livsmedel och hälsa. Basen till dessa fettsyror är essentiella för både fiskar och människor och kommer ursprungligen från plankton. Det finns lättillgänglig information om omega-3 och omega -6 på nätet för den som vill veta mer t.ex. <http://www.medicallink.se/news/showNews.cfm?newsID=767> och <http://netdoktor.passagen.se/default.ns?lngItemID=3732>. Bakgrunden till teorin om ”fel fettsyrasammansättning i fiskfodret är att kvoten mellan dessa fettsyror skiljer sig beroende på om det är ett limniskt (lägre omega-3/omega-6 kvot) eller marint system (högre omega-3/omega-6 kvot). Eftersom röding är en limnisk art som i odling utfodras med fiskmat som baseras på marina fettsyror (sill) kan det enligt teorin ställa till problem då rödingen är anpassad till ”sötvattenskvoten”. Inom ramen för avelsprojektet gjordes därför analyser på fettsyresammansättningen i odlade ägg från Omegalax och Kälarne samt ägg från vildkramade rödingar från Hornavan och Vättern. Resultaten är tydliga, ägg från odlade fiskar har betydligt högre kvot av omega-6(EPA)/omega-6(AA) än ägg från vildfisk. Eftersom omega-6 dit arakidonsyra hör anses vara viktiga som struktur i cellmembran kan fodrets innehåll och sammansättning av fettsyror ha betydelse för bl.a. tolerans mot höga vattentemperaturer (Tabell 8). I många andra fiskarter har det också visats att arakidonsyra ökar bl.a. stresstolerans.

Specifikt är att den största skillnaden i fettsyrasammansättning mellan de två ursprungen att andelen arakidonsyra är 15 gånger högre i ägg från vilda honor jämfört med odlade honor. Skillnaderna i kvoten tyder på att förmågan att förlänga fettsyror och att skapa omättade fettsyror från mättade är låg hos just denna laxfiskart, vilket väntas försämra skyddet i cellmembranet. Vidare tydliggjordes att avelsfodret hade en mycket låg kvot av AA/EPA.

Romkvalitet hos odlad röding (och även vild) är inte bara ett Svenskt problem. SLU har tillsammans med forskare och fiskodlare från andra nationer som håller Röding i odling, antingen för fiskevård eller för konsumtion formulerat projektplaner för att försöka lösa denna komplicerade fråga. Vi har själva inte tillräckligt med varken avelsfisk, finansiering eller lokaler för att lösa frågan utifrån alla aspekter.

Inom avelsprojekten har vi jämfört romkvalitet hos honor som utfodrats med ett specialtillverkat foder med högre andel arakidonsyra än ”normalt” avelsfoder baserat på sill vilket bidrar till en förmodad ”rätt”, d.v.s. naturlig fettsyrasammansättning. Inom studien har vi också jämfört överlevnad och fettsyrasammansättning hos ett antal familjer inom Arctic superior. Alla försök gjordes i Kälarne och fettsyreanalyserna vid institutionen för livsmedelsvetenskap, SLU i Uppsala.

En test av avelsfoder med högre andel av arakidonsyra gjordes under 2006 för att se om detta kan leda till en bättre fettsyrsammansättning i odlade ägg och därmed bättre överlevnad. 18 ton foder som berikades med 2.3 % arakidonsyra specialtillverkades av DANAFEED (Tabell 3). Ungefär 30 av vardera honor och hanar utfodrades med specialfoder från Januari fram till kramningen följande höst med uppehåll under den varmaste perioden under Juli och Augusti. Lika många referensfiskar hölls under samma betingelser och utfodrades med standardfoder för avelsfiskar (Tabell 9).

Tabell 8. Fettsyrsammansättningen som % av totalt identifierade fettsyror i fosfolipid fraktionen av vilda och odlade rödinghonor samt totala fettsammansättningen i avelsfodret.

Fettsyra-sammansättning	Rom från vilda honor	Rom från odlade honor Kälarna	Rom från odlade honor Omegalax	Kommersiellt avelsfoder
14:0	2.6	1.2	1.4	7.5
16:0	20.8	18.0	17.2	17.8
18:0	8.1	6.4	3.4	3.1
18:1 n-9	9.9	11.3	9.2	9.9
18:1 n-7	7.4	4.6	3.8	2.6
18:2 n-6	1.6	1.4	2.1	4.5
18:3 n-3	0.9	0.3	0.3	1.2
20:1	2.0	6.6	6.6	5.6
20:4 n-6	8.0	1.3	1.7	0.5
20:5 n-3	9.6	7.2	8.1	10.4
22:5 n-3	3.5	2.1	1.8	1.1
22:6 n-3	19.1	31.4	35.2	11.3
AA/EPA	0.83	0.18	0.21	0.05
PUFA n-3	33.1	41.0	45.4	24.0
PUFA n-6	9.6	2.7	3.8	5.0
PUFAn-3/ PUFAn-6	3.45	15.2	11.9	4.8
LCPUFA n-3	32.2	15.2	11.9	22.8
LCPUFA n-6	8.0	1.3	1.7	0.5
LCPUFA n-3/ LCPUFA n-6	4.0	31.3	26.5	45.6

AA: arakidon syra, EPA: eicosapentaen syra, PUFA: fleromättade fettsyror, LCPUFA: lång kedjade fleromättade fettsyror.

