



Den odlade laxens tillväxt och överlevnad i havet som post-smolt

Anders Alanärrä

Sveriges lantbruksuniversitet, SLU
Institutionen för vilt, fisk och miljö
Rapport: 2025.1



Den odlade laxens tillväxt och överlevnad i havet som post-smolt

The growth and survival of farmed salmon in the sea as a post-smolt

Anders Alanärä, Sveriges Lantbruksuniversitet, Institutionen för vilt, fisk och miljö.

Utgivare:	Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för vilt, fisk och miljö
Utgivningsår:	2025
Utgivningsort:	Umeå
Omslagsbild:	Jörgen Wiklund
Serietitel:	Rapport (Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för vilt, fisk och miljö)
Delnummer i serien:	2025.1
Nyckelord:	lax, kompensationsodling, smolt, post-smolt, Bottenviken, Bottenhavet, tillväxt, bytesdjur, havsöverlevnad

Sammanfattning

Återfångster av Carlin-märkt tvåårig odlad laxsmolt (*Salmo salar*) under perioden 1960–1984 visar på ett tydligt samband mellan kroppslängd och havsöverlevnad. Överlevnaden ökar gradvis från 13 cm till ca 20 cm där den planar ut. Ett liknande överlevnadsmönster kan ses för PIT-tag märkt tvåårig laxsmolt från Umeälven utplanterade under åren 2011–2019. Ettårig smolt har en storlek av 13–16 cm och uppvisar generellt mycket låg havsöverlevnad. Det finns således starka evidens för att odlad laxsmolt bör vara ca 20 cm lång eller större vid utsättning för att havsöverlevnad ska optimeras. Syftet med denna kunskapssammanställning är att utreda den odlade post-smoltens tillväxt och överlevnad under det första halvåret i havet, samt hur den är kopplad till födosituation och predationsrisk. Sambandet mellan smoltens kroppstorlek vid utsättning och havsöverlevnad är i särskilt fokus.

Födosituationen i havet under juni och juli är svår för post-smolt och medeltillväxten för populationen är mycket låg under perioden. En teoretisk simulering visar att det tar ca två månader för post-smolt att förbruka sina energireserver vid svält i sådan utsträckning att de riskerar att dö. Post-smoltens förmåga att klara en svältsituation är storleksberoende, där små individer är mer utsatta på grund av mindre energireserver och högre relativ standardmetabolism. Tvåårig smolt 20 cm eller större tål svält bättre och uppvisar god tillväxt från slutet av juli när strömmingsyngel blir tillgängliga i havet. De kan även välja ettårig strömming som byten under hösten vilket ytterligare förstärker födoresursen.

Den mest kritiska perioden för predation av laxsmolt föreslås vara utsättningstillfället och under vandring mot havet. Uppgifter från olika studier visar att dödlighet till följd av predation kan ligga mellan 20–50 % av de utsatta fiskarna. Ett stort antal studier har visat att fåglar som skarv, måsfåglar och skrake kan utgöra en påtaglig risk för predation vid utsättning av odlad fisk. Alla dessa arter föredrar bytesfiskar mindre än 20 cm vilket därmed kan bidra till den observerade storleksberoende havsöverlevnaden. Även fiskar som gädda kan utgöra en påtaglig risk för predation men den är inte lika tydligt storleksberoende. Sälars roll som predator på post-smolt under första halvåret i havet är inte uppenbar utan de utgör troligen främst ett problem för adult lax i kustnära områden.

Odlad lax saknar erfarenhet av olika typer av naturliga bytesdjur och predatorer. Det tar sannolikt en relativt lång tid i havet innan de når ett stadium av effektivt födointag och vet hur predatorer ska undvikas, vilket påverkar tillväxt och överlevnad under det första halvåret i havet. Sammanfattningsvis är kunskapen om post-smoltens liv i havet till stora delar okänt och mer studier behöves för att med större säkerhet kunna klargöra kunskapsluckor rörande födoval och predationsrisk i olika miljöer.

Nyckelord: lax, kompensationsodling, smolt, post-smolt, Bottenviken, Bottenhavet, tillväxt, bytesdjur, havsöverlevnad

Abstract

Recaptures of Carlin-tagged two-year-old hatchery-reared salmon smolts (*Salmo salar*) during the period 1960–1984 show a clear correlation between body length and sea survival. Survival gradually increases from 13 cm to about 20 cm where it levels out. A similar survival pattern can be seen for PIT-tagged two-year-old salmon smolts from the River Umeälven stocked during the years 2011–2019, and one-year-old smolts of 13–16 cm in size show very low sea survival. There is thus strong evidence that farmed salmon smolt should be about 20 cm long or larger when released to optimize sea survival. The purpose of this review is to investigate the growth and survival of the farmed post-smolt during the first six months in the sea, as well as how it is linked to the food situation and predation risk. The relationship between the smolt's body size at release and sea survival is in particular focus.

The feeding situation in the sea during June and July is difficult for post-smolts and the average growth of the population is very low during the period. A theoretical simulation shows that it takes about two months for post-smolts to use up their energy reserves in case of starvation to such an extent that they risk dying. The ability of the post-smolt to cope with a starvation situation is size-dependent, where small individuals are more vulnerable due to smaller energy reserves and higher relative standard metabolism. Two-year-old smolts 20 cm or larger tolerate starvation better and show good growth from the end of July when herring juveniles become available in the sea. They can also choose one-year old herring as prey in the autumn, which further strengthens the food resource.

The most critical period for predation of salmon smolts is proposed to be the time of release and during migration towards the sea. Data from various studies show that mortality due to predation can be between 20–50% of the stocked fish. Many studies have shown that birds such as cormorants, gulls and mergansers can pose a significant risk of predation when farmed fish is released. All these species prefer prey fish smaller than 20 cm, which can thus contribute to the observed size-dependent sea survival. Fish such as pike can also pose a significant risk of predation, but it is not as clearly size-dependent. The role of seals as predators of post-smolts during the first six months in the sea is not obvious, but they probably pose a problem mainly for adult salmon in coastal areas.

Farmed salmon lacks experience with predators and different types of natural prey. It is likely to take a relatively long time in the sea before they reach a stage of effective food intake and know how to avoid predators, which affects growth and survival during the first six months in the sea. In summary, knowledge about post-smolt life in the sea is largely unknown and more studies are needed to clarify knowledge gaps regarding food choice and predation risk in different environments with greater certainty.

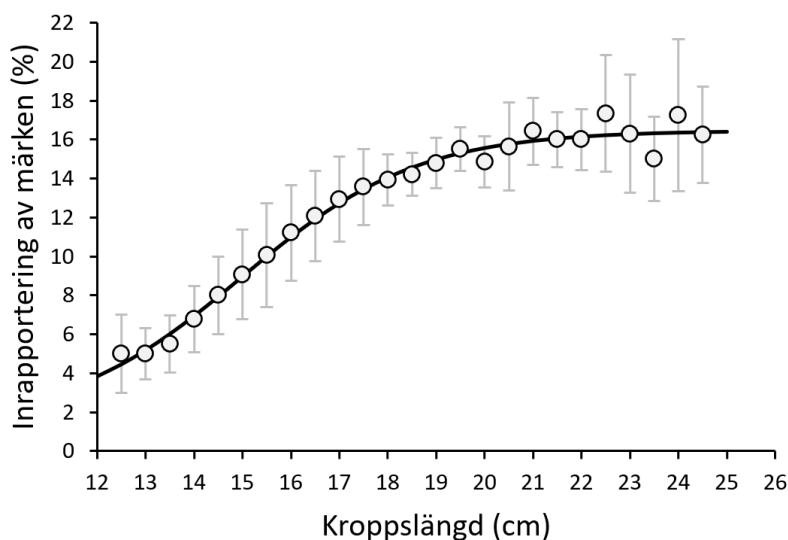
Keywords: salmon, compensatory farming, smolt, post-smolt, Bay of Bothnia, Bothnian Sea, growth, prey species, sea survival

Innehållsförteckning

1.	Inledning	6
2.	Födosituation och tillväxt	9
2.1	Post-smoltens vandring i havet.....	9
2.2	Längd vid återfångst av Carlin-märkt post-smolt	10
2.3	Samband mellan smoltstorlek och tillväxthastighet	13
2.4	Födosituationen i havet.....	15
2.4.1	Födottillgång	15
2.4.2	Strömmingens storlek	16
2.4.3	Födans tillgänglighet över tid	16
2.4.4	Laxens kapacitet att ta byten av olika storlek	17
2.5	Födointag och överlevnad.....	18
2.5.1	Bytesstorlek	18
2.5.2	Återfångst av post-smolt över tid	19
2.5.3	Tidigt könsmogna hannar	20
2.5.4	Svält	22
2.6	Implikationer för dagens ett- respektive tvååriga smolt	25
2.6.1	Analys av tillväxt och födosituation	25
2.6.2	Tillväxt och könsmognad som grills	25
2.6.3	Födoresursen idag	27
3.	Predationsrisk	29
3.1	Förutsättningar för predation på vandrande smolt.....	29
3.2	Vilka är de viktigaste predatorerna efter utsättning?	32
3.2.1	Fåglar.....	33
3.2.2	Sälar.....	35
3.2.3	Fiskar	37
3.3	Effekt av smoltstorlek på risk för predation	38
	Referenser.....	39

1. Inledning

Larsson (1977) sammanställde återfångster av Carlin-märkt laxsmolt (*Salmo salar*) i havet från sex olika kompensationsodlade populationer under perioden 1955–1966. Resultaten visar på en ökad återfångst av post-smolt från 12 till ca 20 cm längd, därefter planar återfångsterna ut på en nivå av ca 16 % (figur 1). Även andra senare studier på återfångst av odlad laxsmolt i Östersjöns olika delområden har visat på ett positivt samband mellan storlek och havsöverlevnad (Vehanen m fl. 1993; Saloniemi m fl. 2004; Jokikokko m fl. 2006). En studie från Kanada på Atlantlax visar på ett mycket likartat samband mellan smoltlängd och inrapportering av märkt fisk, med stigande återfångst från 13 upp till 20–22 cm (Ritter 1977). Liknande resultat mellan kroppsstorlek och sannolikhet att överleva i havet erhöles för två isländska laxpopulationer i Atlanten (Antonsson m fl. 2010).

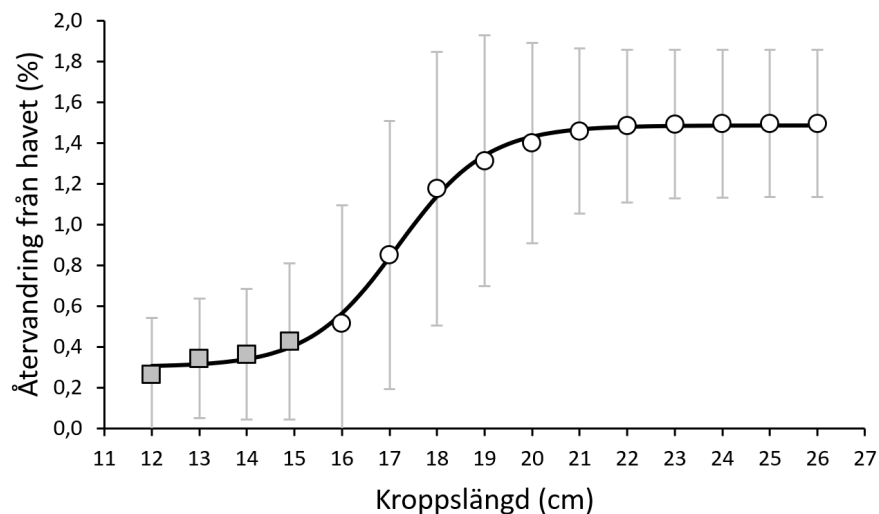


Figur 1. Samband mellan kroppslängd innan utsättning och inrapportering av Carlin-märkt laxsmolt fångad i Bottenviken, Bottenhavet och Östersjön under perioden 1955–1966. Data anger medelvärden för de olika åren ($\pm$ SD). Utsättningsgrupperna är indelade i 0,5 cm klasser. De ingående kompensationsodlingarna var Luleälven, Skellefteälven, Umeälven, Ångermanälven, Indalsälven och Ljusnan. Data från Larsson (1977).

De resultat som redovisas ovan härrör främst från äldre studier med i huvudsak tvåårig smolt och där t ex längden vid utsättning i medeltal var ca 16 cm (Larsson 1977). En generell trend i svenska kompensationsodlingar de senaste 20 åren är att

laxens tillväxt gradvis har ökat, vilket lett till att en allt större andel smoltifierar som ettåringar. Andelen ettårig laxsmolt i kompensationsodlingar i älvar som mynnar i Bottenhavet var nära noll i början på 2000-talet, men är idag nästan 100 % (Alanärä & Persson 2021). Utvecklingen av ettårig laxsmolt för odlingar i älvar som mynnar i Bottenviken tog fart mot slutet av 2010-talet och ligger idag på runt 50 %.

Under perioden 2010 till 2024 har ca 190 000 odlade respektive vilda lax- och öringssmolt märkts med PIT-tags i Ume-Vindelälven (Alanärä 2025). Märkningarna har genomförts inom ramen för olika forskningsprojekt vid SLU, driftmärkning av Vattenfall AB och DCF¹. Individer som återvandrat från havet registrerades via PIT-tag antenner vid Stornorrforss fisktrappa i Umeälven. Smolt utsatta under perioden 2011–2019 har ett överlevnadsmönster som liknar den i tidigare studier, med en kumulativ återvandring från havet som avtar vid ca 20 cm längd (figur 2, Alanärä & Persson 2021). Det finns ingen specifik effekt av ålder utan havsöverlevnaden för ett- respektive tvåårig smolt följer en logistisk regression baserad på utsättningsstorlek (figur 2). Längd där återvandring från havet planar ut varierar mellan 17 och 21 cm under olika år. Variationen i total havsöverlevnad mellan år är stor; för tvåårig smolt var den som sämst 0,3 % och som bäst 2,0 % (Alanärä 2025).



Figur 2. Kumulativ återvandring från havet av PIT-tag märkt smolt i olika storleksklasser från Umeälven utsatta under 2011, 2013, 2014, 2017, 2018, samt 2019 (modifierat efter Alanärä & Persson 2021). Grå fyrkanter visar medelåtervandring ($\pm$ SD) för ettårig smolt och vita cirklar tvåårig smolt. Helden linje en logistisk regression.

¹ Data på vild smolt är insamlat inom EU:s datainsamlingsförfordning (Data Collection Framework, DCF) av SLU på uppdrag av Havs- och Vattenmyndigheten.

Det ovan beskrivna sambandet mellan kroppslängd och havsöverlevnad gäller endast odlad lax. För vild lax från Vindelälven saknas helt ett samband mellan kroppslängd och havsöverlevnad; alla storleksklasser har lika stor sannolikhet att återvända från havet (Alanärä 2025). Merparten av vild smolt från Vindelälven, Sävarån och Rickleån ligger inom storleksintervallet 14–16 cm, vilket innebär att de är ungefär lika stora som ettårig odlad smolt, men avsevärt mindre än tvåårig smolt (Alanärä & Persson 2021). Även den totala havsöverlevnaden skiljer mellan vild och odlad lax. Tidigare studier har visat att skillnaden i återvandring från havet mellan vild laxsmolt från Vindelälven och tvåårig odlad laxsmolt från Umeälven ligger på en faktor 4, d v s vild lax har ca 4 ggr bättre havsöverlevnad (Alanärä & Persson 2021). Skillnaden mellan vild smolt och ettårig smolt är ännu större; havsöverlevnaden är ca 10 ggr högre. Saloniemi m fl. (2004) visade att vild smolt hade 4,5 gånger högre havsöverlevnad jämfört med odlad lax i samma storleksklasser.

Det finns således starka evidens för att odlad laxsmolt bör vara ca 20 cm lång eller större vid utsättning för att havsöverlevnaden ska optimeras. Vad beror denna relativt tydliga brytpunkt på? De två huvudsakliga förklaringarna är kopplade till att odlad fisk dels saknar erfarenhet från att fånga vilda bytesdjur, vilket sannolikt påverkar förutsättningarna för ett effektivt födointag i havet (Soziak m fl. 1979; Johnsen & Ugedal 1989), dels att de saknar erfarenhet av predatorer och det tar tid innan de lärt sig vad som skall undvikas och hur de skall bete sig (Healey 1982; Reisenbichler & Rubin 1999; Huntingford 2004; Näslund 2021).

Syftet med denna kunskapssammanställning är att utreda den odlade post-smoltens överlevnad under det första halvåret i havet och hur den är kopplad till födosituation och predationsrisk. Sambandet mellan smoltens kroppsstorlek vid utsättning och havsöverlevnad är i särskilt fokus. Historiska data på återfångst av Carlin-märkt kompensationsodlad smolt från perioden 1960–1984 har använts för att kartlägga tillväxt under det första halvåret i havet. De historiska data har nyttjats till att simulera födosituation och havsöverlevnad för dagens ett- respektive tvååriga smolt. Eftersom merparten av laxsmolt produceras i kompensationsodlingar där älven mynnar i Bottenviken eller Bottenhavet fokuserar denna sammanställning på tillväxt och predationsrisk i dessa havsområden.

2. Födosituation och tillväxt

2.1 Post-smoltens vandring i havet

När smolten når havet övergår de till att kallas post-smolt. Rörelsemönstren under den första fasen av vandringen vid kusten är komplexa, där vissa post-smolt tar en direkt väg mot havet och andra rör sig i olika riktningar över korta rumsliga och tidsmässiga skalor (Økland m fl. 2006; Hedger m fl. 2008). Migrationen är dock en aktiv process, med en övergripande riktning mot havet och ett pelagiskt liv (Thorstad m fl. 2012). Post-smoltens vandring i havet kan påverkas med avstånd mellan hemälven och det marina födosöksområdet (Jonsson & Jonsson 2005). I södra Norge verkar laxsmolten inte dröja kvar i kustvattnen för att äta, utan förflyttar sig snabbt till födosöksområdena i Nordatlanten, vilket kontrasterar resultaten från mellersta och norra Norge (Jonsson m fl. 1993; Rikardsen m fl. 2004). Där börjar smolten äta i havet när de lämnar älvmynningen och de stannar upp nära kusten innan de rör sig längre ut i havet (Levings m fl. 1994; Rikardsen m fl. 2004). Vad gäller svenska populationer av lax är kunskapen om beteendet efter utvandring ur älven mycket liten. Förekomst av lämpliga bytesdjur under det år då smolten sätts ut visade sig vara en nyckelfaktor som påverkar vandringsmönstret; de laxar som sattes ut i Bottenviken under år med god rekrytering av strömming i Bottenhavet hade en högre sannolikhet att stanna kvar för att äta och inte vandra till Östersjön (Kallio-Nyberg m fl. 1999).

