



Laxens energibehov som post-smolt i relation till disponibla bytesdjur i havet

Anders Alanärrä

Sveriges lantbruksuniversitet, SLU
Institutionen för vilt, fisk och miljö
Rapport: 2026.1



Laxens energibehov som post-smolt i relation till disponibla bytesdjur i havet

The energy needs of salmon as post-smolt in relation to available prey in the sea

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

Utgivare:	Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för vilt, fisk och miljö
Utgivningsår:	2026
Utgivningsort:	Umeå
Omslagsbild:	Jörgen Wiklund
Serietitel:	Rapport (Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för vilt, fisk och miljö)
Delnummer i serien:	2026.1
Nyckelord:	lax, kompensationsodling, smolt, post-smolt, Bottenviken, Bottenhavet, energibehov, bytesdjur, tillväxt

Sammanfattning

Lax har en livshistoria som börjar med uppväxt i sötvatten, vandring till havet för att sedan återvända till hemälven för lek. Vinsten av att vandra till havet är en anmärkningsvärd hög tillväxt och fekunditet, medan avigsidan består av en stor risk för dödlighet. Det första halvåret i havet som post-smolt anses vara den mest riskfyllda perioden både med avseende på födosituation och risk för predation. Lax från norrländska älvar tillbringar den första sommaren till största delen i Bottenviken och Bottenhavet. Tidigare studier har visat att post-smoltens tillväxt initialt är mycket låg i dessa havsområden och att det föreligger en risk för svält. Syftet med denna studie är att undersöka post-smoltens födosituation under det första halvåret i havet med utgångspunkt i deras energibehov i relation till disponibla bytesdjur. Metodiken bygger på teoretiska simuleringar via publicerade data på tillväxt och energibehov för lax, samt energiinnehåll hos potentiella bytesdjur.

Storvuxna adulta djurplankton finns tillgängliga i Bottenviken och Bottenhavet under juni och juli, men förekommer i relativt låga tätheter. För att täcka sitt energibehov behöver post-smolt äta mycket stora mängder djurplankton, 8 000–22 000 per dygn under juni. Lax är ingen specialist på att äta djurplankton och det nuvarande kunskapsläget ger inget stöd för att de kan tillgodose sitt energibehov baserat på enbart dessa. Strömring är den klart dominerande bytesfisken för lax i Bottenviken och Bottenhavet. Ettårig eller äldre strömring är dock för stor för merparten av post-smoltpopulationen att äta när de når havet under våren. Årsyngel av strömring, i lämplig storlek för post-smolt, återfinns inte på öppet hav förrän mot slutet av juli. Förutsättningarna för lax att bli fiskpredator är därför begränsade under den första tiden i havet. Alternativa bytesdjur på öppet hav är få och det är oklart i vilken grad post-smolt nyttjar den potentiellt bättre kustzonen till födosök. Från och med augusti sker en stark tillväxtökning hos post-smolten. Antalet strömmingsyngel de behöver äta är rimligt, 3–20 per dygn, och tillväxten är så hög att den indikerar obegränsad födotillgång. Sammantaget visar studien på en svår födosituation de första två månaderna i havet med risk för svält för en betydande del av populationen. Kunskapsläget är dock svagt och mer studier behövs för att klarlägga post-smoltens födoområden och val av bytesdjur i havet.

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

Abstract

Salmon has a life history that begins with growth in freshwater, followed by migration to the sea and subsequently a return migration to their natal river to spawn. The benefit of migrating to the sea is a remarkably high growth rate and fecundity, whereas the downside is a substantial risk of mortality. The first six months in the sea are considered the most hazardous period for post-smolt, both in terms of food availability and the risk of predation. Salmon from rivers in northern Sweden spend the first summer largely in the Gulf of Bothnia and the Bothnian Sea. Previous studies have shown that the growth of post-smolts is initially very low in these marine areas and that there is a risk of starvation. The aim of this study is to investigate the feeding conditions of post-smolts during the first six months at sea, based on their energy requirements in relation to the availability of prey.

The methodology is based on theoretical simulations using published data on salmon growth and energy requirements, as well as the energy content of potential prey.

Large adult zooplankton are available in the Gulf of Bothnia and the Bothnian Sea during June and July but occur at relatively low densities. To meet their energy requirements, post-smolts would need to consume very large quantities of zooplankton—8,000–22,000 individuals per day during June. Salmon are not specialists in feeding on zooplankton, and the current state of knowledge provides no support for the idea that they can meet their energy needs based solely on this prey. Baltic herring is by far the dominant prey fish for salmon in the Gulf of Bothnia and the Bothnian Sea. However, one-year-old or older herring are too large for the majority of the post-smolt population to consume when they reach the sea in spring. Young-of-the-year herring, of a suitable size for post-smolts, do not occur in the open sea until towards the end of July. Consequently, the opportunities for salmon to become fish predators are limited during their initial period at sea. Alternative preys in the open sea are few, and it is unclear to what extent post-smolts utilise the potentially more favourable coastal zone for foraging. From August onwards, a marked increase in growth occurs in post-smolts. The number of herring juveniles they need to consume is reasonable—3–20 per day—and growth is sufficiently high to indicate an abundant food supply. Overall, the study shows a difficult food situation during the first two months in the sea with a risk of starvation for a significant part of the population. However, the current level of knowledge is limited, and further studies are needed to clarify the feeding areas of post-smolts and their selection of prey in the sea.

Keywords: salmon, compensatory farming, smolt, post-smolt, Bay of Bothnia, Bothnian Sea, energy demand, prey, growth

Innehållsförteckning

1.	Introduktion	6
2.	Material och metod	8
2.1	Modellering.....	8
2.2	Storlek och energiinnehåll djurplankton	9
2.3	Storlek och energiinnehåll strömming.....	10
2.4	Energibehov Lax	10
3.	Resultat	13
4.	Diskussion	16
5.	Referenser	22

1. Introduktion

Lax (*Salmo salar*) är en art av stor biologisk, kulturell och ekonomisk betydelse. Laxens livscykel innebär lek i sötvatten och en migration till havet där snabb tillväxt sker tack vare goda födoresurser (Klemetsen m fl. 2003). Vinsten av att vandra till havet kan resultera i en anmärkningsvärd ökning av vikten upp till 500 gånger innan de återvänder till sötvatten för lek (Rikardsen & Dempson, 2011). När laxen lämnar sötvattnet och kommer in i den marina miljön, kallas de post-smolts. Denna övergångsfas mellan sötvatten och hav är en kritisk fas i laxens livscykel med risk för hög dödlighet eftersom fiskarna måste kunna hantera en ökad salthalt, nya rovdjur och nya födotyper (Klemetsen m fl. 2003; Thorstad m fl. 2011). Den största dödligheten sker under post-smoltstadiet (Doubleday m fl. 1979; Ritter 1989) och den beräknade överlevnaden för svenska populationer i Östersjön ligger på ca 10% (ICES-WGBAST 2025).

Odlad fisk saknar erfarenhet från att fånga vilda bytesdjur, vilket påverkar förutsättningarna för ett effektivt födointag i havet (Soziak m fl. 1979; Johnsen & Ugedal 1989). I en omfattande litteratursammanställning anger Näslund (2021) att brister i födosök för odlad fisk kan bero på ett felaktigt urval av födoområden, låg förmåga att hitta och identifiera byten, felaktigt val av byte (inklusive lågkvalitativa och oätliga föremål), samt låg förmåga att fånga och svälja byten. Särskilt besvärlig är den första tiden i havet för odlade populationer. Alanära (2025a) visade att tillväxten för odlad post-smolt under juni och juli var mycket låg och konkluderade att risken för en svältsituation var stor under perioden.