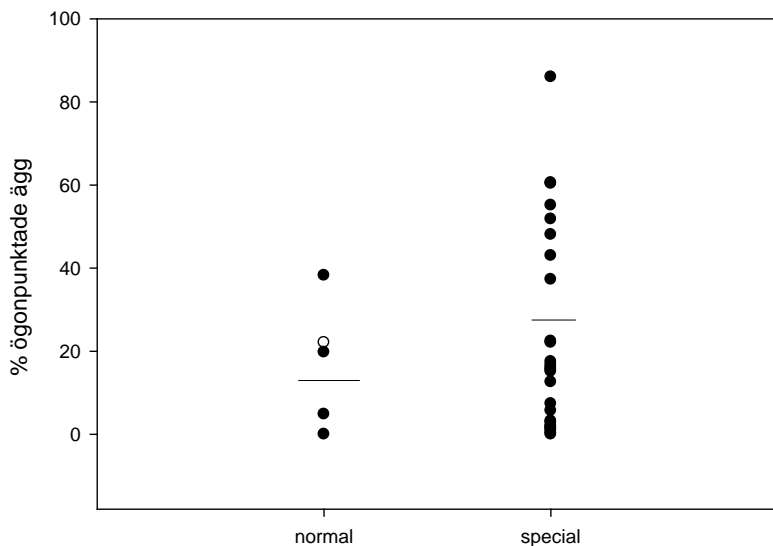
Sommaren 2006 var mycket varm vilket sannolikt påverkade resultaten. Av referenshonorna gav bara 5 honor rom medan nästa alla honor som utfodrads med specialfodret gav rom (Figur 15). Huruvida detta var en effekt av fodret kan vi inte uttala oss om eftersom vi kontrollerna blev få. Vi jämförde därför med föregående års romöverlevnad från honor som inte var förstagångslekare något av åren. Sommaren 2005 var dessutom lika varm som 2006. Romöverlevnaden blev något förbättrad hos de honor som utfodrads med specialfodret jämfört med föregående år, räknar man bort kasserade

honor var överlevnaden fram till kläckningen 60 % jämfört med 30 % som varit normalt de senaste åren. I Omega gjordes också ett utfodringsförsök med samma specialfoder tillverkat av BIOMAR, dock utan kontrollgrupp. Även där fick jämförelsen göras med föregående års resultat. Lennart Nordlund hävdar att fodret resulterade i en 20 %-ig förbättring av andelen kläckta yngel.

Tabell 9. Fettsyrasammansättningen hos rom av olika ursprung jämfört Med ett avelsfoder och specialfodret.

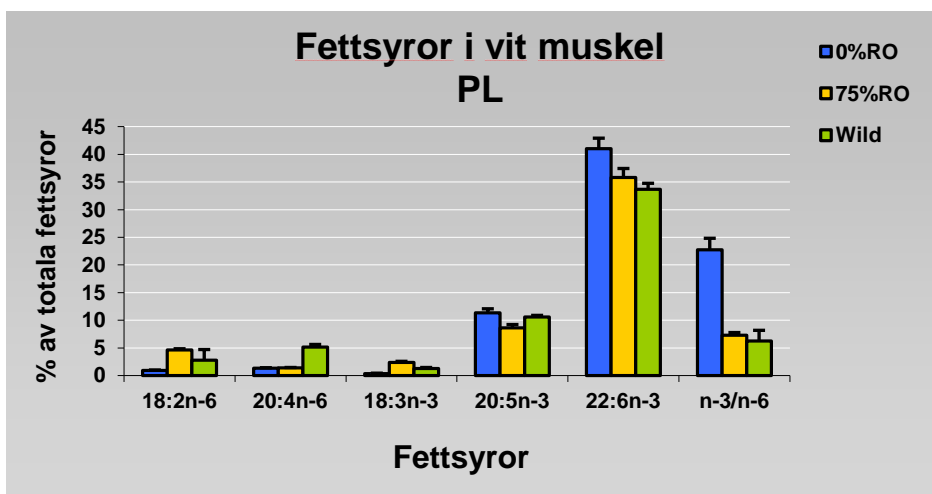
Fettsyra	Rödingrom				Foder	
	Vild Älvdalen	Vild Vättern	Odlad Kälarne	Odlad Omega	Avelsfoder	Specialfoder
14:0	2,6	1,4	1,2	1,4	7,5	6,4
16:0	20,8	19,6	18,0	17,2	17,8	17,6
18:0	8,1	7,6	6,4	3,4	3,1	4,0
18:1 n-9	9,9	11,7	11,3	9,2	9,9	10,3
18:2 n-7	7,4	7,5	4,6	3,8	2,6	2,6
18:2 n-6	1,6	1,0	1,4	2,1	4,5	6,7
18:3 n-3	0,9	0,5	0,3	0,3	1,2	1,3
20:1	2,0	2,7	6,6	6,6	5,6	5,3
20:4 n-6	8,0	7,3	1,3	1,7	0,5	2,3
20:5 n-3	9,6	6,8	7,2	8,1	10,4	12,2
22:5 n-3	3,5	2,9	2,1	1,8	1,1	1,3
22:6 n-3	19,1	23,5	31,4	35,2	11,3	10,5
AA/EPA	0,83	1,07	0,18	0,21	0,05	0,19