Post-smolt simmar vanligtvis relativt nära ytan under den tidiga havsfasen (1–3 m djup), men gör oregelbundna dykningar ner till 6–7 m djup (LaBar m fl. 1978; Davidsen m fl. 2008; Plantalech Manel-la m fl. 2009). De har visat sig simma närmare ytan på natten (0–0,5 m) än under dagen (McCleave, 1978; Reddin m fl. 2006; Davidsen m fl. 2008). Olika faktorer som predationsrisk (fågelpredatorer ovanifrån och fiskpredatorer underifrån), vattenströmmar och tillgång på föda kan påverka valet av djup i havet (Thorstad m fl. 2012).

Det kan vara så att odlad lax har ett avvikande vandringsbeteende i havet jämfört med vild lax. Kallio-Nyberg m fl. (2011a) visade att vild lax oftare fångades i Östersjöns huvudbassäng, långt från sin hemälv, till skillnad från odlad lax som

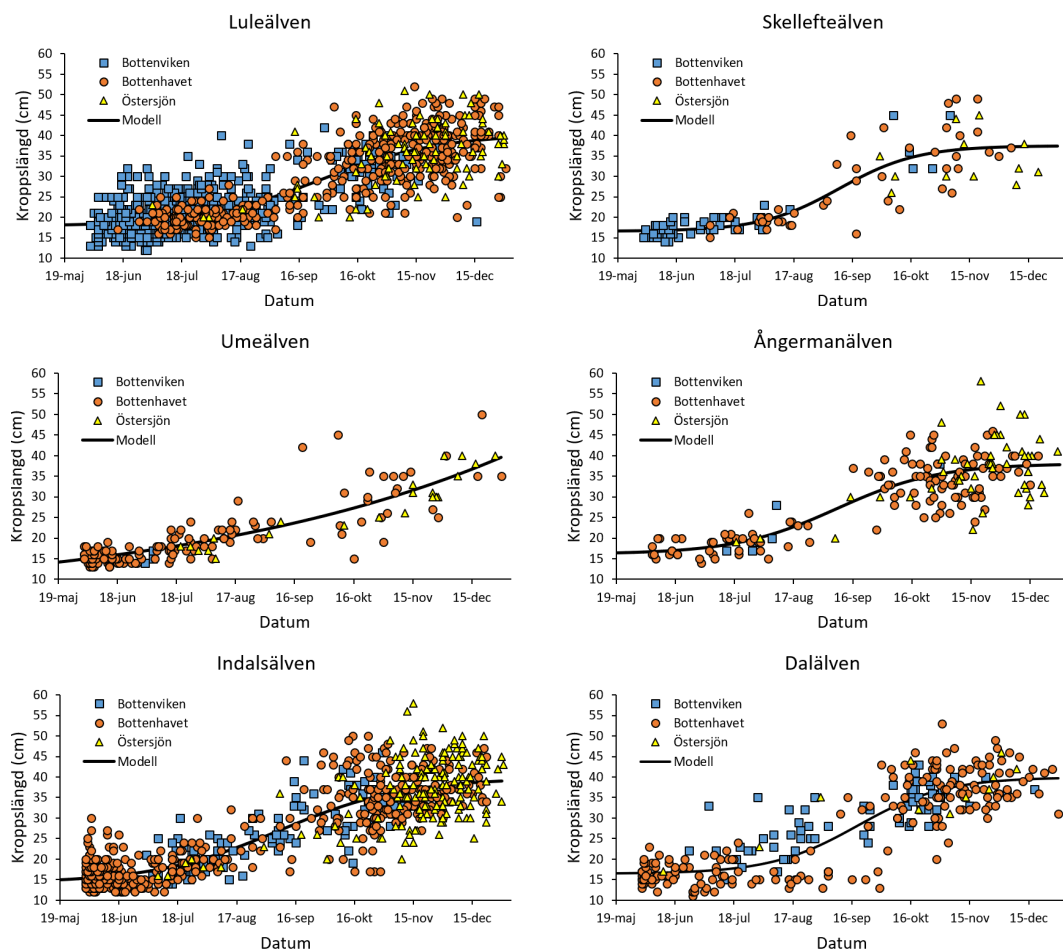
stannade närmare hemälven i Bottenhavet under en längre period. Det är troligen så att födosituationen vid kusten på vår och försommar är bättre än på öppet hav, vilket kan motivera laxsmolten att stanna i dessa områden. Däremot är sannolikt predationsrisken avsevärt högre vid kusten vilket skulle motivera post-smolt att snabbt lämna dessa områden. Denna avvägning är troligen svår för en odlad fisk som saknar erfarenhet av både potentiella predatorer och lämpliga bytesdjur att äta.

2.2 Längd vid återfångst av Carlin-märkt post-smolt²

Det så kallade Carlin-märket (Carlin 1955) är ett yttre individuellt fiskmärke som använts sedan början av 1950-talet för kompensationsodlad lax och havsöring. Carlin-märket fästs genom fiskens rygg strax under ryggfenan med två metalltrådar (Palm m fl. 2018). Vid korrekt handhavande medger märket att fisken tillväxer utan att märket trillar av eller orsakar sår efter utsättning. Under lång tid var andelen återrappporter från Carlin-märkningar i Östersjön hög (>10 %). Detta resulterade i en stor mängd värdefull information om arternas biologi och fiskets utövande. Sedan mitten av 1990-talet har dock mängden återrappporterade Carlin-märken för lax märkt i Östersjön minskat kraftigt (Palm m fl. 2018) och idag märks mycket få fiskar med denna märkestyp.

De kompensationsodlade laxpopulationer som ingår i analysen kommer från Luleälven, Skellefteälven, Umeälven, Ångermanälven, Indalsälven, samt Dalälven. Längden vid utsättning var i medeltal ca 16 cm (nedre asymptot) och vid tillväxtsäsongens slut ca 39 cm (övre asymptot, tabell 1). Variationen i tillväxt är dock mycket stor mellan individer (figur 3). För samtliga kompensationsodlade populationer, utom Umeälven, kan tillväxten under det första halvåret i havet beskrivas med en logistisk funktion (Figur 3, tabell 1). Generellt är tillväxten mycket låg under juni och juli för att sedan ta fart i början av augusti (figur 3). Brytpunkten för maximal tillväxt sker för dessa populationer i genomsnitt den 14 september (juliansk dag 252–270, tabell 1). Från och med november avtar tillväxten i takt med att vattentemperaturen sjunker (figur 3). Tillväxten hos lax från Umeälven är snarlik men saknar en tydlig tillväxtökning i augusti; tillväxten är snarare svagt exponentiell och kontinuerlig över tid (figur 3). En finsk studie på smolt utsatta i Bottenhavet och finska viken visade på ett mycket snarlikt mönster i post-smolt tillväxt; mycket låg tillväxt under maj-juli, följt av en dramatisk ökning från början av augusti (Salminen 1997).

² Data på återfångst av Carlin-märkt laxsmolt kommer från den så kallade "Carlindatabasen" som förvaltas av Vattenregleringsföretagen (www.vattenreglering.se). I denna sammanställning ingår data från perioden 1960–1984.



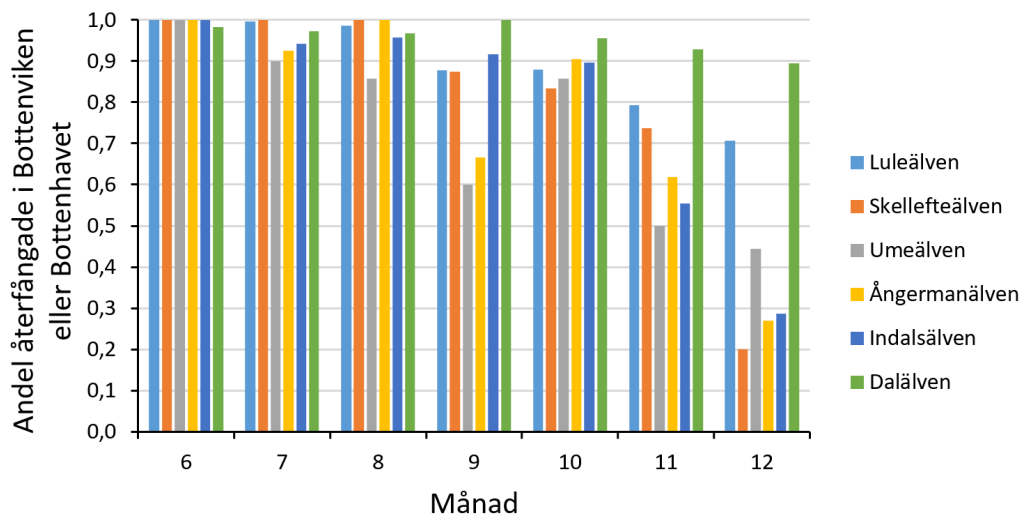
Figur 3. Samband mellan återfångstdatum av Carlin-märkt kompensationsodlad lax och deras längd under perioden juni till december. Heldragen linje anger en logistisk regression, där värden och statistik anges i tabell 1. Data från Luleälven ($n=1255$), Skellefteälven ($n=118$), Umeälven ($n=180$), Ångermanälven ($n=182$), Indalsälven ($n=858$), samt Dalälven ($n=291$). Återfångster i Bottenviken, Bottenhavet och Norra Östersjön under åren 1960–1984.

Plats för återfångst under första tiden i havet är kopplat till det havsområde som älven mynnar i. I Luleälven och Skellefteälven återfångas flest individer i Bottenviken under de första månaderna men det sker en gradvis förskjutning söderut över tid (figur 3). Post-smolt från Umeälven och Ångermanälven återfångas i huvudsak i Bottenhavet. Indalsälven och Dalälven avviker från de övriga mer sydliga älvarna i och med att en relativt stor andel post-smolt återfångas i Bottenviken under hela det första halvåret (figur 3). Liknande resultat erhöll Alanärä (1988) som förklarade återfångstmönstret för Dalsälvslox med att de följer de dominerande ytvattenströmmarna längs den finska kusten och därmed styrs norrut.

Tabell 1. Resultat av logistisk regressionsanalys för sambandet mellan datum och kroppslängd vid återfångst av Carlin-märkt smolt från olika älvar, samt medel för alla älvar utom Umeälven. Parametervärden ($\pm$ SE) för modellens tillväxthastighet (A), brytpunkt för maximal längdtillväxt (B, juliansk dag), nedre asymptot som anger längd (C, cm) vid start av tillväxtsäsong, övre asymptot som anger längd (D, cm) vid slut av tillväxtsäsong, samt statistisk test av modellens tillväxthastighet (P-värde). Logistisk ekvation: $\text{längd} = C + (D - C) / (1 + \exp(-A * (\text{juliansk dag} - B)))$.

Älv	Tillväxthastighet A	Brytpunkt B	Nedre asymptot C	Övre asymptot D	p
Luleälven	$0,033 \pm 0,003$	$270 \pm 3,4$	$17,8 \pm 0,5$	$40,4 \pm 0,9$	<0,0001
Skellefteälven	$0,050 \pm 0,012$	$253 \pm 6,1$	$16,6 \pm 0,9$	$37,5 \pm 1,3$	0,0001
Umeälven	$0,006 \pm 0,014$	-	-	-	0,675
Ångermanälven	$0,039 \pm 0,010$	$252 \pm 8,5$	$16,2 \pm 1,9$	$38,0 \pm 1,2$	<0,0001
Indalsälven	$0,031 \pm 0,004$	$252 \pm 3,7$	$14,2 \pm 0,7$	$39,7 \pm 0,9$	<0,0001
Dalälven	$0,045 \pm 0,007$	$263 \pm 4,2$	$16,5 \pm 0,7$	$39,9 \pm 1,1$	<0,0001
Medel	$0,038 \pm 0,001$	$258 \pm 0,3$	$16,4 \pm 0,07$	$38,9 \pm 0,08$	<0,0001

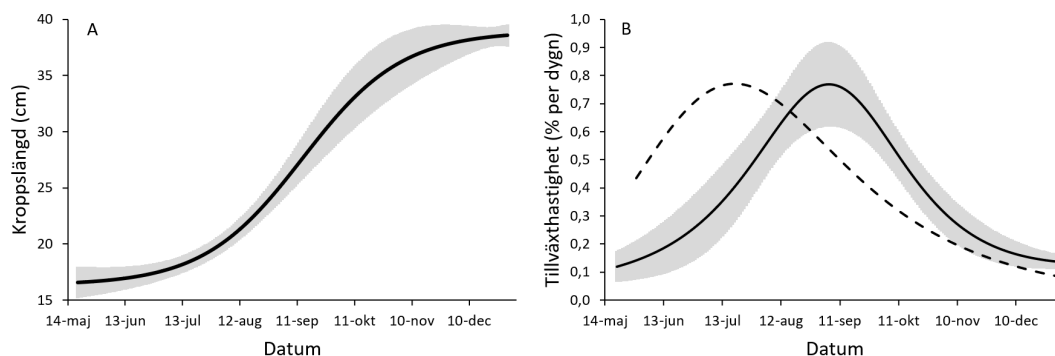
Fram till oktober återfångas merparten av smolten i antingen Bottenviken eller Bottenhavet (figur 4). Under november och december ökar andelen post-smolt som återfångas i Ålands skärgård, finska viken och Östersjön. Detta indikerar att en relativt stor andel av post-smolten uppehåller sig i Bottenviken eller Bottenhavet under större delen av tillväxtsäsongen det första halvåret i havet.



Figur 4. Andel återfångade post-smolt i Bottenviken eller Bottenhavet under perioden juni till december.

2.3 Samband mellan smoltstorlek och tillväxthastighet

I figur 5 redovisas längdutvecklingen i medeltal för post-smolt under första halvåret i havet för perioden 1960–1984. Längden på smolt under olika delar av säsongen kan nyttjas för att beräkna den procentuella dagliga tillväxten. Beräkningen ger en tydlig topp i tillväxt vid mitten av september (figur 5). Jämfört med en teoretisk beräkning av tillväxt hos lax med obegränsad födotillgång så är toppen i tillväxt förskjuten med ca två månader³. Baserat på den vattentemperatur som råder i Bottenviken och Bottenhavet så borde den högsta tillväxten ske under mitten/slutet av juli givet att smolten inte är födobegränsad. Modelleringen visar att tillväxten, trots förskjutningen i tid, närmar sig den teoretiska när tillväxtsäsongen är slut framemot december. Tillväxten under augusti till oktober är faktiskt så hög att det indikerar obegränsad tillgång på föda, fullt jämförbar med tillväxten för lax i odling (Austreng m fl. 1987). Laxfiskar har en hög kapacitet att kunna kompensera perioder med låg tillväxt när förutsättningarna med avseende på födotillgång förbättras (Ali m fl. 2003). Kompensatorisk tillväxt är en fas av accelererad tillväxt när gynnsamma förhållanden återställs efter en period av tillväxtdepression (Jobling 1994). Gynnsamma förhållanden i detta fall är sannolikt att post-smolten har blivit mer erfaren som predator och att fisk kommer in i födovalet.



Figur 5. (A) post-smoltens medeltillväxt i Bottenviken och Bottenhavet för perioden juni till september under 1960–1984. Helden linje anger en logistisk regression via data på parametervärden från tabell 1. De grå fälten anger variation i tillväxt mellan älvar ($\pm$ SD). (B) Helden linje anger daglig tillväxthastighet för post-smolt i havet baserat på längdutvecklingen enligt figur A. Streckad linje anger teoretisk obegränsad tillväxt för lax enligt en modell av Austreng m fl. (1987).

³ Modellen för specifik tillväxthastighet (SGR, % per dygn) kan matematiskt beskrivas som; $SGR = 0,665 \cdot (0,273 + 0,967 \cdot \text{temperatur}) \cdot \text{vikt}^{-0,288}$ (Alanärä m fl. 2001). Modellen uttrycker en genetiskt oselektad lax som inte är födobegränsad (Austreng m fl. 1987). Laxens vikt vid ett givet datum är omräknat till längd enligt följande ekvation: $\text{längd (mm)} = 48,45 \cdot \text{vikt (g)}^{0,314}$. Data på vattentemperatur kommer från en mätstation i Bottenhavet (Grundkallen 1973–1979). $\text{Tillväxthastighet} = (\ln(\text{längd2}) - \ln(\text{längd1})) / \text{antal dygn} \cdot 100$.

För att studera effekten av smoltstorlek på tillväxt i havet används logistisk regression där materialet delas upp i cm stora klasser (tabell 2). Den stora skillnaden mellan storleksklasser är att tillväxten i havet ökar avsevärt tidigare för större smolt. Brytpunkten för snabbt ökande tillväxt sker i början av augusti för smolt större än 19 cm och de når maximal tillväxthastighet runt mitten av september (tabell 2). För smolt i storleken 17–19 cm sker tillväxtökningen mot slutet av augusti och maximal tillväxthastighet nås mot slutet av september (tabell 2). För de minsta storleksklasserna, mindre än 17 cm, inträffar den ökade tillväxten i månadsskiftet augusti-september och maximal tillväxt ca en månad senare (tabell 2). Hela tillväxtmönstret är således förskjutet med ca en månad i tid för smolt mindre än 17 cm jämfört med smolt större än 19 cm. Smolt i storleken 17–19 cm uppvisar en intermediär tidpunkt för ökad tillväxt.

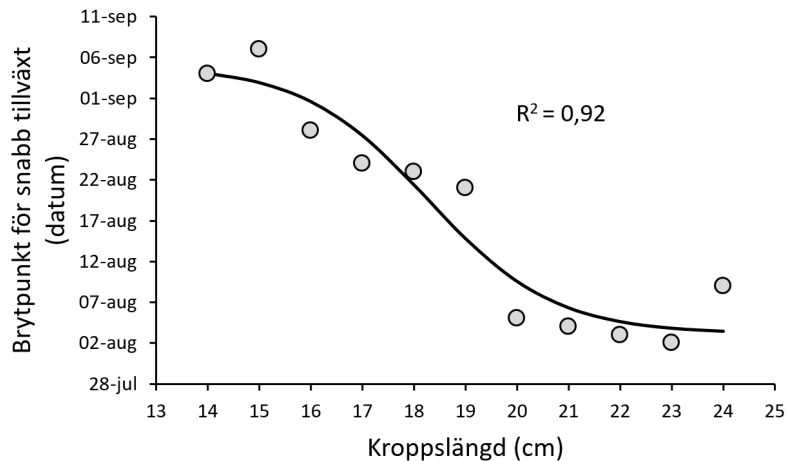
Tabell 2. Logistisk regressionsanalys för samband mellan datum för återfångst och medianlängd vid återfångst per 15-dagarsperiod. Post-smolt delas upp i cm-stora storleksklasser. I tabellen anges antal individer per storleksklass, brytpunkt för snabbt ökande tillväxt, brytpunkt för maximal tillväxt (inflection point), samt korrelationskoefficient för sambandet mellan datum för återfångst och längd vid återfångst.

Storleksklass (cm)	Antal individer	Brytpunkt snabb tillväxt*	Brytpunkt maximal tillväxt	Korrelation R ²
14	232	04-sep	10-okt	0,73
15	494	07-sep	20-okt	0,84
16	681	28-aug	28-sep	0,80
17	682	24-aug	30-sep	0,83
18	485	23-aug	03-okt	0,84
19	356	21-aug	21-sep	0,78
20	240	05-aug	10-sep	0,77
21	188	04-aug	27-sep	0,79
22	178	03-aug	09-sep	0,76
23	123	02-aug	19-sep	0,78
24	311	09-aug	09-sep	0,74

* Tidpunkten för snabbt ökande tillväxt identifierades via andra derivatan i den logistiska modellen.