Laxpopulationerna i Östersjön har två olika bakgrunder, dels vilda självreproducerande, dels odlade som förökas på konstgjord väg (kompensationsodlad). Den totala produktionen av vild smolt skattades till ca 2,9 miljoner under 2024 medan den odlade andelen låg på ca 3,5 miljoner smolt (ICES-WGBAST 2025). Merparten av de svenska laxpopulationerna möter havsmiljön i Bottenviken eller Bottenhavet och mycket tyder på att huvuddelen av post-smolten tillbringar de första månaderna i dessa havsområden (Friedland m fl. 2017; Jacobson m fl. 2019; Alanära 2025a). Vad finns då att äta för post-smolt när de når Bottenviken och Bottenhavet? Djurplankton och fiskyngel anses vara två av de viktigaste födokällorna för post-smolt den första tiden i nordatlanten (Dutil &

Coutu 1988; Sturlaugsson 1994; Rikardsen & Dempson 2011). I Bottenviken och Bottenhavet är betydelsen av djurplankton i dieten utforskad, men fiskyngel är viktiga för post-smolt under den första sommaren i havet (Salminen m fl. 2001).

Både mängden djurplankton och antalet arter varierar stort beroende havsområde i Östersjön. På grund av den låga salthalten är Bottenviken och Bottenhavet relativt artfattiga jämfört med egentliga Östersjön (Ojaveer m fl. 2010), 8–10 arter respektive 17–24 arter (SHARK 2026). Även tätheten av större adulta djurplankton, som kan vara föda för fisk, varierar stort mellan havsområden. Den totala tätheten i Bornholmshavet kan vara 15 000 adulta individer per m³ under juni och juli, medan tätheten i Bottenviken och Bottenhavet varierar mellan 400–1000 individer per m³ (SHARK 2026). I Bottenviken och Bottenhavet förekommer den storväxta hoppkräftan *Limnocalanus macrurus* rikligt och utgör ofta mer än 50 % av biomassan (Sandström och Sörlin 1981; Dahlgren et al. 2010). *L. macrurus* var det mest föredragna bytet för strömming (*Chupea harengus*) i Bottniska viken (Flinkman m fl. 1992) och Rigabukten (Livdane m fl. 2016). Lax är storleksmässigt lika med strömming vid ankomsten till havet och det är därför möjligt att *L. macrurus* är ett prefererat byte den första tiden i havet.

Det pelagiska fiskesamhället i Bottenhavet domineras kraftigt av strömming (85%) följt av skarpsill (9%) och storspigg (6%) (Olsson m fl. 2019). I Bottenviken dominerar strömming till nästan 100% (Jacobson m fl. 2018). Vid en storlek av 30–60 cm konsumerade lax 100% strömming i Bottenviken och ca 80% i Bottenhavet med resterande fiskintag delat mellan skarpsill och storspigg (Jacobson m fl. 2018). Ettårig eller äldre strömming är sannolikt för stor för merparten av post-smoltpopulationen att äta när de når havet under våren. Årsyngel av strömming är storleksmässigt möjliga, men återfinns inte upp på öppet hav förrän mot slutet av juli (Urho & Hildén 1990; Krasovskaya 1998; Fey 2001).

Syftet med denna studie är att undersöka post-smoltens födosituation under det första halvåret i havet med utgångspunkt i deras energibehov i relation till tillgängliga bytesdjur. Kan den initialt svaga tillväxten i havet förklaras av födosituationen? Metodiken bygger på teoretiska simuleringar via publicerade data på tillväxt och energibehov för lax, samt energiinnehåll hos potentiella bytesdjur.

2. Material och metod

2.1 Modellering

Simuleringen utgick från två-årig odlad smolt med en vikt av ca 70 g och en längd av 20 cm vid utsättningen. Två födoscenarios simulerades; ett där laxen växer optimalt utan begränsningar och ett som bygger på verkliga uppgifter på post-smoltens tillväxt i havet under det första halvåret.

En förutsättning för denna simulering är att post-smolt av lax i huvudsak äter djurplankton under juni och juli, för att från augusti övergå till att äta strömmingsyngel. En annan utgångspunkt var att post-smolt stannar i Bottenviken och Bottenhavet under det första halvåret. Post-smolt från svenska kompensationsodlingar återfångades i huvudsak i Bottenviken och Bottenhavet fram till oktober för att sedan gradvis öka i Östersjön (Jacobson m fl. 2019; Alanärrä 2025a). Ett liknande mönster erhöles av Friedland m fl. (2017) där smolt sattes ut i finska vattendrag i Norra Bottenviken.

Som modellart för att skatta djurplanktons roll som bytesdjur för post-smolt av lax i havet användes adult *Limnocalanus macrurus*. Tätheten av adult *L. macrurus* i Bottenviken och Bottenhavet under juni och juli låg i medeltal på 64,0 (SD 37,1) individer per m³ under perioden 2015–2023 (SHARK 2026). Det motsvarar ett avstånd mellan djurplankton på 28 cm vid jämn fördelning inom volymen. Andra viktiga arter i Bottenviken och Bottenhavet är *Bosmina longispina*, *Evadne nordmanni*, *Acartia bifilosa* och *Eurytemora affinis*. Dessa förekommer i liknande tätheter som *L. macrurus* men är storleksmässigt mindre i storlek och bidrar därmed mindre till biomassan. Hoppkräftan *L. macrurus* är en stor energirik hoppkräfta med högt innehåll av fleromättade fettsyror och fungerar därmed som ett högkvalitativt byte för fisk (Hiltunen et al. 2014). *L. macrurus* anses vara en glacial relik i Östersjön (Segerstråle 1956) och är den största hoppkräftarten (upp till 3 mm lång) i dess norra del: Bottniska viken, finska viken och Rigabukten. I Bottenhavet kan den dominera i hoppkräftsamhället större delen av året och ofta utgöra >50 % av biomassan (Dahlgren et al. 2010).

Strömming i Bottenviken och Bottenhavet leker under maj-juni och larverna lever i huvudsak på grunda kustnära områden under den första tiden (Aneer, 1989; Rajasilta m fl. 1992; Parmanne 1993). Enligt Fey (2001) tar det 50–60 dagar för strömmingsynglet att nå en längd av 4 cm i Östersjön. Om medeltiden för kläckning av rom sker i början av juni bör yngel nå 3–4 cm vid månadsskiftet juli-augusti. Vid denna storlek antas de lämna de grunda och kustnära habitaterna för ett mer pelagiskt liv (Urho & Hildén 1990; Krasovskaya 1998; Fey 2001). I denna simulering antogs att rommen kläcks den 1 juni och att ynglen vandrar mot havet den 1 augusti.

Smoltens vandring är en aktiv process, med en övergripande riktning mot havet och ett pelagiskt liv (Thorstad m fl. 2012). Även om det finns en viss grad av variation i vandringen (Jonsson m fl. 1993; Levings m fl. 1994; Økland m fl. 2006; Hedger m fl. 2008) utgick denna simulering från att de vandrar till öppet hav relativt snabbt efter att de lämnat älven. Därmed ingick inte potentiella bytesdjur som post-smolten kan hitta vid kusten i analysen.

2.2 Storlek och energiinnehåll djurplankton

Vanderploeg m fl. (1998) visade att adulta *L. macrurus* i Lake Michigan hade en torrsvikt som varierade mellan 0,08 till 0,12 mg för honor och 0,06 till 0,09 för hanar under sommaren. Det mesta av variationen i vikt förklarades av skillnader i lagrad mängd fett (Vanderploeg m fl. 1998). Hirche m fl. (2003) studerade *L. macrurus* från Kara havet (Arctic ocean) i ett odlingsförsök och fann att torrsvikten varierade mellan 0,10 till 0,30 mg för honor och 0,09 till 0,19 mg för hanar. Rahkola m fl. (1998) samplade djurplankton i sjöarna Ladoga och Saimaa och fann att adulta *L. macrurus* varierade i storlek mellan 0,02–0,13 mg torrsvikt med ungefärlig medelsvikt av 0,11 mg. Det saknas uppgifter på *L. macrurus* torrsvikt i Bottenviken och Bottenhavet, men längddata indikerar liknande storlek som i Ladoga och Saimaa (Kankaala & Johansson 1986; Mäkinen m fl. 2017). Som ingångsvärde i modelleringen användes en torrsvikt av 0,11 mg per individ.