Detta styrker vår teori att denna fettsyra är en viktig faktor när man ser till reproduktionskvalitet. Arakidonsyra är bas för en hel kaskad biologiskt aktiva substanser som är viktiga för bl.a. fiskens immunrespons, reproduktion, hjärt-kärlbiologi, Na-K pumpen över cellmembran och därmed gälarnas funktion. Därför är den biologiska betydelsen av denna fettsyra mycket stor. Vi har också sett i en studie på Gullspångslax och dess äggöverlevnad att den vilt levande fisken har en betydligt högre andel arakidonsyra än äggen av odlad Gullspångslax, överlevanden följde AA halten även där. I exemplet med lax fanns dock inte problemet med temperatur, vilket styrker fettsyrateorin. Resultaten finns redovisade i en publikation från 1999: Pickova, J., Kiessling, A., Pettersson, A. Dutta, P. 1999. Fatty acid and carotenoid composition of eggs from two nonanadromous Atlantic salmon stocks of cultured and wild origin. Fish Physiol. Biochem. 21: 147-156. Dessutom finns andra studier (främst från Skottland) som visar på en effekt av arakidonsyra i laxfiskar. För att komma vidare med problemet, föreslår vi att foder till röding bör kompletteras med AA från producenten. Vi vill inte ha höga halter av endast omega 3 fettsyror, som finns i marina oljor, som idag mest levereras till avelsfoder. Det som ligger närmast idag, med den kunskap som projektet har genererat är att ett foder bör utvecklas speciellt till avelsfisk av röding i samarbete mellan SLU och ett foderföretag.



Figur 13. Resultaten fram till ögonpunkningen hos honor som har utfodrats med standardfoder respektive specialfoder. Medelvärden är markerade med horisontella sträck.

Arakidonsyrans betydelse hos röding har ytterligare bekräftats genom att jämföra mängden i köttet hos vild och odlad röding (Figur 14). Halten arakidonsyra var 3 ggr så hög hos den vilda jämfört med den odlade rödingen och kvoten omega-3/omega-6 betydligt högre hos den odlade rödingen. Notera även att röding som utfodras med ett foder där 75% av fiskolja ersatts med rapsolja har en kvot av fettsyror som motsvarar den vilda rödingens.



Figur 14. Fettsyror hos odlade rödingar som utfodrats med ett foder där fett består av 100 % fiskolja (0% RO) och 75 % rapsolja (75 % RO) jämfört med vild röding.

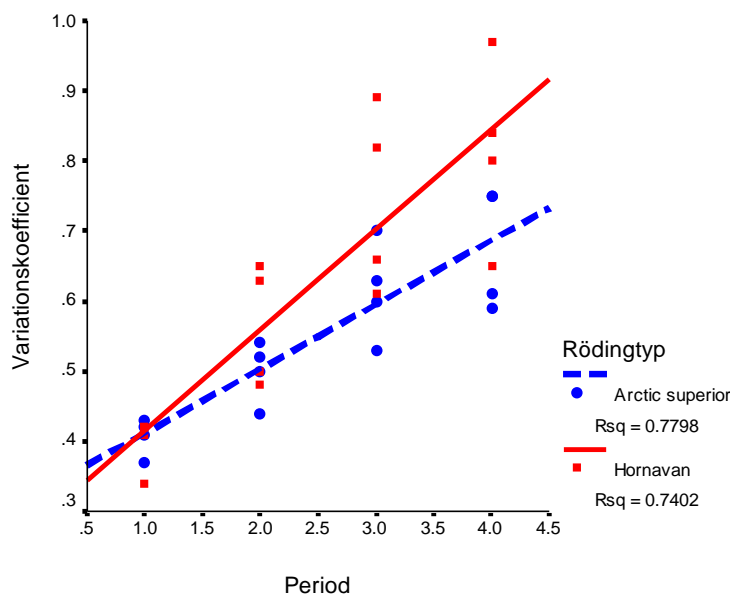
Genetiska markörer

Analyser av Arctic Superior har gjorts av årsklass 96 och årsklass 2000 från Kälarne samt av avkomma av årsklass 96 från Omega. Analysarbetet har koncentrerats på variation i IGF2 genen, som tidigare har visat indikationer på att vara relaterat till tillväxt. Sekvensering av den variabla delen av genen har genomförts. Metoder har utvecklats för att mha automatiserad fragmentanalys identifiera genotyper av IGF2. Fragmentanalysen har sedan tillämpats på avelsprogrammet röding och resultaten har analyserats tillsammans med individuella tillväxtdata. Resultaten visar på en ca 20 % förklaringsgrad av IGF2 variation för tillväxt. Vidare visar variationen i IGF2 en mycket klar könsbundenhet, ett resultat som erhållits i båda generationer från Kälarne samt Omega materialet. Könsbundenheten för IGF2 har också verifierats av kanadensiska forskare. Det har även visat sig att variationen i IGF2 hos Arctic Superior har förändrats markant i jämförelse med oselecterad Hornavanröding och särskilt för de y-bundna allelerna. Arctic superior är nu nära att vara fixerad för y-kromosomen. En intressant iakttagelse är att skandinavisk röding, inklusive Arctic Superior, har den könsbestämmande genen (och IGF2) på samma kromosom (AS4) som nordamerikansk röding medan isländsk röding har den könsbestämmande genen på en annan kromosom (Kuttner et al 2011). Denna sällsynta typ av inomartsvariation bör vara viktig att ta hänsyn till vid tillståndsfrågor beträffande förflyttning av odlingsstammar av röding mellan olika geografiska områden.