Sambandet mellan kroppslängd och brytpunkt för snabbt ökande tillväxt för olika storlekskategorier av smolt beskrivs väl av en logistisk regression (figur 6).

Som kommer att diskuteras i mer detalj senare i rapporten sammanfaller den snabba tillväxtökningen tidsmässigt med en storleksrelaterad dödlighet. En större andel små individer dör sannolikt under juli och augusti vilket positivt påverkar medelvikten för populationen under hösten. Tillväxtmönstret som redovisas ovan är mest sannolikt en kombination av ökad tillväxt tack vare en bättre födosituation och en storleksrelaterad dödlighet.



Figur 6. Grå cirklar anger brytpunkten för snabbt ökande tillväxt i havet för olika storleksklasser av smolt. Helden linje anger en logistisk funktion anpassade till data. Tidpunkten för snabbt ökande tillväxt identifierades via andra derivatan i den logistiska modellen.

2.4 Födosituationen i havet

2.4.1 Födötillgång

När post-smolt når havet byter de diet från att huvudsakligen äta insekter i sötvatten till att i stor utsträckning äta fiskyngel och djurplankton, vilket ger möjlighet till en snabb tillväxtökning (Dutil & Coutu, 1988; Hvidsten & Johnsen 1993; Sturlaugsson, 1994; Rikardsen m fl. 2004).

Djurplankton spelar en viktig roll i marina ekosystem och påverkar energioverföringen i de pelagiska näringsvävarna och födoresursen för fiskbestånden (Gorokhova m fl. 2016). En stor biomassa av djurplankton med stor individuell kroppsstorlek representerar således både gynnsamma förhållanden för fiskens föda och en hög potential för effektivt utnyttjande av primärproduktionen. Enligt Helcom:s (2023) övervakning är statusen på djurplanktonsamhället både med avseende på medelstorlek och biomassa god i Bottenhavet och Ålands hav under perioden 2016–2021, men något sämre för Bottenviken. Övriga delområden i Östersjön uppnår inte god status. Till skillnad från vissa andra delavrinningsområden har således både medelstorlek och biomassa ökat i Bottenhavet under senare år (Helcom 2023). Ökningen hänger främst samman med en ökad populationsstorlek av den stora hoppkräftan *Limnocalanus macrurus*. Arten, som är en glaciärrest i Östersjön, har reagerat positivt på de låga salthalterna under det senaste decenniet, vilket t ex förbättrat strömmingens födobas (Rajasilta m.fl. 2014).

Fisksamhället i Bottenhavets utsjö är relativt artfattigt och domineras helt av strömming; under åren 2007–2012 utgjorde strömming (*Clupea harengus*) ca 87 % av den pelagiska fiskbiomassan, skarpsill (*Sprattus sprattus*) utgjorde 8 % och storspigg (*Gasterosteus aculeatus*) 5 % (Olsson m fl. 2019). Från en kroppslängd av ca 30 cm domineras födointaget hos lax i Bottenviken och Bottenhavet starkt av strömming med mindre inslag av skarpsill och storspigg (Jacobson m fl. 2018).

2.4.2 Strömmingens storlek

I grunda vattenområdena längs kusterna i Östersjön är tillväxten av strömmingsyngel ca 0,5 mm/dag (Urho & Hilden 1990; Fey 2001), vilket överensstämmer med längddata för vårlekande strömming i slutet av året; 7–10 cm (Rannak 1988; Parmanne 1990; Aro m fl. 1990; Arrhenius & Hansson 1999). Tillväxten hos årsyngel av strömming i Bottenviken/Bottenhavet kan beräknas enligt (figur 8):

$$\text{Längd (cm)} = -0,0006 * \text{juliansk dag}^2 + 0,7656 * \text{juliansk dag} - 96,483$$

Tidpunkten för rommens kläckning varierar mellan olika havsområden i Östersjön, men är i denna beräkning satt till den 1 juni.

Ettårig strömming beräknas vara ca 11 cm i början på maj för att växa till ca 14 cm i november. Strömmingens längd vid olika tider under tillväxtsången kan beskrivas som (figur 8):

$$\text{längd (cm)} = -0,0002 * \text{juliansk dag}^2 + 0,263 * \text{juliansk dag} + 80,112$$

Tillväxtmodellen bygger på data på strömmingens tillväxt i Bottenviken och Bottenhavet enligt Parmanne (1990).

2.4.3 Födans tillgänglighet över tid

Den låga tillväxten hos en stor del av post-smoltpopulationen under första hälften av tillväxtsången beror sannolikt på en begränsad förmåga att söka och fånga byten i havet. Studier på födoval hos odlad post-smolt i Bottenhavet visade att de i huvudsak åt landlevande insekter från ytan under maj till juli (Jutila & Toivonen 1985; Salminen m fl. 2001). Energiintaget baserat på insekter är troligen för lågt för att medge någon större tillväxt under första delen av sommaren. Landlevande insekter är inte heller vad man kan förvänta sig att post-smolt väljer att äta. Det indikerar snarare ett bristfälligt sök och intag av föda, där landlevande insekter på ytan i viss mån efterliknar födosituationen i odling och är mycket lätta att fånga. Som redovisas ovan finns djurplankton tillgängliga i Bottenviken respektive Bottenhavet och de borde utgöra en betydande del av födointaget.

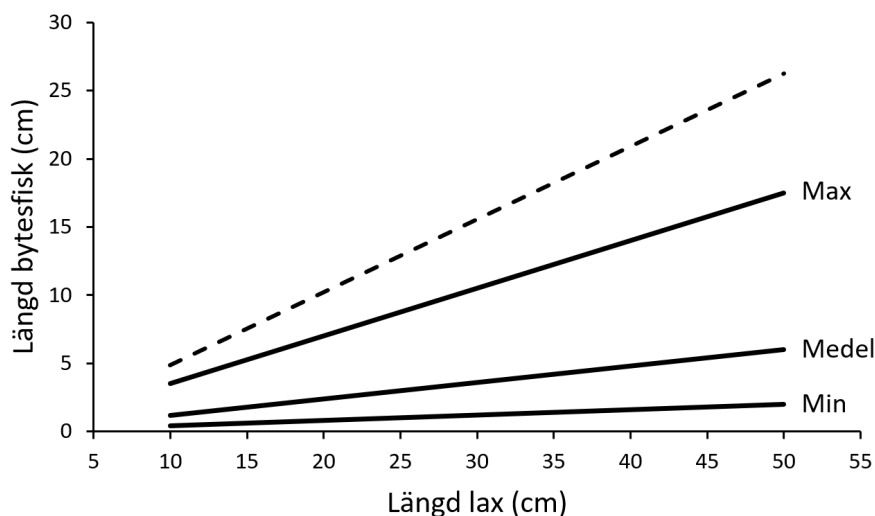
Från och med månadsskiftet juli-augusti visade Salminen m fl. (2001) att odlad post-smolt i allt större utsträckning äter fisk och då speciellt strömmingsyngel. Strömming i Bottenviken och Bottenhavet leker under maj-juni och larverna lever i huvudsak på grunda kustnära områden under den första tiden (Parmanne 1993). Enligt Fey (2001) tar det 50–60 dagar för strömmingsynglet att nå en längd av 4 cm i Östersjön. Om vi antar att medeltiden för kläckning av rom sker i början av juni bör yngel nå ca 4 cm mot slutet av juli (figur 8). Vid denna storlek antas de lämna de grunda och kustnära habitaterna för ett mer pelagiskt liv och blir på så sätt tillgängliga som bytesdjur för post-smolt i havet (Urho & Hildén 1990; Krasovskaya 1998; Fey 2001).

Storspiggen lever i kustområdena fram till sensommaren (Lemmetyinen & Mankki, 1975) och förekommer inte i större antal i de pelagiska områdena under laxens tidiga havsfas. Från augusti och framåt är arten rikligt förekommande på öppet hav (Jurvelius m fl. 1996) och kan ingå i laxens föda (Karlsson m fl. 1999; Jacobson m fl. 2018).

2.4.4 Laxens kapacitet att ta byten av olika storlek

Hypotesen om optimal storlek på bytesdjur härstammar främst från studier av laxfiskar i sötvatten, där detaljer om deras födobiotologi är välkända. På grund av den energetiska fördelen med att äta större byten (Kerr 1971; Wankowski & Thorpe 1979) växer laxfiskar snabbare när dessa finns tillgängliga (Martin 1970; Trippel & Beamish 1993; Mittelbach & Persson 1998). En långsam tillväxt hos laxfiskar beror vanligen på brist på lämpliga byten som är tillräckligt stora för att upprätthålla god tillväxt (Kerr 1971). Övergången från att äta evertetrater till energirik fisk i havet är därför av stor vikt för att laxens fulla tillväxtpkapacitet ska kunna uppfyllas (Thurrow 1968).

För att bedöma den storleksberoende interaktionen mellan lax och dess byte uppskattade Jacobson m fl. (2018) förhållandet mellan laxens storlek och deras bytesdjur från maganalyser (figur 7). Förhållandet skattades genom att anpassa linjära regressions samband till de minsta, genomsnittliga och maximala totala längden på byten som konsumeras av lax i storleksintervallet 30–120 cm. För analyserna i nästa stycke antas att sambandet mellan laxens storlek och bytesstorlek är fortsatt linjära ned till 10 cm längd (figur 7). Keeley & Grant (2001) sammanställde via litteraturstudier storlekssambandet mellan predator och byte för flera olika arter av laxfisk i sjöar och hav. De fann att många arter valde storlekar på bytesfisk som låg nära Damsgård' s (1995) modell för maximal gapstorlek hos öring (Figur 7). För analysen i nästa stycke antas att lax föredrar byten som ligger vid maximal längd enligt Jacobson m fl. (2018).

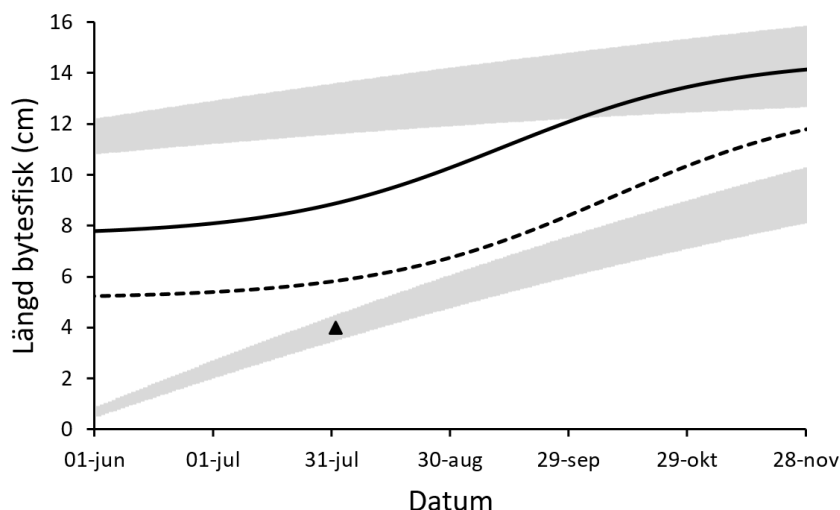


Figur 7. Samband mellan längd på lax (predator) och längd på bytesfisk. Heldragna linjer kommer från en födovalsstudie på lax av Jacobson m fl. (2018). Max står för maximal bytesstorlek, medel för medelstorlek och min för minsta bytesstorlek hos lax i Östersjön. Streckad linje anger maximal bytesstorlek för öring (*Salmo trutta*) (Damsgård 1995).

2.5 Födointag och överlevnad

2.5.1 Bytesstorlek

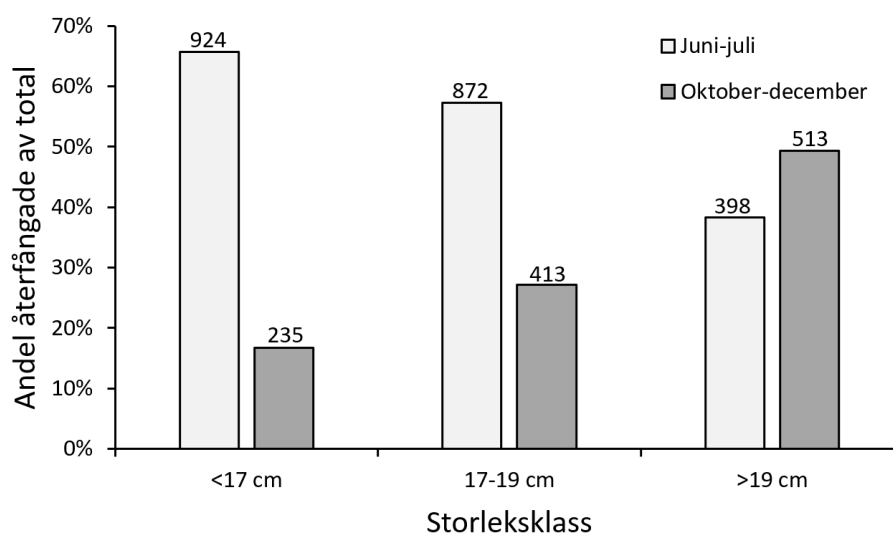
Om man utgår från att strömming är post-smoltens huvudsakliga födoval vad gäller bytesfisk i Bottenviken och Bottenhavet ger det följande teoretiska scenario. Under maj till juli saknas årsyngel av strömming i pelagialen och ettårig strömming är för stor för post-smolten. Oavsett kroppslängd är all post-smolt tillräckligt stora för att kunna äta strömmingsyngel när de blir tillgängliga i pelagialen vid månadsskiftet juli-augusti (figur 8). Teoretiskt borde därför all post-smolt uppvisa god tillväxt från och med början av augusti. Som tidigare beskrivits sker dock inte tillväxtökningen förrän mot slutet av augusti eller en bit in i september för smolt mindre än 17 cm vid utsättningen. Smolt större än 19 cm svarar dock tidigt på tillgången av strömmingsyngel och växer mycket snabbt från början av augusti. Från mitten av september är det troligt att en del av post-smoltpopulationen är tillräckligt stora för att kunna välja ettårig strömming som föda (figur 8). Vid denna tid har sannolikt fler individer även blivit mer erfarna som predator och effektiva att fanga byten.



Figur 8. Det övre grå fältet visar den ettåriga strömmingens längdutveckling under maj till sista november i Bottenviken och med en skattad variation i längd. Det nedre grå fältet visar längdutvecklingen hos strömmingsyngel i samma havsområden. Tillväxten beräknas starta den 1 juni när äggen kläcks. Svart triangel anger tidpunkt när ynglen beräknas vara ca 4 cm långa och vandrar till ett mer pelagiskt habitat. Helden linje visar maximal längd på byten för smolt större än 19 cm och streckad linje visar smolt mindre än 17 cm (Jacobson m.fl. 2018). Data på post-smoltens längd har modellerats via logistisk regression för individer mindre än 17 cm ($n=1407$) och individer större än 19 cm ($n=1040$).

2.5.2 Återfångst av post-smolt över tid

Merparten av smolt som var mindre än 17 cm vid utsättningen återfångas under juni och juli, medan andelen är låg under oktober till december (figur 9).



Figur 9. Andel återfångade individer av det totala antalet återfångade per storlekssklass. Ljusgrå staplar visar återfångst i juni och juli, medan mörkgrå staplar visar återfångade under oktober till december. Siffror ovan staplar anger antal återfångade individer.

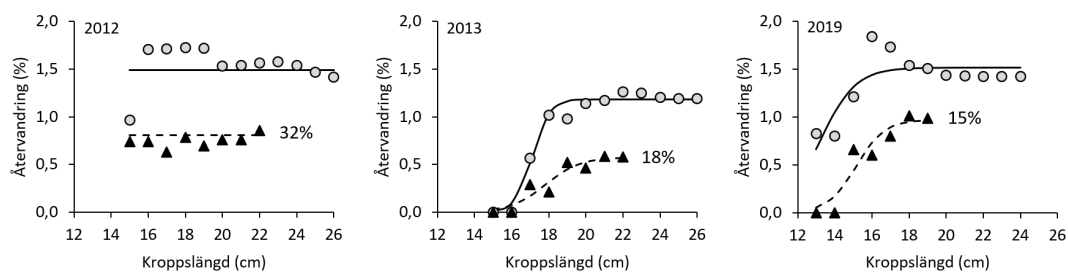
Ett liknande mönster kan ses för smolt i storleken 17–19 cm, med en något större andel som återfångas under hösten jämfört med den mindre smolten. Ett troligt scenario är därför att medelstorleken för kvarvarande individer som återfångas ökar över tid i takt med att de som växer dåligt försvinner, vilket påverkar bilden av snabbt ökande tillväxt i augusti och september. I realiteten är det snarare variationen i tillväxt som minskar. Smolt större än 19 cm har ett mer jämnt fördelat mönster med ungefär lika stor andel som återfångas tidigt som sent på säsongen (figur 9).

2.5.3 Tidigt könsmogna hannar

Tidig könsmognad hos lax är vanligt förekommande bland hannar i odling. Graden av könsmognad varierar mellan år och mellan kompensationsodlingar. I en studie av Alanära m fl. (2014) var andelen könsmogna hannar som lägst i Hedens kompensationsodling med 10 % och som högst i Älvkarleby odling med 72 %. Tidig könsmognad förekommer även i naturen ((Hutchings & Jones 1998), men andelen är vanligen mycket högre i odling till följd av de goda tillväxtförutsättningarna (Alanära & Persson 2021).

Individer som blir könsmogna lägger mycket av sin energi på könsmognadsprocessen och att utveckla gonader i stället för att öka kroppsstorleken (Berglund m fl. 1991; Whalen m fl. 1999). Detta leder till stora skillnader i längd mellan mogna och omogna individer, samt att andelen tidigt könsmogna hannar är starkt överrepresenterade i de mindre storleksklasserna (Alanära & Persson 2021). Olika studier med märkt odlad laxsmolt har visat att återfångst och överlevnad är signifikant lägre hos hannar som varit könsmogna i odling jämfört med omogna individer (Lundqvist m fl. 1988; Lundqvist m fl. 1994; McKinnell & Lundqvist 2000). Den lägre havsöverlevnaden har föreslagits vara kopplad till en dålig anpassning till saltvatten, d v s ofullständig smoltifiering (Lundqvist m fl. 1988; Vehanen m fl. 1993; McKinnell & Lundqvist, 2000; Kallio-Nyberg m fl. 2009). Kallio-Nyberg m fl. (2009) visade att havsöverlevnaden även delvis var kopplad till längden vid utsättning; omogen smolt mindre än 25 cm uppvisade högre havsöverlevnad jämfört med hannar som varit tidigt könsmogna. I en senare studie visade Kallio-Nyberg m fl. (2011b) att havsöverlevnaden hos tidigare könsmogna hannar i Finland var positivt korrelerad med storleken på fisken och att de vid en storlek av 21 cm hade lika bra överlevnad som tidigare omogna individer. Det positiva sambandet med storlek kan i sig vara relaterat till en högre grad av smoltifiering och därmed bättre anpassning till ett liv i havet (Berglund m fl. 1992; Virtanen m fl. 1991). Det har även förts fram teorier om att de i högre grad stannar i älven efter utsättning med ökad risk för predation (Eriksson m fl. 1987; Lundqvist m fl. 1994).