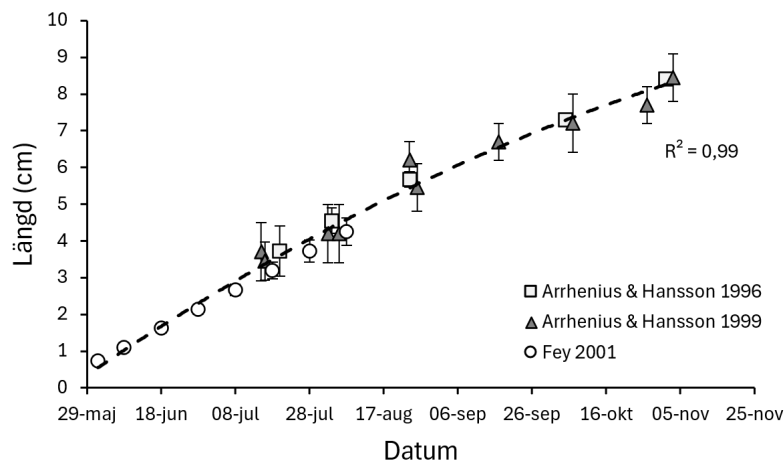
Energiinnehållet i olika arter av hoppkräftor (copepoder) varierar mellan 9–22 kJ per g torrsvikt (Donnelly m fl. 1994). *L. macrurus* är förhållandevis energirik (Hiltunen m fl. 2014), men uppmätta värden på totalt energiinnehåll saknas. För analysen har energiinnehållet satts till 20 kJ per g torrsvikt, vilket gav 2,2 J per individ.

2.3 Storlek och energiinnehåll strömming

Data på strömmingens längd från kläckning (1 juni) till vinter (1 november) i Östersjön kommer från studier av Arrhenius & Hansson (1996; 1999) och Fey (2001). Strömmingynglets längd vid olika tider redovisas i figur 1. Sambandet mellan datum och längd (cm) kan matematiskt beskrivas som:

$$LE = 0,11 * JD - 13,30 - 0,00013 * JD^2 \quad (\text{ekvation 1})$$

där LE står för längd (cm) och JD står för juliensk dag.



Figur 1. Samband mellan datum och strömmingens längd efter kläckning som i denna modell angavs till den första juni. Data från Arrhenius & Hansson (1996; 1999) och Fey (2001).

Sambandet mellan längd och vikt för strömming i Östersjön kan matematiskt beskrivas som (baserat på data från Arrhenius & Hansson 1996)

$$WW = 0,0042 * LE^{3,197} \quad (\text{ekvation 2})$$

där WW är våtvikt (g) och LE är strömmingens längd (cm)

Energiinnehållet i strömming kan beskrivas som (Arrhenius & Hansson 1996):

$$E = 3,936 + 1,268 * \text{LOG}(WW) \quad (\text{ekvation 3})$$

där E är energiinnehåll (kJ per g våtvikt) och WW är våtvikt (g).

2.4 Energibehov Lax

Post-smoltens tillväxt i havet är baserad på två olika situationer. Den ena byggde på maximal tillväxt utan födobegränsning. Modellen för specifik tillväxthastighet (SGR, % per dygn) uttrycker laxens maximala viktökning i odling (Austreng m fl.

1987). Data kommer från odlingsförsök i Norge under mitten av 1980-talet och kan anses representera tillväxten hos en mer eller mindre oselektad population. Den kan matematiskt beskrivas som (Alanära m fl. 2001);

$$\text{SGR} = 0,665 * (0,273 + 0,967 * T) * \text{WE}^{-0,288} \quad (\text{ekvation 4})$$

där T är vattentemperatur (°C) och WE är fiskens vikt (g). Data på vattentemperatur kommer från en mätstation i Bottenhavet (Grundkallen 1973–1979).

Den andra modellen byggde på post-smoltens reella tillväxthastighet i Bottenviken och Bottenhavet under perioden 1960–1984, baserat på 2 884 återfångster och dess längd under det första halvåret i havet (Alanära 2025a). Modellen uttrycker daglig längdtillväxt (% per dygn) för smolt med en startstorlek av 20 cm. Den kan matematiskt beskrivas som (Gaussian peak model):

$$\text{SGR (längd)} = 0,848 * \text{EXP} (-(0,5 * ((\text{JD} - 264,132) / 39,843)^2)) \quad (\text{ekvation 5})$$

där JD står för juliansk dag.

Data på laxens energibehov kom från en metodik utvecklad av Alanära m fl. (2001). Uppgifter på hur mycket smältbar energi (digestible energy need, DEN) som går åt för att producera ett g lax har hämtats från olika vetenskapliga studier (Bailey & Alanära 2006). Det smältbara energiinnehållet hos vilda bytesdjur är hög och antogs i denna simulering vara ekvivalent med totalt energiinnehåll. Sambandet mellan kroppsvikt och DEN för lax kan matematiskt beskrivas som:

$$\text{DEN} = 10,77 + 1,05 * \text{Ln} (\text{WW}) \quad (\text{ekvation 6})$$

där DEN är fiskens behov av smältbar energi (kJ/g) och WW är våtvikt (g).

Med hjälp av behovet av energi och daglig tillväxt kunde laxens teoretiska energibehov (Theoretical energy requirement, TER, kJ per dygn), beräknas enligt följande ekvation:

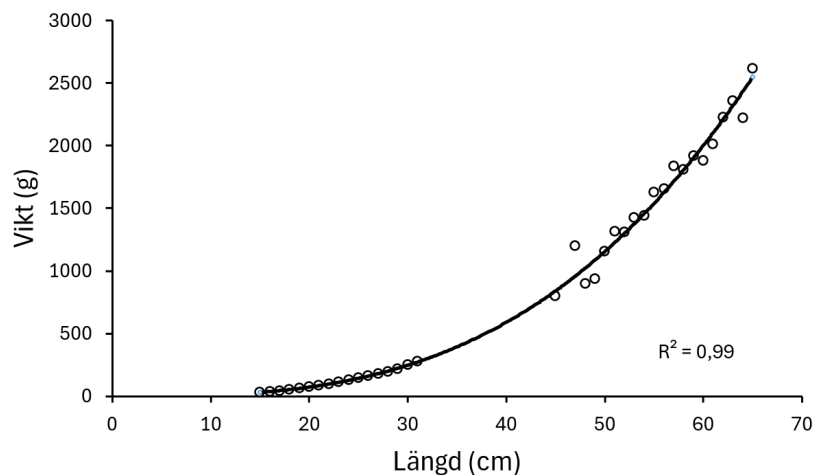
$$\text{TER} = \text{DEN} * \text{Wi} \quad (\text{ekvation 7})$$

där Wi (g/d) är den dagliga viktökningen som beräknades med hjälp av ekvation 4 (maximal tillväxt) och 5 (reell tillväxt).

Vid ett maximalt födointag avgår energi i form av fekalier, kväveutsöndring, värmeförluster och livsuppehållande funktioner som simaktivitet och metabolism. Resterande del av energiintaget går till tillväxt, energilagring eller könsmognad (Wootton 1990; Jobling 1993). Den mängd energi som blir över till tillväxt, efter att grundläggande behov är tillgodosedda, är 20–40% av det totala intaget (Brett & Groves 1979; Kaushik & Médale 1994). Odlad laxfisk som inte behöver lägga så

mycket energi på att fånga byten (foder) kan ha en energiretention på upp till 50% (Azevedo m fl. 2004; Aas m fl. 2020). För att simulera energibehovet utan tillväxt multiplicerades TER med en faktor av 0,6.

Data på sambandet mellan laxens längd och vikt kom från PIT-tag märkningar av odlad tvåårig smolt från Umeälven (Alanära 2025b), samt opublicerade data på längd och vikt för återvandrande odlad grills fångade i Stornorrfors fiskväg i Umeälven under 1998 till 2007 (figur 2).



Figur 2. Samband mellan total längd och vikt för odlad lax från Umeälven. Smolten var i storleken 15 till 31 cm ($n=19\ 760$) och grills i storleken 45 till 65 cm ($n=230$). Varje datapunkt utgör ett medelvärde per storleksklass (cm).