Beteendestudier

Våren 2001 gjordes en beteendestudie på jämförelse av avkomman från avlad (Arctic superior) och vildfångade (Hornavanröding) föräldrar. Under 5 månader mättes tillväxt, storleksvariation och aggression inom grupper av 12 individer som hölls i akvarier. Det var en markant skillnad i variationen av tillväxt mellan A. superior och Hornavanröding efter 5 veckors försök med en betydligt mindre variationskoefficient hos den avlade formen (Figur 15).

Tillväxten mätt som medelvikt skilde sig däremot inte mellan Hornavanröding och A. superior när dessa hölls i akvarier. Detta är inte förvånande eftersom A. superior är avlade för högre tillväxt under odlingsförhållanden med höga tätheter där fiskarna simmar i stim medan rödingar som hålls i akvarier bildar territorier. Skillnaden i beteende var liten vad beträffar den generella aggressionsnivån. Däremot var andelen individer som uppvisade ett tydligt passivt undergivet beteende högre i grupperna av Hornavanröding än i grupperna av avlad röding.



Figur 15. Variationskoefficienten av tillväxthastighet (gw) efter 5 månaders tillväxt av Arctic superior respektive Hornavanröding.

Avelsarbetets finansiering kan sammanfattas som följer:

Som redan antytts har finansieringen varit brokig och oftast inte synkroniserad med avelsgenerationerna. Vanligtvis har finansieringsperioderna varit kortare än Arctic superiors generationstid, vilket omöjliggjort långsiktig planering. Finansieringen har sett ut som följer:

1982-85 testodling av stammar, tillväxt, livshistoria, i Storuman (LST AC Län 1982-84, Unikum, UmU (1985)

1986-89 Avelsgenetisk forskning (SJFR), avel- och odlingsförsök (4-länsmedel 1986-87, Uminova Vattenbruksutveckling AB (Norrlandsfonden). Avel mm FiV (Kälarne)

1990-1996 Avelsgenetisk forskning t.o.m. 1993 (SJFR). Avelsprogrammet, bas+ viss utveckling 1992-96 (Stiftelsen Vattenbruksutveckling. Fosam, Unikum, UmU)

1997-1999 RödingGenetisk forskning (EU-FAIR), Avelsprogrammet (EGU mål 6, Pilotprojekt Lst AC+Z). Beslut om finansiering erhöles 1998-07-06!

2000-maj 2001 Avelsprogrammet upprätthålls på miniminivå. Ingen FoU. EU mål 6. Beslut 991229,

Juli 2001-juli 2003. ”Uppgradering av avelsprogram för röding”. EU mål 1. Beslut 20021218! Avelsprogrammet på låg nivå, Ingen FoU.

Juli 2003- Juli 2005. Uppgradering av avelsprogram för röding. EU mål 1 Norra Norrland inland, motfinansiering av 5 länstyrelser (BD, AC, Z, W, Y). Avelsprogrammet på låg nivå men vissa medel för forskning.

Juli 2005-Juni 2007 EU mål 1.Södra Skogslänsregionen/Inlandet med Nationell motfinansiering huvudsakligen från Fiskeriverkets avdelning för forskning och

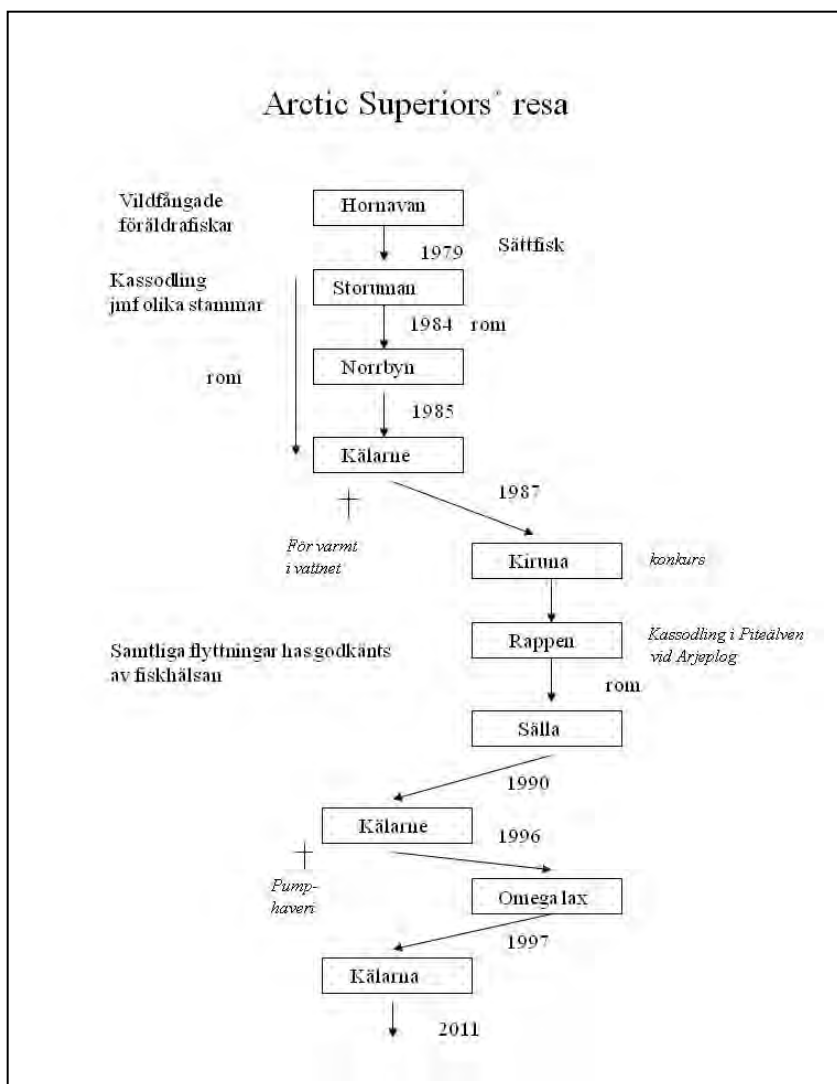
utveckling samt till en del av stödmottagaren SLU. Stödet innebär huvudsakligen medel för fiskhållning och selektion.

