

Aqua reports 2020:19

Åldersanalys i fiskövervakningen

Viktig miljöinformation finns i fiskars hårda vävnader

Magnus Appelberg, Martina Blass, Magnus Dahlberg,
Kerstin Holmgren, Magnus Kokkin och Rickard Yngwe



Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Institutionen för akvatiska resurser

Åldersanalys i fiskövervakningen

Viktig miljöinformation finns i fiskars hårda vävnader

Magnus Appelberg¹, Martina Blass¹, Magnus Dahlberg²,
Kerstin Holmgren², Magnus Kokkin² och Rickard Yngwe²

Sveriges lantbruksuniversitet (SLU), Institutionen för akvatiska resurser,

¹Kustlaboratoriet, Skolgatan 6, 742 42 Öregrund

²Sötvattenslaboratoriet, Stångholmsvägen 2, 178 93 Drottningholm

december 2020

Aqua reports 2020:19

ISBN: 978-91-576-9811-7 (elektronisk version)

E-post till ansvariga författare:

magnus.appelberg@slu.se

martina.blass@slu.se

magnus.dahlberg@slu.se

kerstin.holmgren@slu.se

magnus.kokkin@slu.se

rickard.yngwe@slu.se

Rapportens innehåll har granskats av:

Magnus Huss, Sveriges lantbruksuniversitet (SLU), Institutionen för akvatiska resurser

Jens Olsson, Sveriges lantbruksuniversitet (SLU), Institutionen för akvatiska resurser

Vid citering uppge:

Appelberg, M., Blass, M., Dahlberg, M., Holmgren, K., Kokkin, M., Yngwe, R. (2020).

Åldersanalys i fiskövervakningen. Viktig miljöinformation finns i fiskars hårda vävnader.

Aqua reports 2020:19. Institutionen för akvatiska resurser, Sveriges lantbruksuniversitet,

Drottningholm Lysekil Öregrund. 71 s.

Nyckelord:

rekrytering, årsklasstyrka, tillväxt, överlevnad, dödlighet, otolitform, otolitkemi

Rapporten kan laddas ned från:

<http://pub.epsilon.slu.se/>

Finansiär:

Havs- och vattenmyndigheten (dnr HaV: 3215-19 och 1452-20, dnr SLU: SLU.aqua.2020.5.2-97)

Rapporten har tagits fram på uppdrag av Havs- och vattenmyndigheten. Rapportförfattarna ansvarar för innehållet och slutsatserna i rapporten. Rapportens innehåll innebär inte något ställningstagande från Havs- och vattenmyndighetens sida.

Publikationsansvarig:

Noél Holmgren, prefekt, institutionen för akvatiska resurser, Lysekil

Framsida: Otolit från en 20 år gammal piggvar (exempel på hård vävnad). Foto: SLU.

Baksida: Gällock från abborre (exempel på hård vävnad). Foto: SLU.

Sammanfattning

Fisk är en viktig miljöindikator i uppföljning av svenska miljömål och internationella direktiv och överenskommelser. Flera av indikatorerna som används för att beskriva rekrytering, tillväxt och åldersstruktur baseras på åldersbestämning av fisk. Åldersbestämning görs genom att läsa av tillväxtzoner på olika hårda vävnader från fisken, t.ex. otoliter, gällock, vingben och fjäll. När fisken växer avspeglas också förändringar i fiskens miljö i de hårda vävnaderna. Åldersprover av fisk tas inom många av de pågående övervakningsprogrammen, och på SLU finns också stora arkiv av åldersprover från många äldre undersökningar.

I denna rapport utvärderar vi hur åldersbestämning och andra analyser av fiskens hårda vävnader kan komplettera och stärka kunskapen om fiskpopulationers och fiskesamhällens struktur och funktion i svenska sötvatten och längs Östersjöns kust. Olika typer av åldersbaserade indikatorer behövs i uppföljningen av ramdirektivet för vatten, havsmiljödirektivet, art- och habitatdirektivet och som grund för en ekosystembaserad fiskeriförvaltning. Det handlar om olika mått på fiskens åldersstruktur, rekrytering, tillväxt och dödlighet, som alla utgår från åldersbestämda fiskar. Vi beskriver insamlade åldersprover från provfiskade kustområden och sjöar, och ger både publicerade och nya exempel på hur åldersdata kan användas i miljö- och fiskeriförvaltning. Vi ger också exempel på hur analyser baserade på otoliters form och kemiska sammansättning kan användas.

Rekrytering av fisk varierar mer eller mindre mellan år, beroende på naturliga förutsättningar och mänsklig påverkan. Rekryteringsindex baserat på fiskens ålder ger mer specifik information än osäker tolkning baserad på fiskens storlek. Vi visar att det förekommer en betydande variation i rekryteringsindex och relativ årsklasstyrka för flera fiskarter i både mindre och större sjöar och längs kusten. Miljöförändringar påverkar också fiskens tillväxt. Vi ger exempel på åldersbaserade tillväxtanalyser, på individer och bestånd, med och utan hjälp av tillväxtmodeller. Kunskap om överlevnad och dödlighet behövs för att förstå vad som påverkar fiskbeståndens utveckling, och bör därför vara viktiga underlag för en ekosystembaserad fiskförvaltning. Vi ger flera nya exempel på att dödlighet kan uppskattas via åldersanalyser för några kustlevande fiskarter som är av intresse för yrkes- och fritidsfisket, och på hur fiskeridödlighet används i nya beståndsmodeller för siklöja i Vänern och Bottenviken. Vi analyserar också skillnader mellan ålders- och längdstruktur, som tydligt visar att det inte går att korrekt bestämma en fisks ålder utifrån dess längd.

Nya och tidigare insamlade åldersprover förvaras i SLU:s biologiska arkiv. Proverna kan användas till fler analyser än vad som var syftet vid insamlingen inom miljöövervakning och andra undersökningar. Vi visar exempel på hur insamlade åldersprover kan användas för att identifiera olika bestånd av fisk. Det handlar om olika metoder baserade på otoliters form, kemisk sammansättning av otoliter och fjäll, och genetisk analys av fjäll.

Summary

Fish is an important indicator in monitoring and assessment of Swedish environmental goals and international directives and agreements. Several indicators describing recruitment, growth and age structure are based on age determination of fish. Age determination is done by reading growth zones on different hard structures from fish, e.g. otoliths, operculum bones, wing bones and scales. When the fish grows changes in its environment are also reflected in fish's hard structures. Age samples of fish are taken in many ongoing monitoring programs, and at SLU there are also large archives of age samples from many older surveys.

In this report, we evaluate how age determination and other analyses of hard structures in fish might complement and strengthen knowledge about the structure and function of fish populations and fish communities in environmental monitoring in Swedish freshwaters and along the Baltic coast. Different types of age-based indicators are needed in assessment according to the Water Framework Directive, the Marine Strategies Framework Directive, the Species and Habitats Directive and as a basis for ecosystem-based fisheries management. It deals with different metrics of age structure, recruitment, growth and mortality, all of them calculated from aged fish. We describe collected age samples from test-fished coastal areas and lakes, and give both published and new examples of using age data in environmental and fisheries management. We also give examples of how analyses based on the shape and chemical composition of otoliths can be used.

The recruitment of fish varies more or less between years, depending on natural conditions and human impact. Recruitment indices based on fish age provide more specific information than uncertain interpretation based on fish size alone. We show variation in recruitment index and relative year-class strength for several fish species in both smaller and larger lakes and along the coast. Environmental changes also affect fish growth. We give examples of age-based analyses of growth, for individuals and stocks, with and without use of growth models. Knowledge of survival and mortality is needed to understand what affects the development of fish stocks, and is therefore an important basis for ecosystem-based management. We provide several new examples of how mortality can be estimated based on ageing for some coastal fish species that are of interest for commercial and recreational fishing, and on how fishing mortality is used in new stock models for vendace in Lake Vänern and the Gulf of Bothnia. We also show comparisons between age and length structure, illustrating that fish age cannot be correctly estimated from its length.

New and previously collected age samples are stored in SLU's biological archive. The samples can be used for more analyses than was originally planned when collecting the samples within environmental monitoring and other surveys. We show examples of how collected age samples can be used to identify different stocks of fish. There are different methods based on the shape of otoliths, chemical composition of otoliths and scales, and genetic analysis of scales.

Förord

Denna syntes utfördes med bidrag från Havs- och vattenmyndigheten (dnr 3215-19 och 1452-20). Analyser av fiskars hårda vävnader gjordes redan på 1700-talet, och har sedan tidigt 1900-tal varit en viktig del i övervakningen av fisk. Traditionellt har fiskens hårda vävnader främst använts för bestämning av fiskars ålder, och på senare tid har de i högre grad använts för att beskriva individernas livshistoria. Trots den betydande utvecklingen inom området används relativt lite av denna kunskap inom den nuvarande miljöövervakningen av fisk. Denna rapport bygger vidare på en preliminär sammanställning (Yngwe et al., 2020). Vi vill visa att både traditionella metoder baserade på fiskens hårda vävnader och nya metoder kan bidra till bättre övervakning av fisk i våra vattenmiljöer, och i nästa steg leda till bättre statusbedömningar enligt nationella och internationella miljömål och direktiv.

Innehållsförteckning

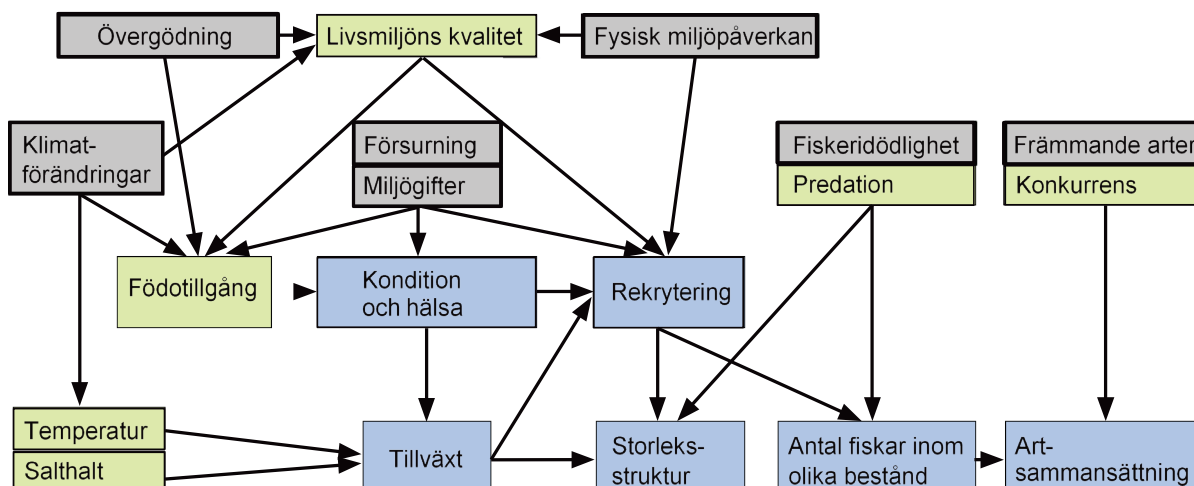
1. Introduktion.....	7
2. Åldersdata och provinsamling.....	10
2.1. Kvalitetsaspekter vid åldersanalys	10
2.2. Befintliga data	11
2.3. Provtagningsstrategi.....	12
3. Indikatorer baserade på åldersdata och fiskens hårda vävnader	15
3.1. Rekrytering och årsklasstyrka	16
3.1.1. Rekrytering.....	17
3.1.2. Relativ årsklasstyrka	20
3.2. Tillväxt.....	23
3.2.1. Individbaserad tillväxt genom tillbakaräkning	23
3.2.2. Beståndsbaserade tillväxtanalyser utan modeller	27
3.2.3. Beståndsbaserade analyser med modeller	28
3.3. Överlevnad och dödlighet.....	32
3.3.1. Modeller baserade på traditionella fångstkurvor.....	32
3.3.2. Populationsmodeller (t ex SS3)	40
3.4. Ålders- och längdstruktur.....	42
3.5. Beståndsidentifiering och kartering av livsmiljöer	45
3.5.1. Formanalys av hårda vävnader	45
3.5.2. Kemisk analys av otoliter	48
3.5.3. Kemisk analys av fjäll	52
3.5.4. Genetisk analys av fjäll	52
4. Åldersbaserade analyser av livshistoria och klimatförändring.....	54
5. Sammanfattande rekommendation	57
Referenser.....	60
Tack	71

1. Introduktion

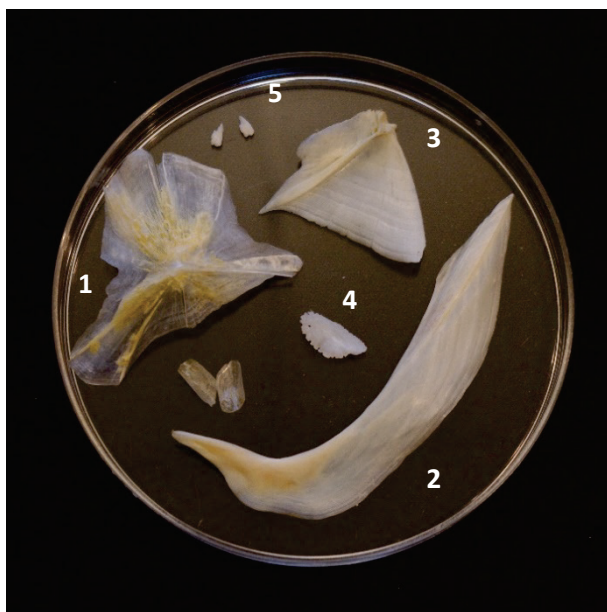
Fisk används som miljöindikator såväl nationellt för att utvärdera om vi uppnår de svenska miljömålen, som internationellt vid uppföljningen av EU:s ramdirektiv för vatten (European Commission, 2000) och EU:s havsmiljödirektiv (European Commission, 2008). Fisk ingår också som en viktig indikator inom gemensamma internationella miljööverenskommelser som Baltic Sea Action Plan (BSAP, 2007). Följande rapport fokuserar på hur fiskens ålder och hårda vävnader kan användas som miljöindikatorer och till att ge underlag till den nationella fiskförvaltningen i sötvatten och vid Östersjökusten. Detta kompletterar de fiskbaserade indikatorer som tas fram inom EU:s datasamlingsprogram DCF (Data Collection Framework) för den internationella fiskeriförvaltningen och EU:s havsmiljödirektiv.