Data på återvandrande PIT-tag märkt tvåårig smolt i Umeälven visar att havsöverlevnaden är ungefär hälften så bra för individer som varit köns mogna i odlingen innan utsättning jämfört med omogna individer (figur 10, Alanärä m fl. 2017). Det generella sambandet mellan kroppsstorlek och havsöverlevnad är relativt lika mellan omogna och tidigare köns mogna individer (figur 10). Mönstret avviker därmed från tidigare erfarenheterna i Finland (Kallio-Nyberg m fl. 2011b), där havsöverlevnaden för tidigare köns mogna hannar är generellt lägre oavsett storleksklass. Ibland saknas ett tydligt samband mellan kroppsstorlek och havsöverlevnad, vilket kan vara en effekt av mellanårsvariation i födotillgång (figur 10). För lax som sattes ut 2013 och 2019 påverkades återvandring från havet av både smoltens storlek och köns mognad (Alanärä m fl. 2017).



Figur 10. Kumulativ återvandring från havet av PIT-tag märkt tvåårig smolt i olika storleksklasser från Umeälven utsatta under 2012, 2013, samt 2019. Åren är utvalda baserat på ett stort antal PIT-tag märkta individer. Data från 2012 ($n=10\,478$) och 2013 ($n=7965$) kommer från Alanärä m fl. (2017) medan data från 2019 ($n=20\,452$) är tidigare opublicerat. Grå cirklar representerar smolt som inte varit köns mognen i odling innan utsättning och mörka trianglar tidigare köns mogna individer. Procenttal i figurerna anger andel köns mogna av total antal PIT-tag märkta hannar.

Oavsett orsak till sämre överlevnad så har tidig köns mognad i odling en betydande inverkan på det övergripande sambandet mellan smoltens kroppsstorlek och havsöverlevnad. Tidig köns mognad förekommer inte bland ettårig smolt, utan den svaga havsöverlevnaden för dessa är troligen främst kopplad till kroppsstorlek. Sammantaget är kunskapsläget vad gäller havsöverlevnad hos tidigare köns mogna hannar relativt låg och mer vetenskap behövs rörande deras beteende och fysiologi efter utsättning.

Även en påbörjad köns mognad kan inverka på fiskens tillväxt och överlevnad i havet. Köns mognad startar ca ett år innan lek (Thorpe m fl. 1998), vilket innebär att laxsmolt kan ha påbörjat processen hösten innan utsättning kommande vår. Köns mognad är svår att visuellt observera i samband med utsättningen därför att gonaderna inte hunnit växa till sig. I en studie där laxsmolt hölls kvar i odlingen fram till början av juli hade 80% av de tvååriga hannarna och 10% av de ettåriga hannarna små men fullt synliga gonader (Alanärä & Persson 2021). Tvååriga hannar som påbörjat köns mognad uppvisade även signifikant lägre nedströms riktad vandring jämför med omogna individer, vilket indikerar att beteendet

påverkats. Könsmognadsprocessen inhiberas troligen om födosituationen under försommaren är dålig i havet (Thorpe m fl. 1998). Med tanke på den rådande födosituationen i Bottenviken och Bottenhavet under försommaren är det sannolikt få individer som kan uppvisa ett energiintag som gör att könsmognaden fortskrider framemot hösten. I en finsk studie på odlad tvåårig laxsmolt återvandrade 11% av hannarna till hemälven efter en sommar i havet (Orell m fl. 2017), vilket visar att könsmognad kan vidareutvecklas om tillväxten varit god. Även i svenska kompensationsodlingar förekommer denna kategori av återvandrande lax, men de är mycket ovanliga (Alanärä & Persson 2021). Den övergripande effekten på populationsnivå av en påbörjad könsmognad för havsöverlevnad är dock okänd i dagsläget.

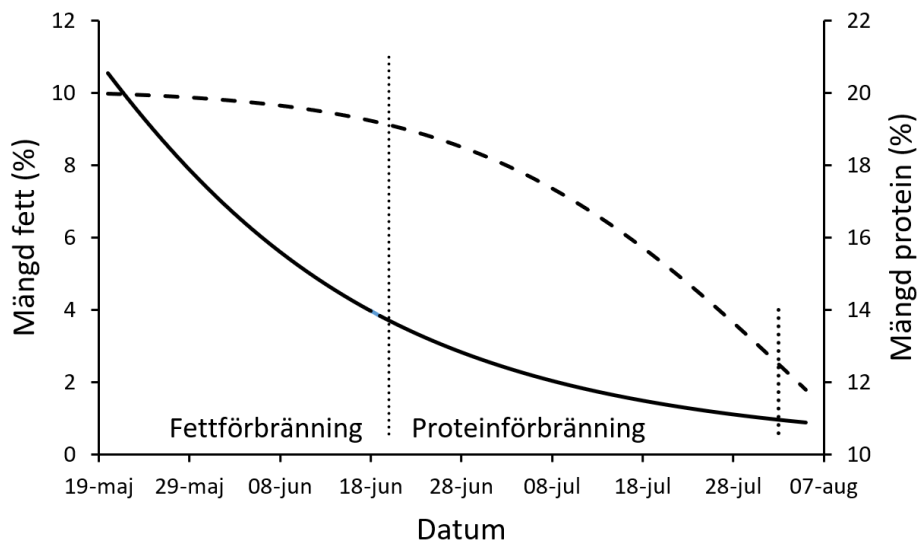
2.5.4 Svält

Efter en lång tillväxtperiod i odling med obegränsad födotillgång så har odlad smolt en mycket god energistatus i samband med utsättningen. Konditionsfaktorn för odlad smolt ligger vanligen runt 1,1–1,3⁴ vid utsättningen (Alanärä & Persson 2021), vilket motsvarar en energistatus på i medeltal 8,5 kJ per gram fisk (Persson m fl. 2018a). Vild laxsmolt har inte samma möjligheter att bygga upp energilager och en lång vinter med begränsad tillgång på mat förbrukar en del av reserverna innan de vandrar mot havet. Konditionsfaktorn för vild smolt från Vindelälven ligger i medeltal på 0,95 under vandringen till havet (Alanärä 2025), vilket motsvarar en energistatus på 5,9 kJ per gram fisk. Vild fisk har således mycket små energireserver att leva på vid ankomsten till havet och de behöver snabbt komma i gång att hitta byten med bra energiinnehåll.

Vid långvarig svält kan energistatusen sjunka så lågt att vitala kroppsfunktioner slutar att fungera och att fisken riskerar att dö. Persson m fl. (2018a) visade att gränsen för överlevnad hos juvenil lax låg på ca 3,5 kJ per g, vilket motsvarar en konditionsfaktor på 0,65. Ett liknande tröskelvärde för smolt (3,47 kJ/g) erhöll Wilson m fl. (2021) på Indianlax (*Oncorhynchus nerka*). Under perioder av svält använder fiskar till en början främst fett som energikälla och börjar senare mobilisera ökande mängder protein som energikälla när kroppens fetter minskar (Black & Love 1986; Persson m fl. 2018a). Persson m fl. (2018a) visade att brytpunkten för skiftet från fett- till proteinförbränning låg vid en energistatus av ca 6 kJ per gram (figur 11). Ökad användning av protein (muskler) som energikälla resulterar i en snabbare minskning av kroppsmassa (Caldarone m fl. 2012) och kan äventyra vitala vävnadsfunktioner, vilket slutligen leder till död (Castellini & Rea 1992). Fiskens simkapacitet reduceras när muskelmassan minskar (Martinez 2003), vilket starkt försämrar förmågan till snabba och uthålliga förflyttningar (Wilson m

⁴ Konditionsfaktorn är baserad på fiskens gaffellängd.

fl. 2021) samt potential att fånga byten. Dessutom är fisken mer såbara för predation när de börjar förbränna muskler till energi (Plaut 2001; Wilson m fl. 2021).



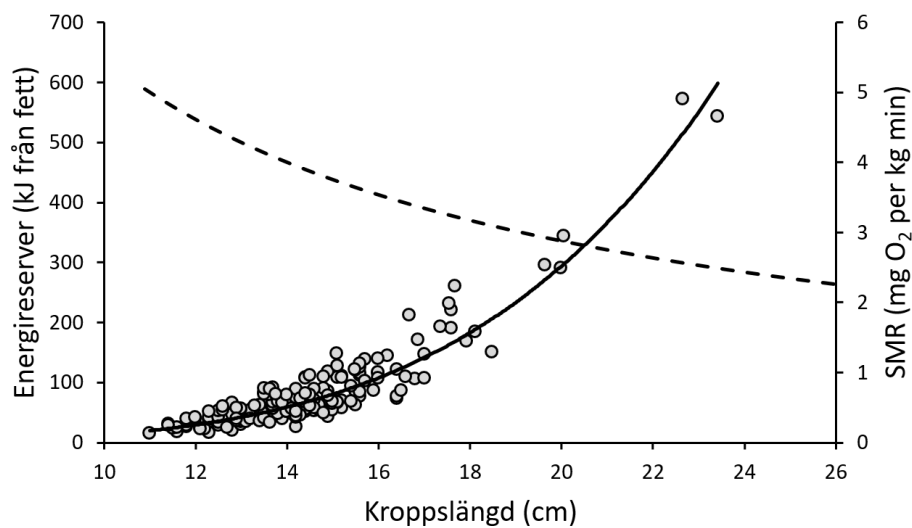
Figur 11. Samband mellan tid efter utsättning och andel fett av kroppsvikt (heldragen linje) respektive andel protein av kroppsvikt (streckad linje) vid total svält (data efter Persson m.fl. 2018a). Information om den teoretiska beräkningen av svält ges i fotnot 5. Lång punktstreckad vertikal linje anger brytpunkt för fett- respektive proteinförbränning (6 kJ per gram fisk). Kort punktstreckad vertikal linje anger teoretisk tidpunkt för död vid total svält.

En teoretisk beräkning av energistatus vid total svält visar att det tar 60–70 dagar för post-smolt att förbruka sina energireserver så att de riskerar att dö⁵. Tidsmässigt sammanfaller det med slutet på en ca två månader lång period där en stor del av populationen uppvisar låg tillväxt. Baserat på beräkningen av energiförlust vid svält infaller skiftet från fett- till protein-förbränning mot slutet av juni (figur 11), vilket som beskrivs ovan får konsekvenser för post-smoltens förmåga att fånga byten och undvika predation. Även om post-smolt har ett visst födointag så behöver det inte leda till tillväxt, men det förskjuter förbrukningen av kroppens energireserver. Tidpunkten för död till följd av svält kan därför variera mycket mellan individer.

Större fiskar har större sannolikhet att överleva en period av svält än små fiskar. Två fysiologiska processer ligger till grund för denna storleksskillnad i svältuthållighet; energireserverna ökar och den specifika metaboliska hastigheten (standard metabolic rate, SMR) minskar med ökande kroppsstorlek hos fisk (figur 12). Mängden fett hos laxfisk ökar med ökande kroppsstorlek givet att de inte är

⁵ Fiskars förlust i vikt (energistatus) vid långvarig svält varierar beroende på art mellan 0,2–1,1 % per dygn (McCue 2010). Det totala energiinnehållet i en 35 g smolt beräknas till 300 kJ och förlusten i vikt vid total svält anges till 0,7 % per dygn baserat på relativt höga vattentemperaturer under sommaren. Givet att individens längd är densamma vid svält används den dagliga viktnedgången till att beräkna konditionsfaktor och energistatus.

födobegränsade (Post & Parkinson 2001; Biro m fl. 2004). En stor smolt har således med sig större energireserver från odlingen jämfört med en liten smolt. SMR är ett direkt mått på fiskens energikostnad för underhåll och funktion av kroppen. Mindre individer av laxfisk har högre relativ metabolism jämfört med större individer (Shuter & Post 1990; Forsberg 1994; Schultz & Conover 1999; Post & Parkinson 2001), vilket gör att de förbrukar sina energireserver snabbare vid en svältsituation (Paloheimo & Dickie, 1966; Miranda och Hubbard, 1994). En rad vetenskapliga studier har visat att små individer är mer känsliga för svält och riskerar att dö tidigare än större individer (Simpkins m fl. 2004; Biro m fl. 2004; Wilson m fl. 2021).



Figur 12. Samband mellan kroppsstorlek och inlagring av fett (energi) hos laxsmolt (grå cirklar och heldragen linje, data från Persson m fl. 2018a). Samband mellan kroppsstorlek och standardiserad metabolisk hastighet (SMR) för post-smolt av lax vid en temperatur av 12°C (streckad linje, efter Forsberg 1994).

Återfångster av post-smolt i olika storleksklasser under det första halvåret i havet indikerar att det finns ett storleksrelaterat samband mellan tid i havet och överlevnad (figur 9). Till följd av mindre individers sämre förmåga att tåla en svältsituation så svälter sannolikt en större andel ihjäl och/eller att de på grund av sin dåliga fysisk status blir uppätta av predatorer.

2.6 Implikationer för dagens ett- respektive tvååriga smolt

2.6.1 Analys av tillväxt och födosituation

Tyvärr saknas idag återfångster av individmärkt kompensationsodlad ett- respektive tvåårig smolt i havet. Vi har således inga data på post-smolt tillväxt under det första halvåret i havet. Det som finns tillgängligt är återvandring av PIT-tag märkt fisk från Umeälven under perioden 2011–2019 (Alanärrä 2025). Som redovisats inledningsvis i denna rapport är återvandring eller havsöverlevnad mycket låg för ettårig smolt (figur 2). Tvåårig smolt har en tydligt storleksberoende havsöverlevnad jämförbar med tvåårig smolt under perioden 1960–1984.

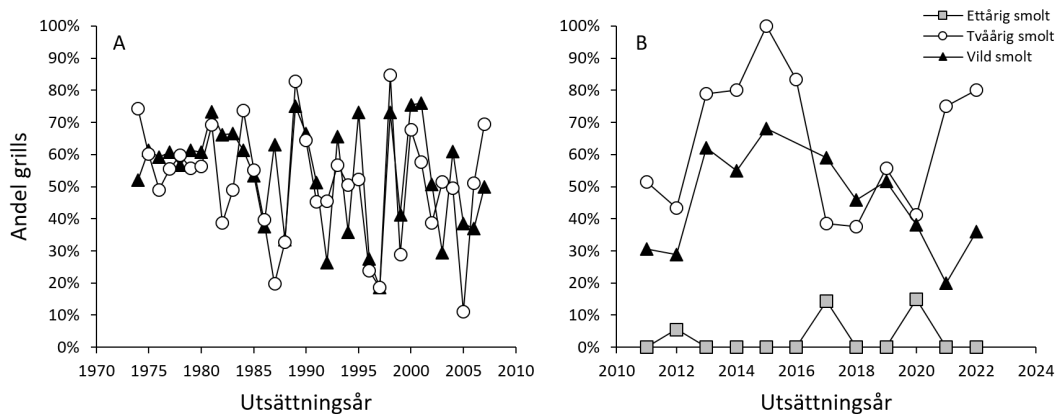
I figur 8 visas den teoretiska storleken på bytesfisk som post-smolt mindre än 17 cm och större än 19 cm är kapabel att fånga under det första halvåret i havet. De valda storleksindelningarna i figuren representerar väl längden på dagens ettåriga (<17 cm) respektive tvååriga (>19 cm) smolt. Det är rimligt att anta att de processer som påverkar sambandet mellan kroppsstorlek och havsöverlevnad för smolt från perioden 1960–1984 även gäller för smolt utsatta under 2011–2019.

Även om bägge årsklasserna är fullt kapabla att äta yngel av strömming när de börjar förekomma i pelagialen mot slutet av juli så finns en risk, som diskuterats i tidigare, att en svältsituation under juni och juli drabbar den ettåriga smolten hårdare. En annan viktig skillnad mellan årsklasserna är att tvåårig post-smolt har en kroppsstorlek som möjliggör att de kan börja äta ettårig strömming under det första halvåret i havet (Salminen m fl. 2001), vilket ger en bredare bas av bytesfiskar under sensommar och höst.

2.6.2 Tillväxt och könsmognad som grills

En stark indikation på tillväxtsituationen i havet under den första sommaren är andelen lax som återvandrar som grills. Könsmognad hos lax initieras på hösten ungefär ett år innan lek (Thorpe m fl. 1998). Processen är energikrävande vilket innebär att fisken måste ha en period av god tillväxt innan könsmognad kan starta upp. Andelen lax som blir könsmogen efter en vinter i havet (grills) är positivt korrelerad med tillväxten under sensommar och höst året innan lek (Friedland & Haas 1996; Jonsson m fl. 2012; Piou m fl. 2015). Individer som blir könsmogna som grills har också en högre energistatus ett år före lek jämfört med individer som inte blir könsmogna som grills (Jonsson m fl. 2012). Fettreserverna är en förutsättning för att individen skall kunna utveckla gonader kommande sommar och höst (Thorpe m fl. 1998).

Andelen grills av återvandrande lax för tvåårig smolt från Norrfors kompensationsodling i Umeälven ligger i genomsnitt på ca 50 %, vilket är jämförbart med vild smolt från Vindelälven (figur 13). Variationen i andel grills mellan år är mycket stor för både tvåårig odlad smolt och vild smolt, samt att de i hög grad samvarierar. En låg andel grills indikerar dåliga tillväxtförhållanden under det första halvåret i havet. Sambandet störs dock något av den sjukdomsproblematik som rått under lång tid, det har dels varit M74 (ICES 2024), dels ”red skin disease” under 2010-talet (Weichert m fl. 2021). Dessa sjukdomstillstånd slår främst på individer med mer än en havsvinter, vilket gör att andelen grills vissa år kan bli oproportionerligt högt.



Figur 13. Andel grills bland återvandrande lax från havet för (A) lax registrerad i Stornorrfor fisktrappa under perioden 1974–2007, samt (B) PIT-tag märkta smolt som var utsatta under 2011–2022. Vita cirkelar anger tvåårig smolt, svarta trianglar vild lax och grå fyrkanter ettårig smolt. PIT-tag märkt fisk härrör från olika forskningsprojekt som SLU genomfört under perioden, driftmärkning av fisk som genomförts av Vattenfall AB, samt vild smolt från Vindelälven. Data på vild smolt under 2011–2022 är insamlat inom EU:s datainsamlingsförfordning av SLU på uppdrag av Havs- och Vattenmyndigheten.

Att odlad tvåårig smolt har en reaktionsnorm för könsmognad som är mycket lika den för vild smolt kan tas som ett bevis på att tillväxtförutsättningarna för en del av populationen är mycket god under sensommar och höst.