2008-2009—”Charr speedup” Sparbaken 1 miljon SEK

2009- 3 milj/ år ett uppdrag från Landsbygdsdepartementet via SLU.

Avelsarbetets logistik kan sammanfattas enligt följande:

Avelsmaterialet har under hela uppväxten normalt hållits vid Fiskeriverkets försöksstation i Kälarne. Det har ansetts som angeläget ur smittskyddssynpunkt att material inte tillförs utifrån. För att ge en viss säkerhet mot eventuella olyckor och sjukdomar som kan drabba avelsbesättningen i Kälarne har en eller flera reservbesättningar placerats vid andra anläggningar. Avelsbesättningen bedömdes ha ett avsevärt ackumulerat värde (avelsframsteg, stamtavla) som är mycket viktigt att skydda. Detta har visat sig vara en klok försiktighetsåtgärd då ett flertal katastrofincidenter har slagit ut avelsbesättningarna , men en ny generation ändå kunnat åstadkommas med hjälp av reservbesättningen (se Figur 16).



Figur 16. Avelsprogrammets lokalisering från start till nuvarande lokalisering

Kvarstående problem

Under de senaste generationerna är det framför allt den låga andelen ägg (20-40%) som utvecklas efter befruktning är ett påtagligt hinder i avelsprogrammet då många honors rom går helt till spillo och värdefullt avelsmaterial försvinner. Det leder också till att fler honor måste sparas vilket fördyrar arbetet. Själv sagt innebär detta också stora planerings- och kapacitetsproblem för sättfiskodling av röding.

Det dåliga befruktningsresultatet är inte något som kan förbättras genom avel. Det torde snarare handla om att finna de mekanismer som styr slutskedet av könsognadsprocessen och/eller vilka förhållanden (foder, temp. etc.) som påverkar kvalitén i rombildningsprocessen för att därigenom kunna vidta odlingstekniska åtgärder som stegvis förbättrar läget. I Kälarne har nu en ny vattenledning installerats med ett inlopp som är placerat längre ut i sjön och som ska ge ett svalare vatten. Under sommaren 2011 har inte vattentemperaturen överstigit 15 °C men vi vet ännu inte hur detta har påverkat utfallet på romproduktionen.

Licensavtal

Rödingodlarna i landet har geom åren alltmer upptäckt fördelarna med att nyttja odlingsmaterialet "Arctic superior". I dagsläget har alla större rödingodlare i landet tecknat licensavtal med oss om rätten att nyttja och uppföröka avelsframstegen i sin produktion. Avtalen innebär idag mycket små finansiella transfereringar, men skall ses som ett tydligt bevis och stöd från de närmast berörda näringsidkarna för behovet av ett avelsprogram för odlad röding.

Tack

Vi vill tacka alla aktörer som möjliggjort att avelsprogrammet trots allt har kunnat fortgå utan avbrott och hoppas att vi har kunnat namnge de flesta. Vi vill gärna särskilt nämna de odlare som tagit (och tar) hand om reservbesättningarna (Sälla fiskodling, Omegalax och Rappens fiskodling). Mest vill vi dock tacka personalen på Kälarnes fiskförsöksstation för ett fantastiskt arbete trots svårigheten med äggöverlevnad och den egna osäkerheten när det gäller stationens framtid. Det har inte heller alltid varit lätt, varken för oss eller handläggarna vid FIV och alla inblandade länsstyrelser att lotsa varandra genom den ibland tämligen snåriga administrativa delen för EU:s strukturstöd. Allt har dock till slut gått att lösa och Sveriges enda fungerande nationella avelsprogram för fiskodling pågår alltjämt! Ingela Lindberg på vår institution är värd många hurrarop! Vi har nu fått en långsiktig och bättre finansiering för att säkerställa ett allt bättre material som främjar utvecklingsmöjligheterna för landets rödingodlare!

Referenser

- Gjedrem, T. 1983. Genetic variation in quantitative traits and selective breeding in fish and shellfish. *Aquaculture* 33: 51-72.
- Gjedrem, T. 1995. Genetics and breeding in aquaculture (In Norwegian). ISBN 82-529-1526-49, Landbruksforlaget, Norway.