Fisk utgör en viktig resurs i form av mat och rekreation, och den intresserade allmänheten har upptäckt förändringar i fiskbestånden, som har indikerat miljöförändringar, t.ex. försurningen (Almer, 1972). Fisk förekommer dessutom på (och påverkar) flera nivåer i födoväven, och speglar därmed mänsklig påverkan och naturlig variation inom olika delar av ekosystemet. Integrerad övervakning av fisk på individ-, populations- och samhällsnivå (Sandström et al., 2005) kan spåra förändringar i både vattenkvalitet, temperatur och den fysiska miljön, t ex lek- och uppväxthabitat.

Fysisk miljöpåverkan och förlust av livsmiljöer av god kvalitet påverkar fiskens möjligheter att reproducera sig, tillväxa och överleva. Försämrade vattenkvalitet och förändrat klimat påverkar såväl den enskilda individen som populationerna och fisk- samhällenas sammansättning (Neuheimer et al., 2011; Sandström et al., 2014). En schematisk skiss av Degerman et al. (2016, Figur 1) visar flera typer av fiskbaserade indikatorer som kan användas för att mäta förändringar orsakade av både mänsklig och naturlig påverkan. Flera av indikatorerna (rekrytering, tillväxt, storleksstruktur, åldersstruktur och antal överlevande fiskar) baseras på fiskens ålder. För åldersbestämning av fisk används olika benstrukturer och vävnader från fisken, t.ex. otoliter, gällock, vingben och fjäll (Figur 2).



Figur 1. Schematisk skiss över hur fisk (blåa rutor) kan reagera på olika typer av mänsklig påverkan (grå rutor) och naturliga faktorer (gula rutor). De blå rutorna visar grupper av indikatorer som kan användas för att mäta och tolka dessa förändringar. Efter Degerman et al. (2016) figur: Lena Bergström.



Figur 2. Exempel på hårda vävnader från fisk; vingben (1) och cleithrum (2) från gädda, gällock (3) och stor otolit (4) från abborre, otoliter (5) från siklöja, och fjäll (6) från sik. Foto: Martina Blass.

När fisken och dess hårda vävnader växer avspeglas också förändringar i fiskens miljö, vilket ger stora möjligheter att analysera vad fisken upplevt under sin livshistoria (Helser et al., 2018; Holmgren, 2013; Holmgren & Appelberg, 2001; Izzo et al., 2016). Idag görs åldersbestämning av flera fiskarter vid flera återkommande provfisken inom miljöövervakningen och fiskförvaltningen, liksom i uppföljning av åtgärder som till exempel kalkning av försurade sjöar. Där ingår t.ex. nätprovfisken i Vänern, Vättern, Hjälaren och Mälaren, längs kusten och i många mindre sjöar, men även trålning i samband med hydroakustiska

undersökningar i de stora sjöarna och på kusten. Åldersprover tas också från gös och andra arter fångade i yrkesfiske i Mälaren och Hjälmaren och längs kusten, av ål fångad med ryssjor och elfiske, och av lax från älvar och längs den svenska kusten. Åldersbestämning görs också av flera utsjöarter inom EU:s datainsamlingsprogram (DCF) för den internationella fiskeriförvaltningen.

Analyserade åldersprover har använts i årliga bedömningar av status för enskilda arter i både de stora sjöarna och i olika kustområden (Havs- och vattenmyndigheten, 2019a). Vid provfisker längs Östersjökusten är åldersanalys av fisk en viktig indikator för bedömning av såväl enskilda fiskbestånd och individers tillväxt i både opåverkade referensområden och i recipientkontrollprogram (t.ex. Sandström et al. 2005; Adill & Heimbrand 2015; Ericsson & Olsson 2015; Mustamäki et al., 2020). Underlaget används för bedömning av kustområdenas miljöstatus nationellt, men internationell tillämpning försvåras av att alla länder runt Östersjön inte utför åldersanalyser (HELCOM 2018). Åldersbaserade indikatorer har även använts i flera utvärderingar av miljöövervakning och kalkningseffektuppföljning i mindre sjöar (t.ex. Holmgren, 2007; Holmgren, 2009). Sådana direkt åldersbaserade indikatorer saknas fortfarande i de fiskbaserade bedömningsgrunderna för ekologisk status i sjöar (Havs- och vattenmyndigheten, 2018), liksom för flera fiskrelaterade indikatorer för bedömning av miljöstatus enligt havsmiljödirektivet (Havs- och vattenmyndigheten, 2019b).

Syftet med denna rapport är att utvärdera hur åldersanalys och användning av fiskens hårda vävnader bidrar till att stärka både den svenska miljöövervakningen och den nationella fiskförvaltningen. Utvärderingen baseras på tidigare publicerade resultat, nya analyser av befintliga ålders- och individprover från provfiskade kustområden och sjöar, samt analyser baserade på otoliters form och kemiska sammansättning. Rapporten fokuserar i första hand på hur åldersanalys och fiskens hårda vävnader kan användas inom miljöövervakningen, men syftar också till att ge underlag för en ekosystembaserad fiskförvaltning (EBFF).

2. Åldersdata och provinsamling

2.1. Kvalitetsaspekter vid åldersanalys

Traditionell åldersbestämning av fisk handlar om att tolka information på vävnader (otoliter, fjäll m m), för att därefter bedöma fiskens ålder. Vid åldersbestämning ingår ett visst mått av subjektivitet, och det är viktigt att identifiera och verifiera de variabler som den delvis subjektiva bedömningen bygger på. Målet är att ständigt förbättra och förfina metodik och tolkningar så att säkerheten i bedömningen av fiskens ålder blir så hög som möjligt. På SLU, Institutionen för akvatiska resurser (SLU Aqua), görs detta bl.a. genom;

1. ett systematiskt program för upplärning av nya åldersläsare
2. interkalibreringar mellan åldersläsare
3. dokumentation av metodik och rutiner

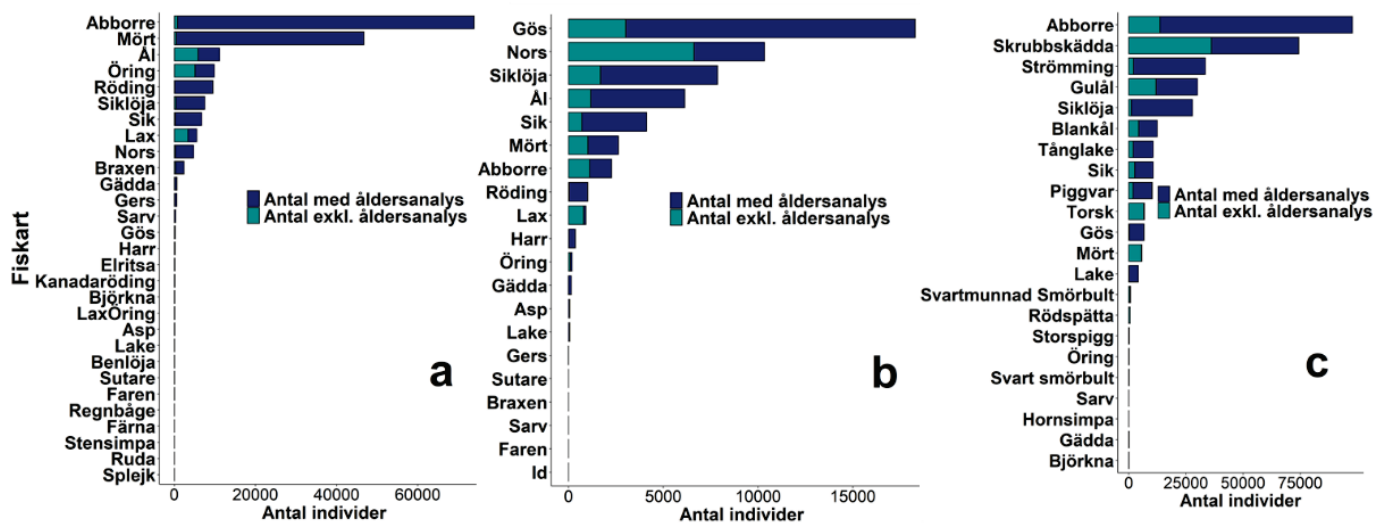
Ett systematiskt upplärningsprogram används varje gång en åldersanalytiker ska lära sig en ny art. Upplärningen består av olika steg med ökande svårighetsgrad. Först när överensstämmelsen med erfaren personal uppnått en acceptabel nivå får personen åldersbestämma på egen hand. Den acceptabla nivån varierar beroende på t.ex. art och prepareringsmetod, och nivån kan ökas när nyare metoder ger säkrare åldersbestämning.

Erfarenheter visar att en självlärd person som arbetar på egen hand utan att kalibrera sig mot andra åldersanalytiker riskerar att i allt för hög grad grunda sina analyser på subjektiva bedömningar. Vid en interkalibrering åldersbestämmer flera personer vävnader från samma fiskar. Därefter dokumenteras överensstämmelsen och avvikelser diskuteras. Interkalibreringar sker såväl inom som mellan laboratorier, samt inom internationella arbetsgrupper, t.ex. Internationella havsforskningsrådet (ICES). Är spridningen i angiven ålder alltför stor mellan åldersläsare vidtar någon form av åtgärdsprogram. Detta kan exempelvis innebära justeringar i prepareringsteknik eller bättre definitioner av vad som ska betraktas som en äkta eller falsk vintermarkering.

SLU Fish Ageing Network (SFAN) består av personal på SLU Aqua som arbetar med åldersanalys. De har tagit fram en "Metodhandbok för åldersbestämning av fisk", som finns tillgänglig på <https://www.slu.se/institutioner/akvatiska-resurser/kontakt/forskningsinfrastruktur/alderslaboratorierna-vid-akva/Metodhandbok-for-aldersanalys-av-fisk/>. Handboken innehåller beskrivning av provtagning och preparering av åldersprover, definitioner och tolkningar av otoliter och andra vävnader, samt rutiner för registrering, kvalitetssäkring och lagring av data och åldersprover.

2.2. Befintliga data

I slutet av 2019 innehöll Sötvattenslaboratoriets arkiv av hårda fiskvävnader prover från ca 879 000 fiskar fördelade på 37 arter. Av dessa hade 232 452 individer åldersbestämts, uppdelat på 33 arter. För fisk från Östersjöns kustområden fanns i november 2020 individprover från totalt 546 000 fiskar fördelat på 33 arter varav 419 000 med bestämd ålder sedan 1963 av vilka abborre utgör merparten (Figur 3).



Figur 3. Art och antal provtagna individer i mindre sjöar och vattendrag (a), de stora sjöarna (b) och längs svenska Östersjökusten (c), i SLU Aquas databaser i oktober 2019 (a och b) och november 2020 (c). Blå stapel innebär att åldersanalys har genomförts, grön stapel att individprov finns men inte har analyserats med avseende på ålder.

2.3 Provtagningsstrategi

Inom nationell fiskövervakning i Sverige sker provfisken med översiktsnät och ryssjor, enligt principen djupstratifierat, randomiserat provfiske (Kinnerbäck, 2001; Havs- och vattenmyndigheten, 2015; Havs- och vattenmyndigheten, 2016). Metoderna skiljer sig något mellan kust, stora sjöar samt små och medelstora sjöar. Årsungar är oftast för små för att fångas effektivt i näten, men för äldre fiskar är nätelektiviteten relativt låg för flera vanliga arter. För provfiske med Nordiska översiktsnät i sjöar är det möjligt att korrigera för en del av selektiviteten (Kurkilahti 1999). Detta gäller också för provfiske med Nordiska kustöversiktsnät, vars sammansättning av maskstorlekar i huvudsak liknar den som ingår i de Nordiska översiktsnäten. Insamling av åldersprover av indikatorarter ingår i provtagningen.

För övervakning av fisksamhällen i små och medelstora sjöar inom nationell miljöövervakning (Nmö) och integrerad kalkningseffektuppföljning (IKEU) används sedan 1994 standardiserade provfisken med Nordiska översiktnät (Kinnerbäck, 2001). Näten fångar de flesta arter och storlekar av fisk. Bottensatta nät fördelas slumpvis inom de fördefinierade djupintervall som finns i den aktuella sjön. I sjöar med maxdjup över 10 meter används också pelagiska nät i den djupaste delen av sjön. Näten sätts under första natten på 0-6 m djup, nästa natt på 6-12 m, och i förekommande fall fler nätter på större djup. Provfiske med översiktsnät ger därmed en ögonblicksbild av den relativa förekomsten och storleksstrukturen hos de enskilda fiskarterna som finns i den provfiskade sjön. För de dominerande fiskarterna i sjön tas stickprover för åldersanalys på minst 70 individer per art och provfiske. Otoliter tas från provtagna individer av alla fiskarter, och för vissa arter i kombination med andra hårda vävnader (Tabell 1). Från fångsten tas åldersprov från minst en fisk från varje centimeterklass, och dessutom tas relativt fler fiskar från centimeterklasser med många fångade individer. Provtagningsstrategin speglar därför delvis storleksfördelningen i fångsten, även om större fiskar blir överrepresenterade i stickprovet. För mindre vanliga, och sällan dominerande, fiskarter i fångsten görs ålderprovtagning mer sporadiskt, med syfte att få en viss uppfattning om tillväxten hos alla de arter som förekommer i de provfiskade sjöarna.

Tabell 1. Lista över de vanligaste åldersprovtagna arterna och vilken vävnad som samlas in för respektive art. Vävnader inom parentes samlas inte in regelbundet.