Förekomsten av grills bland ettårig smolt från Umeälven under perioden 2011–2024 är låg, mycket nära noll (3 %) i genomsnitt (figur 12). Detta pekar på att tillväxten under första sommaren i havet är begränsad och att de saknar förutsättningar att bygga upp tillräckligt stora energireserver för att initiera könsmognad. En konsekvens av utebliven könsmognad som grills är att tiden i havet förlängs med minst ett år. Även om dödligheten i havet minskar över tid och med storlek på fisken så leder det till ett ökat totalt bortfall. Man kan således förvänta sig en något sämre havsöverlevnad enbart på grund av att ettårig smolt i genomsnitt stannar ett år extra i havet jämfört med tvåårig smolt.

2.6.3 Födoresursen idag

Mycket talar för att födoresursen har en stark inverkan på överlevnad hos post-smolt av lax i havet. Oavsett storlek eller ålder så är odlad post-smolt extremt beroende av strömmingsyngel som den primära källan till föda under den första sommaren i havet. Mäntyniemi m fl. (2012) argumenterade för att rekrytering av strömmingsyngel i Bottenhavet till viss del kan förklara skillnader i mellanårsvariation för post-smoltöverlevnad. Kallio-Nyberg m fl. (1999) visade på mindre återfångster av post-smolt i Bottenhavet under år med svag rekrytering av strömming. Problemet för post-smolt är både en fråga om mängd strömmingsyngel och timing för när de blir tillgänglig i pelagialen. Det kan vara så att timingen är viktig eftersom en stor del av post-smoltpopulationen är i dålig konditionen och i stort behov av näringsrik föda i slutet på juli. Än mer kritisk blir situationen givetvis om rekryteringen av strömmingsyngel är svag.

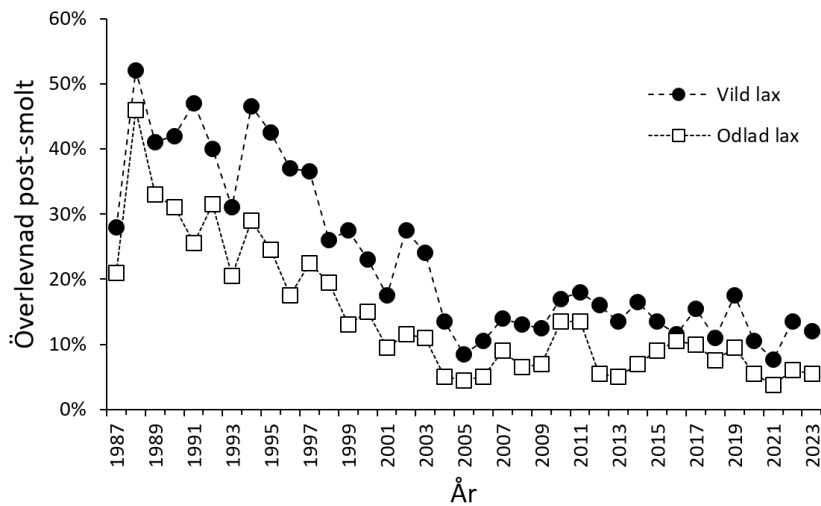
Fisket efter strömming i Bottenviken och Bottenhavet ökade starkt från början av 2000-talet till idag (ICES 2023). Under motsvarande period skedde en betydande minskning i biomassan av lekfisk, men nedgången verkar ännu så länge inte påverka rekryteringen av nya individer i någon större utsträckning (ICES 2023). En uppföljning av provfiske efter strömming som genomfördes under 1970- och 1980-talen på kusten vid Forsmark i Bottenhavet visade 2022 en tydlig minskning av fångsterna (Bergström m fl. 2023). Det är enbart data från ett år men kan tas som en indikation på att kustpopulationer av strömming minskat på senare tid. Under 2024 har det i olika medier rapporterats om minskade fångster efter strömming i det kustnära fisket i Bottenviken och Bottenhavet, och där orsaken vanligen kopplas till överfiske. Här behövs dock mer vetenskapliga uppföljningar av strömmingspopulationerna för att med säkerhet kunna uttala sig om storleken på dessa.

En faktor som starkt förändrats över tid är den generella post-smoltöverlevnaden i havet (figur 14). Inom ramen för ICES⁶ arbete med att beskriva statusen för alla vilda och odlade laxpopulationer i Östersjöregionen modelleras även överlevnad för post-smolt. Enligt ICES (2024) låg den beräknade post-smoltöverlevnaden för kompensationsodlade populationer på 31% i genomsnitt under perioden 1987–1992, medan den under 2011–2023 hade minskat till 7,6%.

Den beräknade post-smoltöverlevnaden är nästan dubbelt så hög hos vild smolt jämfört med odlad (figur 14), vilket förstärker bilden av att odlad smolt har brister med avseende på både anti-predator- och födobeteende. Post-smoltöverlevnaden

⁶ International Council for the Exploration of the Sea. ICES är en mellanstatlig organisation för marin forskning som tillgodoser samhällets behov av opartiska bevis på tillståndet och den hållbara användningen av våra hav och oceaner.

för vild lax har i likhet med odlad lax minskat drastiskt över tid, vilket indikerar att födosituationen generellt har förändrats till det sämre och/eller att predationsrisken ökat.



Figur 14. Beräknad post-smoltöverlevnad för vild och odlad lax under perioden 1987–2023 (modifierat efter ICES 2024).

3. Predationsrisk

Dödligheten under smolt- och den tidiga post-smoltvandringen kan vara betydande⁷. Denna fas är helt klart ett kritiskt skede och en flaskhals i laxens livscykel. I en omfattande litteraturgenomgång visade Thorstad m fl. (2012) att den naturliga dödligheten varierade mellan 0,3–7% per km under vandringen i älven, 0,6–36% per km i mynningsområdet och 0,3–3,4% per km i havet. De konkluderar att älvmynningar är de farligaste miljöerna, och omfattar de avsnitt i vandringen som har den högsta dödligheten. Variationer i dödlighet mellan studier visar tydligt på skillnader mellan platser, år och grupper av fiskar. Många studier är också baserade på ett litet antal individer, enstaka år och odlad fisk, vilket kan bidra till den observerade variationen. Dödligheten varierade mer mellan studier i älvmynningar, vilket sannolikt återspeglar att det finns en stor variation i deras egenskaper. En typ av utsättning som inte är vanligt förekommande i litteraturstudien av Thorstad m fl. (2012) är kompensationsodlad smolt. De avviker i en viktig aspekt i och med att stora mängder fisk vanligen sätts ut vid ett tillfälle och i ett begränsat område. Själva utsättningsförfarandet kan skapa en situation där predatorer lockas till området, vilket kan leda till en hög grad av predation om smoltvandringen inte startar omgående.

I detta avsnitt redovisas olika faktorer eller egenskaper som påverkar smoltens överlevnad efter utsättning, samt vilka predatorer som kan orsaka störst dödlighet under vandring i älv, mynningsområdet och hav.

3.1 Förutsättningar för predation på vandrande smolt

Miljöfaktorer som ökar bytesdjurens exponering för predation (t.ex. vattenföring och grumlighet). Persson m fl. (2018b) visade att tiden i älven efter utsättning för laxsmolt starkt påverkade predationsrisken och att ökade flöden ökade fiskens vandringshastighet och reducerade därmed tiden i älven. I en studie från Norge visade Hvidsten & Hansen (1988) att laxsmolt som sattes ut vid höga vattenflöden

⁷ För en detaljerad, vetenskaplig, genomgång av predationsrisk för smolt och post-smolt se Thorstad m fl. (2012) A critical life stage of the Atlantic salmon *Salmo salar*: behaviour and survival during the smolt and initial post-smolt migration. Se även Hostetter m fl. (2023) A Review of Factors Affecting the Susceptibility of Juvenile Salmonids to Avian Predation

hade högre återvandring från havet, vilket indikerar reducerad dödlighet i älven. I samband med ökade flöden ökar vanligen grumligheten i vattnet (Davies-Colley & Smith 2001), vilket är positivt för den vandrande smolten då risken att upptäckas av predatorer minskar (Ward m fl. 2016).

Miljöfaktorer som ökar tillgången på alternativa byten minskar mottagligheten för predation. Vid själva utsättningstillfället i älven av kompensationsodlad lax finns vanligen få andra bytesfiskar i större mängder. I takt med att smolten vandrar mot havet ökar mängden alternativa byten och vid mynningsområdet kan andelen vara stor. Även om det finns få bevis för att rovdjur migrerar till älvmynnningar för att dra nytta av den säsongsbetonade pulsen, kan marina fiskar och fåglar äta en betydande andel av postsmolten (Hvidsten och Lund 1988; Jepsen m fl. 2006; Thorstad m fl. 2011). I mynningsområdet för älven Surna (mellersta Norge) var torsk inblandad i 25 % av smoltdödligheten (Hvidsten och Møkkelgjerd 1987). Alternativa byten kan buffra predation på smolt, till exempel i Tana älvs mynning (Nordnorge), där förmodade rovdjur främst åt sill (Svenning m fl. 2005).

Rumsliga faktorer som påverkar mottagligheten för predation. Kompensationsodlad laxsmolt sätts ut i olika älvar och där miljön de möter kan variera mycket. Rovdjur, som gädda, kan samlas vid flaskhalsar i migrationen för att rikta in sig på smolt (Kennedy m fl. 2018). Exempel på flaskhalsar i kraftverksutbyggda vattendrag är dammar, torrfårar och fiskvägar. I samband med dessa strukturer kan smoltens vandring stanna upp och försenas. Även sektioner i vattendraget med varierande vattenflöden kan påverka vandringen. Persson m fl. (2018b) visade att smolten hade högre vandringshastighet i en långsamt strömmande sektion jämfört med en snabbt strömmande sektion, vilket sannolikt var ett resultat av tvekan att gå in i sektioner med snabbt flödande och turbulent vatten.

Ett ökat antal byten minskar en individs mottaglighet för predation. Att vandra i stim är ett sätt för individen att minska risken för predation. I en studie av Alanärä m fl. (2021) studerades stimbeteendet hos laxsmolt. I en semi-naturell vandringsbassäng simmade de ca 50% av tiden i mer eller mindre löst formerade stim. Efter utsättning i en bäck försvann dock stimbeteendet helt och de lämnade bäcken var och en för sig. Få har studerat stimbeteendet hos vild laxsmolt, men Jonsson & Jonsson (2011) visade att de under vandringen samlas i stim av varierande storlek. Svårigheten att upprätthålla ett stimbeteende efter utsättning hos odlad laxsmolt kan ha en negativ inverkan på överlevnaden i älven. Hvidsten & Johnsen (1993) visade att odlad laxsmolt hade högre havsöverlevnad om de sattes ut i samband med att stora stim av vild smolt passerade i älven. Det är möjligt att

den odlade fisken följer de vilda stimmens beteende och att deras överlevnad därmed förbättras.

Ökat antal bytesdjur ökar mottagligheten för predation på grund av rovdjurens funktionella respons (ökad konsumtion av laxfiskar per capita) och/eller numerisk respons (ökad antal enskilda rovdjur). Vandrande laxsmolt är en mycket tidsbegränsad resurs som endast är tillgänglig för rovdjur i älven och mynningsområdet under en kort tid. Utsättningsstillfället är en särskilt utsatt period eftersom stora mängder fisk sätts ut i ett begränsat område under en kort tid. Detta ger förutsättningar för predatorer att lockas till området och om fiskarna dessutom stannar kvar på utsättningslokalen under en period ökar risken för predation starkt.

Mottagligheten för predation ökar i takt med att antalet rovdjur ökar (t.ex. antalet individer som besöker en koloni). Kolonier av djur och då främst fågelkolonier i närheten av utsättningslokalen kan utgöra en påtaglig risk för predation. Ett ökat avstånd mellan utsättningslokal och kolonier av t ex skarv och måsfåglar minskar risken för predation (Hostetter m fl. 2023).

Mindre och större byten är relativt sett mindre mottagliga för predation. Många predatorer har en maximal storlek på bytet som de kan/vill fånga. Det kan dels vara att predatorns gapbredd begränsar hur stort byte den kan ta, dels att stora byten tar lång tid att fånga och svälja vilket kan leda till ett icke optimerat energiintag. Små bytesdjur kan vara svårare att upptäcka och energikostnaden för fångst kan vara relativt hög i relation till energin som födan ger.

Smolt i försämrad kondition (t.ex. skadade, sjuka, stressade) är mer mottagliga för predation. Hantering och transport initierar vanligen en kraftig stressrespons hos laxfiskar (Specker & Schreck 1980; Nikinmaa m fl. 1983; Maule m fl. 1988; Schreck m fl. 1989; Barton & Iwama 1991). En studie på odlad laxsmolt i Norge visade att stresshormonet kortisol ökade drastiskt i samband med hävning och lastning i en transportbil, samt fortsatte att öka under transporten. En timme efter transport var kortisolnivån upp till 15 gånger högre än före hävning och den fortsatte att vara hög 48 timmar efter transport (Iversen m fl. 1998). Flera studier har visat att plasmakortisolnivåerna hos laxfiskar kan vara förhöjda från några dagar upp till en vecka efter hantering (Barton m fl. 1980; Specker & Schreck, 1980; Maule m fl. 1988; Iversen m fl. 1998; Barton, 2000; Sandodden m fl. 2001). Fiskar med höga nivåer av stresshormon har ett förändrat beteende och är därmed mer utsatta för predationsrisk. En typisk reaktion hos laxfiskar vid akut stress är att söka skydd i närmiljön och hålla sig stilla (Sigismondi & Weber 1988; Brodie m fl. 1991; Vilhunen & Hirvonen 2003). Detta är troligen en adaptiv fördel för den enskilde individen, men i en situation med många frisläppta individer på en relativt

liten yta kan beteendet leda till att predatorer lockas till området och att predationen ökar.

Uppfödning i odlingsmiljö främjar beteendeegenskaper som ökar mottagligheten för predation. Odlad fisk saknar erfarenhet av predatorer och är därför mer utsatta för predationsrisk jämfört med vild fisk (Näslund 2021). Odlad fisk har en medfödd förmåga att reagera på något okänt, men de behöver lära sig vad som är farligt eller inte. Utan denna inläring utsätter de sig för större risker än vild fisk. De vanligaste riskerna är att de exponerar sig mer för predatorer, simmar nära ytan och inte uppsöker skydd vid hotfyllda situationer (Nydén & Alanärrä 2003).

Själva utsättningstillfället kan leda till ökad risk för predation. Utsättningen av smolt kan leda till en stresseffekt på grund av den främmande miljön de möter (Carmichael m fl. 1983; Maule m fl. 1988; Iversen m fl. 1998). Stress från hantering som resulterar i förhöjda kortisolnivåer påverkar fiskens beteende efter utsättning (Ashley, 2007). Ett flertal studier på laxfisk har visat på en hög dödlighet från predation i närheten av utsättningslokalen, vilket kan härledas till att de initialt är desorienterade (Gatch m fl. 2021; Klinard m fl. 2019; Mensinger m fl. 2023; Mensinger m fl. 2025). Om den odlade fisken inte har möjlighet att återhämta sig tillräckligt snabbt i den nya miljön kan det leda till ökad risk för predation (Schreck m fl. 1989; Olla m fl. 1998). Inhägnade områden på utsättningsplatsen som skydd mot predatorer har visat sig ge positiva effekter på överlevnad hos öring (Cresswell & Williams 1983, Jonsson m fl. 1999) och lax (Finstad m fl. 2003). För att stress och kortisolnivåer skall minska bör acklimatiseringen i en skyddad miljö vara i 5–7 dagar innan fiskarna släpps fria (Cresswell & Williams 1983; Jonsson m fl. 1999; Finstad m fl. 2003). Inhägnade områden med fisk som acklimatiseras kan locka till sig predatorer (Fairchild m fl. 2008), varför särskilda åtgärder eventuellt måste vidtas för att eliminera risken för predation.

3.2 Vilka är de viktigaste predatorerna efter utsättning?

Det finns ett relativt stort antal potentiella predatorer på smolt i havsområdena Bottenviken och Bottenhavet, såsom fåglar, sälar och fiskar. Dock finns inga predatorer som enbart specialiserat sig på laxfiskar utan samtliga får anses vara generalister med avseende på bytesval. För en mer övergripande vetenskaplig översikt av potentiella predatorer på lax och hur problem med predation kan reduceras se Falkegård m fl. (2023).

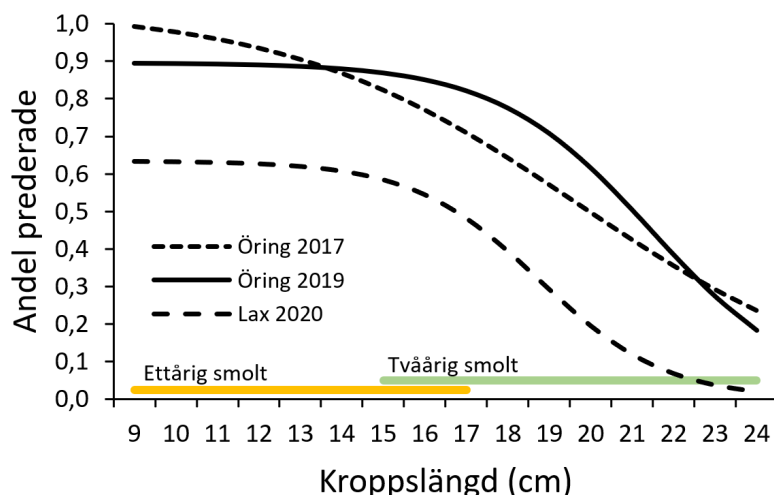
3.2.1 Fåglar

I Sverige förekommer två underarter av storskarv, atlantstorskarv (*Phalacrocorax carbo carbo*) och mellanskarv (*Phalacrocorax carbo sinensis*). I Sverige anses det bara vara mellanskarven som häckar, både längs landets kuster och i sjöar i inlandet (Engström & Wirdheim, 2014). Även atlantstorskarven förekommer regelbundet längs kusterna i Sverige som icke-häckande fåglar, framför allt under vinterhalvåret. Olika arter av skarv lyfts ofta fram som en betydande predator på fisk i rinnande vatten och längs kuster. Häckning i Sverige sker vanligtvis mellan mars och början av augusti (se Lundström m fl. 2023 för en sammanställning av storskarvens ekologi, roll i ekosystemet och effekter på fiskbestånd). Häckningskolonier, vanligtvis på öar, förekommer både i kustområden och i anslutning till sötvattensmiljöer i inlandet. Storskarven anses vara en generalistisk och opportunistisk predator vilket innebär att den är anpassningsbar till variationer i omgivningsförhållanden som miljö, geografi, habitat och födotillgång (Lundström m fl. 2023). Flera studier har beskrivit skarvens predation på laxpopulationer (Warke & Day, 1995; Blackwell m fl. 1997; Dieperink m fl. 2002; Koed m fl. 2006; Boström m fl. 2009; Kennedy & Greer 1988; Harris m fl. 2008): några fann låg påverkan (Boström m fl. 2009; Lyach & Čech 2017), medan andra har föreslagit att vilda laxbestånd kan hotas av skarvar (Jepsen m.fl. 2010; Koed m fl. 2006). En stor litteraturstudie, 603 publikationer, på interaktionen mellan skarv och fisk visar att skarv generellt inte har någon stor påverkan på fiskpopulationer, men att negativa effekter kan uppstå för vissa fiskarter under speciella förhållanden (Ovegård m fl. 2021). I en annan litteraturstudie sammanställdes skarvens predation på lax- och öring-smolt efter utsättning i danska åar och fjordar (Jepsen m fl. 2018). I alla 24 studier visade sig skarvpredationen konsekvent vara över 20 %, med ett medelvärde på 47 % och ett maxvärde på 88 %. Boström m fl. (2009) skattade predationen av storskarv på kompensationsodlad lax- och öring-smolt under 2005–2006 vid kusten utanför Dalälvens mynningsområde till ca 2 %. I en senare studie i samma område (2019–2021) hade dock predationen på smolt ökat med ca 10 ggr, samt att kompensations-odlad smolt var mer utsatt för predation av toppskarv än vild smolt och att öring var mer sårbar än lax (Säterberg m fl. 2023). En orsak till förändringen är att antalet häckande skarvar dubblats i antal, men också att födosituationen i havet kan ha förändrats mellan de två tidsperioderna (Säterberg m fl. 2023). Storskarven lever huvudsakligen av olika arter av fisk i längdintervallet 10 till 30 centimeter (Lundström m fl. 2023). Flera studier har dock visat att skarven i huvudsak tar byten mindre än 20 cm (Lorentsen m fl. 2004; Grémillet m fl. 2006; Čech m fl. 2008; Boström m fl. 2012; Källo m fl. 2020). Om de ovan rapporterade storleksvalen beror på preferens eller bytets tillgänglighet, eller en kombination, är dock i de flesta fall okänt.