- Kinghorn, B. P. 1983. A review of quantitative genetics in fish breeding. *Aquaculture* 31:283-304.
- Kuttner, E., Nilsson, J., Skulason, S., Gunnarson S., Ferguson M. M., and Danzmann R. G. 2011. Sex chromosome polymorphism in Arctic charr and their evolutionary origins. *Genome* 54: 852-861.
- Nilsson, J. 1992. Genetic parameters of growth and sexual maturity in Arctic char (*Salvelinus alpinus*). *Aquaculture* 106: 9-19.
- Nilsson, J. 1992. Genetics of growth in Juvenile Arctic charr. *Trans. Am. Fish. Soc.* 123: 430-434.
- Nilsson, J. 1994. Genetic variation in resistance of Arctic char to fungal infection. *J. Aq. Anim. Health* 4: 126-128.
- Reid, D.P., Szanto, A. Glebe, B., Danzman, R.G. and Ferguson, M.M. 2004. QLT for body weight and condition factor in Atlantic salmon (*Salmo salar*): comparative analysis with rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and Arctic char (*Salvelinus alpinus*). *Heredity*: 1-7.
- Somorjaj, I.M.L, Danzman, R.G. and Ferguson, M.M. 2003. Distribution of temperature tolerance quantitative traits loci in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) and inferred homologies in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Genetics* 165: 1443-1456.
- Tao, W.J. and Boulding, E.G. 2003. Associations between single nucleotide polymorphisms in candidate genes and growth rate in Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.). *Heredity* 91:60-69.

A. Vetenskapliga publikationer direkt från avelsprogrammet

- Pickova, J., Brännäs, E. & Andersson, T.** Importance of fatty acids in broodstock diets with emphasis on Arctic char (*Salvelinus alpinus*) eggs. Accepted in *Aquaculture International*.
- Pickova, J., & Brännäs, E. 2006.** Egg quality in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Archives of Animal Breeding* 49: 86-90. Special issue. COST Action 925, The importance of prenatal events for postnatal muscle growth in relations to the quality of muscle based foods. 2nd Work group meeting 29-30 September 2005, Volos, Greece.
- Brännäs, E., Chaix, T., Nilsson, J. & Eriksson, L-O. 2005.** Has a 4-generation selection program affected the behaviour of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*)? *Journal of Applied Animal Behaviour Sciences* 94: 165-178.
- Nilsson, J. & Schmitz, M. 1995.** Random amplified polymorphic DNA in Arctic charr. *Nordic J. of Freshw. Res.* 71:372-377
- Nilsson, J. 1994.** Genetics of growth in Arctic char. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 123: 430- 434.
- Elvingson, P & Nilsson, I. 1994.** Phenotypic and genetic parameters of body and compositional traits in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L). *Aquacult. and Fish. Management.* 25, 677-685.
- Nilsson, J. 1993.** Arctic char strain crosses: effects on growth and sexual maturity. *J. Fish Biol.* 43: 163-171:
- Eriksson, L-O., Alanära, A., Brännäs, E. Nilsson, J. and Kiessling, A. 1992.** Arctic charr farming in Sweden. *Bull.Can.Aqua. Acs.*
- Nilsson, I. 1990.** Heritability estimates of growth related traits in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Aquaculture* 84 211-217
- Nilsson, I. 1992.** Genetic parameters of growth and sexual maturity in Arctic char. *Aquaculture,* 106 9-19.
- Nilsson, J. 1992.** Genetic variation in resistance of Arctic char to fungal infection. *J. Aquat. Anim. Health.* 4: 126-128.
- Nilsson, J. 1989.** Selective breeding of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) EAS Special Publication No. 10

- Nilsson, J.** 1994. Genetics of growth of juvenile Arctic charr. Transaction of the American Fisheries Society 123:430-434.
- Nilsson, J., Brännäs, E., & Eriksson, L-O.** 2010. The Swedish Arctic charr breeding programme. Hydrobiologia. 650: 275-282.

B. Övriga publikationer och rapporter om rödingbiologi och odling av röding från institutionen för Vattenbruk

Internationella publikationer

- Nestor, G., Bankefors, J., Schlechtrem, C. **Brännäs, E.** Pickova, J. & Sandstöm, C. 2011. High-Resolution 1H Magic Angel Spinning NMR Spectroscopy of intact Arctic char (*Salvelinus Alpinus*) Muscle. Quantitative Analysis of *n-3* Fatty Acids, EPA and DHA. J. Agric. Food Chem. In press.
- Eriksson, L-O., Alanärä, A., Nilsson, J. & Brännäs., E** 2010. The Arctic charr story - development of subarctic freshwater fish farming in Sweden. Hydrobiologia, 650: 265-274.
- Pettersson, A., Pickova, J. & Brännäs, E.** 2010. Effect of Palm and Rapeseed oil on Fatty Acid Composition and Swimming Performance of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). Aquaculture 300; 176-181.
- Pettersson, A., Johnsson, L. Brännäs, E. & Pickova, J.** 2009. Effects of rapeseed oil replacement in fish feed on lipid composition and self selection by rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Aquaculture Nutrition. 15; 577-586.
- Brännäs, E.** 2009. Exercise reduces the growth benefits of being dominant in groups of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.). *J.App. Anim. Behav.* 119; 115-119.
- Pettersson, A., Pickova, J. & Brännäs, E.** 2009 Effects of Fish Oil Replacement with Crude Rapeseed Oil on Lipid Composition in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *J. Fish Biol.*75; 1446-1458.
- Brännäs, E.** 2008. Temporal resource partitioning varies with individual competitive ability: A test with Arctic charr visiting a feeding site from a refuge. *J.Fish Biol.* 73,1-12.
- Pickova, J., **Brännäs, E., & Andersson, T.** 2007. Importance of fatty acids in broodstock diets with emphasis on Arctic char (*Salvelinus alpinus*) eggs: *Aquaculture International*. 15 (3-4):305-311.
- Pickova, J. & **Brännäs, E.** 2006. Egg quality in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Archives of Animal Breeding* 49, 86-90.
- Byström, P.** 2006. Recruitement pulses induce cannibalistic giants in Arctic char, *J. Anim. Ecol.* 75:434-444.
- Byström, P., Andersson, J., Kiessling, A., Eriksson, L-O.** 2006. Size and temperature dependent foraging capacities and metabolism: consequences for winter starvation mortality in fish *Oikos* vol 115 43-52
- Andersson J., **Byström P., Persson L., & De Roos A.M.** 2005. Plastic resource polymorphism: effects of resource availability on Arctic char (*Salvelinus alpinus*) morphology *Biol. J. of the Linnean Society* vol 85 341 - 351
- Brännäs, E., Chaix, T., Nilsson, J., & Eriksson, L-O.** 2005. Has a 4-generation selection programme affected the aggressive behaviour and growth pattern of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*)? *Applied Animal Behaviour Science* vol 94 165 – 178
- Brännäs, E., Berglund, U., & Eriksson, L-O.** 2005. Time Learning and Anticipatory Activity in Groups of Arctic charr *Ethology* vol 111 681 - 692
- Byström, P., & Andersson, J.** 2005. Size-dependent foraging capacities and intercohort competition in an ontogenetic omnivore (Arctic char) *Oikos* vol 110 523 - 536