Art	Vävnad 1	Vävnad 2
Abborre	Otolit	Gällock
Gers	Otolit	-
Gädda	Vingben	(Cleithrum)
Gös	Otolit	Fjäll
Harr	Fjäll	Otolit
Lake	Otolit	-
Lax	Fjäll	(Otolit)
Mört + Övr. karpfiskar	Otolit	Fjäll
Nors	Otolit	-
Röding	Otolit	-
Sik	Otolit	Fjäll
Siklöja	Otolit	Fjäll
Ål	Otolit,	-
Öring	Otolit	(Fjäll)

Även i de större sjöarna (Vänern, Vättern, Mälaren och Hjälmaren) samlas prover av fisk in med bottensatta nät. Dessa provfisken baseras på den undersökningstyp som används vid kusten (Havs och vattenmyndigheten 2015). Vid nätprovfisken i grunda områden (<12 meters djup) används standardiserade Nordiska kustöversiktsnät med två extra maskor (6,25 och 8 mm maskstolpe). I Vänern och Vättern används även djupa översiktsnät, som är särskilt anpassade för att fungera på djupare och mer strömsatta områden längre ut i sjöarnas huvudbassänger. Storleken på sjöarna (>40000 ha) gör också att vissa representativt utvalda/slumpade områden blir undersökningsområde och bottensatta nät slumpas ut inom alla djupintervall i dessa områden istället för över hela sjön. Urvalet av prover för åldersanalys görs däremot som i de mindre sjöarna. Det samlas in minst 70 individer från vardera art av intresse från varje provtagningsområde, men antalet kan variera och ofta samlas fler individer in fördelat på alla fångade längdklasser. De vanligaste provtagna arterna från nätfiske i Vänern, Vättern, Mälaren och Hjälmaren är abborre, mört, sik, siklöja, nors och röding.

Pelagisk fisk i de stora sjöarna övervakas med hydroakustisk och trålning. Ett representativt stickprov tas ur trålfångsten på varje provplats (lokal). Fångsten delas upp efter art och åldersprov tas från ungefär 70 individer vardera av nors och siklöja. Antalet åldersprover som samlas in per tråldrag står i proportion till hur stor fångsten är i respektive tråldrag. Vid större fångster samlas fler individer in än vad det görs från mindre fångster. Från varje lokal tas 10 individer av den stora del av

längdfördelningen som troligen utgör årsungar (0+), och 60 större och troligen äldre individer (>0+) fördelat på alla längdklasser. I Mälaren samlar man även in gös efter samma urvalskriterier som för siklöja och nors, d.v.s. ungefär 70 individer per lokal fördelat över alla längdklasser.

Utöver dessa insamlingsmetoder används även elfiske, smoltfällor, ryssjor, spöfiske och yrkesfisket för att samla in åldersprover av framförallt gös, lax, öring och ål i sjöar och vattendrag samt längs med kusten.

Inom nationell och regional kustfiskövervakningen i Östersjön sker djupstratifierat, randomiserat provfiske med bottensatta Nordiska kustöversiktsnät (Havs- och vattenmyndigheten, 2020a). Individprovtagning för könsfördelning och ålder för indikatorarten abborre följer rutinen i Thoresson (1996). Efter en nyligen genomförd översyn (Appelberg et al., 2020) baseras könsfördelningen på 20 abborrhonor per centimeterklass, varav 10 abborrhonor per centimeterklass sparas för åldersbestämning. Vid provtagningen registreras individens längd (i mm), och gällock och otoliter samlas in för åldersbestämning. Dessutom registreras somatisk vikt (vikt utan mag-tarmkanal och könsorgan) i gram för 100 slumpvis valda honor mellan 15–25 cm.

I kustfiskövervakningen med Nordiska kustöversiktsnät tas ibland prover från andra arter (t.ex. gös, skrubbskädda, mört, sik, svartmunnad smörbult, torsk), och antal och omfattning av provtagningen bestäms av syftet med respektive undersökning (recipientkontroll, nationell och regional kustfiskövervakning). Om inte annat bestämts, sker provtagningen på samma sätt som för abborre. För tånglake, som är en indikatorart för miljöbelastning i Östersjön och Västerhavet, tas prover enligt en särskild handbok (Havs- och vattenmyndigheten, 2014), då målen för provfisket framför allt är fångst av levande yngel. Från provfisken med ryssjor utmed västkusten tas endast ålderprover på ål.

Pelagisk fisk övervakas i Bottenhavet och Bottenviken med hydroakustik och trålning. Vid varje tråldrag tas ett representativt stickprov där det för strömmingen i Bottenhavet tas åldersprov från 5 individer per halv centimetersklass och för siklöjan i Bottenviken tas 3 prover per halv centimeter för individer under 12,5 cm och 5 individer per halv centimeter för individer mellan 12,5-14,5 cm och alla siklöjor över 15 cm samlas in för åldersprovtagning.

3. Indikatorer baserade på åldersdata och fiskens hårda vävnader

Fiskfaunan är en av de biologiska kvalitetsfaktorer som ingår i bedömning av ekologisk status enligt ramdirektivet för vatten (European Commission, 2000). Fisk som kvalitetsfaktor ingår i statusbedömning av sjöar, vattendrag och övergångsvatten, dock inte i kustvatten. Ekologisk status bedöms via kvalitetsfaktorernas avvikelser från ett så kallat referenstillstånd, och för fiskfaunan finns det normativa definitioner som inkluderar artsammansättning, abundans och åldersstruktur. I nuvarande svenska bedömningsgrunder finns tre multimetriska index för fisk i sjöar (Havs- och vattenmyndigheten, 2018), ett för påverkan generellt (EQR8) och två som fokuserar på försurning (AindexW5) respektive övergödning (EindexW3). Varje index består av flera indikatorer relaterade till artsammansättning, abundans och åldersstruktur, som alla beräknas via fångster i standardiserade provfisken med Nordiska översiktsnät. I nuläget ingår dock bara storleksbaserade indikatorer som indirekta approximationer av ålder. Detta är för att bedömningsgrunderna ska kunna tillämpas på alla provfisken som utförs av länsstyrelser och andra aktörer. Dessa tar sällan prover för åldersbestämning. Av denna anledning saknas åldersdata från de mer påverkade sjöarna som ingår i vattenförvaltningens kontrollerande och operativa övervakning kopplad till ramdirektivet för vatten.

Inom havsmiljödirektivet ingår fisk framför allt i deskriptorerna ”Biodiversitet”, ”Kommersiellt nyttjade fiskar och skaldjur”, och ”Näringsvävar” (Havs- och vattenmyndigheten, 2018). Deskriptorn för ”Biodiversitet” innefattar bifångst av icke kommersiellt nyttjade fiskarter och abundans av de fiskarter som har stor ekologisk och ekonomisk (även socio-ekonomisk) relevans i svenska vatten. Om det finns risk att en art inte uppnår god miljöstatus ska bedömningen också inkludera kriterierna fiskpopulationernas demografiska egenskaper, populationernas utbredning och habitat. Kriteriet ”populationens demografiska egenskaper” omfattar bl.a. kroppsstorlek, åldersstruktur, könkvot, reproduktion, överlevnad och/eller dödlighet. Kriterierna överensstämmer i huvudsak med motsvarande deskriptor för kommersiellt nyttjade fiskar och skaldjur.

För deskriptorn ”Kommersiellt nyttjade fiskar och skaldjur” skall internationella havsforskningsrådets (ICES) bedömning vara vägledande. Detta förutsätter analytiska beståndsskattningar och omfattar fiskeridödlighet (F_{MSY}), lekbiomassa (SSB) och ålders/storleksfördelning av nyttjade bestånd. Med undantag för siklöjepopulationen i Bottenviken saknas en bedömning av denna deskriptor för nationellt reglerade arter i det regionala/småskaliga kustfisket. Denna brist på indikatorer för datafattiga fiskpopulationer inom havsmiljödirektivet och för nationellt reglerade arter visar att det finns behov av att vidareutveckla fler åldersbaserade indikatorer.

I en översyn av SLU Aquas kunskapsförsörjning till stöd för en ekosystembaserad fiskförvaltning (EBFF) poängterade Bryhn et al. (2018), att kunskapen om fiskets påverkan på fiskbestånden domineras av yrkesfisket, vilket dokumenteras genom rapporteringskrav och loggböcker. Kunskapen om fritidsfiskets uttag av fisk och påverkan på de nationellt reglerade fiskbestånden är emellertid begränsad, liksom effekterna av toppredatorernas predation. Flera indikatorer som ingår i kriterierna för populationernas demografiska egenskaper inom havsmiljödirektivet baseras på åldersanalys. Det handlar bland annat om åldersstruktur, reproduktion, överlevnad och dödlighet. Sådana indikatorer är också tillämpliga för förvaltningsmål för nationellt förvaltade fiskebestånd (Östman et al., 2016) och till stöd för en EBFF.

3.1. Rekrytering och årsklasstyrka

Fiskars reproduktion och rekrytering påverkas naturligt av olika fysiska, kemiska och biologiska faktorer och av olika typer av mänsklig påverkan (Figur 1). Kännedom om individernas rekrytering till en population behövs för att förstå hur miljöförändringar påverkar fiskpopulationer och –samhällen, och åldersbestämning ligger till grund för bedömning av hur rekryteringen varierar över tid. Kunskap om fiskarnas rekrytering är också nödvändig för att särskilja effekter av storskaliga förändringar som t.ex. ändrat klimat och försurning från lokala förändringar som t.ex. fysiska ingrepp och fiske.

Fiskars rekrytering kan uttryckas som abundans vid en specifik ålder, t.ex. när de normalt sett är stora nog att fångas i en viss typ av redskap. Rekryteringen är därmed resultatet av både reproduktion, i form av mängden befruktade ägg, och avkommans överlevnad som embryon, larver, yngel och senare livsstadier. Lämpliga åldrar att inkludera i olika mått på rekrytering beror av fiskeredskapens effektivitet och selektivitet för de aktuella arterna och stadierna.

Begreppet årsklasstyrka syftar på variationen i rekrytering mellan fiskar födda olika år. Årsklasstyrkan ger både en bild av beståndets historiska utveckling och

möjligheter att prediktera beståndets storlek kommande år. Informationen kompletteras och stöder Havsmiljödirektivets deskriptorer ”Biodiversitet” och ”Kommersiellt nyttjade arter” där populationernas demografi (t ex kroppsstorlek, åldersstruktur, könkvot) skall bedömas om det finns risk att en art inte uppnår god miljöstatus. I sjöar och vattendrag kan vissa årsklasser saknas enligt ramdirektivet för vattens normativa definition av ”god ekologisk status”, men inte så många att för vattenförekomsten typiska fiskarter saknas eller förekommer i begränsad omfattning. För statusbedömning av fiskfaunan behövs därför åldersbestämning för att bedöma frekvensen av obetydlig eller utebliven rekrytering av åtminstone de vanligaste arterna.

3.1.1. Rekrytering

Rekryteringen av individer till en population kan uppskattas genom att beräkna antalet eller andelen unga (eller juvenila) individer i ett provfiske. Det kan innebära provtagning speciellt riktad mot årsyngel, t.ex. med hjälp av små undervattensdetonationer (Snickars et al, 2007; Sandström et al, 2014). Det är också möjligt att beräkna rekryteringen med hjälp av rekryteringsindex eller genom att beräkna olika årsklassers relativa styrka i en population/bestånd. Det förutsätter att en ”längd-åldersnyckel” beräknas, där det totala antalet fångade individer i respektive längdklass i provet relateras till andelen av de åldersbestämda individerna inom längdklassen.

Här använder vi ett dimensionslöst rekryteringsindex (RI; Holmgren, 2013), på några åldersbestämda fiskarter från miljöövervakningens standardiserade provfisken i mindre sjöar. RI beräknas genom att dividera varje årsklass medelabundans vid åldrarna 1+ - 3+ med motsvarande medelvärde för alla årsklasser i tidsserien. $RI > 2$ definieras som starka årsklasser och $RI < 0,5$ som svaga (Tabell 2; Figur 4). Mellanårsvariation inom tidsserier av rekryteringsindex uttrycks som variationskoefficient ($CV = \text{standardavvikelsen i \% av medelvärdet}$), och som andelen av årsklasser klassade som antingen starka eller svaga (Tabell 2).

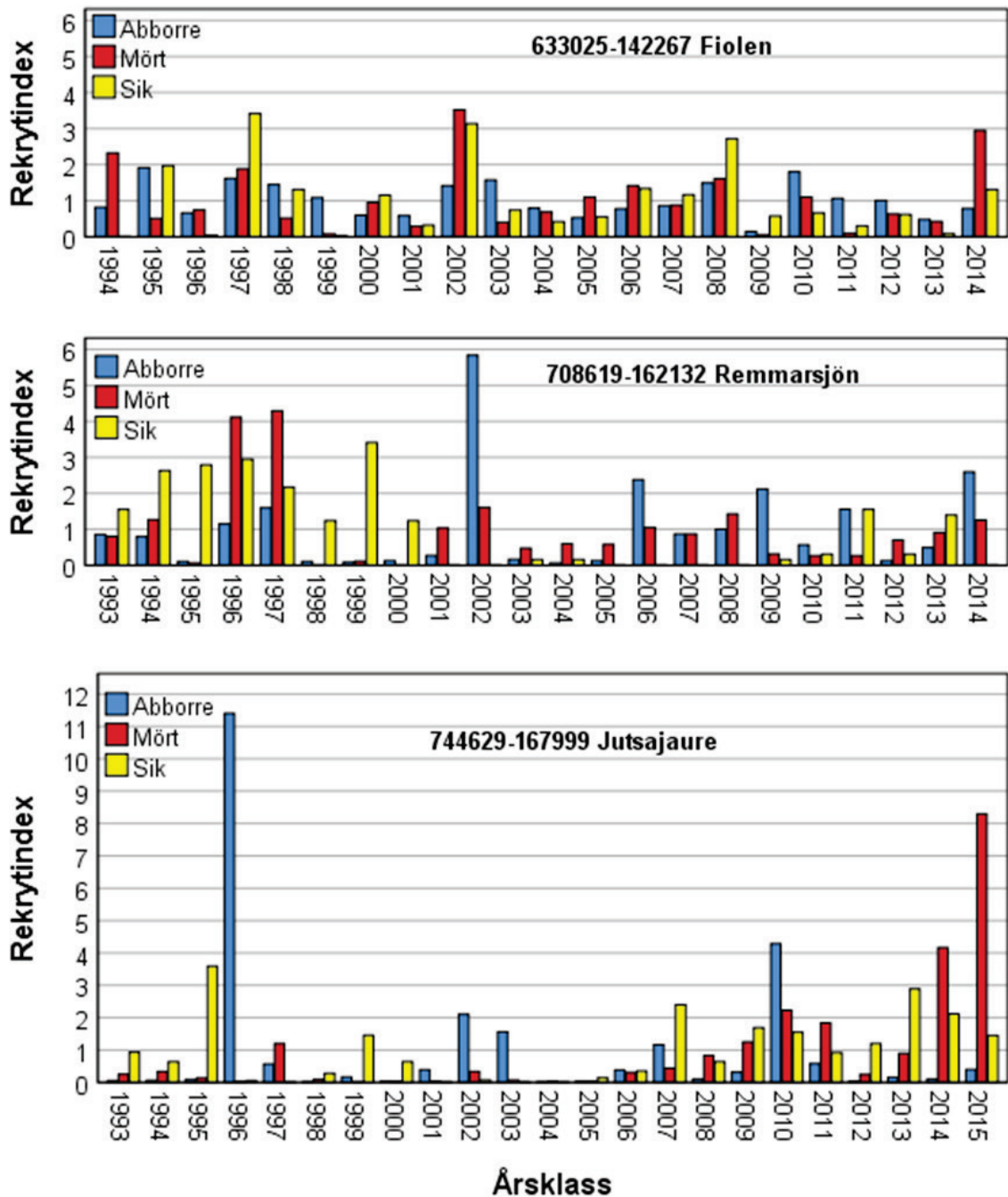
En tidigare mer omfattande försurning har bidragit till minskning och till och med total utslagning av många fiskbestånd i nordiska sjöar (Rask et al, 2000), och många sjöar kalkas regelbundet i avvaktan på naturlig återhämtning av försurade områden. Fiskars tidiga livsstadier är ofta mer känsliga för surt och aluminiumrikt vatten än de vuxna fiskarna, och åldersbestämning behövs för att upptäcka flera år av obetydlig eller utebliven rekrytering. I två av miljöövervakningens sura sjöar varierade rekryteringen av både abborre och mört mer än i andra sydligt belägna sjöar (Tabell 2). I Rotehogstjärnen var rekryteringsindex av mört också negativt korrelerad med halten av oorganiskt aluminium, och relativt hög rekrytering flera år i rad sammanföll med för sjön låga aluminiumhalter (Holmgren 2013).