Storskrake (*Mergus merganser*) är en vanlig fågel vid kust och älvar i Bottenviken och Bottenhavet. Den är ett dykande rovdjur som lokaliserar sitt byte med synen och därför tenderar att söka föda i klart vatten som är mindre än 4 m djupt. Även Småskrake (*Mergus serrator*) är vanligt förekommande vid kust och älvar i samma regioner. Bägge arterna är generalister och opportunistiska predatorer som i huvudsak äter fisk. Feltham (1995a) visade att småskrakens predation på vild laxsmolt varierade mellan 3–16 % per år i älven North Esk i Skottland. I samma vattendrag var andelen lax i födan hos småskrake störst i början av smoltvandringen (76–91%) och innehöll proportionellt sett mer smolt än senare under vandringen (Feltham 1995b). Feltham & MacLean (1996) fann att medelstorleken på prederad Carlin-märkt laxsmolt av småskrake och storskrake var ca 12 cm, vilket var signifikant mindre än medelstorleken på smolt i älven. Det var små skillnader i bytesstorlek mellan arterna. Studien visar även att vissa skrakindivider sökte upp utsättningslokalen och tog en oproportionerligt stor andel smolt på utsättningsdagen och kort därefter (Feltham & MacLean 1996). Svenning m fl. (2005) visade att storskrake endast fångade ett fåtal laxsmolt i mynningsområdet av Tanaälven, troligen på grund av den höga tätheten av andra fiskarter i området. Enligt Wood (1987) åt storskrakar som födosökte i vattendrag i huvudsak unga laxfiskar, medan de som födosökte i mynningsområdet sällan åt laxfiskar. I mynningsområdet till Halselva i Norge bedömdes storskrake ta ca 2 % av den totala utvandringen av laxfisk till havet (Kålås m fl. 1993).

Skrattmås (*Chroicocephalus ridibundus*), fiskmås (*Larus canus*) och gråtrut (*Larus argentatus*) är fågelarter som är mycket vanliga i akvatiska miljöer i Sverige. Det finns dock relativt få studier på måsfåglars predation på laxfiskars smolt, varav de flesta är från Nordamerika (Hostetter m fl. 2023). Alanrä m fl. (2021) studerade utvandringen av ett- respektive tvåårig öring- och laxsmolt i en bäck som 180 m efter utsättningsplats mynnar i Umeälven. En liknande studie genomfördes på ett- och tvåårig öring ett par år tidigare i samma bäck (Alanrä m fl. 2018)⁸. Området kring bäcken frekventerades främst av skratmås och fiskmås. Upp till en storlek av ca 17 cm låg predation för öring på 80–90 % för att sedan snabbt avta vid större tvååriga fiskar (figur 15). Ett liknande mönster kan ses för laxsmolt med skillnaden att den totala nivån på predationen var lägre. Skillnaden mellan arter förklaras troligen av att öring i större utsträckning stannar kvar en längre tid i bäcken jämfört med lax och därför utsätts för ett högre predationstryck (Alanrä m fl. 2021).

⁸ I bägge studierna sattes 60–90 individer ut vid 12 utsättningsstillfällen under fyra veckors tid. Bäckens grund (20–50 cm djup) och bredden varierar mellan 1–5 m.



Figur 15. Predation av skrattnås och fiskmås på ett- respektive tvåårig öring- och laxsmolt i olika storlek efter utsättning i en bäck med en längd av ca 180 m (data från Alanära m.fl. 2018; Alanära m.fl. 2021). De horisontella färgade strecken anger ungefärlig storleksvariation inom ett- respektive tvåårig smolt.

Garthe & Hüppop (1994) studerade födovalet hos en rad fågelarter i havet genom att kasta ut olika arter av trålfångad fisk i olika storlek, en och en, från akterna av en fiskebåt. Av intresse här är skrattnås, fiskmås och gråtrut samt deras val av storlek på strömming och skarpsill (smoltlik kropp). Storleken på strömming som kastades ut varierade mellan 10 och 32 cm (medel 23,2 cm), medan skarpsillen varierade mellan 8 och 22 cm (medel 12,6 cm). Skrattnås valde strömming i storleken 15–17 cm och skarpsill i storleken 10–14 cm. Fiskmås valde strömming i storleken 12–20 cm och skarpsill i storleken 11–12 cm. En generell iakttagelse för skrattnås och fiskmås är att de föredrog en storlek på fisken som var mindre än medel för strömming och vid medelvärde för skarpsill (Garthe & Hüppop 1994). Gråtrut valde strömming i storleken 11–31 cm och skarpsill i storleken 11–13 cm. Gråtrut är en betydligt större fågel och det är rimligt att de väljer större byten.

3.2.2 Sälar

Östersjöområdet (dvs. Skagerrak, Kattegatt, de danska sunden och själva Östersjön) är hem för tre sälararter – knubbsäl (*Phoca vitulina*), gråsäl (*Halichoerus grypus*) och vikare (*Pusa hispida*) – med olika utbredning, förekomst och beteende (Harding m.fl. 2007; Härkönen m.fl. 2007, 2008; Olsen m.fl. 2010). Alla tre sälararter är generalister och opportunistiska predatorer (Lundström m.fl. 2010; Suuronen & Lehtonen, 2012). Knubbsäl förekommer främst i Skagerrak, Kattegatt, de danska sunden och sydvästra Östersjön (Helcom, 2018). Gråsäl förekommer i hela området, med huvudkoncentration i de norra och mellersta delarna av själva Östersjön, men ökar i antal mot sydvästra Östersjön och Kattegattområdet. I Östersjön finns vikaren bara i de norra och östra delarna.

I en stor litteratursammanställning redovisade Scharff-Olsen m fl. (2019) data på mer än 45 000 otoliter som återfanns från 3147 prover av spillning och sälmagar som samlades in i alla havsområden och de flesta delbassänger i Östersjön mellan 1968 och 2013. Hjorth Scharff-Olsen m fl. (2019) sammanfattar gråsälens bytesval enligt följande: 12 bytesarter som förekom i frekvenser över 5 % i minst en region. Av dessa dominerade pelagiska arter som sill/strömming och skarpsill samt sötvattensarter som sik och siklöja i centrala och norra Östersjön, medan marina bottenlevande arter som torsk, smörbult, svartmunnad smörbult och tobisfiskar dominerade i sydvästra Östersjön och Kattegatt. Omfattningen av predation på lax i Bottenhavet var 0,8% av den totala andelen bytesfiskar.

Stenman & Pöyhönen (2005) fann få bevis för predation på adult lax hos gråsäl som hade drunknat i laxnät i den finska skärgården, medan Jounela m fl. (2006) rapporterade en omfattande förlust av adult lax på grund av sälpredation i södra Bottniska viken. Suuronen & Lehtonen (2012) studerade gråsälens födoval i den nordligaste delen av Bottenviken, till stor del vid den tidpunkt då den vuxna laxen och havsöringen samlas vid kustvattnen för att återvända till älvarna för att leka. Lax som fanns i mag- och tarmkanalen hos gråsäl var i allmänhet äldre och större än havsöringen. Odlad havsöringssmolt verkade mer sårbar för predation av gråsäl under de första veckorna eller månaderna efter utsättningen (Suuronen & Lehtonen 2012).

För vikare är pelagisk storspigg och strömming var de vanligaste bytena i Bottenviken (Stenman & Pöyhönen, 2005; Sinisalo m fl. 2008). Suuronen & Lehtonen (2012) fann ingen lax eller öring i födan hos vikare i Bottenviken.

Post-smolt överlevnaden för lax i havet har gradvis minskat under de senaste 15 åren (figur 14, ICES 2024). Via statistisk modellering föreslog Mäntyniemi m fl. (2012) att nedgången i post-smoltöverlevnad delvis är kopplad till en ökande population av gråsäl och dess predation. Den negativa korrelationen är dock osäker, och det återstår att bekräfta att mönstret återspeglar ett orsakssamband (Mäntyniemi m fl. 2012). Med det menas att siffrorna på predation i modellen måste valideras med hjälp av konsumtionsuppskattningar från studier där gråsälens födointag studerats via t ex maginnehåll.

Sammanfattningsvis är sälens inverkan på laxpopulationer oklar. I Bottenviken och Bottenhavet är det främst gråsäl som utgör en predationsrisk för post-smolt, men skattningarna går från mycket liten inverkan (Suuronen & Lehtonen 2012) till betydande (Mäntyniemi m fl. 2012). Scharff-Olsen m fl. (2019) lyfter fram behovet av mer standardiserade metoder för att studera födavalet hos sälar i Östersjöregionen.

3.2.3 Fiskar

Gädda (*Esox lucius* L.) är en viktig predator i många akvatiska ekosystem på norra halvklotet. Gädda är ett opportunistiskt rovdjur som effektivt kan utnyttja tidsmässiga fluktuationer av bytesfiskar (Mann 1982; Reist 1983; Adams 1991). Höga tätheter efter utsättning av lax kan leda till förändringar i gäddans predationsbeteende, och predationstrycket på nyligt utsatta fiskar kan vara anmärkningsvärt högt. Under den första veckan efter utsättning, tog gädda 29 % av laxsmolten på en älvsträcka av 2,5 km (Kekäläinen m fl. 2007). Studien visade även att gäddans födointag under perioden nästan enbart bestod av smolt. Jepsen m fl. (1998) uppskattade att gädda stod för 56 % av den observerade dödligheten hos smolt som vandrade genom en 12 km lång damm under en 3-veckorsperiod. Hos gädda har man föreslagit att den optimala storleken på bytet är cirka 25–35 procent av gäddans längd (Nursal 1973). I en studie av Kekäläinen m fl. (2007) hade ingen gädda mindre än 40 cm prederat på laxsmolt i storleken 14–21 cm. Det stämmer väl in med rapporterad maximal bytesstorlek hos gädda av Jacobsson m fl. (2019). En 40 cm lång gädda motsvarar en vikt på 0,4–0,5 kg.

Vuxen lax och havsöring (så kallad kelt) kan efter lek stanna kvar i älven under vintern. Fram emot våren har de förbrukat mycket av sina energireserver och är mycket motiverade att söka föda när temperaturen i vattnet ökar. Detta sammanfaller med smoltens vandring till havet och kelten kan därför utgöra en potentiell predator. Det saknas dock vetenskapliga studier som försökt kvantifiera detta. Hos havsöring förekommer också en kortvarig ”vårvandring” riktad uppströms i älven från kusten vars drivkrafter inte är helt klarlagda (Näslund m fl. 2013). En trolig orsak är att vattnet i älven värms upp snabbare jämfört med kusten och att födosituationen därför är bättre i älven under våren. Stora mängder utvandrande smolt kan teoretiskt bidra till att öring uppsöker älvar och därmed utgöra en påtaglig predationsrisk. Hanssen m fl. (2021) visade att 30% av odlad laxsmolt prederades av öring när de vandrade genom ett sjösystem på väg mot havet. Öring är opportunistiska predatorer (L’Abee-Lund m fl. 1992) som främst livnär sig på fisk efter att de nått en storlek större än 31 cm (Keeley & Grant, 2001). Vuxen lax kan utgöra en predationsrisk i havet, men data saknas och risken är sannolikt relativt liten.

Lake (*Lota lota*) är en fisk som potentiellt kan utgöra en predationsrisk för nyutsatt smolt i älven. Den är flexibel både i avseende på habitat och födobeteende. Analyser av födointag visar på ett opportunistiskt födobeteende där val av byten styrs av de som är vanligast förekommande och i rätt storlek (Blabolil m fl. 2018). Lake är även i större omfattning specialiserade på fisk som byten i rinnande vattenmiljöer (Griffiths 2006). Det saknas dock studier på lakens potential som predator på utvandrande smolt, vilket gör att deras effekt på dödlighet är oklar.

I havet utgör främst torsk en risk för predation på post-smolt, men det saknas skattningar på hur stor denna kan vara. För post-smolt som tillbringar första halvåret i Bottenviken och Bottenhavet är sannolikt denna andel liten. Torsk var vanligt förekommande i Bottenhavet fram till 1980-talet, men förekomsten idag är extremt liten. I norska älvar finns rapporter på att torsken söker sig till mynningsområdena när smolten lämnar älven. I Orklaälven i Norge skattades t ex predationen av torsk på utvandrande laxsmolt till 20% (Hvidsten & Lund 1988). Liknande resultat erhöles i Surnaälven, Norge, där upp till 25% av smolten åts av torsk i mynningsområdet (Hvidsten & Møkkelgjerd 1987).

3.3 Effekt av smoltstorlek på risk för predation

Vad gäller sambandet mellan predation och smoltens storlek är den mest uppenbar för fåglar. Storskarv, storskrake, småskrake, fiskmås och skratmås har alla en preferens för fisk mindre än 20 cm. Det finns få data på sälars preferens på bytesstorlek, men det är uppenbart att de kan ta allt från post-smolt till adult lax. De flesta potentiella predatorer bland fiskar har inga problem att ta smolt 20 cm eller större. Gäddan behöver t ex vara minst 40 cm lång för att effektivt kunna fånga smolt, och den storleken finns det gott om i både älv, mynningsområde och kust. Om det finns ett storleksrelaterat samband mellan predatorer och smoltdödlichkeit är det sannolikt att fåglar utgör den huvudsakliga orsaken.

Referenser

- Adams, C. E. (1991). Shift in pike, *Esox lucius* L., predation pressure following the introduction of ruffe, *Gymnocephalus cernuus* (L.) to Loch Lomond. *Journal of Fish Biology* 38: 663–667.
- Alanärrä, A. & Persson, L. (2021). Vad vi vet och inte vet om kompensationsodlad fisk. *Energiforsk, rapport 2021:767*
- Alanärrä, A. (1988). Vandringsmönster hos tre populationer av Östersjölax (*Salmo salar* L.) i Bottniska viken. *Laxforskningsinstitutet meddelande*, 1988:3.
- Alanärrä, A. (2025). Rapportering av återvandrande PIT-tag märkt lax och öring i Ume- & Vindelälven 2024. PM 2025-01-09, inst. för Vilt, Fisk och Miljö, SLU.
- Alanärrä, A., Kadri, S. & Paspatis, M. (2001) Feeding Management. In: *Food Intake in Fish* (ed. by Houlihan D., Jobling M. & Boujard T.) Blackwell Science, Oxford.
- Alanärrä, A., McCallum, E. & Persson, L. (2021). Hur stor behöver en ettårig öring eller lax vara? Förslag till en strategi för att sortera ut ensomrig fisk på hösten som blir smolt till våren. *Energiforsk, rapport 2021: 722*.
- Alanärrä, A., McCallum, E. & Persson, L. (2025). Ettårig smolt och havsöverlevnad. *Energiforsk, rapport 2025: 1103*.
- Alanärrä, A., Rask, J. & Persson, L. (2017). Uppföljning av återvandrande lax. *Energiforsk, rapport 2017: 456*.
- Alanärrä, A., Schmitz, M. & Persson, L. (2014). Funktionella metoder för odling av fysiologiskt naturanpassad laxsmolt. *Elforsk rapport 14:02*.
- Alanärrä, A., Shry, S., Hägglund, J. & Hellström, G. (2018). Påverkar hunger och energistatus öringens vilja att vandra till havet? *Energiforsk, rapport 2018:517*.
- Ali, M., Nicieza, A. & Wotton, R. J. (2003). Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. *FISH and FISHERIES*, 4, 147-190.
- Antonsson, T., Heidarsson, T. & Snorrason, S. S. (2010) Smolt Emigration and Survival to Adulthood in Two Icelandic Stocks of Atlantic Salmon, *Transactions of the American Fisheries Society*, 139:6, 1688-1698.
- Aro, E., Pushkin, S., Kotilainen, P., Mamyllov, V., Flinkman, J. & Diogtey, A. (1990). Estimation of changes in the abundance of Baltic herring and sprat stocks by combined hydroacoustic trawl survey in the Gulf of Finland in autumn, winter and spring. – Council Meeting. *International Council for the Exploration of the Sea J:28*. 23 pp.
- Arrhenius, F. & Hansson, S. (1999). Growth of Baltic Sea young-of-the-year herring *Clupea harengus* is resource limited. *Mar Ecol Prog Ser*. 191: 295-299.
- Ashley, P.J. (2007). Fish welfare: current issues in aquaculture. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 104, 199-235.