- Larsson, S., Forseth, T., Berglund, I., Jensen, A.J., Näslund, I., Elliot, J.M., & Jonsson, B. 2005.** Thermal adaptation of Arctic charr: experimental studies of growth in eleven charr populations from Sweden, Norway and Britain *Freshwater biology* vol 50 353 - 368
- Larsson, S., & Berglund, I. 2005.** The effect of temperature on the energetic growth efficiency of four Swedish Arctic charr populations (*Salvelinus alpinus* L.) *Journal of thermal biology* 29 – 36
- Larsson, S. 2005.** Thermal preference of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, and brown trout, *Salmo trutta*-implications for their niche segregation *Environmental Biology of Fishes* vol 73: 89 - 96
- Pickova, J., & Brännäs, E. 2005.** Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) fatty acid composition in relation to food composition. *European Aquaculture Society, special publication* 36: 400 - 403
- Carton M.W., **Schmitz M.**, Cutts C.J., Kelly A.K., Hill J.A., Brabazon E.D., Adams C.E., Byrnes L. **2003.** Expressed sequence tags in larval Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) *Fish Physiology and Biochemistry* 231 – 238
- Persson L., De R.A.M., Claessen D., **Byström P.**, Lövgren J., Sjögren S., Svanbäck R., Wahlstrom E, & Westman E. **2003.** Gigantic cannibals driving a whole-lake trophic cascade. *PNAS* vol 2003 4035 – 4039
- Brännäs, E., Linnér, J., & Eriksson, L-O. 2002.** Aggression and growth as an effect of size composition in groups of Arctic Charr. *Journal of Fish Biology* vol 60 1331 - 1334
- Linnér, L & Brännäs, E. 2001.** Growth in Arctic charr and rainbow trout fed their daily meals concentrated or spread in time. *Aquaculture International* 9: 35-44.
- Bailey, J., Alanärä, A. & Brännäs, E. 2000.** Methods for assessing social status in Arctic charr. *Journal of Fish Biology*: 57, 258-261.
- Brännäs, E. 1999.** Switching versus non-switching as a strategy when utilising feeding habitats; characteristics of individual fish. *Can J of Aquatic Sciences* 56:1068-1077.
- Thyrel, M., Berglund, I, Larsson, S. & Näslund, I. 1999.** Upper Thermal Limits for Feeding And Growth of 0+ Arctic charr. *J. Fish Biol.* (1999) 55, 199-210.
- Alanärä, A., Winberg, S., Brännäs, E., Kiessling, A., Höglund, E. & Elofsson, U. 1998.** Feeding behaviour, brain serotonergic activity and energy reserves of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) within a dominance hierarchy. *Can J. Zool.* 76 (2): 212-220.
- Brännäs, E. 1998.** Individual variation in distribution, activity and growth rate of Arctic charr kept in a three tank system. *J. Fish Biol.* 53-795-802.
- Larsson, S. & Berglund, I. 1998.** Growth and food consumption of 0+ Arctic charr fed pelleted or natural food at six different temperatures. *Journal of Fish Biology* 52(2):230-242.
- Alanärä, A. & Brännäs, E. 1997.** Diurnal and nocturnal feeding activity in Arctic char and rainbow trout. *Can. J. Fish aq. Sci.* 54(12):2894-2900.
- Alanärä, A. & Brännäs, E. 1996.** Dominance in demand-feeding behaviour in Arctic charr and rainbow trout: the effect of stocking density. *J. Fish Biol.*, 48: 242-254.
- Alanärä, A & Kiessling, A. 1996.** Changes in demand feeding behaviour in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L., caused by differences in dietary energy content and reward level. *Aquaculture Research*, 27: 479-486.
- Näslund, I. & Henricsson, J. 1996.** Growth of five landlocked Arctic charr stocks under hatchery conditions. *Aquaculture International* 4, 105-116.
- Nilsson, J. & Schmitz, M. 1995.** Random amplified polymorphic DNA in Arctic charr. *Nordic J. of Freshw. Res.* 71:372-377.