Tabell 2. Tidsserier av rekryteringsindex för abborre, mört och sik i miljöövervakningssjöar med årliga provfisken åtminstone sedan 2007. Blått markerar starka och rött svaga årsklasser. För varje sjö anges antal år med beräknat rekryteringsindex (N), variationskoefficienten (CV) och andel (%) av tidsseriens år med extrema värden (% Extr.), i form av antingen starka eller svaga årsklasser. Orange färg markerar tre sura sjöar (resten är neutrala), och gult markerar tre sjöar med minst 20 åriga tidsserier för samexisterande abborre, mört och sik. Sjöarna är sorterade från söder till norr.

A) Rekryteringsindex för abborre					År med starka (> 200% av medel, blått) och svaga (< 50% av medel, rött) årsklasser																														
Vattenid	Namn	N	CV (%)	% Extr	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	
627443-149526	Brunnsjön	22	111	73																															
628606-133205	Stora Skärsjön	24	47	8																															
633025-142267	Fiolen	22	48	9																															
642489-151724	Allgjutten	27	64	26																															
652902-125783	Rotehogstjärnen	29	79	52																															
655587-158869	Stora Envättern	23	48	22																															
658086-130264	Bysjön	23	58	22																															
664197-149337	Dagarn	10	44	20																															
663532-148571	Övre Skärsjön	28	58	21																															
683673-154083	Stensjön	27	65	44																															
708512-152086	Degervattnet	21	100	38																															
708619-162132	Remmarsjön	24	128	63																															
744629-167999	Jutsajaure	24	241	83																															
B) Rekryteringsindex för mört					År med starka (> 200% av medel, blått) och svaga (< 50% av medel, rött) årsklasser																														
Vattenid	Namn	N	CV (%)	% Extr	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	
627443-149526	Brunnsjön	21	138	67																															
628606-133205	Stora Skärsjön	24	70	33																															
633025-142267	Fiolen	23	92	35																															
642489-151724	Allgjutten	27	94	56																															
652902-125783	Rotehogstjärnen	29	135	79																															
655587-158869	Stora Envättern	23	89	39																															
658086-130264	Bysjön	7	106	57																															
664197-149337	Dagarn	9	65	33																															
683673-154083	Stensjön	28	62	29																															
708512-152086	Degervattnet	21	150	76																															
708619-162132	Remmarsjön	22	114	45																															
744629-167999	Jutsajaure	23	186	74																															
C) Rekryteringsindex för sik					År med starka (> 200% av medel, blått) och svaga (< 50% av medel, rött) årsklasser																														
Vattenid	Namn	N	CV (%)	% Extr	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	
633025-142267	Fiolen	22	100	50																															
708512-152086	Degervattnet	12	54	25																															
708619-162132	Remmarsjön	22	115	77																															
744629-167999	Jutsajaure	23	101	57																															

Både abborre och mört är anpassade till liv i relativt varmt vatten under sommaren, vilket kan ha bidragit till hög variation i rekrytering även i de mest nordligt belägna sjöarna (Tabell 2; Figur 4). Den mer kallvattensanpassade siken hade en $CV \geq 100\%$ i de tre längsta tidsserierna, vilket var högre än för abborre och mört i den sydligt belägna sjön Fiolen. I den mest nordligt belägna sjön Jutsajaure varierade istället abborrens och mörtens rekrytering betydligt mer än sikens. I alla tre tidsserier fanns dock ett fåtal år med extremt hög rekrytering jämfört med många år med svag eller obetydlig rekrytering (Figur 4). Åldersbestämning av fisken är avgörande för att

upptäcka den stora variationen i rekrytering, eftersom stor variation i tillväxt inom årsklasser kan leda till att förekomst av svaga eller saknade årsklasser inte syns i fiskens storleksfördelning.



Figur 4. Exempel på rekryteringsindex för abborre, mört och sik i tre sjöar med minst 20 års tidsserier av alla tre arter. SMHI:s sjöidentitet före sjönamnen indikerar sjöarnas belägenhet i olika delar av landet.

3.1.2. Relativ årsklasstyrka

Att mäta relativ årsklasstyrka är ett ofta använt alternativ till att mäta rekrytering via abundans vid en specifik ålder. Relativ årsklasstyrka kan mätas genom att antingen beräkna residualerna i en fångstkurvanalys, d.v.s. att beräkna hur antalet individer i respektive åldersklass avviker från genomsnittet i en fångstkurva (antal individer i olika åldersklasser), eller genom att följa en kohort (årsklass) över tid. Den första metoden kräver endast ett provtagningstillfälle, medan den senare metoden kräver fisken under flera år i rad. I en jämförelse av de två metoderna (Tetzlaff et al., 2011) gav kohort-metoden säkrare resultat. Denna metod har också använts i svenska vatten (Thoresson, 1996), i övervakning av bl.a. sik, abborre och skrubbskädda (t ex Svärdson, 1961; Neuman, 1974, Florin et al., 2013).

Beräkningar av relativ årsklasstyrka för abborrhonor i kustfiskövervakningen med nordiska kustöversiktsnät visar att årsklasstyrkan varierar mellan områden, men också att det finns viss samvariation i starka och svaga årsklasser inom större vattenområden (Tabell 3). Den varma sommaren 2018 återspeglar sig med starka årsklasser i alla områden där analysen innefattat detta år, från Blekinge i söder till Norrbotten i norr. En betydande samvariation av starka årsklasser i Egentliga Östersjöns kustområde, från Östergötlands skärgård till Torhamn i Blekinge, tyder också på att klimatet har haft en avgörande effekt på abborrens rekrytering i dessa områden.

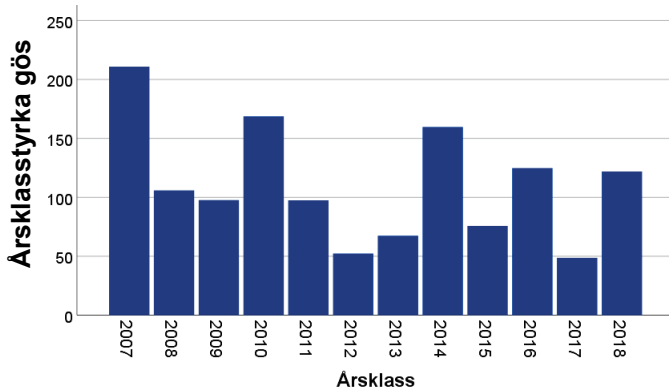
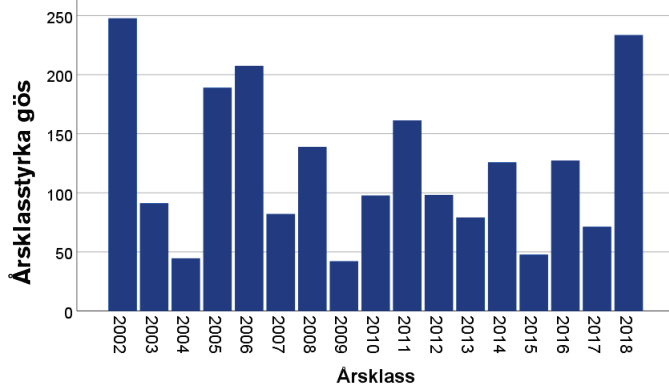
Tabell 3. År med starka årsklasser ($\geq 150\%$ av medelvärde, i grått) av abborre i ett urval av provfiskeområden i Östersjöns kustområden. Ramar runt årtalen visar de år med tillgängliga åldersdata som analysen omfattar, CV är variationen mellan år i årsklassernas storlekar under perioden.

Havsbasäng	Profiskeområde	Start	Slut	CV	År med starka årsklasser																					
					1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018
Bottenviken	Kinnbäcksfjärden	2001	2018	78%																						
	Råneåfjärden	2005	2017	52%																						
Norra Kvarken	Holmön	1996	2018	52%																						
	Norrbyn	2001	2016	85%																						
Bottenhavet	Gaviksfjärden	2001	2017	100%																						
	Långvindsfjärden	1995	2016	74%																						
Eg. Östersjön	Lagnö	2006	2015	47%																						
	Kvädöfjärden	1995	2018	88%																						
	Torhamn	1997	2018	54%																						

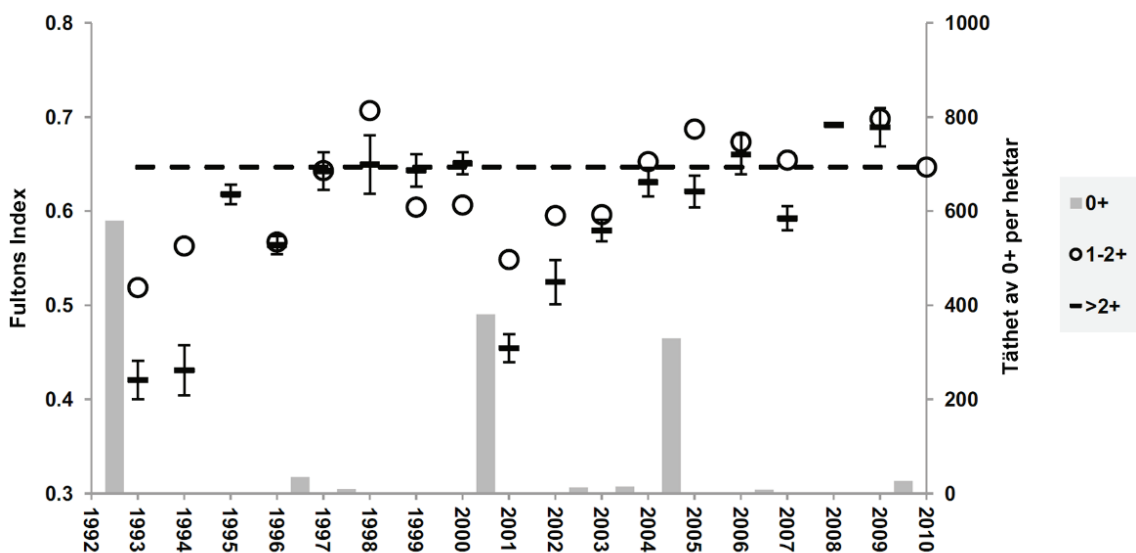
I Bottenviken saknas samvariation av starka årsklasser mellan Råneåfjärden och Kinnbäcksfjärden, vilket antyder att abborrens rekrytering till stor del påverkas av olika miljöfaktorer i de två områdena. De två starka årsklasserna 2011 och 2015 i Kinnbäcksfjärden fanns inte i Råneåfjärden. Abborren i Kinnbäcksfjärden var till stor del rekryterade i sötvattensmiljöer (se Figur 26). Förutsättningarna för framgångsrik rekrytering var troligen mer gynnsamma i grunda sötvattenstillflöden än i kustområdena dessa år. En liknande förklaring till skillnader i abborrens årsklasstyrka mellan Gaviksfjärden och Långvindsfjärden i Bottenhavet, skulle innebära att abborren i Gaviksfjärden i högre grad rekryteras i sötvatten.

I provfisket i Norrbyn (Norra Kvarken) noterades endast en stark årsklass av abborre efter 2003, samtidigt som dödligheten har ökat sedan 2006 (se Figur 19). Fångsten per ansträngning har minskat under samma period (SLU Aqua, 2019), vilket med hjälp av åldersanalyser kan kopplas till både en minskad rekrytering och/eller en ökad dödlighet till följd av predation eller fiske. Fångst per ansträngning av abborre minskade också vid Holmön (Mustamäki et al., 2020), men det syns inte i vare sig avsaknad av starka årsklasser eller i en ökande dödlighet under senare år (se Figur 19).

Även hos den kustlevande gösen varierar årsklassernas styrka mellan åren (Figur 5). Med endast två starka årsklasser (>150%) efter 2006 har beståndet minskat i Galtfjärden, norra Stockholms skärgård, samtidigt som fisketrycket lett till en ökad dödlighet under det senaste decenniet (Figur 16). Utvecklingen av årsklasstyrkan hos gösen i Lumparn, Åland, är bortsett från år 2018, likartad som i Galtfjärden. Trots en relativt hög dödlighet, har emellertid fisketrycket inte ökat det senaste decenniet (Figur 16, Ålands Landskapsregering, 2018).