- Austreng, E., Storebakken, T. & Åsgård, T. (1987). Growth rate estimates for cultured Atlantic salmon and rainbow trout. *Aquaculture* 60, 157-160.
- Barton, B.A. & Iwama, G.K. (1991). Physiological changes in fish from stress in aquaculture with emphasis on the response and effects of corticosteroids. *Annu. Rev. Fish Dis.* 1, 3- 26
- Barton, B.A. (2000). Salmonid fishes differ in their cortisol and glucose responses to handling and transport stress. *N. Am. J. Aquacult.* 62, 12-18.
- Barton, B.A., Peter, R.E. & Paulencu, C.R. (1980). Plasma cortisol levels of fingerling rainbow trout (*Salmo gairdneri*) at rest, and subjected to handling, confinement, transport, and stocking. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37(5), 805-811.
- Berglund, I., Hansen, L.P., Lundqvist, H., Jonsson, B., Eriksson, T., Thorpe, J.E. & Eriksson, L.-O. (1991). Effects of elevated winter temperature on seawater adaptability, sexual rematuration, and downstream migratory behaviour in mature male Atlantic salmon parr (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 1041-1047.
- Berglund, I., Schmitz, M. & Lundqvist, H. (1992). Seawater adaptability in Baltic salmon (*Salmo salar*): a bimodal smoltification pattern in previously mature males. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49, 1097–1106.
- Bergström, L., Svahn, E. & Adill, A. (2023). Provfiske efter strömming i södra Bottenhavet – översikt av äldre studier och återbesök 2022. Sveriges lantbruksuniversitet, SLU. Institutionen för akvatiska resurser, Aqua notes 2023:1.
- Biro, P. A., Morton, A. E., Post, J.R. & Parkinson, E. A. (2004) Over-winter lipid depletion and mortality of age-0 rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Can J Fish Aquat Sci* 61: 1513–1519.
- Blabolil, P., Cech, M., Juza, T., Kocvara, L., Matena, J., Riha, M., Vejrik, L. & Peterka, J. (2018). Condition and feeding behaviour of subadult burbot (*Lota lota*) in riverine and lacustrine environments. *Biologia* 73:83–91.
- Black, D. & Love, R.M. (1986). The sequential mobilization and restoration of energy reserves in tissues of Atlantic cod during starvation and refeeding. *Journal of Comparative Physiology B* 156, 469–479.
- Blackwell, B. F., Krohn, W. B., Dube, N. R., & Godin, A. J. (1997). Spring prey use by Double-Crested Cormorants on the Penobscot River, Maine, USA. *Colonial Waterbirds*, 20, 77–86.
- Boström, M. K., Lunneryd, S.-G., Karlsson, L. & Ragnarsson, B. (2009). Cormorant Impact on Trout (*Salmo trutta*) and Salmon (*Salmo salar*) Migrating from the River Dalälven Emerging in the Baltic Sea. *Fisheries Research* 98: 16–21.
- Boström, M. K., Lunneryd, S.-G., Ståhlberg, H., Karlsson, L. & Ragnarsson, B. (2012). Diet of the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) at two areas at Lövestabukten, South Bothnian Sea, Sweden, based on otolith size-correction factors. *Ornis Fennica* 89:157–169.
- Brodie, E. D. Jr., Formanowick, D. R. Jr. & Brodie, E. D. III. (1991). Predator avoidance and antipredator mechanisms: distinct pathways to survival. *Ethol. Ecol. Evol.* 3, 73-77.

- Caldarone, E. M., MacLean, S. A. & Sharack, B. (2012). Evaluation of bioelectrical impedance analysis and Fulton's condition factor as nonlethal techniques for estimating short-term responses in postsmolt Atlantic salmon (*Salmo salar*) to food availability. *Fishery Bulletin* 110, 257–270.
- Carlin, B. (1955) Tagging of salmon smolts in the River Lagan. *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm* 36, 57–74.
- Carmichael, G. J., Wedemeyer, G. A., McCraren, J. P. & Millard, J. L. (1983). Physiological effects of handling and hauling stress on smallmouth bass. *Prog. Fish-Cult.* 45, 110-113.
- Castellini, M. A. & Rea, L. D. (1992). The biochemistry of natural fasting at its limits. *Experientia* 48, 575–582.
- Čech, M., Čech, P., Kubečka, J., Prchalová, M., & Draštík, V. (2008). Size selectivity in summer and winter diets of great cormorant (*Phalacrocorax carbo*): Does it reflect season-dependent difference in foraging efficiency? *Waterbirds*, 31, 438–447.
- Cresswell, R.C. & Williams, R. (1983). Post- stocking movements and recapture of hatchery- reared trout released into flowing waters—effect of prior acclimation to flow. *J. Fish Biol.* 23(3), 265-276.
- Damsgård, B. (1995). Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), as prey for piscivorous fish—a model to predict prey vulnerabilities and prey size refuges. *Nordic. J. Freshw. Res.* 71: 190–196.
- Davidson, J. G., Plantalech Manel-la, N., Økland, F., Diserud, O. H., Thorstad, E. B., Finstad, B., Sivertsgård, R., McKinley, R. S. & Rikardsen, A. H. (2008). Changes in swimming depths of Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts relative to light intensity. *Journal of Fish Biology* 73, 1065–1074.
- Davies-Colley, R. J. & Smith, D. G. (2001). Turbidity, suspended sediment, and water clarity: A review. *Journal of the American Water Resources Association*, 37, 1085–1101.
- Dieperink, C., B. D. Bak, L.-F. Pedersen, M. I. Pedersen, and S. Pedersen. (2002). Predation on Atlantic Salmon and Sea Trout during Their First Days as Postsmolts. *Journal of Fish Biology* 61: 848–852.
- Dutil, J. D. & Coutu, J. M. (1988). Early marine life of Atlantic salmon, *Salmo salar*, postsmolts in the Northern Gulf of St Lawrence. *Fishery Bulletin* 86, 197–212.
- Engström, H., och Wirdheim, A. (2014). Status of the breeding population of Great Cormorants in Sweden in 2012. In: Bregnballe, T., Lynch, J., Parz- Gollner, R., Marion, L., Volponi, S., Paquet, J.-Y., Carss, D.N. & van Eerden, M.R. (eds.): Breeding numbers of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo* in the Western Palearctic, 2012-2013. IUCN-Wetlands International Cormorant Research Group Report. Scientific Report from DCE – Danish Centre for Environment and Energy, 99: 207-213.
- Eriksson, T., Eriksson, L.-O., Lundqvist, H., 1987. Adaptive flexibility in life-history tactic of mature male Baltic salmon parr in relation to body size and environment. In: *Am. Fish. Soc. Symp.* 1. Common Strategies of Anadromous and Catadromous Fishes, pp. 236–243.

- Fairchild, E.A., Rennels, N. & Howell, W.H. (2008). Predators Are Attracted to Acclimation Cages Used for Winter Flounder Stock Enhancement. *Rev. Fish. Sci.* 16(1-3), 262-268.
- Falkegård, M., Lennox, R. J., Thorstad, E. B., Einum, S. Fiske, P., Garmo, Ø. A., Garseth, Å. H., Skoglund, H., Solberg, M. F., Utne, K. R., Vollset, K. W., Vøllestad, L. A., Wennevik, V. & Forseth, T. (2023). Predation of Atlantic salmon across ontogenetic stages and impacts on populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* 80(10): 1696–1713.
- Feltham M. J. (1995a). Consumption of Atlantic salmon smolts and parr by goosanders: estimates from doubly-labelled water measurements of captive birds released on two Scottish rivers. *Journal of fish biology*, 46(2): 273-281.
- Feltham, M. J. & MacLean, J. C. (1996). Carlin tag recoveries as an indicator of predation on salmon smolts by goosanders and red-breasted mergansers. *Journal of fish biology*, 48(2): 270-282.
- Feltham, M. J. (1995b). Predation of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts and parr by red-breasted mergansers, *Mergus serrator* L., on two Scottish rivers. *Fisheries Management and Ecology* 2(4):289 – 298.
- Fey, D. P. (2001). Differences in temperature conditions and somatic growth rate of larval and early juvenile spring-spawned herring from the Vistula Lagoon, Baltic Sea manifested in the otolith to fish size relationship. *Journal of Fish Biology* (2001) 58, 1257–1273.
- Finstad, B., Iversen, M. & Sandodden, R. (2003). Stress reducing methods for releases of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts in Norway. *Aquaculture*, 222, 203-214.
- Forsberg, O.I. 1994. Modelling oxygen consumption rates of post-smolt Atlantic salmon in commercial scale, land-based farms. *Aquacult. Znt.* 2: 1–17.
- Friedland, K.D. & Haas, R. E. (1996). Marine post-smolt growth and age at maturity of Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*, 48: 1-15.
- Garthe, S. & Hüppop, O. (1994). Distribution of ship-following seabirds and their utilization of discards in the North Sea in summer. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 106: 1–9.
- Gatch, A., Gorsky, D., Biesinger, Z., Bruestle, E., Lee, K., Karboski, C., ... Wagner, T. (2021). Evidence of successful river spawning by lake trout (*Salvelinus namaycush*) in the lower Niagara River, Lake Ontario. *Journal of Great Lakes Research*, 47, 486–493.
- Gorokhova, E., Lehtiniemi, M., Postel, L., Rubene, G., Amid, C., Lesutiene, J., et al. (2016). Indicator Properties of Baltic Zooplankton for Classification of Environmental Status within Marine Strategy Framework Directive. *PLoS ONE* 11(7): e0158326.
- Grémillet, D., Enstipp, M. R., Boudiffa, M., & Liu, H. (2006). Do cormorants injure fish without eating them? An underwater video study. *Marine Biology*, 148, 1081–1087.
- Griffiths, D. (2006) Pattern and process in the ecological biogeography of European freshwater fish. *J Anim Ecol* 75:734–751.

- Hanssen, E.M., Vollset, K.W., Salvanes, A.G.V., Barlaup, B., Whoriskey, K., Isaksen, T.E., et al. (2021). Acoustic telemetry predation sensors reveal the tribulations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts migrating through lakes. *Ecol. Freshw. Fish*, 31(2): 424–437.
- Harding, K., Härkönen, T., Helander, B. & Karlsson, O. (2007). Status of Baltic grey seals: population assessment and extinction risk. *NAMMCO Sci. Publ.* 6, 33–56.
- Härkönen, T., Brasseur, S., Teilmann, J., Vincent, C., Dietz, R., Abt, K., Reijnders, P., et al. (2007). Status of grey seals along mainland Europe from southwestern Baltic to France. *NAMMCO Scientific Publications*, 6: 57–68.
- Härkönen, T., Jüssi, M., Jüssi, I., Verevkin, M., Dmitrieva, L., Helle, E., Sagitov, R., et al. (2008). Seasonal activity budget of adult Baltic ringed seals. *PLoS One*, 3: e.
- Harris, C. M., Calladine, J. R. Wernham, C. V. & Park, K. J. (2008). Impacts of Piscivorous Birds on Salmonid Populations and Game Fisheries in Scotland: A Review. *Wildlife Biology* 14: 395–411.
- Healey, M.C. (1982). Timing and relative intensity of size selective mortality of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) during early sea life. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39: 952-957.
- Hedger, R. D., Martin, F., Hatin, D., Caron, F., Whoriskey, F. & Dodson, J. (2008). Active migration of wild Atlantic salmon *Salmo salar* through a coastal embayment. *Marine Ecology Progress Series* 355, 235–246.
- HELCOM. (2018). State of the Baltic Sea–Second HELCOM holistic assessment 2011-2016. *Baltic Sea Environment Proceedings* 155.
- HELCOM. (2023). Zooplankton mean size and total stock. HELCOM core indicator report. Online. [Date Viewed], [Web link].
- Hostetter, N. J., Evans, A. F., Payton, Q., Roby, D. D., Lyons, D. E. & Collins, K. (2023). A Review of Factors Affecting the Susceptibility of Juvenile Salmonids to Avian Predation. *North American Journal of Fisheries Management*, 1-13.
- Huntingford F. A. (2004). Implications of domestication and rearing conditions for the behaviour of cultivated fishes. *Journal of Fish Biology* 65 (Supplement A), 122–142.
- Hutchings, J. A. & Jones, M. E. B. (1998). Life-history variation and growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (Suppl. 1), 22–47.
- Hvidsten, N. A. & Johnsen, B. O. (1993). Increased Recapture Rate of Adult Atlantic Salmon Released as Smolts into Large Shoals of Wild Smolts in the River Orkla, Norway. *North American Journal of Fisheries Management*, 13(2), 272-276.
- Hvidsten, N. A. & Lund, R. A. (1988). Predation on hatchery-reared and wild smolts of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the estuary of River Orkla, Norway. *Journal of fish biology*, 33, 121-126.
- Hvidsten, N. A. & Møkkelgjerd, P. I. (1987). Predation on salmon smolts, *Salmo salar* L., in the estuary of the River Surna, Norway. . *Journal of fish biology*, 30, 273-280.
- ICES. (2023). Baltic fisheries Assessment Working Group (WGBFAS). *ICES Scientific Reports*. 5:58.

- ICES. (2024). Baltic Salmon and Trout Assessment Working Group (WGBAST). ICES Scientific Reports. 6:42. 425 pp.
- Iversen, M., Finstad, B. & Nilssen, K.J. (1998). Recovery from loading and transport stress in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts. *Aquacult.* 168, 387-394.
- Jacobson, P., Bergström, U. & Eklöf, J. (2019). Size-dependent diet composition and feeding of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) and northern pike (*Esox lucius*) in the Baltic Sea. *Boreal Env. Res.* 24: 137–153.
- Jacobson, P., Gårdmark, A., Östergren, J., Casini, M. & Huss, M. (2018). Size-dependent prey availability affects diet and performance of predatory fish at sea: a case study of Atlantic salmon. *Ecosphere* 9(1).
- Jepsen, N., Aarestrup, K., Økland, F. & Rasmussen, G. (1998). Survival of radio-tagged Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) smolts passing a reservoir during seaward migration. *Hydrobiologia* 371/372: 347–353.
- Jepsen, N., Holthe, E. & Økland, F. (2006). Observations of predation on salmon and trout smolts in a river mouth. *Fisheries Management and Ecology* 13, 341–343.
- Jepsen, N., Klenke, R., Sonnesen, P. & Bregnballe, T. (2010). The Use of Coded Wire Tags to Estimate Cormorant Predation on Fish Stocks in an Estuary. *Marine and Freshwater Research* 61: 320.
- Jepsen, N., Ravn, H. D., och Pedersen, S. (2018). Change of foraging behavior of cormorants and the effect on river fish. *Hydrobiologia*, 820: 189-199.
- Jobling, M. (1994) *Fish Bioenergetics*. Chapman & Hall, London.
- Johnsen, B. & Ugedal, O. (1989). Feeding by hatchery-reared brown trout, *Salmo trutta* L. released in lakes. *Aquaculture and Fisheries Management* 20, 97–104.
- Jokikokko, E., Kallio-Nyberg, I., Saloniemi, I. & Jutila, E. (2006). The survival of semiwild, wild and hatchery-reared Atlantic salmon smolts of the Simojoki River in the Baltic Sea. *J. Fish Biol.* 68, 430–442.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2005). Lipid energy reserves influence life-history decision of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in fresh water. *Ecology of Freshwater Fish* 14: 296–301.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2011). *Ecology of Atlantic salmon and brown trout, habitat as a template for life histories*. Vol. 33. New York: Springer.
- Jonsson, B., Jonsson, N. & Finstad, A.G. (2012). Effects of temperature and food quality on age and size at maturity in ectotherms: an experimental test with Atlantic salmon. *Journal of Animal Ecology*, 82, 201-210.
- Jonsson, N., Hansen, L.P. & Jonsson B. (1993). Migratory behaviour and growth of hatchery-reared post-smolt Atlantic salmon *Salmo salar* L. *Journal of Fish Biology* 42: 435–443.
- Jonsson, S., Brännäs, E. & Lundquist, H. (1999). Stocking of brown trout *Salmo trutta* L.: effects of acclimatization. *Fish. Manage. Ecol.* 6, 459-473.
- Jounela, P., Suuronen, P., Millar, R.B. & Koljonen, M.-L. (2006). Interactions between grey seal (*Halichoerus grypus*), Atlantic salmon (*Salmo salar*), and harvest controls on the salmon fishery in the Gulf of Bothnia. *ICES J. Mar. Sci.* 63, 936–945.

- Jurvelius, J., Leinikki, J., Mamylov, V. & Pushkin, S. (1996). Stock assessment of pelagic three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*): a simultaneous up- and downlooking echo-sounding study. *Fisheries Research* 27, 227–241.
- Jutila, E., & Toivonen, J. (1985). Food composition of salmon postsmolts (*Salmo salar* L.) in the northern part of the Gulf of Bothnia. ICES Document CM 1985/M: 21. 12 pp.
- Kålås, J. A., Heggberget, T. G., Björn, P. A. & Reitan, O. (1993). Feeding behaviour and diet of goosanders (*Mergus merganser*) in relation to salmonid seaward migration. *Aquat. Living Resour.*, 6, 31–38.
- Kallio-Nyberg, I., Peltonen, H., Rita, H., (1999). Effects of stock-specific and environmental factors on the feeding migration of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Baltic Sea. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56, 853–861.
- Kallio-Nyberg, I., Salminen, M., Saloniemi, I. & Kannala-Fisk, L. (2009). Marine survival of reared Atlantic salmon in the Baltic Sea: the effect of smolt traits and annual factors. *Fish. Res.* 96, 289–295.
- Kallio-Nyberg, I., Salminen, M., Saloniemi, I. & Lindroos, M. (2011b). Effects of marine survival, precocity and other life history traits on the cost-benefit of stocking salmon in the Baltic Sea. *Fisheries Research* 110: 111–119.
- Kallio-Nyberg, I., Saloniemi, I., Jutila, E. & Jokikokko, E. (2011a). Effect of hatchery rearing and environmental factors on the survival, growth and migration of Atlantic salmon in the Baltic Sea. *Fisheries Research* 109 (2011) 285–294.
- Källo, K., Baktoft, H., Jepsen, N. & Aarestrup, K. (2020). Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) Predation on Juvenile Down-Migrating Trout (*Salmo trutta*) in a Lowland Stream. *ICES Journal of Marine Science* 77: 721–29.
- Karlsson, L., E. Ikonen, A. Mitans, & S. Hansson. (1999). The diet of salmon (*Salmo salar*) in the Baltic Sea and connections with the M74 syndrome. *Ambio* 28:37–42.
- Keeley, E. R., & Grant, J. W. A. (2001). Prey size of salmonid fishes in streams, lakes, and oceans. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 1122–1132.
- Kekäläinen, J. Niva, T. & Huuskonen, H. (2008). Pike predation on hatchery-reared Atlantic salmon smolts in a northern Baltic river. *Ecology of Freshwater Fish*: 17: 100–109.
- Kennedy, B. M., W. L. Gale, & K. G. Ostrand. (2007). Relationship between smolt gill Na⁺, K⁺ ATPase activity and migration timing to avian predation risk of steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) in a large estuary. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64:1506–1516.
- Kennedy, G. J. A., & Greer, J. E. (1988). Predation by Cormorants, *Phalacrocorax carbo* (L.), on the Salmonid Populations of an Irish River. *Aquaculture Research* 19: 159–170.
- Kerr, S.R. (1971). Prediction of growth efficiency in nature. *J. Fish. Res. Board. Can.* 28: 809–814.
- Klinard, N. V., Matley, J. K., Fisk, A. T., & Johnson, T. B. (2019). Long-term retention of acoustic telemetry transmitters in temperate predators revealed by predation tags implanted in wild prey fish. *Journal of Fish Biology*, 95, 1512–1516.