- Schmitz, M. 1995.** Seasonal changes in hypoosmoregulatory ability in landlocked and anadromous populations of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, and Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Env. Biol. Fishes*, 42(4): 401-412.
- Elvingson, P. & Nilsson, J. 1994.** Phenotypic and genetic parameters of body and compositional traits in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Aquaculture and Fisheries Management*. 25:677-685.
- Linnér, J., & Brännäs, E. 1994.** Behavioral responses to commercial food of different sizes and self-initiated food size selection by Arctic char (*Salvelinus alpinus*). *Trans. Am. Fish. Soc.*, 123:416-422.
- Nilsson, J. 1994.** Genetics of growth of juvenile in Arctic char. *Trans. Am. Fish. Soc.* 23:430-434.
- Alanärä, A. 1993.** Significance of substrate and the timing of start-feeding in alevins of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Aquaculture*, 116:47-55.
- Brännäs, E. & Alanärä, A. 1993.** Monitoring the feeding activity of individual fish with a demand feeding system. *J. Fish Biol.* 42: 209-215.
- Nilsson, J. 1993.** Arctic char strain crosses: effects on growth and sexual maturity. *J. Fish. Biol.* 43:163-171.
- Näslund, I., Milbrink, G., Eriksson L.O. & Holmgren, S. 1993.** Importance of habitat productivity differences, competition and predation for the migratory behaviour of Arctic charr. *Oikos* 66:538-546.
- Schmitz, M. & Mayer, I. 1993.** Effect of androgens on osmoregulation in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Fish Physiology and Biochemistry* 12:11-20.
- Brännäs, E. & Alanärä, A. 1992.** Feeding behaviour of the Arctic charr in comparison with the rainbow trout. *Aquaculture*, 105: 53-59.
- Brännäs, E. & Wiklund, B-S 1992.** Low temperature growth potential of Arctic charr and rainbow trout. *Nordic J. Freshw. Res.* 67:77-81.
- Mayer, I., Schmitz, M., Borg, B. & Schulz, R. 1992.** Seasonal endocrine changes in male and female Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) I. Plasma levels of three androgens, 17 α -hydroxy-20 β -dihydroxyprogesterone and 17 β -estradiol. *Can. J. of Zool.* 70:37-42.
- Näslund, I. 1992.** Upstream migratory behaviour in landlocked Arctic charr. *Environmental Biology of Fishes*. 33:265-274.
- Schmitz, M. 1992.** Annual variations in rheotactic behaviour and seawater adaptability in landlocked Arctic char (*Salvelinus alpinus*). *Can J. Fish. Aqua. Sci.* 49:448-452.
- Eriksson, L-O. 1991.** Arctic charr rearing in Sweden. In: Arctic Charr workshop proc (1991; Chilliwack, B.C.) Prov B.C., Victoria. No 91-03 ISBN 0-7718-9081-8 pp 8-11.
- Näslund, I. 1991.** Effects of temperature, season and feeding conditions on the rheotactic behaviour of two stocks of land locked Arctic charr. *Nordic J. of Freshw. Res.* 66:108-114.
- Linnér, J., Brännäs, E., Wiklund, B-S., & Lundqvist, H. 1990.** Daily and seasonal locomotor activity patterns in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *J. Fish Biol* 37:675-685.
- Näslund, I. 1990.** The development of regular seasonal habitat shifts in a landlocked Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L., population. *J. Fish Biol.* 36:401-414.
- Brännäs, E. & Alanärä, A. 1989.** Feeding behaviour of Arctic charr compared to Rainbow trout. EAS Special Publication No. 10
- Eriksson, L-O. 1989.** The present status of Arctic charr rearing in Sweden. EAS Special Publication No. 10.

Larsson, S. 2001. Thermal performance of Arctic charr. Ph. Lic. Thesis, Swedish University of Agricultural Sciences. Umeå, Sweden. (ISSN 1101-9158).

Larsson, S. 2002. Thermal Performance of Arctic Charr: Intraspecific Variation and Competitive Ability. Ph.D-thesis, Acta universitatis Agriculturae sueciae, Silvestria 251. (ISBN 91-576-6335-1). SLU, Vattenbruksinstitutionen, Umeå.

Linnér, J. 2000. Arctic Charr Growth Regulators: Implications for aquaculture. Ph. D. Thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquaculture, Umeå, Sweden. 48 p. (ISBN 91-576-5778-5).

Linnér, J. 1995. Feeding behaviour and seasonal locomotor activity in Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.). Ph. Lic. Thesis, University of Agricultural Sciences. Umeå, Sweden. (ISBN 91-576-5063-2).

Schmitz, M. 1993. Anadromy versus residency: development and regulation of hypoosmoregulatory ability in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*). Ph.D. Thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquaculture, Umeå, Sweden. (ISBN 91-576-4670-8).

Elvingson, P. 1992. Studies on body and compositional traits in rainbow trout and Arctic char. Agr.D. thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquaculture, Umeå, Sweden. (ISBN 91-576-4644-9).

Näslund, I. 1991. Partial migration and the development of seasonal habitat shifts in a landlocked Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) population. Ph.D. thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquaculture, Umeå, Sweden. (ISBN 91-576-4244).