Figur 5. Gösens årsklasstyrka i Galtfjärden, Östhammar (överst) och Lumparn, Åland (underst). 100 % innebär medelvärde för hela perioden.



Figur 6. Täthet av årsyngel (0+) av siklöja som stolpar och fiskens kondition (Fultons) hos ett- till tvååringar (1-2+) som cirklar och över två år (>2+) som streck med standardavvikelse. Den streckade linjen visar medelvärdet för återhämtad fysisk kondition. Data från trålfiske i Vättern 1992-2010. Figuren är modifierad från Axenrot & Degerman (2016).

Fiskars rekrytering kan variera naturligt, drivet av konkurrens mellan individer av olika storlek och ålder. Ett exempel är att konkurrens om föda från starka årsklasser av siklöja i Vättern påverkade de äldre individernas kondition och möjlighet att investera i gonadtillväxt (Axenrot & Degerman, 2016). Individer som var yngre än tre år, d.v.s. före könsmognad, kunde använda sin energi på tillväxt medan äldre och potentiellt köns mogna individer inte fick tillräcklig energi för att bli lekmogna. Konkurrensen från de yngre individerna avtog efter tre till fyra år och då ökade möjligheten till reproduktion av både äldre individer som fick energi nog att bli lekmogna och den starka årsklassen som då hade blivit köns mogen (Figur 6). Sådan konkurrens kan ha en självkontrollerande effekt på beståndet, speciellt i näringsfattiga sjöar. I Vättern förekom bara ett marginellt fiske på siklöja under den studerade perioden. Ett ökat fiske på siklöja skulle kunna minska konkurrensen från starka årsklasser, öka tillväxten, snabba på könsmognaden, och därmed öka frekvensen av starka årsklasser, om inte ogynnsamma väderförhållanden eller andra faktorer begränsar rekryteringen. Dessa åldersbaserade analyser bidrog till förvaltningsrådet att fångsterna av siklöja kan ökas i Vättern (Havs- och vattenmyndigheten, 2020b).

3.2. Tillväxt

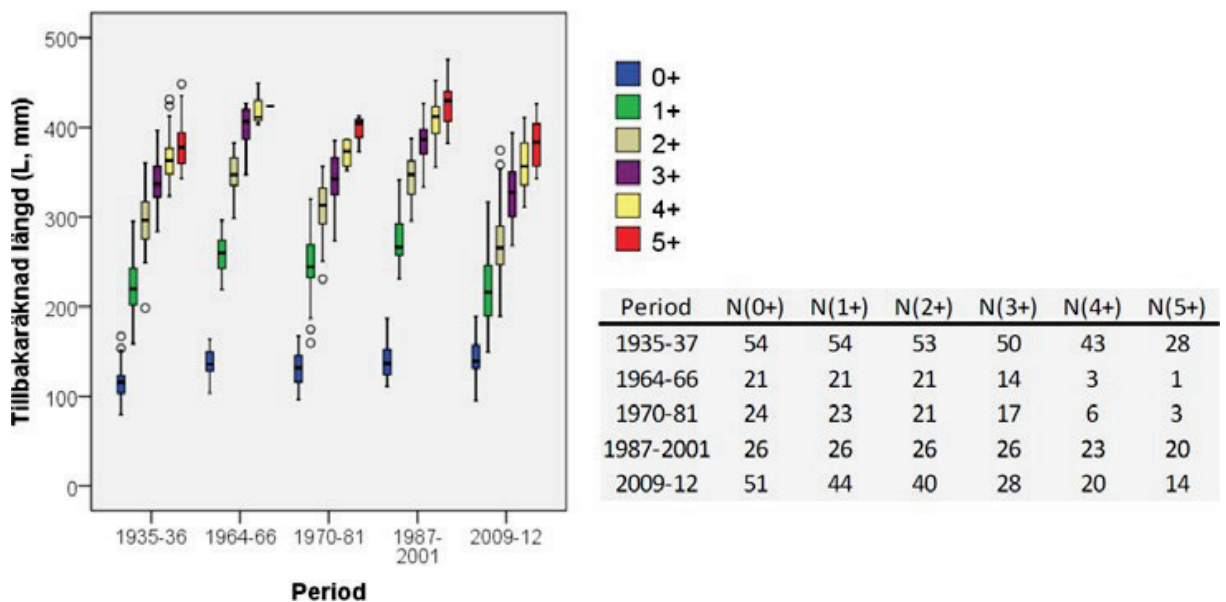
Fiskars tillväxt är en indikator på individers fysiologiska status och åldersbestämning är en förutsättning för beräkning av individernas tillväxt. Tillväxten påverkas av temperatur, födotillgång och kondition, pH, syrgas och salthalt, och konkurrens inom och mellan arter (Brander, 2010; Holmgren & Appelberg, 2001; Izzo et al., 2016; Jeppesen et al., 2012; Neuheimer et al., 2011). Förändring i tillväxt indikerar därför förändringar i en eller flera miljöfaktorer. Fiskens tillväxt kan uttryckas på olika sätt.

3.2.1. Individbaserad tillväxt genom tillbakaräkning

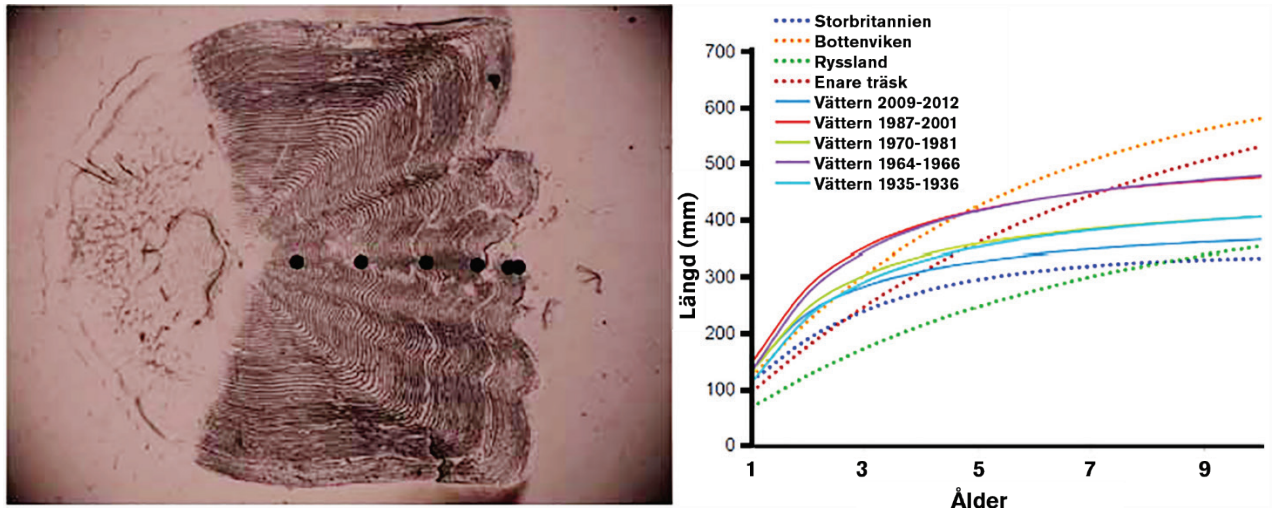
Tillväxten hos en enskild individ mäts vanligen med hjälp av s.k. tillbakaräkning baserat på en benstruktur, fjäll eller en otolit. Det innebär att årsringarna i den hårda vävnaden relateras till fiskens längd, för att på så sätt beräkna hur mycket en individ vuxit under sin tidigare levnad. Tillbakaräkningen ger en värdefull möjlighet att uppskatta hur provtagna fiskar växte under sitt första levnadsår, eftersom årsungar generellt inte fångas effektivt vid nätprovfisken. Abborrens tillbakaräknade tillväxt under första levnadsåret var den mest lovande åldersbaserade indikatorn för att följa

upp klimatförändring i de sjöar som provfiskas inom nationell miljöövervakning och kalkningseffektuppföljning (Holmgren, 2013).

Att använda otoliter är ofta viktigt för att få en så korrekt ålder som möjligt, speciellt om fiskens tillväxt avtar eller avstannar helt vid högre ålder. Fjäll eller benvävnad är däremot bättre för tillbakaräkning av längd vid tidigare ålder. Detta var tydligt i en studie av harrens tillväxt i Vättern där otoliter saknades, men arkiverade fjällprover kunde användas för tillbakaräkning av längd t.o.m. sjätte tillväxtsäsongen (ålder 6+; Holmgren et al., 2013; Figur 7). Tillväxtzoner (årsringar) på fjällen blev därefter så smala att det var svårt att med säkerhet bestämma fiskens ålder. Harrar fångade under 2009-2012 hade lägre tillväxt vid åldrarna 1+ till 5+ och variationen mellan individer var högre, jämfört med en eller flera tidigare tidsperioder. I en jämförelse med andra populationer i Europa, hade harren i Vättern en relativt sett snabbare tillväxt de första åren för att sedan snabbare avta efter fem års ålder (Figur 8). Den minskade tillväxten kan möjligen bero på både minskat fisketryck, ökad konkurrens med kräfta och av ökade temperaturer. Denna studie rekommenderade både mer standardiserad provtagning och analys av åldersprover från Vätterns harrar, och bättre miljöövervakningsdata för att säkrare avgöra vilken eller vilka faktorer som har störts betydelse för harrens tillväxts.



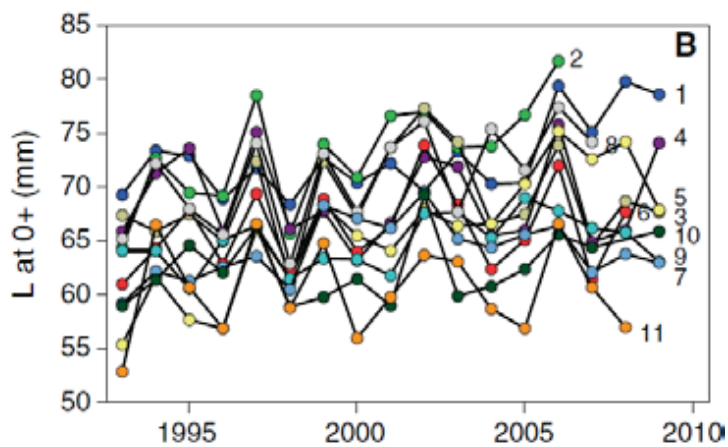
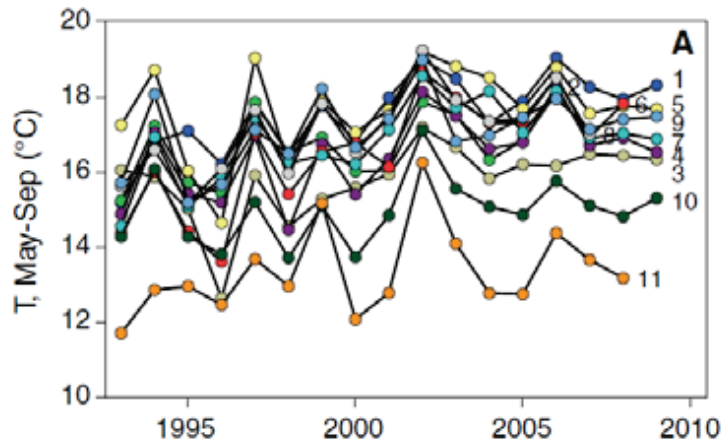
Figur 7. Fördelningar av tillbakaräknad längd (mm) vid olika åldrar i harrprover från olika tidsperioder. Boxarnas färg indikerar åldrar från 0+ - 5+, med motsvarande uppskattning av längd efter 1-a, 2-a, 3-e, 4-e, 5-e och 6-e tillväxtsäsongerna. Tabellen till höger visar antalet observationer i varje kombination av period och ålder (efter Holmgren et al., 2013).



Figur 8. Till vänster visas ett fjäll från harr, där de två sista årsringarna ligger tätt i kanten och indikerar avstannande tillväxt. Till höger jämförs harr från Vättern med harr från andra sjöar och kustområden, För Vättern beskrevs tillväxten med en S- kurva, och för de andra populationerna användes von Bertalanffy's tillväxtfunktion (data från fishbase.org, figurer från Holmgren et al., 2013).

Ett annat exempel på användning av tillväxtdata från SLU:s dataarkiv är en utvärdering av hur varmare klimat påverkar fiskesamhällen i Europeiska sjöar (Jeppesen et al., 2012). Tillbakaräknad längd vid första vintern (0+ individer) visade att abborrens tillväxthastighet har ökat parallellt med ökade temperaturer (Figur 9), samt att tillväxthastigheten avtar ju längre norrut som fisken är fångad.

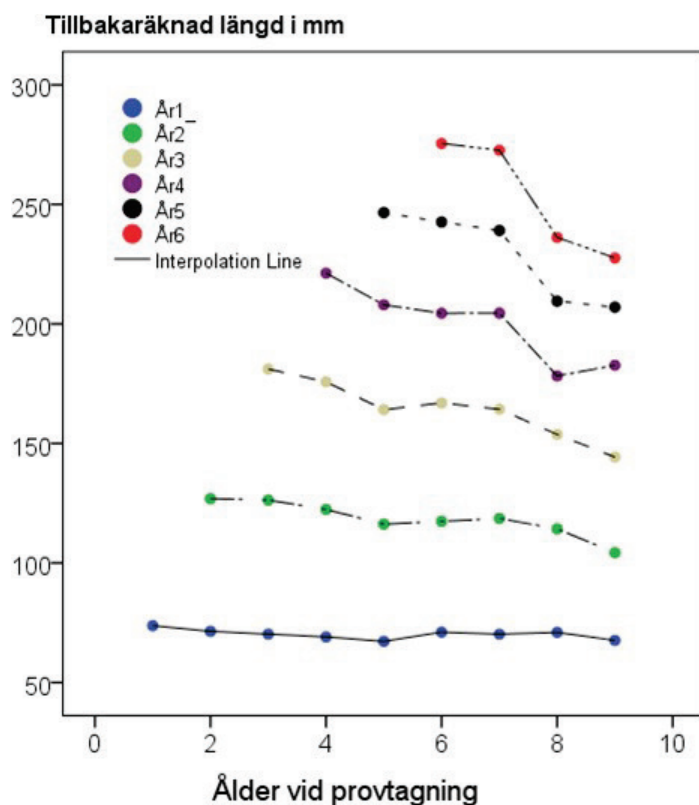
För att studera hur en ökad temperatur påverkar abborrens individtillväxt på kort och lång sikt, analyserade Huss et al. (2019) individtillväxten hos ett stort antal abborrindivider insamlade under en 24-årsperiod. Abborrarna var dels från den uppvärmda biotestsjön vid Forsmarks kärnkraftverk, dels från ett närliggande referensområde. Analysen visade att uppvärmningen ökade tillväxten (liksom storlek-vid-ålder) på både kort och lång sikt. Tillväxtförändringen var storleksberoende, där liten abborre visade starkare respons än större (och äldre) abborrar. För att förutspå förändringar i ett framtida varmare klimat är det därför viktigt att ta beakta att fiskens tillväxt varierar både under individers livshistoria och över längre tid.