Laxens vikt som en funktion av längd beräknades enligt följande ekvation:

$$WW = 0,0087 * LE^{3,0161} \quad (\text{ekvation 8})$$

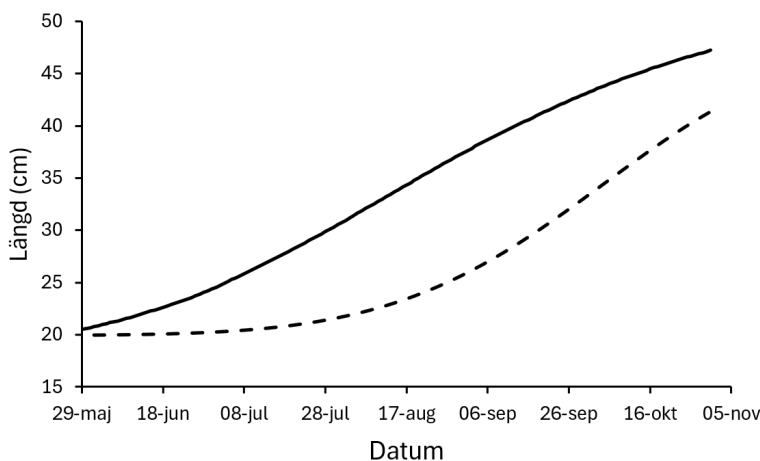
där LE är totallängd (cm) och WW är våtvikt (g).

Laxens längd som en funktion av vikt beräknades enligt följande ekvation:

$$LE = 4,9036 * WW^{0,3268} \quad (\text{ekvation 9})$$

3. Resultat

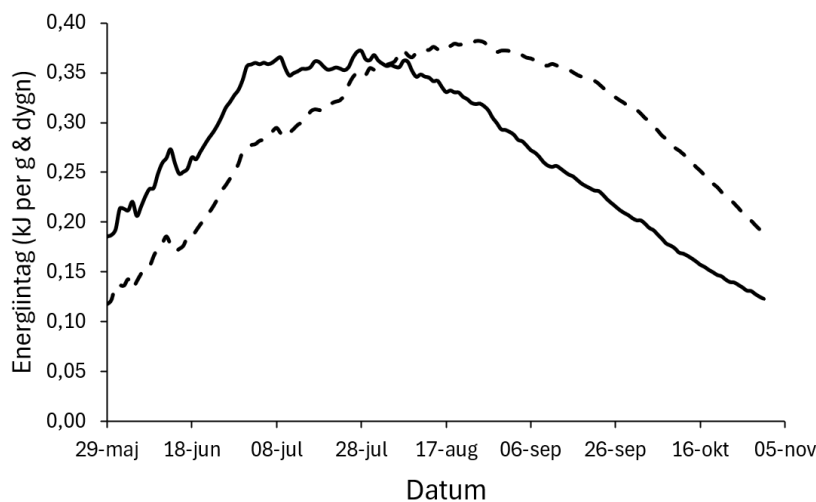
Baserat på modellen för maximal tillväxt, enligt ekvation 4, växte post-smolten från 20 cm den 1 juni till ca 47 cm den sista oktober (figur 3). Den reella eller verkliga tillväxten, enligt ekvation 5, var avsevärt lägre än den maximala under juni och juli (figur 3). Medeltillväxten var mycket nära noll under perioden. Från augusti ökar den reella tillväxten kraftigt och tillväxthastigheten var högre än den teoretiska. Tillväxten kompenseras dock inte till fullo utan enligt den reella tillväxtmodellen blev längden 41 cm den sista oktober. En längd av 47 cm motsvarar en vikt av ca 1 kg medan en längd av 41 cm motsvarar ca 0,6 kg.



Figur 3. Heldragen linje anger ett maximal tillväxt baserad på data från odlad lax enligt ekvation 4. Simuleringen startade vid en smoltlängd av 20 cm (ca 73 g). Streckad linje anger reell tillväxt för post-smolt i Bottenviken och Bottenhavet enligt ekvation 5.

Energibehovet för att uppnå maximal tillväxt ökade med stigande temperatur under juni, planade ut under juli och augusti för att sedan minska under hösten (figur 4). Energibehovet som motsvarar den reella medeltillväxten för post-smolt ökade på motsvarande sätt under juni och juli men låg på en lägre nivå (figur 4). Eftersom tillväxten under perioden var mycket låg indikerar beräkningen att intaget främst räckte till att täcka basala metaboliska funktioner och simaktivitet (figur 4). Från och med augusti, när strömmingsyngel blev tillgänglig i havet, ökade det relativa energiintaget snabbt och nådde mot hösten nivåer som var klart högre än post-smolt med teoretiskt maximal tillväxt. Det visade på ett kompensatoriskt intag av föda

under augusti till oktober, samt att det högsta energiintaget var tydligt förskjutet i tid (figur 4).



Figur 4. Heldragen linje anger teoretiskt energiintag (kJ per g fisk och dygn) för maximal tillväxt för post-smolt med en tillväxthastighet enligt ekvation 4. Streckad linje anger energiintag för post-smolt med en reell tillväxt enligt ekvation 5. Notera att energiintaget är relativt och tar hänsyn till skillnader i post-smoltens storlek.

Post-smoltens energibehov för att uppnå maximal tillväxt gick teoretiskt från ca 18 kJ per dygn den första juni, ca 100 kJ per dygn mot slutet av juli, samt till 126 kJ per dygn mot slutet av oktober (tabell 1). Motsvarande behov för post-smolt med reell tillväxt var 10, 33 respektive 122 kJ per dygn (tabell 1).

Antalet *L. macrurus* en 20 cm post-smolt behövde äta för att nå det teoretiska energibehovet för maximal tillväxt var ca 8 000 per dygn den 1 juni (tabell 1). I takt med att post-smolten växer och vattentemperaturen ökar steg födobehovet snabbt och nådde den 31 juli ett värde av drygt 46 000 *L. macrurus* per dygn. Baserat på reell tillväxt var antalet *L. macrurus* som post-smolt behöver äta ca 4 600 per dygn den 1 juni och ca 15 000 per dygn den 31 juli (tabell 1).

Vid en övergång till strömmingsyngel den första augusti var behovet 70 byten för optimal tillväxt och 19 byten för att uppnå reell tillväxt (tabell 1). Strömming vid den tidpunkten var ca 4 cm lång och vägde ca 0,4 g. Vid den sista oktober var skillnaden i energiintag mellan maximal och reell tillväxt liten, men avvikelserna i kroppsstorlek gav ett födobehov av 8 respektive 3 strömmingar. Strömmingen var nu ca 8 cm lång och vägde 3,5 g.

Tabell 1. Post-smoltens energiintag och behov av byten i form av djurplankton (*L. macrurus*) och strömmingsyngel vid olika tider. Två scenarios simulerades; ett med maximal tillväxt enligt ekvation 4 och ett med verklig eller reell tillväxt enligt ekvation 5.

Parameter	Djurplankton		Strömming	
	1 juni	31 juli	1 augusti	31 oktober
Maximal tillväxt				
Kroppslängd (cm)	20	31		47
Energibehov (kJ per dygn)	18	102		126
Antal byten	8 184	46 120	70	8
Reell tillväxt				
Kroppslängd (cm)	20	22		41
Energibehov (kJ per dygn)	10	33		122
Antal byten	4 591	15 010	19	3

För att uppfylla det teoretiskt maximala energiintaget under dygnets ljusa timmar behövde post-smolten äta 7 *L. macrurus* per minut den 1 juni, ett antal som ökade till 43 per minut den 31 juli (tabell 2). Vid en täthet av 64 *L. macrurus* per m³ blev medelavstånd mellan *L. macrurus* 28 cm, vilket innebar att post-smolten behövde simma 2,3 eller 12,9 km per dygn för att uppnå energibehovet den 1 juni respektive den 31 juli. Den simhastighet som krävdes för att hinna äta dessa mängder var 0,15 respektive 0,65 kroppslängder per sekund (tabell 2).

Tabell 2. Förutsättningar för ett födointag av *L. macrurus* den 1 juni respektive den 31 juli. Analysen utgick från ett maximalt energiintag utan begränsningar i tillväxt.