- Koed, A., Baktoft, H. & Bak, B. D. (2006). Causes of Mortality of Atlantic Salmon (*Salmo salar*) and Brown Trout (*Salmo trutta*) Smolts in a Restored River and its Estuary. *River Research and Applications* 22: 69–78.
- Krasovskaya, N. V. (1998). Reproduction and abundance dynamics of the Baltic herring (*Clupea harrengus membras* L.) in the Vistula Lagoon. In *Proceedings of Symposium Freshwater fish and the Herring Populations in the Coastal Lagoons*, pp. 128–142. Gdynia, Poland: Sea Fisheries Institute.
- L’Abee-Lund, J. H., Langeland, A., & Saegrov, H. (1992). Piscivory by brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in Norwegian lakes. *Journal of Fish Biology*, 41(1), 91–101.
- LaBar, G. W., McCleave, J. D. & Fried, S. M. (1978). Seaward migration of hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts in the Penobscot River estuary, Maine: open water movements. *Journal du Conseil international pour l’Exploration de la Mer* 38, 257–269.
- Larsson, P-O. (1977). Size dependent mortality in salmon smolt plantings. ICES, C. M. 1977/M: 43.
- Lemmetyinen, R. & Mankki, J. (1975). The three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in the food chains of the northern Baltic. *Merentutkimuslaitoksen Julkaisuja* 239, 155–161.
- Levings, C.D., Hvidsten, N.A. & Johnsen, B.O. (1994). Feeding of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) postsmolts in a Norwegian fjord in central Norway. *Canadian Journal of Zoology* 72: 834–839.
- Lorentsen, S. H., Gremillet, D., & Nymoen, G. H. (2004). Annual variation in diet of breeding Great Cormorants: Does it reflect varying recruitment of Gadoids? *Waterbirds*, 27, 161–169.
- Lundqvist, H., Clarke, W.C. & Johansson, H. (1988). The influence of precocious sexual maturation on survival to adulthood of river stocked Baltic salmon, *Salmo salar*, smolts. *Ecography*, 11(1): 60–69.
- Lundqvist, H., McKinnell, S., Fångstam, H. & Berglund, I. (1994). The effects of time, size and sex on recapture rates and yield after river releases of *Salmo salar* smolts. *Aquaculture* 121 (1–3), 245–257.
- Lundström, K., Hjerne, O., Lunneryd, S.-G., & Karlsson, O. (2010). Understanding the diet composition of marine mammals: grey seals (*Halichoerus grypus*) in the Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 67: 1230–1239.
- Lundström, K., Ovegård, M. & Karlsson, M. (2023). Storskarvens (*Phalacrocorax carbo*) ekologi, roll i ekosystemet och effekter på fiskbestånd. Sammanställning av kunskap och kunskapsbehov. PM institutionen för Akvatiska resurser, SLU, SLU.aqua.2023.4.4-47.
- Lyach, R., & Čech, M. (2017). The effect of cormorant predation on newly established Atlantic salmon population. *Folia Zoologica*, 66, 167–174.
- Mann, R. H. K. (1982). The annual food consumption and prey preferences of pike (*Esox lucius*) in the River Frome, Dorset. *J. Anim. Ecol.* 51: 81-95.
- Mäntyniemi, S., Romakkaniemi, A., Dannewitz, J., Palm, S., Pakarinen, T., Pulkkinen, H., Gårdmark, A. & Karlsson, O. (2012). Both predation and feeding

- opportunities may explain changes in survival of Baltic salmon post-smolts. *ICES Journal of Marine Science*, 69(9), 1574–1579.
- Martin, N.V. (1970). Long-term effects of diet on the biology of the lake trout and the fishery in Lake Opeongo, Ontario. *J. Fish. Res. Board. Can.* 27: 125–126.
- Martinez, M. (2003). Condition, prolonged swimming performance and muscle metabolic capacities of cod *Gadus morhua*. *J Exp Biol* 206, 503–511.
- Maule, A.G., Schreck, C.B., Bradford, C.S. & Barton, B.A. (1988). Physiological effects of collecting and transporting emigrating juvenile chinook salmon past dams on the Columbia River. *Transac. Am. Fish. Soc.* 117, 245–261.
- McCleave, J. D. (1978). Rhythmic aspects of estuarine migration of hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Journal of Fish Biology* 12, 559–570.
- McCue, M. D. 2010. Starvation physiology: Reviewing the different strategies animals use to survive a common challenge. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 156, 1–18.
- McKinnell, S.M. & Lundqvist, H. (2000). Unstable release strategies in reared Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Fish. Manage. Ecol.* 7, 211–224.
- Mensinger, M. A., Hawkes, J. P., Goulette, G. S., Mortelliti, A., Blomberg, E. J., & Zydlewski, J. D. (2023). Dams facilitate predation during Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt migration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 81, 38–51.
- Mensinger, M. A., Mortelliti, A., & Zydlewski, J. D. (2025). Evidence for size-based predation risk during Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt migration. *Journal of Fish Biology*, 1–15.
- Miranda, L. E. & Hubbard, W. D. (1994). Length-dependent winter survival and lipid composition of age-0 largemouth bass in Bay Springs Reservoir, Mississippi. *Transactions of the American Fisheries Society* 123, 80–87.
- Mittelbach, G.G., and Persson, L. (1998). The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 1454–1465.
- Näslund, I., Degerman, E., Calles, O. & Wickström, H. (2013). Fiskvandring – arter, drivkrafter och omfattning i tid och rum. Havs- och vattenmyndighetens rapport 2013:11.
- Näslund, J. (2021). Reared to become wild-like: addressing behavioral and cognitive deficits in cultured aquatic animals destined for stocking into natural environments—a critical review. *Bulletin of Marine Science*, 97(4), 489–538.
- Nikinmaa, M. (1983). Adrenergic regulation of haemoglobin oxygen affinity in rainbow trout red cells. *J. Comparativ. Physiol.* 152, 67–72.
- Nursal, J.R. (1973). Some behavioural interactions of spottail shiners (*Notropis hudsonius*), yellow perch (*Perca flavescens*), and northern pike (*Esox lucius*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 30: 1161–1178.
- Nydén, T. & Alanärrä, A. (2003). Anti-predatory responses in juvenile brown trout (*Salmo trutta*) threatened by a simulated bird predator Department of aquaculture, Swedish University of Agricultural Sciences. Report number 37.
- Økland, F., Thorstad, E. B., Finstad, B., Sivertsgård, R., Plantalech, N., Jepsen, N. & McKinley, R. S. (2006). Swimming speeds and orientation of wild Atlantic

- salmon post-smolts during the first stage of the marine migration. *Fisheries Management and Ecology* 13, 271–274.
- Olla, B.L., Davis, M.W & Ryer, C.H. (1998). Understanding how the hatchery environment represses or promotes the development of behavioral survival skills. *Bull. Mar. Sci.* 62, 531-550.
- Olsen, M. T., Andersen, S. M., Teilmann, J., Dietz, R., Edrén, S. M. C., Linnet, A. & Härkönen, T. (2010). Status of the harbour seal (*Phoca vitulina*) in southern Scandinavia. NAMMCO Scientific Publications, 8: 77–94.
- Olsson, J., Jakubavičiūtė, E., Kaljuste, O., Larsson, N., Bergström, U., Casini, M., Cardinale, M., Hjelm, J. & Byström, P. (2019). The first large-scale assessment of three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) biomass and spatial distribution in the Baltic Sea. *Ices Journal of Marine Science*, 76(6), 653-1665.
- Orell, P., Erkinaro, J., Kiljunen, M., Torniainen, J., Sutela, T., Jaukkuri, M. & Mäki-Petäys, A. (2017). Short sea migration and precocious maturation in reared Atlantic salmon post-smolts in the northern Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science*.
- Ovegård, M. K., Jepsen, N., Bergenius Nord, M., & Petersson, E. (2021). Cormorant predation effects on fish populations: A global meta-analysis. *Fish and Fisheries*, 22: 605-622.
- Palm, S., Alanärä, A., Dannewitz, J., Petersson, E., Kagervall, A. & Östergren, J. (2018). Kunskapssammanställning inför nationell märkningsstrategi och indexvattendrag för odlad lax. Rapport, SLU.aqua.2016.5.4-153.
- Paloheimo, J. E. & Dickie, L. M. (1966). Food and growth in fishes II: effects of food and temperature on the relation between metabolism and body weight. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 23, 869–908.
- Parmanne, R. (1990). Growth, morphological variation and migrations of herring (*Clupea harengus* L.) in the northern Baltic Sea. - *Finnish Fisheries Research* 10:1-48.
- Parmanne, R. (1993). Larval abundance and catch composition of Baltic herring in the Gulf of Bothnia. *Aqua Fennica* 23, 75–84.
- Persson, L., Kagervall, A., Leonardsson, K., Royan, M. & Alanärä, A. (2018b). The effect of physiological and environmental conditions on smolt migration in Atlantic salmon *Salmo salar*. *Ecol Freshw Fish*. 1–10.
- Persson, L., Leonardsson, K. & Alanärä, A. (2018a). Manipulation of the energetic state of Atlantic salmon *Salmo salar* juveniles and the effect on migration speed. *Journal of Fish Biology* 92: 961-978.
- Piou, C., Taylor, M.H., Papaix, J. & Prévost, E. (2015). Modelling the interactive effects of selective fishing and environmental change on Atlantic salmon demogenetics. *Journal of Applied Ecology*, 52, 1629-1637.
- Plantalech Manel-la, N., Thorstad, E. B., Davidsen, J. G., Økland, F., Sivertsgård, R., McKinley, R. S. & Finstad, B. (2009). Vertical movements of Atlantic salmon post-smolts relative to measures of salinity and water temperature during the first phase of the marine migration. *Fisheries Management and Ecology* 16, 147–154.
- Plaut, I. (2001). Critical swimming speed: its ecological relevance. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 131: 41–50.

- Post, J. R. & Parkinson, E. A. (2001). Energy allocation strategy in young fish: allometry and survival. *Ecology* 82, 1040–1051.
- Rajasilta M, Hänninen J, & Vuorinen I. (2014). Decreasing salinity improves the feeding conditions of the Baltic herring (*Clupea harengus membras*) during spring in the Bothnian Sea, northern Baltic. *ICES Journal of Marine Science* 71: 1148-1152.
- Rannak, L. (1988). Räim (The Baltic Herring) (in Estonian, English summary). - Valgus Tallinn (Pääsuke). 128 pp.
- Reddin, D. G., Downton, P. & Friedland, K. D. (2006). Diurnal and nocturnal temperatures for Atlantic salmon postsmolts (*Salmo salar* L.) during their early marine life. *Fishery Bulletin* 104, 415–428.
- Reisenbichler, R. R., & Rubin, S. (1999). Genetic changes from artificial propagation of Pacific salmon affect the productivity and viability of supplemented populations. *ICES Journal of Marine Science* 56:459–466.
- Reist, J.D. (1983). Behavioral variation in pelvic phenotypes of brook stickleback, *Culaea inconstans*, in response to predation by northern pike, *Esox lucius*. *Environmental Biology of Fishes* 8: 255–267.
- Rikardsen, A.H., Haugland, M., Bjørn, P.A., Finstad, B., Knudsen, R., Dempson, J.B., Holst, J.C., Hvidsten, N.A. & Holm, M. (2004). Geographical differences in marine feeding of Atlantic salmon post-smolts in Norwegian fjords. *Journal of Fish Biology* 64: 1655–1679.
- Ritter, J. A. (1977). Relationship between Smolt Size and Tag Return Rate for Hatchery-Reared Atlantic salmon (*Salmo salar*). *ICES, C.M.* 1977/M:27.
- Salminen, M. (1997). Relationships between smolt size, post-smolt growth and sea age at maturity in ranched Baltic salmon (*Salmo salar* L.). *Journal of Applied Ichthyology* 13, 121–130.
- Salminen, M., Erkamo, E. & Salmi, J. (2001). Diet of post-smolt and one-seawinter Atlantic salmon in the Bothnian Sea, Northern Baltic. *J. Fish Biol.* 58, 16–35.
- Saloniemi, I., Jokikokko, E., Kallio-Nyberg, I., Jutila, E. & Pasanen, P. (2004). Survival of reared and wild Atlantic salmon smolts: size matters more in bad years. *ICES Journal of Marine Science*, 61: 782–787.
- Säterberg, T, Jacobson, P., Ovegård, M., Rask, J., Östergren, J. Jepsen, N. & Florin, A.-B. (2023). Species- and Origin-Specific Susceptibility to Bird Predation among Juvenile Salmonids. *Ecosphere* 14(12): e4724.
- Scharff-Olsen, C. H., Galatius, A., Teilmann, J., Dietz, R., Andersen, S. M., Jarnit, S., Kroner, A.-M., Botnen, A. B., Lundström, K., Møller, P. R., & Olsen, M. T. (2018). Diet of seals in the Baltic Sea region: a synthesis of published and new data from 1968 to 2013. – *ICES Journal of Marine Science*, 76: 284–297.
- Schreck, C. B., Solazzi M. F., Johnson S. L. & Nickelson T. E. (1989). Transportation stress affects performance of Coho Salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Aquacult.* 82, 15-20.
- Schultz, E. T. & Conover, D. O. (1999). The allometry of energy reserve depletion: test of a mechanism for size-dependent winter mortality. *Oecologia* 119, 474–483.
- Shuter, B. J. & Post, J. R. (1990). Climate, population viability, and the zoogeography of temperate fishes. *Transactions of the American Fisheries Society* 119:314–336.

- Sigismondi, L.A. & Weber, L.J. (1988). Changes in avoidance response time in juvenile chinook salmon exposed to multiple acute handling stresses. *Trans. Am. Fish. Soc.* 117, 196-201.
- Simpkins, D. G., Hubert, W. A., Martinez Del Rio, C. & Rule, D. C. (2004) Constraints of body size and swimming velocity on the ability of juvenile rainbow trout to endure periods without food. *J Fish Biol* 65: 530–544.
- Sinisalo, T., Jones, R. I., Helle, E. & Valtonen, E. T. (2008). Changes in diets of individual Baltic ringed seals (*Phoca hispida botnica*) during their breeding season inferred from stable isotope analysis of multiple tissues. *Marine Mammal Science*, 24: 159–170.
- Soziak, A., Randall, R. & McKenzie, J. (1979). Feeding by hatchery-reared and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr in streams. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 36, 1408–1412.
- Specker, J.L. & Schreck, C.B. (1980). Stress Responses to Transportation and Fitness for Marine Survival in Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*) Smolts. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37(5), 765-769.
- Stenman, O. & Pöyhönen, O. (2005). Food remains in the alimentary tracts of the Baltic grey and ringed seals. In *Symposium on Biology and Management of Seals in the Baltic Area*, Helsinki, 15–18 February (2005), pp. 51–53. Report 346, Finnish Game and Fisheries Research Institute, Helsinki, Finland.
- Sturlaugsson, J. (1994). Food of ranched Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) postsmolts in coastal waters, West Iceland. *Nordic Journal of Freshwater Research* 69, 43–57.
- Suuronen, P. & Lehtonen, E. (2012). The role of salmonids in the diet of grey and ringed seals in the Bothnian Bay, northern Baltic Sea. *Fisheries Research* 125–126, 283– 288
- Svenning, M.-A., Fagermo, S.E., Barrett, R.T., Borgstrøm, R., Vader, W., Pedersen, T., & Sandring, S. (2005). Goosander predation and its potential impact on Atlantic salmon smolts in the River Tana estuary, northern Norway. *J. Fish Biol.* 66(4): 924–937.
- Thorpe, J. E., Mangel, M., Metcalfe, N. B. & Huntingford, F. A. (1998). Modelling the proximate basis of salmonid life-history variation, with application to Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Evolutionary Ecology* 12, 581–599.
- Thorstad, E. B., Uglem, I., Arechavala-Lopez, P., Økland, F. & Finstad, B. (2011). Low survival of hatchery-released Atlantic salmon smolts during initial river and fjord migration. *Boreal Environment Research* 16, 115–120.
- Thorstad, E. B., Whoriskey, F., Uglem, I., Moore, A., Rikardsen, A. H. & Finstad, B. (2012). A critical life stage of the Atlantic salmon *Salmo salar*: behaviour and survival during the smolt and initial post-smolt migration. *Journal of Fish Biology*, 81, 500–542.
- Thurow, F. (1968). On food, behaviour and population mechanisms of Baltic salmon. *Report of the Swedish Salmon Research Institute* 4, 1–16.
- Trippel, E.A., & Beamish, F.W.H. (1993). Multiple trophic level structuring in *Salvelinus*–*Coregonus* assemblages in boreal forest lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 1442–1455.

- Urho, L. & Hilden, M. (1990). Distribution patterns of Baltic herring larvae, *Clupea harengus* L., in the coastal waters off Helsinki, Finland. - Journal of Plankton Research 12:41-54.
- Vehanen, T., Aspi, J. & Pasanen, P. (1993). The effect of size, fin erosion, body silvering and precocious maturation on recaptures in Carlin-tagged Baltic salmon (*Salmo salar*). Ann. Zool. Fennici 30: 277-285.
- Vilhunen, S. & Hirvonen, H. (2003). Innate antipredator responses of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) depend on predator species and their diet. Behav. Ecol. Sociobiol. 55, 1-10.
- Virtanen, E., Söderholm-Tana, L., Soivio, A., Forsman, L. & Muona, M. (1991). Effects of physiological condition and smoltification status at smolt release on subsequent catches of adult salmon. Aquaculture 97, 231–257.
- Wankowski, J.W.J., & Thorpe, J.E. (1979). The role of food particle size in the growth of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). J. Fish Biol. 14: 351–370.
- Ward, D. L., Morton-Starnes, R. & Vaage, B. (2016). Effects of Turbidity on Predation Vulnerability of Juvenile Humpback Chub to Rainbow Trout and Brown Trout. Journal of Fish and Wildlife Management, 7:1.
- Warke, G. M. A., & Day, K. R. (1995). Change in abundance of cyprinids and percids Prey affect predation by cormorants *Phalacrocorax carbo carbo* on *Salmo salar* smolts in Northern Ireland. Ardea, 83, 157–166.
- Weichert, F. G., Axén, C., Förlin, L., Inostroza, P. A., Kammann, U., Welling, A., Sturve, J. & Asker, N. (2021). A multi-biomarker study on Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) affected by the emerging Red Skin Disease in the Baltic Sea. J Fish Dis, 44: 429–440
- Whalen, K. G., Parrish, D. L. & McCormick, S. D. (1999). Migration timing of Atlantic salmon smolts relative to environmental and physiological factors. Transactions of the American Fisheries Society 128, 289–301.
- Wilson, S. M., Robinson, K. A., Gutzmann, S., Moore, J. W. & Patterson, D. A. (2021). Limits on performance and survival of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) during food deprivation: a laboratory-based study. Conservation Physiology, 9, 2-18.
- Wood, C. C. (1987). Predation of juvenile Pacific salmon by the common merganser (*Mergus merganser*) on eastern Vancouver Island. 2. Predation of stream-resident juvenile salmon by merganser broods. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 44, 950–959.
- Österdahl, L. (1969). The smolt run of a small Swedish river. In Salmon and trout in streams. Edited by T.G. Northcote. H.R. MacMillan lectures in fisheries, University of British Columbia, Vancouver, B.C. pp. 205–215.