- | | | | |
|------------------------|-------------------|---------------------|-----------------|
| ● 1 Stora Skärsjön | ● 4 Stora Härsjön | ● 7 Långsjön | ● 10 Stensjön2 |
| ● 2 Fiolen | ● 5 Allgjutten | ● 8 Stora Envättern | ● 11 Remmarsjön |
| ● 3 Stengårdshultasjön | ● 6 Fräcksjön | ● 9 Stensjön1 | |

Figur 9. Figur A visar medeltemperatur i maj till september från 1995 till 2010. Figur B visar medellängd av abborre efter första året plottat mot sjöns placering i latitud (efter Jeppesen et al. 2012).

Tillbakaräknade storlekar på fisken bör tolkas med viss försiktighet. Ibland kan tillbakaräknade längder under tidigare år vara beroende av fiskens ålder vid fångst, delvis beroende av hur väl fångsten representerar den totala storleksfördelningen i populationen. I ett exempel från det nationella övervakningsområdet vid Holmöarna var tillbakaräknade längder för abborrhonor äldre än 1+ signifikant negativt beroende av hur gammal individen var vid provtagningen (Appelberg et al., 2020; Figur 10).

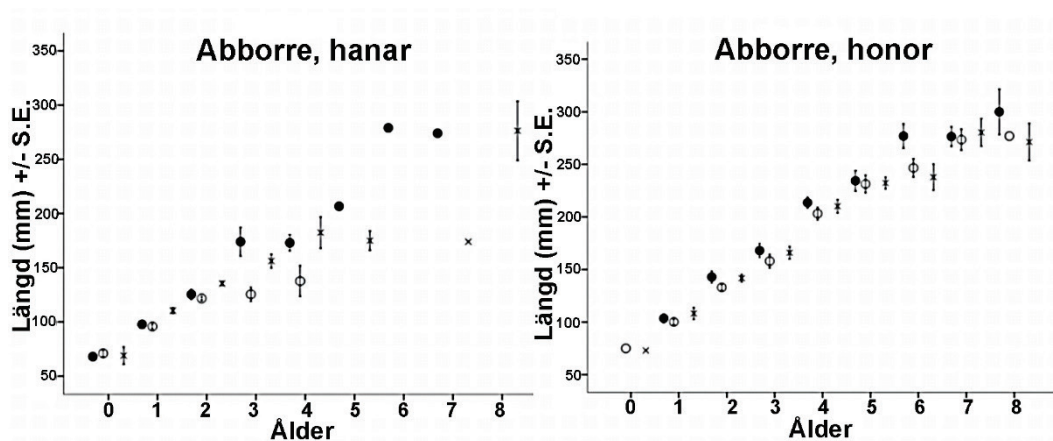


Figur 10. Medelvärde för tillbakaräknade längder av abborrhonor i relation till åldern på den tillbakaräknade individen. X-axeln inkluderar del av sista tillväxtsäsongen (s.k. + zon). Exempel från Holmöarna 2003-2017.

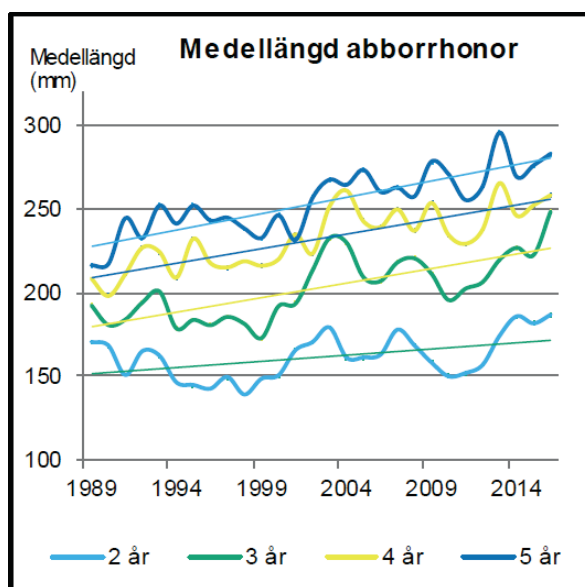
Ju äldre fisken var vid provtagningen, desto mindre var den tillbakaräknade längden under tidigare år. Orsakerna till denna relation kan vara flera. Till exempel baseras tillbakaräkning av ålder från benstrukturer på olika antaganden som kan påverka utfallet. En annan orsak kan vara att benstrukturen (i detta fall gällock) i sig förändras över tid. Om detta beror på att mer långsamväxande abborrhonor har en större överlevnadschans, styrker det hypotesen att ju äldre individerna är vid tillbakaräkning desto mindre är den beräknade längden för tidigare år, s.k. Rosa Lee's fenomen (Lee, 1912; Lee, 1920).

3.2.2. Beståndsbaserade tillväxtanalyser utan modeller

Ett enkelt sätt att jämföra fiskens tillväxt mellan olika områden är att beräkna medellängd vid en given ålder för alla åldersklasser (Figur 11). Längd vid given ålder kan också användas för att illustrera förändring i storlek över tid, t.ex. ökad storlek av abborrhonor i Kvädöfjärden (Figur 12). Denna utveckling har antagits spegla ett varmare klimat under de senaste 25 åren i samma område. Även om detta är en enkel metod att beskriva tillväxt så tar den inte hänsyn till andra faktorer som kan påverka fiskens längd, t ex selektiv dödlighet.



Figur 11. Längd (mm, medelvärde och standardfel [SE]) vid ålder för abborrhonor (höger) och abborrhanar (vänster), uppdelat på tre olika områden i Mälaren. Svarta cirklar = Ridöfjärden (Västra Mälaren), vita cirklar = Ekoln (Norra Mälaren), kryss = Prästfjärden (Östra Mälaren). Data från 2009, 2010, 2011 och 2013. Figur från Havs- och vattenmyndigheten (2017).



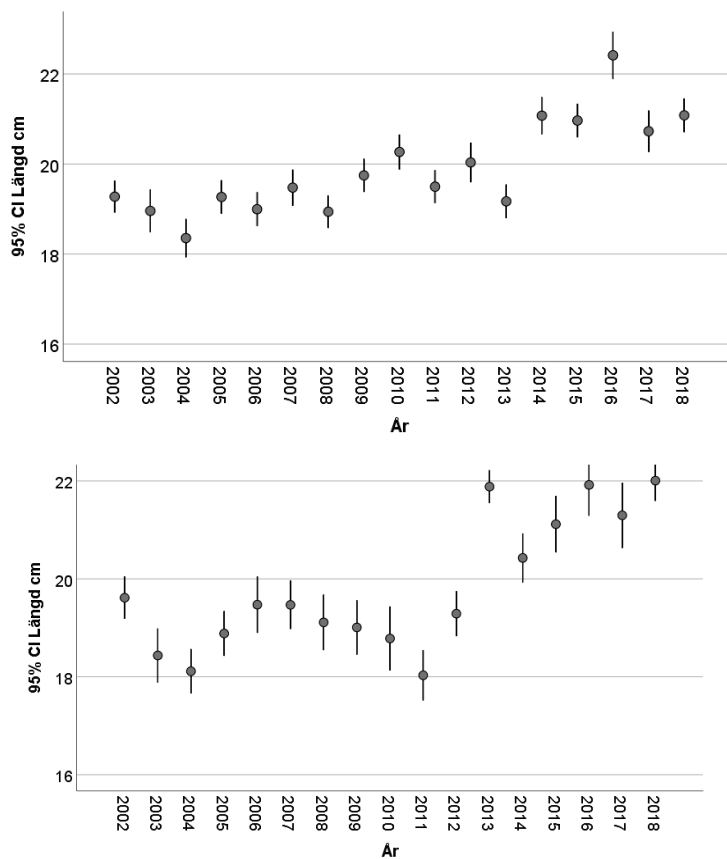
Figur 12. Medellängd hos honor (mm) av åldersklasserna 2–5 år i Kvädöfjärden i Västra Gotlandshavet åren 1989–2016. Observera att y-axeln börjar på 100 mm. Tunna linjer visar signifikanta trender, men notera att färgerna inte matchar de tjockare trendlinjerna av observerade värden. Figur från Havs- och vattenmyndigheten (2017).

3.2.3. Beståndsbaserade analyser med modeller

Ett vanligt sätt att beräkna fiskens tillväxthastighet är också att anpassa en tillväxtekvation till fiskars längd vid ålder, t ex von Bertalanffy's tillväxtekvation (von Bertalanffy, 1938, Bolser et al. 2018). Detta medger jämförelser av tillväxtens förändring över tid och mellan områden. För anpassning till denna ekvation behövs ett dataunderlag som omfattar individer med så hög ålder att tillväxten börjat avta

asymptotiskt. Baserat på von Bertalanffy's tillväxtkonstant K och populationens asymptotiska längd (L_{inf}) föreslog Gallucci & Quinn (1979) en parameter " ω " med enheten $\text{längd} \cdot \text{år}^{-1}$ beräknad som produkten av $L_{inf} \cdot K$. Parametern ω har bl.a. använts för att jämföra skillnader i tillväxt mellan göspopulationer med olika fisketryck (Gangl & Pereira, 2011), mellan olika fiskarter (Nate & Bremigan, 2005) och mellan olika rödingmorfer i samma sjö (Hansen et al., 2016).

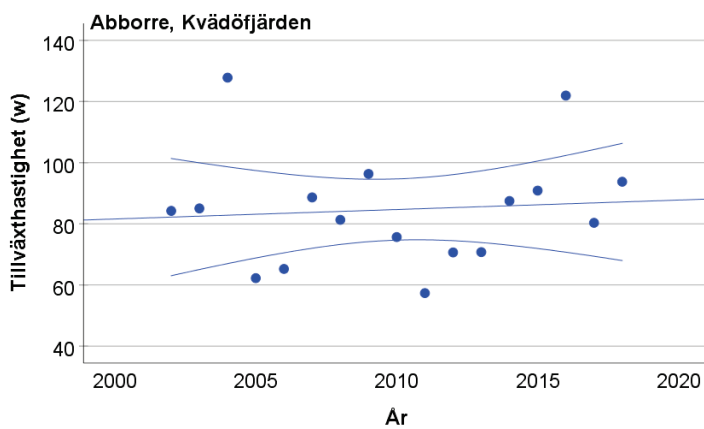
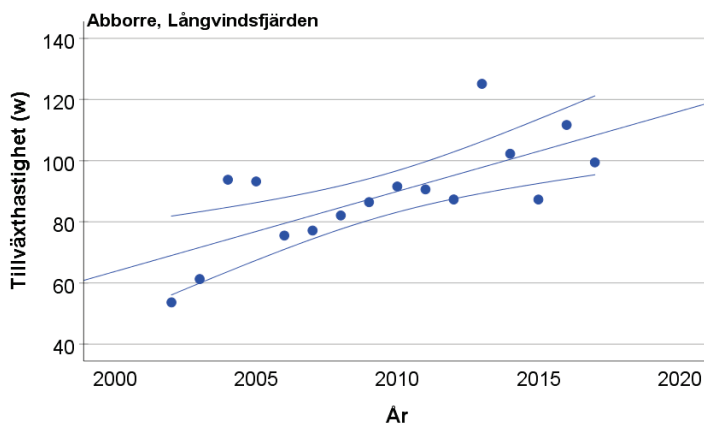
Som exempel på hur von Bertalanffy's ekvation och parametern ω kan användas jämfördes abborrhornas tillväxt i Kvädöfjärden i Östergötlands skärgård med abborre från Långvindsfjärden i Bottenhavet. Abborrhornas medellängd ökade signifikant över tid i båda områdena (Figur 13), vilket kan bero på flera faktorer, t.ex. ökad överlevnad och ökad tillväxt. Den totala dödligheten av abborre var högre i Kvädöfjärden ($Z=0,8-1,0$), jämfört med Långvindsfjärden ($Z=0,4-0,5$) utan långsiktiga trender under perioden (se Figur 19).



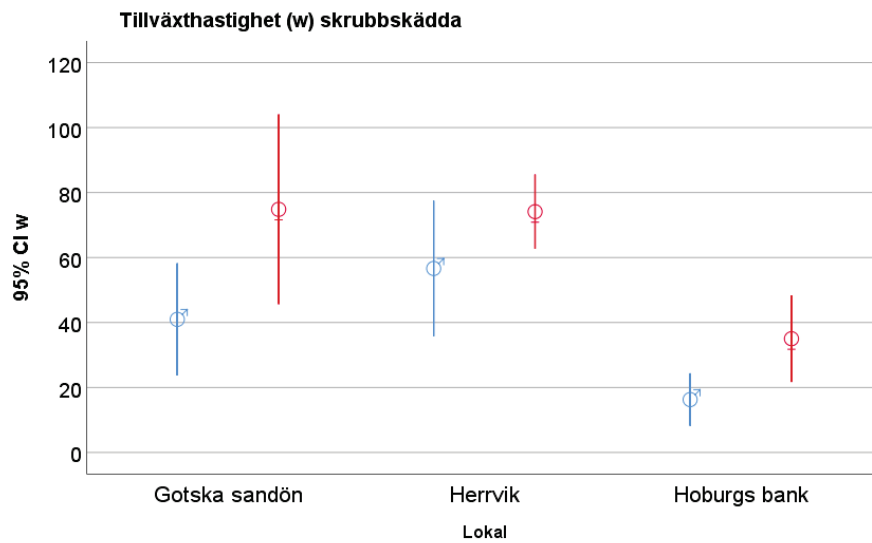
Figur 13. Medellängd med 95% konfidensintervall, i årliga fångster av abborrhonor > 12 cm i Långvindsfjärden (överst) och Kvädöfjärden (underst). Båda områdena visar en svag, men signifikant, ökning över tid under perioden ($r^2=0,03$, $p<0,0001$, respektive $r^2 = 0,02$, $p<0,0001$).