Parameter	Tidpunkt		Enhet
	1: a juni	31: a juli	
Dagslängd	20,0	17,8	timmar
Längd	20	31	cm
Teoretiskt energibehov	18,1	99,9	kJ per dygn
Djurplankton behov	7	43	Antal per min
Simmad sträcka	2,3	12,9	km per dygn
Simhastighet	0,15	0,65	Kroppslängder per s

4. Diskussion

Strömming är en specialist på att äta djurplankton och kan användas som en jämförelse till post-smolt eftersom de är i jämförbar storlek under det första halvåret i havet. Bachiller m fl. (2018) modellerade behovet av föda för strömming i nordöstra atlanten. I detta havsområde var hoppkräftor (copepoder) strömmingens viktigaste byte och födointaget skattades till 5% per g fisk och dygn under tillväxtsåsongen. Omräknat till ett födointag av hoppkräftan *L. macrurus* ger det ca 14 000 individer per dygn för en strömming med en vikt av 150 g. Liknande värden på födointag erhöles av Arrhenius & Hansson (1999) för strömmingsyngel i Östersjön. För att post-smolt ska uppfylla sitt maximala energiintag via *L. macrurus*, vid en storlek av 150 g i början av juli, behövs ett intag av ca 25 000 byten per dygn, vilket motsvarar ca 9% av kroppsvikten. En förutsättning för simuleringen i denna studie är att post-smolt behöver äta 60% av det dagliga energibehovet för att bibehålla sin vikt över tid. Vid en diet baserad på *L. macrurus* innebär det 4 600–15 000 byten per dygn under första delen av sommaren.

Frågan är om det är realistiskt att en post-smolt kan äta stora mängder djurplankton för att fylla sitt energibehov? Lax har inte lika välutvecklade gälräfständer som t ex strömming och kan därför inte skifta till filtrering när de jagar små byten (Haugland m fl. 2006). De måste snarare ta byte för byte vilket är både tids- och energimässigt kostsamt. Mot slutet av juli och vid en storlek av 31 cm behöver post-smolten teoretiskt äta 0,7 *L. macrurus* per sekund under 18 timmars dagsljus, vilket ger en total simmad sträcka på 12,9 km per dygn med en hastighet av 0,65 kroppslängder per sekund för att fylla energibehovet. Ett födointag som enbart leder till att fisken inte tappar i vikt innebär att de måste äta en *L. macrurus* var fjärde sekund under dygnets ljusa timmar. Det är mycket tveksamt om de har kapacitet att fånga djurplankton med sådan intensitet under så lång tid, samt att energikostnaden blir mycket hög.

Utne m fl. (2021) visade att större djurplankton och insekter energimässigt inte kan ersätta fiskyngel och kräftdjur (amfipoder) i post-smoltens diet. Djurplankton har ett hårt exoskelett som är svårsmält (Hallfredsson m fl. 2007), vilket leder till ett lägre dagligt energiintag jämfört med t ex fiskyngel (Utne m fl 2021). Djurplankton är viktiga som föda för strömming (Flinkman m fl. 1992; Arrhenius & Hansson

1999; Livdane m fl. 2016), men vilken roll de spelar för post-smolt i Bottenviken och Bottenhavet är i dagsläget oklart. Även tillgången på djurplankton är osäker. Bestånden av större hoppkräftor som *L macrurus* har minskade signifikant i norra Östersjön och angränsande områden (Ålandshavet och finska viken) de senaste 20 åren, vilket kan ha starka konsekvenser för fiskens födoförhållanden (Gorokhova m fl. 2016).

Salminen m fl. (2001) studerade den odlade post-smoltens födointag i Bottenhavet och under perioden maj till juli dominerade landlevande insekter som de fångade vid ytan. Totalt återfanns insekter från åtta olika släkter varav adulta tvåvingar (t ex flugor), steklar (t ex humlor) och skalbaggar dominerade. Levings m fl. (1994) studerade födointaget hos post-smolt i Trondheimsfjorden i nordatlanten och fann att adulta insekter dominerade maginnehållet tidigt i vandringen. I en senare studie dominerade adulta insekter födointaget för post-smolt även i de yttre delarna av Trondheimsfjorden (Andreassen m fl. 2001). Liknande resultat erhöles för utvandrande post-smolt i St. Lawrence bukten vid den kanadensiska Atlantkusten (Dutil & Coutu 1988). Post-smolt vandrar vanligen nära ytan (Jonsson m fl. 1993; Moore m fl. 1995), vilket gör att byten på ytan är lätta att se och fånga (Andreassen m fl 2001). Landlevande insekter som flyger alternativt blåser ut på havet utgör troligen en källa till föda för post-smolt under den första tiden i havet. Det är dock okänt vilka mängder det handlar om, samt hur temporalt och spatialt spridda de är.

Det dåliga utbudet av bytesfisk i lämplig storlek i Bottenviken och Bottenhavet indikerar att förutsättningar för post-smolt att övergå till en fiskdiet inte är optimala under första delen av sommaren. Av de potentiellt viktiga pelagiska bytesfiskarna finns endast strömming i större mängder (Olsson m fl. 2019), men under tidig sommar är de troligen för stora för de flesta post-smolt. Ettårig strömming närmar sig en genomsnittlig storlek på 9–10 cm i maj–juni (Parmanne 1990; Gröhsler m fl. 2013). Jacobson m fl. (2018) visade att den maximala bytesstorleken för lax var 35% av dess längd, vilket innebär att en odlad smolt måste vara minst 25 cm för att teoretiskt kunna predera på strömming med en storlek av 9 cm. Salminen m fl. (2001) visade via studier på post-smoltens födointag att skiftet till att predera ettårig strömming låg vid ca 24 cm. All post-smolt är däremot tillräckligt stora för att kunna äta strömmingsyngel när de blir tillgängliga i pelagialen (Salminen 2002; Alanära 2025a). Ett annat potentiellt byte är juvenil storspigg (*Gasterosteus aculeatus*) som lämnar de kustnära habitaterna och vandrar mot öppet hav i slutet av sommaren (Bergström m fl. 2015). Jacobson m fl. (2018) visade att lax med en storlek av 30–60 cm åt mindre mängder spigg i Bottenhavet, men att de saknas i födan i Bottenviken. Småspigg (*Pungitius pungitius*) och storspigg utgör potentiella byten för post-smolt under sensommaren (Salminen m fl. 2001), men dess betydelse för det totala energiintaget är troligen liten. Andra arter som förekommer i post-

smoltens val av byte i Bottenhavet är nors (*Osmerus eperlanus*) och Kusttobis (*Ammodytes tobianus*), men endast i mycket små mängder (Salminen m fl. 2001).

Post-smoltens tillväxt i Bottenviken och Bottenhavet under juni och juli är starkt begränsad (Salminen 1997), endast ca 10% av den teoretiskt möjliga (Alanära 2025a). För odlad post-smolt fångade i Bottenhavet visade Salminen m fl. (2001) att andelen med tomma magar var ca 20% under maj och juni, men ökad till ca 50% under juli. Från och med augusti hade inga individer tomma magar och fisk dominerade födointaget (Salminen m fl. 2001). Analyser av maginnehåll har visat att odlade fiskar utan erfarenhet av vilda bytesdjur kan ha ett lågt födointag i flera veckor till månader efter utsläpp (Näslund 2021). Långvarig svält leder till en situation där fisken börjar förbruka sina egna energireserver i form av fett och protein (Black & Love 1986; Persson m fl. 2018), vilket negativt påverkar fiskens muskelmassa (Caldarone m fl. 2012) och simkapacitet (Martinez 2003). Alanära (2025a) beräknade att det tar ca två månader för post-smolt vid total svält att helt förbruka sina energireserver. En försämrad kroppslig energistatus kan få negativa konsekvenser för post-smoltens förmåga att fånga byten och undvika predation (Plaut 2001; Wilson m fl. 2021). Den svaga ökningen av post-smoltens medellängd indikerar att en betydande del av populationen inte uppvisar någon tillväxt under juni och juli. Vid återfångst i havet registreras vanligen fiskens längd men inte dess vikt vilket gör att energistatus inte kan beräknas. I studien av Alanära (2025a), som denna modellering utgår från, kan individer således ha haft en avsevärt reducerad energistatus utan att den observerades. Alanära (2025a) visade även att mindre post-smolt var mer känslig för svält under juni och juli jämfört med större individer. Det kan vara en förklaring till den storleksberoende havsöverlevnaden som diskuteras nedan.

Havsöverlevnad hos kompensationsodlad lax från Finland har under lång tid varit kopplad till smoltlängden vid utsättning (Vehanen m fl. 1993; Saloniemi m fl. 2004; Jokikokko m fl. 2006). Inom den finska kompensationsodling strävade man därför länge efter att sätta ut så stor tvåårig smolt som möjligt med syfte att de skulle kunna predera på ettårig strömning snabbt efter utsättning (Salminen 1997; Salminen 2002; Kallio-Nyberg m fl. 2009). Sedan slutet av 1990-talet har dock den positiva effekten av smoltstorlek starkt minskat (Kallio-Nyberg m fl. 2009). Havsöverlevnaden för odlad smolt från svenska kompensationsodlingar har också under lång tid visat sig vara positivt korrelerad med storleken, men att den planar ut vid en storlek av 18–20 cm (Larsson 1977; Alanära 2025a). En smolt i den storleken är sannolikt för liten för att kunna predera på ettårig strömning vid ankomsten till havet. Smolt längre än 24 cm verkar heller inte kunna dra fördel av sin storlek eftersom havsöverlevnaden inte ökar vid större storlekar (Alanära

2025a). Det är möjligt att byten som ligger nära maximal storlek är svåra att äta för en oerfaren odlad smolt under första tiden i havet.

Den befintliga kunskapen om tillväxt och födointag för post-smolt i Bottenviken och Bottenhavet kommer från studier med odlad lax. Vad gäller födointag i havet saknas kunskap för vild post-smolt, men man kan på goda grunder anta att de är betydligt bättre förberedd på att söka och hitta föda vid ankomsten till havet jämfört med odlade individer. Även om vild post-smolt har ett begränsat födointag under den första tiden i havet så kan energiintaget vara tillräckligt stort för att undvika en allvarlig svältsituation. Den totala havsöverlevnaden är ca fyra ggr högre för vild lax jämfört med odlad lax (Saloniemi m fl. 2004; Alanära & Persson 2021), vilket delvis kan vara relaterat till skillnader i att hitta föda under den tidiga post-smolt perioden.

Från början på augusti, när strömmingsyngel kommer in i dieten, sker en dramatisk tillväxtökning (Salminen 1997) och odlad post-smolt växer snabbare än vad den teoretiska modellen predikterar (Alanära 2025a). I realiteten innebär det även att de äter mer än vad modellen för energibehov predikterar och att födoresursen inte är begränsande. 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).

Mellanårsvariation i rekrytering av strömmingsyngel kan påverka post-smoltens födosituation i Bottenviken och Bottenhavet. 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 att odlad lax som släpptes under år med stark rekrytering av strömming hade högre sannolikhet att stanna kvar i Bottenhavet för födosök och inte att vandra längre söderut. Även det höga uttaget av strömming i yrkesfisket under senare år kan påverka rekryteringen av yngel och därmed begränsa post-smoltens födoresurs (Alanära 2025a).

Antagandet att laxsmolten vandrar mer eller mindre direkt till öppet hav bygger främst på norska studier i nordatlanten (Økland m fl. 2006; Hedger m fl. 2008; Thorstad m fl. 2012). I Bottenviken och Bottenhavet är kunskapen om laxens vandringsmönster och habitatval mycket begränsat. En indikation på laxens vandring i havet ges via studier på återfångst av odlad Carlin-märkt fisk. I Bottenviken och Bottenhavet återfångas nästan samtliga post-smolt relativt kustnära under det första halvåret (Alanära 1988; Friedland m fl. 2017). Mönstret beror i första hand på ett mer omfattande fiske med utrustning som är lämplig för

att fånga fisk i kustzonen och där post-smolt tas som bifångst i strömmingsfisket. Det säger lite om post-smoltens verkliga vandringsmönster, men indikerar att åtminstone en del av populationen under perioder befinner sig relativt kustnära. Födosituationen vid kusten skiljer sig från den på öppet hav. Det finns ett relativt rikligt utbud av fiskyngel från arter som mört, abborre, sik, siklöja, id och brax vid kusten i Bottenviken och Bottenhavet (Sundelöf m fl. 2022). Dessutom finns större ryggradslösa djur som märkräftor (*gammarus spp*), isopoder (gråsuggor och tånglöss) och havstulpaner (*Balanus improvisus*) (Verliin m fl. 2011). Det går inte att utesluta att post-smolt rör sig mot mer kustnära habitat om födotillgången på öppet hav är begränsad. Det skulle kunna utgöra en bättre födoresurs, men leder samtidigt till en ökad risk att bli prederad av rovdjur. Ett annat alternativ är att de tidigt lämnar Bottenviken eller Bottenhavet och vandrar söderut mot Östersjön (Kallio-Nyberg m fl. 1999). Mer studier behövs för att kartlägga laxens rörelser i havet och hur de eventuellt nyttjar kustzonen till födosök.

Bottenviken och Bottenhavet är speciella ekosystem som är relativt näringsfattiga, har låg salthalt och få arter (Kautsky & Kautsky 2000). Eftersom strömming är den klart dominerade bytesfisken i dessa havsområden (Olsson m fl. 2019) blir rekryteringen av yngel extremt viktig för laxens överlevnad och tillväxt. När post-smolten når Östersjön förbättras födosituationen eftersom även skarpsill blir tillgänglig i större mängder. För lax i storleken 30–60 cm dominerar skarpsill i födan i hela egentliga Östersjön (Jacobson m fl. 2018). Födosituationen i Östersjön kan dock inte jämföras med nordatlanten där post-smolt och äldre lax rapporterats äta mer än 40 olika fiskarter eller artgrupper från minst 19 familjer och konsumera ryggradslösa djur från mer än 10 stora taxonomiska grupper (Thorstad m fl. 2012). Ett flertal studier från nordatlanten har visat att post-smolt övergår till att äta fiskyngel så snabbt de blir tillgängliga i havet (Levings m fl. 1994; Andreassen m fl. 2001; Rikardsen m fl. 2004; Knudsen m fl. 2005; Haugland m fl. 2006; Utne m fl. 2021). Födosituationen för post-smolt i Nordatlanten är således avsevärt bättre jämfört med Östersjön och speciellt Bottenviken och Bottenhavet. Däremot är risken för predation sannolikt högre i Nordatlanten eftersom där finns fler potentiella rovdjur på öppet hav (Thorstad m fl. 2012).

Timingen av lek hos strömming är en mycket viktig variabel för att förstå post-smoltens tillgång på föda. Fey (2001) följde strömmingsyngel i Vistula innanhav vid Polens kust och fann att kläckningen startade den 17 april under 1996 och den 24 mars under 1997. I den nordvästra delen av finska viken leker strömmingen från början av maj, ungefär en vecka efter isens uppbrott, till mitten av juli eller senare (Oulasvirta m fl. 1985). Merparten av leken börjar när vattentemperaturen är 8–9°C (Parmanne m fl. 1997) och i norra Östersjön vanligtvis från slutet av maj till början av juni (Aneer 1989; Rajasilta m fl., 1993). Vid sen lek förskjuts sannolikt

tidpunkten för när ynglen lämnar det kustnära habitatet för ett liv på öppet hav. Denna timing är särskilt viktig eftersom en stor del av post-smoltpopulationen kan vara 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. Mer kunskap behövs rörande timingen av strömmingynglens ankomst till öppet hav och dess effekt på post-smoltöverlevnad för lax.