Tillväxthastigheten (ω) ökade signifikant över hela perioden i Långvindsfjärden ($r^2=0,48$, $p<0,01$, Figur 14). Däremot fanns ingen generell trend i tillväxthastighet i Kvädöfjärden ($p>0,75$), trots att de 2-5 åriga abborrarnas längd-vid-ålder ökade under samma tidsperiod (se Figur 12). Tillväxtkoefficienten (K) var lägre (0,23) i Kvädöfjärden jämfört med Långvindsfjärden (0,30). Å andra sidan var den beräknade asymptotiska längden i genomsnitt högre i Kvädöfjärden (394 mm) jämfört med Långvindsfjärden (298 mm). Om den ökande medellängden beror av ett varmare klimat, så är temperatureffekten på tillväxthastigheten större i den mer nordligt belägna Långvindsfjärden jämfört med Kvädöfjärden. Exemplet visar att tillväxthastigheten, inte enbart storlek vid ålder, kan behövas för att bedöma påverkan av miljöförändringar på fiskens tillväxt.

Skrubbskäddan runt Gotland är ett annat exempel på hur tillväxtmodeller kan nyansera skillnader mellan olika områden. Tillväxthastigheten hos skrubbskädda beräknades för fredningsområdet vid Gotska sandön, referensområdet vid Herrvik, östra Gotland och Hoburgs bank. Florin et al. (2013) har tidigare visat att skrubbskäddans längd-vid-ålder var lägre i fredningsområdet vid Gotska sandön jämfört med referensområdet vid Herrvik. Även tillväxthastigheten var något lägre för hanar men lika för honor vid Gotska sandön jämfört med tillväxthastigheten vid Herrvik (Figur 15). Vid den mer sydligt belägna lokalen vid Hoburgs bank, var skrubbskäddans genomsnittliga tillväxthastighet under åren 2006-2008 betydligt lägre för både hanar och honor, men med en avsevärt större asymptotisk längd.



Figur 14. Tillväxthastighet ω i Långvindsfjärden (överst) och Kvädöfjärden (underst) baserat på von Bertalanffy's tillväxtkvation. Linjära regressionslinjer visas tillsammans med linjer för 95% konfidensintervall.



Figur 15. Tillväxthastighet (ω , medelvärde \pm 95% konfidensintervall [CI] hos skrubbskädda, hanar (blå) honor (röd) i tre områden runt Gotland åren 2007-2009 (Gotska sandön), 2007-2009 (Herrvik) och 2006-2008 (Hoburgs bank).

Skillnaden i tillväxthastighet mellan de två nordligare områdena (Herrvik och Gotska sandön) jämfört med Hoburgs bank kan eventuellt bero på att skrubbskäddor från Hoburgs bank tillhör den pelagiskt lekande skrubbskäddan i Östersjön, medan populationerna i Herrvik och Gotska sandön hör till den s.k. Östersjöflundran som leker bentiskt (Momigliano et al., 2017).

3.3. Överlevnad och dödlighet

Kunskap om överlevnad och dödlighet är central för att förstå fiskbeståndens utveckling och faktorer som påverkar dem och för att få underlag till fiskförvaltningen. Åldersbestämning behövs för att uppskatta fiskens överlevnad (S). Dödligheten (Z) är beroende av den naturliga dödligheten (M, t.ex. predation från toppredatorer) och dödligheten som orsakas av fiske (F). Idag används överlevnad och dödlighet främst inom fiskeriförvaltningen, snarare än miljöövervakningen. Överlevnad och dödlighet ingår dock i havsmiljödirektivets deskriptor för kommersiellt nyttjade fiskar och skaldjur (Havs- och vattenmyndigheten 2018), och föreslås som indikatorer om deskriptorn biodiversitet inte uppnår god miljöstatus. Trots att det bedrivs ett kommersiellt fiske för flera kust- och sötvattenslevande arter, saknas vanligen möjligheterna att bedöma fiskeridödlighet och lekbiomassa baserat på populationsmodeller enligt ICES riktlinjer. I sådana fall behövs alternativa metoder för att uppskatta överlevnad och dödlighet, för att bedöma deskriptorn för kommersiellt nyttjade fiskar och skaldjur.

3.3.1. Modeller baserade på traditionella fångstkurvor

Om dödligheten inte kan beräknas med hjälp av populationsmodeller, kan den momentana dödligheten Z uppskattas med hjälp av s.k. fångstkurvor, t ex Chapman & Robson, 1960; Robson & Chapman, 1961; Seber, 1982; Dunn et al., 2002; Quinn & Deriso, 1999, Smith et al., 2012). Detta innebär en analys av minskningen av antalet individer för varje årsklass med stigande ålder, i fångsten från ett specifikt provfiske. Populationens momentana överlevnad (S) och dödlighet (Z) uppskattas vanligtvis med någon typ av regression eller annan modell. Både Dunn et al. (2002) och Smith et al. (2012) bedömde att Chapman & Robsons (1960) modell ("CR" modifierad av Robson & Chapman 1961) var den mest robusta.

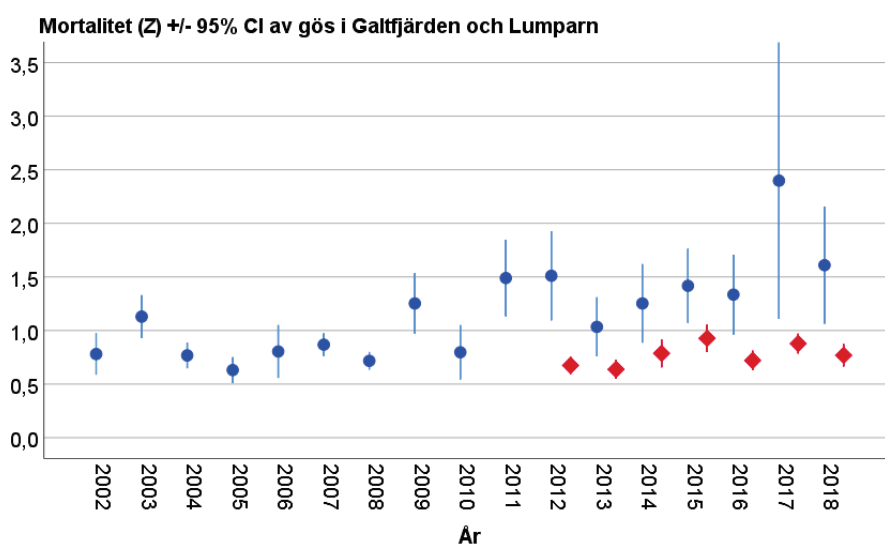
En förutsättning för fångstkurveanalys av miljöövervakningens provfiskefångster är i) att bestämningen av ålder är korrekt, ii) att rekryteringen av individer är konstant eller varierar utan trend över tid, iii) att S och Z är konstanta över tid och över de åldrar som ingår i analysen, samt iv) att selektiviteten i de använda redskapen är liten, dvs att alla individer som ingår i analysen har samma möjlighet

att fångas i redskapet. För att inkludera variabiliteten i rekrytering i analysen föreslog Millar (2015) att en modell baserad på GLMM (*generalized linear mixed model*) kan användas för att uppskatta momentan överlevnad och dödlighet.

Storleksselektiviteten för de nät som används i provfischen i sjöar och på kusten är relativt liten för ett flertal fiskarter, åtminstone när de har blivit stora nog att fångas i nätens minsta maskor. Liksom för bedömning av årsklasstyrkan, måste en längd-ålders-nyckel tas fram om åldersprovtagningen inte inkluderar alla fångade fiskar. För abborre från kustprovfischen måste också hänsyn tas till kön, eftersom endast honorna åldersbestäms.

Överlevnad och dödlighet har beräknats med CR-modellen för några kustlevande arter som åldersbestäms inom miljöövervakningen och som är av intresse för yrkes- och fritidsfisket; gös, sik, skrubbskädda, piggvar och abborre. I flera fall var antalet fångade individer så få att resultaten från flera års fisken har slagits ihop för uppskattning av en genomsnittlig dödlighet under ett antal år. I andra fall är det tveksamt om de grundläggande förutsättningarna för att beräkna en fångstkurva har varit uppfyllda, t.ex. att årsklasstyrkan varierat mycket mellan år, eller att antalet äldre individer saknats eller varit för få. Fisken bedömdes vara fullt rekryterad i de använda näten vid den ålder när den genomsnittligt högsta andelen individer fångades.

Beroende på ett hårt fisketryck har gösens dödlighet ökat signifikant i Galtfjärden, Östhammar, de senaste 10 åren, från ett Z under 1 fram till 2008 till närmare 2 i slutet av provfiskeperioden ($r^2=0,53$, $p<0,001$; Figur 16). Vid beräkning av dödligheten Z bedömdes gösen vara fullt rekryterad i näten sin andra sommar vid 1+ ålder (18-21 cm). Som jämförelse varierade gösens dödlighet i Lumparen, Åland, under åren 2012–2018 utan en tydlig trend och, var på samma nivå som i Galtfjärden 2002–2008. Beståndet i Galtfjärden har under lång tid varit utsatt för ett omfattande yrkes- och fritidsfiske med nät. Sjuårig gös fångades endast i tidsseriens första år (2002), medan endast de tre yngsta årsklasserna fångades de senaste två åren. Under tidsserien minskade medelåldern i fångsten från drygt 1,5 år (medellängd ca 22 cm) till under 0,5 år med en medellängd om ca 16 cm. Alla åldrar utom den yngsta (0+) visar en negativ trend i abundans över tid.



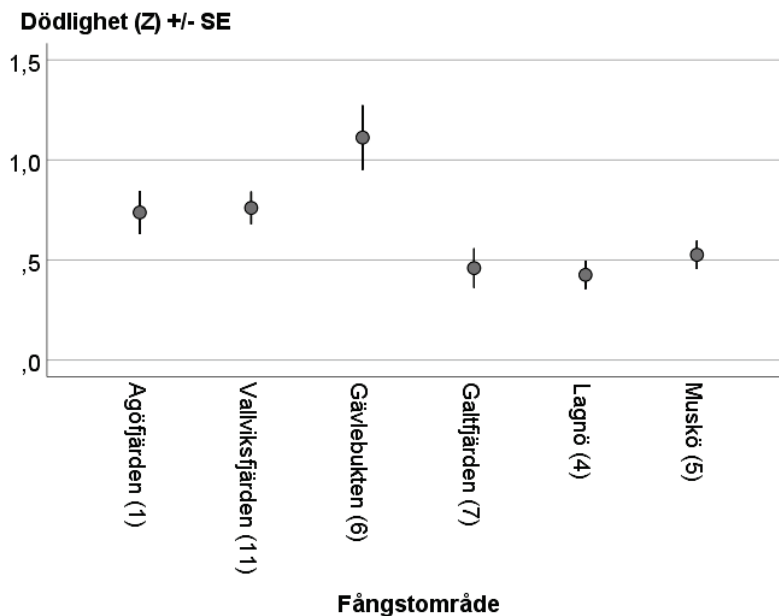
Figur 16. Gösens dödlighet (Z, medelvärde \pm 95% konfidensintervall) i Galtfjärden, Östhammar (blå cirkel) och i Lumparn, Åland (röd fyrkant)

Gösens utveckling har också följts i två områden i södra Stockholms skärgård för att utvärdera effekterna av fredningsområden (Bergström et al., 2016). Provfisken utfördes under åren 2010-2015 i båda områdena, varav Lännåkersviken var fredad, och Askviken utgjorde en referens. En analys av gösens dödlighet (4-8 år gammal gös) visade små skillnader mellan de sammanvägda perioderna 2010-2012 och 2013-2015 ($Z= 0,63$ respektive $0,62$), och ingen effekt på mortaliteten av det fiskefria området kunde observeras.

Fiske efter sik sker både kommersiellt och i fritidsfisket längs Östersjökusten, men det är inte klart vilken effekt fiske och predation från bl. a. säl har på sikbestånden. År 2011 infördes ett fiskefritt område vid Storzjungfrun/Kalvhararna i Söderhamns yttre skärgård och en lektidsfredning vid kusten för sik i hela Gävleborgs län och norra delarna av Uppsala län. För att bedöma effekterna av de införda fredningsområdena beräknade Florin et al. (2016) att sikens dödlighet var högst i Gävlebukten ($Z=0,9$) följd av det fiskefria området utanför Söderhamn ($Z=0,5$) och Galtfjärden, Östhammar ($Z=0,3$).

Vid en ny analys med längre tidsserier och fler inkluderade lokaler medtagna noterades något högre dödlighet i de nordliga områdena, medan områdena i Stockholms mellersta (Lagnö) och södra (Muskö) skärgård låg runt 0,5 (Figur 17). För alla sex inkluderade områden motsvarar detta en genomsnittlig överlevnad (S) på 0,3-0,6. Det är lägre än i en studie av 13 oexploaterade sikpopulationer i Kanada (Mills et al., 2004), där sikens överlevnad var 0,5-0,8 (motsvarande en dödlighet 0,7-0,2). Den lägre överlevnaden respektive högre dödligheten i de svenska kustområdena tyder på att både fiskeridödlighet och dödlighet orsakad av predation

från skarv och säl, särskilt i området Gävlebukten, kan ha en avsevärd påverkan på bestånden.