Strömmingens rapporterade födointag enligt ovan representerar troligen dess kapacitet att äta djurplankton snarare än det potentiellt maximala energiintaget. Strömmingens tillväxthastighet är låg (Gröhsler m fl. 2013) i förhållande till lax (Austreng m fl. 1987) vid jämförbara storlekar, vilket indikerar begränsningar i energiintag. Det finns studier som visar att strömming i varierande utsträckning äter fisk (Köster and Möllmann 2000; Parmanne m fl. 2004; Corten 2013; Gagnon m fl. 2021). Donadi m fl. (2024) visade att strömming större än 22 cm åt relativt stora mängder spigg i Bottenhavet och Östersjön. Goodall m fl. (2024) menar att det finns en fiskätande genotyp av strömming i Östersjön som växer snabbt och är tydligt större än planktonätande strömminstyper. En diet med stora inslag av fisk ökar sannolikt strömmingens tillväxtpotential till nivåer som närmar sig post-smolt av lax.

5. Referenser

- Aas, T.S., Sixten, H.J., Hillestad, M., Ytrestøyl, T., Sveier, H. & Åsgård, T. (2020). Feed intake, nutrient digestibility and nutrient retention in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fed diets with different physical pellet quality. *Journal of Fisheries* 8(2): 768–776.
- Alanära, A. & Persson, L. (2021). Vad vi vet och inte vet om kompensationsodlad fisk. *Energiforsk, rapport 2021:767*
- Alanära, A. (1988). Vandringsmönster hos tre populationer av Östersjö lax (*Salmo salar* L.) i Bottniska viken. *Laxforskningsinstitutet meddelande*, 1988:3.
- Alanära, A. (2025a). Den odlade laxens tillväxt och överlevnad i havet som post-smolt. *Sveriges lantbruksuniversitet, SLU, Institutionen för vilt, fisk och miljö, Rapport: 2025.1*
- Alanära, A. (2025b). Rapportering av återvandrande PIT-tag märkt lax och öring i Ume- & Vindelälven 2024. PM 2025-01-09, inst. för Vilt, Fisk och Miljö, SLU.
- Alanära, A., Kadri, S. & Paspatis, M. (2001) Feeding Management. In: *Food Intake in Fish* (ed. by Houlihan D., Jobling M. & Boujard T.) Blackwell Science, Oxford.
- Ali, M., Nicieza, A. & Wotton, R. J. (2003). Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. *FISH and FISHERIES*, 4, 147-190.
- Andreassen, P. M. R., Martinussen, M. B., Hvidsten, N. A. & Stefansson, S. O. (2001). Feeding and prey-selection of wild Atlantic salmon postsmolts. *Journal of Fish Biology*, 58: 1667-1679.
- Aneer, G. (1989). Herring (*Clupea harengus* L.) spawning and spawning ground characteristics in the Baltic Sea. *Fisheries Research* 8: 169–195. doi:10.1016/0165-7836(89)90030-1
- Arrhenius, F. & Hansson, S. (1996). Growth and seasonal changes in energy content of young Baltic Sea herring (*Clupea harengus* L.). *ICES Journal of Marine Science*, 53: 792-801.
- 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.
- Austreng, E., Storebakken, T. & Åsgård, T. (1987). Growth rate estimates for cultured Atlantic salmon and rainbow trout. *Aquaculture* 60, 157-160.
- Azevedo, P. A., Leeson, S., Cho, C. Y. & Bureau, D. P. (2004). Growth, nitrogen and energy utilization of juveniles from four salmonid species: diet, species and size effects. *Aquaculture* 234; 393–414.

- Bachiller, E., Utne, K.R., Jansen, T. & Huse, G. (2018). Bioenergetics modeling of the annual consumption of zooplankton by pelagic fish feeding in the Northeast Atlantic. *PLoS ONE* 13(1): e0190345. <https://doi.org/10.1371/journal>
- Bailey, J. & Alanära, A. (2006). Digestible energy need (DEN) of selected farmed fish species. *Aquaculture* 251, 438-455.
- Bergström, U., Olsson, J., Casini, M. et al. (2015). Stickleback increase in the Baltic Sea—a thorny issue for coastal predatory fish. *Estuar Coast Shelf Sci*; 163 :134–42. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.06.017>
- 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.
- Brett, J.R. & Groves, T.D.D. (1979). Physiological energetics. In: W.S. Hoar, D.J. Randall and J.R. Brett (Editors), *Fish Physiology*, Vol. VIII, Academic Press, New York, pp. 279-352.
- 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.
- Corten, A. (2013). Recruitment depressions in North Sea herring. *ICES J Mar Sci*, 13; 70: 1–15. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss187>
- Dahlgren, K., Andersson, A., Larsson, U. et al. (2010). Planktonic production and carbon transfer efficiency along a north-south gradient in the Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 409, 77–94.
- Donadi, S. et al. (2024). Reduced predation and competition from herring may have contributed to the increase of three-spined stickleback in the Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 82, 2. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsae168>
- Donnelly, J., Torres, J.J., Hopkins, T.L. & Lancraft, T.M. (1994). Chemical composition of Antarctic zooplankton during austral fall and winter. *Polar Biol* 14:171–183. <https://doi.org/10.1007/BF00240522>
- Doubleday, W. G., Ritter, J. R., & Vickers, K. U. (1979). Natural mortality rate estimates for North Atlantic salmon in the sea. *ICES Document CM 1979/M: 26*. 15 pp.
- 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.
- 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.
- Flinkman, J., Vuorinen, I. & Aro, E. (1992). Planktivorous Baltic herring (*Clupea harengus*) prey selectively on reproducing copepods and cladocerans. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49, 73–77.
- Friedland, K. D., Dannewitz, J., Romakkaniemi, A., Palm, S., Pulkkinen, H., Pakarinen, T. & Oeberst, R. (2017). Post-smolt survival of Baltic salmon in context to changing environmental conditions and predators. *ICES Journal of Marine*

- Science, Volume 74, Issue 5, May-June 2017, Pages 1344–1355,
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw178>
- Gagnon, K., Gustafsson, C., Salo, T. et al. (2021). Role of food web interactions in promoting resilience to nutrient enrichment in a brackish water eelgrass (*Zostera marina*) ecosystem. *Limnol Oceanogr*; 66: 2810–26. <https://doi.org/10.1002/lno.11792>
- Goodall, J. et al. (2024). Evolution of fast-growing piscivorous herring in the young Baltic Sea. *Nature Communications* 15:10707. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-55216-8>
- 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. doi:10.1371/journal.pone.0158326
- Gröhsler, T., Oeberst, R., Schaber, M., Larson, N., & Kornilovs, G. (2013). Discrimination of western Baltic spring-spawning and central Baltic herring (*Clupea harengus* L.) based on growth vs. natural tag information. *ICES Journal of Marine Science*, 70: 1108–1117.
- Hallfredsson, E. H., Pedersen, T. & Praebel, K. (2007). Estimation of digestion rates for herring *Clupea harengus* L. feeding on fish larvae. *Journal of Fish Biology*, 70: 638–643.
- Haugland, M., Holst, J. C., Holm, M. & Hansen, L. P. (2006). Feeding of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) post-smolts in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* 63, 1488–1500.
- 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.
- Hiltunen, M., Strandberg, U., Keinänen, M., Taipale, S. & Kankaala, P. (2014). Distinctive Lipid Composition of the Copepod *Limnocalanus macrurus* with a High Abundance of Polyunsaturated Fatty Acids. *Lipids* 49:919–932. DOI 10.1007/s11745-014-3933-4
- Hirche, H.-J., Fetzer, I., Graeve, M. & Kattner, G. (2003). *Limnocalanus macrurus* in the Kara Sea (Arctic Ocean): an opportunistic copepod as evident from distribution and lipid patterns. *Polar Biol.* 26: 720–726. DOI 10.1007/s00300-003-0541-9
- ICES-WGBAST. (2025). Baltic Salmon and Trout Assessment Working Group (WGBAST). *ICES Scientific Reports*. 7:50. 378 pp.
- 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): e02081. 10.1002/ecs2.2081
- Jacobson, P., Gårdmark, A. & Huss, M. (2019). Population and size-specific distribution of Atlantic salmon *Salmo salar* in the Baltic Sea over five decades. *J Fish Biol.* 96: 408–417. DOI: 10.1111/jfb.14213
- Jobling, M. (1993). Bioenergetics: feed intake and energy partitioning. In *Fish Ecophysiology*. Edited by J.C. Rankin and F.B. Jensen. Chapman & Hall, London. pp. 1-44.

- Jobling, M. (1994) *Fish Bioenergetics*. Chapman & Hall, London.
- 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, N., Hansen, L. P. & Jonsson, B. (1993). Migratory behaviour and growth of hatchery-reared post-smolt Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of Fish Biology* 42, 435–443.
- 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.
- Kankaala, P. & Johansson, S. (1986). The influence of individual variation on length biomass regressions in 3 crustacean zooplankton species. *J Plankton Res.* 8:1027–38.
- Kaushik, S. & Médale, F. (1994). Energy requirements, utilization and dietary supply to salmonids. *Aquaculture*, 121(1): 81-97. DOI: 10.1016/0044-8486(94)90364-6
- Kautsky, L. & Kautsky, N. (2000). The Baltic Sea, including Bothnian sea and Bothnian bay. In: *Seas at The Millennium: An Environmental Evaluation* (Edited by C.R.C. Sheppard). Elsevier Science Ltd.
- Klemetsen, A., Amundsen, P.-A., Dempson, J. B., Jonsson, B., Jonsson, N., O’Connell, M. F. & Mortensen, E. (2003). Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories.
- Knudsen, R., Rikardsen, A. H., Dempson, J. B., Bjørn, P. A., Finstad, B., Holm, M. & Amundsen, P.-A. (2005). Trophically transmitted parasites in wild Atlantic salmon post-smolts from Norwegian fjords. *Journal of Fish Biology* 66, 758–772.
- Köster, F. W. & Möllmann, C. (2000). Trophodynamic control by clupeid predators on recruitment success in Baltic cod? *ICES J Mar Sci*; 57:310–323. [https:// doi.org/ 10.1006/ jmsc.1999.0528](https://doi.org/10.1006/jmsc.1999.0528)
- 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.
- Larsson, P.-O. (1977). Size dependent mortality in salmon smolt plantings. *ICES, C. M.* 1977/M: 43.
- Levings, C. D., Hvidsten, N. A. & Johnsen, B. O. (1994). Feeding of Atlantic salmon, *Salmo salar* post-smolts in a fjord in central Norway. *Canadian Journal of Zoology* 72, 834–839.
- Livdane, L., Putnis, I., Rubene, G., Elferts, D. & Ikauniece, A. (2016). Baltic herring prey selectively on older copepodites of *Eurytemora affinis* and *Limnocalanus macrurus* in the Gulf of Riga. *Oceanologia* 58, 46—53.

- Mäkinen, K., Elfving, M., Hänninen, J., Laaksonen, L., Rajasilta, M., Vuorinen, I. & Suomela, J.-P. (2017). Fatty acid composition and lipid content in the copepod *Limnocalanus macrurus* during summer in the southern Bothnian Sea. *Helgol Mar Res* 71:11. DOI 10.1186/s10152-017-0491-1
- 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: 1574–1579.
- Martinez, M. (2003). Condition, prolonged swimming performance and muscle metabolic capacities of cod *Gadus morhua*. *J Exp Biol* 206, 503–511.
- Moore, A., Potter, E. C. E., Milner, N. J. & Bamber, S. (1995). The migratory behaviour of wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts in the estuary of the River Conwy. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52, 1923–1935.
- 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.
- Ojaveer, H., Jaanus, A., MacKenzie, B.R., Martin, G., Olenin, S., et al. (2010) Status of Biodiversity in the Baltic Sea. *PLoS ONE* 5(9): e12467. doi:10.1371/journal.pone.0012467
- 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.
- 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.
- Oulasvirta, P., Rissanen, J. & Parmanne, R. (1985). Spawning of Baltic herring (*Clupea harengus* L.) in the western part of the Gulf of Finland. *Finnish Fisheries Research* 5, 41–54.
- 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.
- Parmanne, R., Huolman, A. & Salmi, J. (2004). The diet of Baltic herring in the archipelago of the Bothnian Sea (In Finnish with English documentation page). *Kala- ja riistaraportteja* 309, 19 p.
- Parmanne, R., Popov, A. & Raid, T. (1997). Fishery and biology of herring (*Clupea harengus* L.) in the Gulf of Finland: A review. *Boreal Env. Res.* 2: 217-227. ISSN 1239-6095
- Persson, L., Leonardsson, K. & Alanärä, A. (2018). Manipulation of the energetic state of Atlantic salmon *Salmo salar* juveniles and the effect on migration speed. *Journal of Fish Biology* 92: 961-978.

- Plaut, I. (2001). Critical swimming speed: its ecological relevance. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 131: 41–50.
- Rahkola, M., Karjalainen, J. & Avinsky, V.A. (1998). Individual weight estimates of djuerplankton based on length-weight regressions in Lake Ladoga and Saimaa lake system. *Nordic J. Freshw. Res.* 74: 110-120
- Rajasilta, M. (1992) Relationship between food, fat, sexual maturation, and spawning time of Baltic herring (*Clupea harengus membras*) in the Archipelago Sea. *Can J Fish Aquat Sci* 49:644-654
- Rikardsen, A. H. & Dempson, J. B. (2011). Dietary life-support: the marine feeding of Atlantic salmon. In *Atlantic Salmon Ecology* (Aas, Ø., Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J., eds), pp. 115–144. Oxford: Wiley-Blackwell.
- 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 early marine feeding of Atlantic salmon post-smolts in Norwegian fjords. *Journal of Fish Biology* 64, 1655–1679.
- Ritter, J. A. (1989). Marine migration and natural mortality of North American Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences* 2041, 1–136.
- 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. (2002). *Marine Survival of Atlantic Salmon in the Baltic Sea*. NPAFC Technical Report No. 4.
- 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.
- Sandström, O. and Sörlin, T. (1981) Production ecology in the Northern Baltic. *Hydrobiologia*, 76, 87–96.
- Segerstråle, S.G. (1956). The distribution of glacial relicts in Finland and adjacent Russian areas. *Soc Sci Fenn Comment Biol.*15:1–35.
- SHARK 2026. SHARK är Svenskt HavsARKivs webbplats för nedladdning av data. I SHARK lagras biologiska, fysikaliska och kemiska marina miljöövervakningsdata. SMHI är på uppdrag av Havs- och vattenmyndigheten nationell datavärd för oceanografi och marinbiologi och är av UNESCO utsedd till Nationellt Oceanografiskt DataCenter (NODC).
- 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.
- Sturlaugsson, J. (1994). Food of Ranched Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) Postsmolts in Coastal Waters, West Iceland. *Nordic J. Freshw. Res.* 69: 43–,57.
- Sundelöf, A. m fl. (2022). Fisk- och skaldjursbestånd i hav och sötvatten 2021. Havs- och vattenmyndigheten, Rapport 2022:2.

- Thorstad, E. B., Whoriskey, F. G., Rikardsen, A. H. & Aarestrup, K. (2011). Aquatic nomads: the life and migrations of the Atlantic salmon. In *Atlantic Salmon Ecology* (Aas, Ø., Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J. eds), pp. 1–32. Oxford: Wiley- Blackwell.
- 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.
- 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.
- Utne, K. R., Pauli, B. D., Haugland, M., Jacobsen, J. A., Maoileidigh, N., Melle, W., Broms, C. T., Nottestad, L., Holm, M., Thomas, K. & Wennevik, V. (2021). Poor feeding opportunities and reduced condition factor for salmon post-smolts in the Northeast Atlantic Ocean. – *ICES Journal of Marine Science*, 78: 2844-2857.
- Vanderploeg, H.A., Cavaletto, J.F., Liebig, J.R. & Gardner, W.S. (1998). *Limnocalanus macrurus* (Copepoda: Calanoida) retains a marine arctic lipid and life cycle strategy in Lake Michigan. *Journal of Plankton Research* Vol.20 no.8 pp.1581-1597.
- 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.
- Verliin, A., Kotta, J., Orav-Kotta, H., Saks L. & Vetemaa, M. (2011). Food selection of *Coregonus lavaretus* in a brackish water ecosystem. *Journal of Fish Biology* 78, 540–551. doi:10.1111/j.1095-8649.2010.02870.x
- 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.
- Wootton, R.J. (1990). *Ecology of teleost fishes*. Chapman & Hall, London.