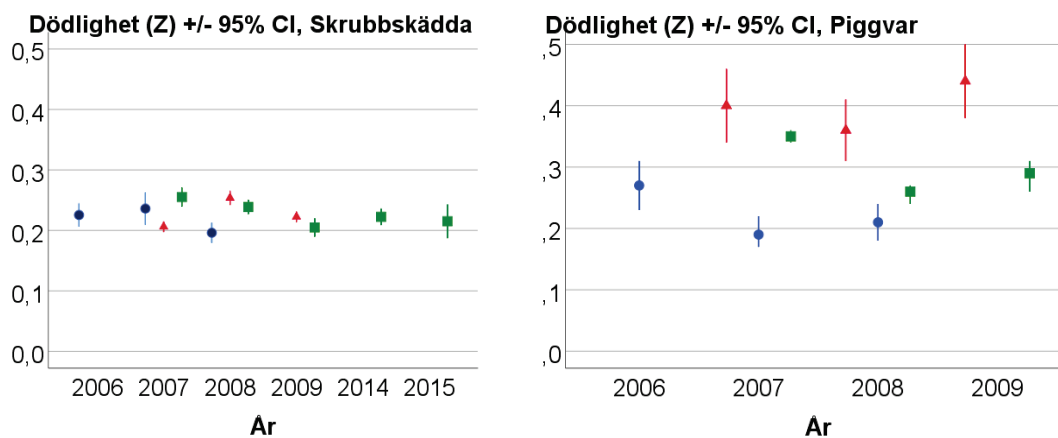


Figur 17. Genomsnittlig dödlighet (Z, standardfelet [SE]) av sik i sex provfiskade områden. De tre första områdena ingår i uppföljning av fredningsområden för sik i Bottenhavet (Florin et al., 2016), de tre sista ligger i Stockholms skärgård. Antalet inkluderade år inom parentes.

För att utvärdera effekten av lekfredningsområdet vid Gotska sandön beräknade Florin et al. (2013) dödligheten för piggvar och skrubbskädda i fredningsområdet och i ett referensområde vid östra Gotland (Herrvik). Piggvarshonorna beräknades ha lägre dödlighet i det fredade området än vid referensområdet, medan skrubbskäddehonorna hade en likartad dödlighet i båda områdena. Hanarnas dödlighet var lägre än honornas, för både piggvar och skrubbskädda.

En ny analys baserades på åldersdata av båda könen tillsammans av respektive art, och där ingick också data från Herrvik åren 2014 och 2015. Nu noterades en något högre dödlighet av piggvar runt Gotska sandön (ca 0,4), jämfört både med Herrvik och Hoburgs bank (ca 0,3 respektive 0,22) under samma period (Figur 18). I

analysen bedömdes piggvaren vara fullt rekryterad i de använda näten vid 4+ (26 cm) och skrubbskäddan vid 8+ (25 cm).



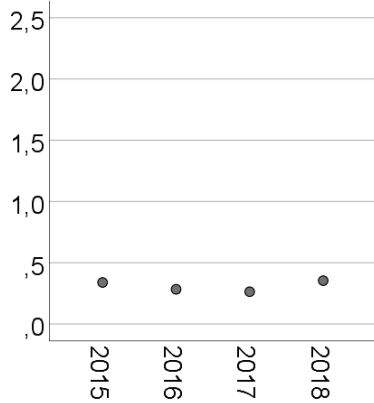
Figur 18. Dödlighet (Z , medelvärde \pm standardfelet [SE]) av skrubbskädda (vänster) och piggvar (höger) vid Hoburgsbank (blå cirkel), Gotska sandön (röd triangel) och Herrvik (grön fyrkant).

Abborrbeståndens utveckling påverkas av flera faktorer, och en ökad kunskap om abborrens dödlighet bidrar till att skilja ut de viktigaste faktorerna. En jämförelse av den momentana dödligheten hos abborrhonor, visar att dödligheten varierar avsevärt mellan områden. I Bottenviken (Figur 19a och b) var abborrens dödlighet i Råneå lägst av alla områden ($Z < 0,4$) vilket innebär att drygt 70% av individerna i genomsnitt överlever mellan åren. I Kinnbäcksfjärden och de mer sydliga områdena var dödligheten högre, med Torhamn i Blekinge med högst dödlighet.

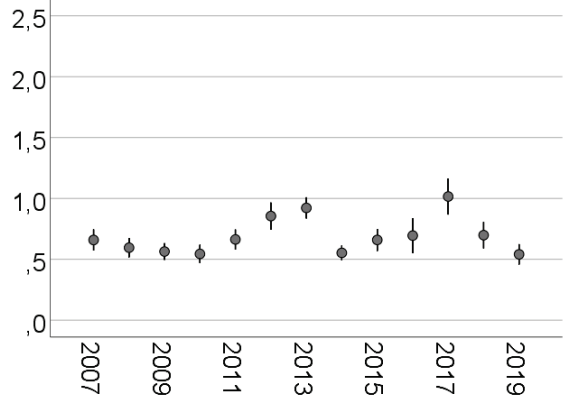
I de två provfiskeområden i Norra Kvarken (Figur 19c och d) var dödligheten lägst i Holmön med relativt liten variation mellan år och en svagt sjunkande trend de senaste sex åren. Situationen i Norrbyn var den motsatta, med en betydande mellanårsvariation och ökande dödlighet sedan 2007. Utvecklingen i Norrbyn indikerar att abborren här är mer utsatt för predation av t ex säl och/eller fiske än i Holmön, vilket också återspeglas i minskande fångst per ansträngning i detta område. I Gaviksfjärden, Bottenhavet (Figur 19f), var variationen i årsklasstyrka stor vilket gör det tveksamt om dödlighet uppskattad med en fångstkurvanalys är meningsfull. I Långvindsfjärden (Figur 19e) var dödligheten relativt låg och stabil ($Z = 0,4-0,6$) utan tydlig trend de senaste 10 åren.

För de tre områden som ingår i Egentliga Östersjöns kustområden (Figur 19g,h,i) noterades högst dödlighet i Torhamn med $Z > 1,0$ under nästan hela provtagningsperioden. Relativt hög dödlighet (ca 1,0) noterades också för de år som den kunde beräknas i Lagnö, medan den uppskattade dödligheten av abborrhonor i Kvädöfjärden varierade mellan 0,6-1,0 utan tydlig trend över tidsperioden.

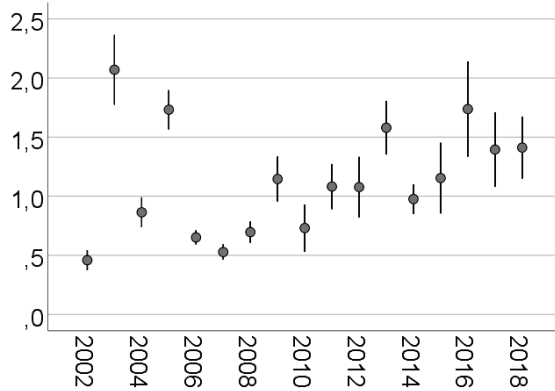
a) Mortalitet (Z) +/- CI, Råneå



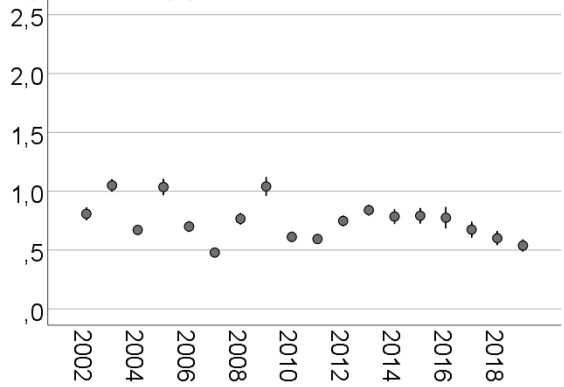
b) Mortalitet (Z) +/- CI, Kinnbäcksfjärden



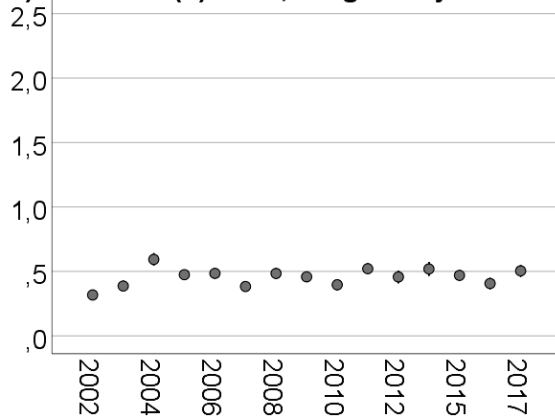
c) Mortalitet (Z) +/- CI, Norrbyn



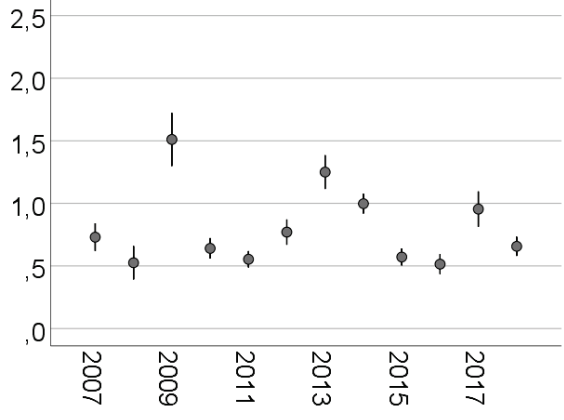
d) Mortalitet (Z) +/- CI, Holmön



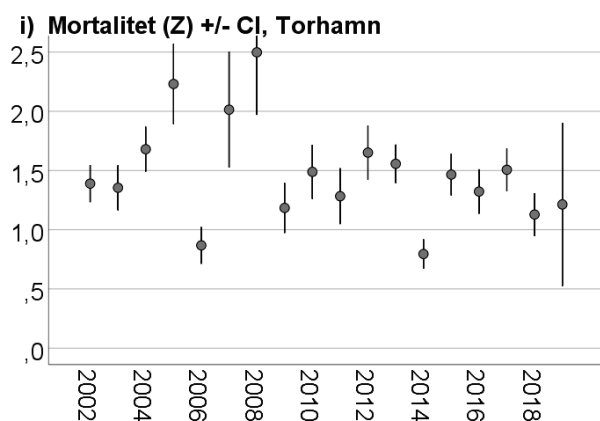
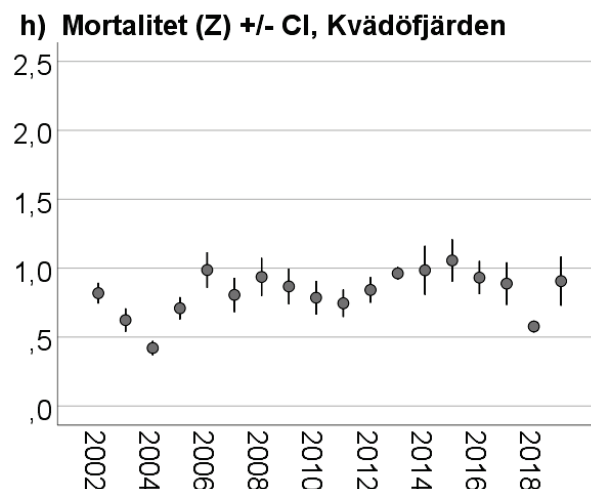
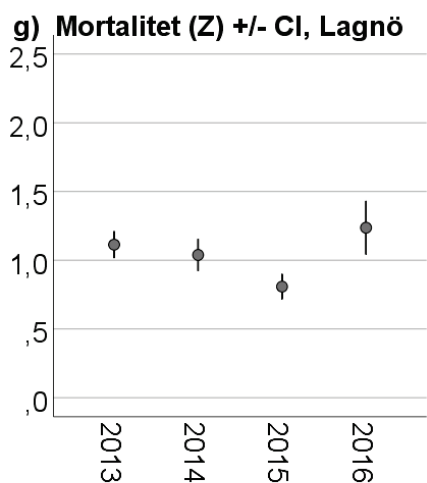
e) Mortalitet (Z) +/- CI, Långvindsfjärden



f) Mortalitet (Z) +/- CI, Gaviksfjärden



Figur 19. Dödlighet (Z, medelvärde \pm 95% konfidensintervall) av abborrhonor i nio områden med kustprovfisken i Bottenviken (a och b), Norra Kvarken (c och d), Bottenhavet (e och f) samt Egentliga Östersjön (g, h och i (se nästa sida)).

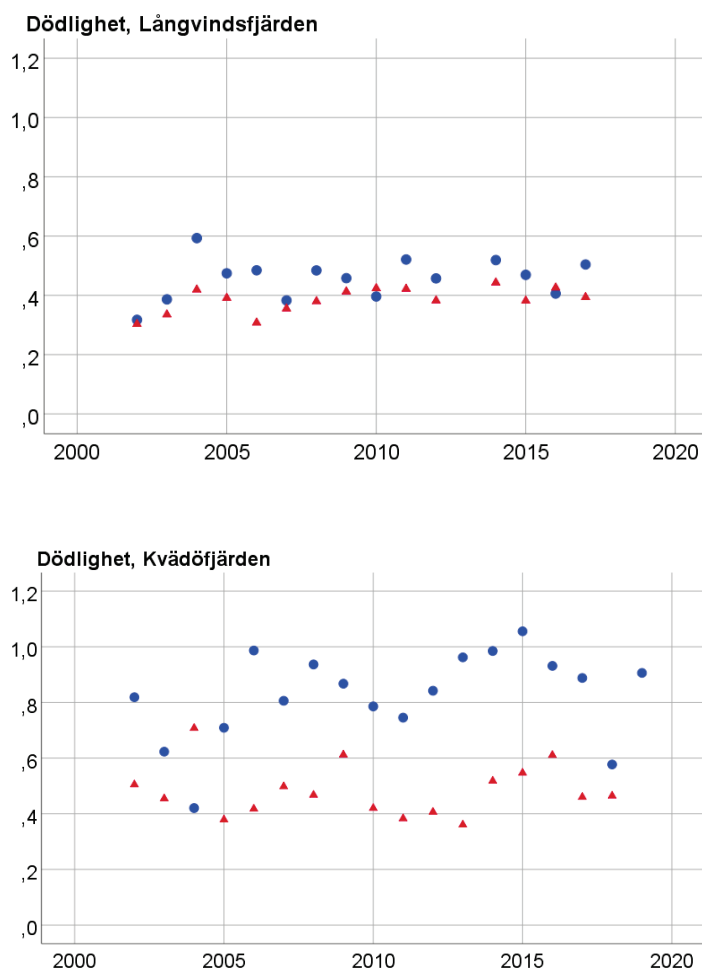


forts. Figur 19. Dödlighet (Z, medelvärde \pm 95% konfidensintervall) av abborrhonor i nio områden med kustprovfisken i Bottenviken (a och b), Norra Kvarken (c och d), Bottenhavet (e och f) samt Egentliga Östersjön (g, h och i).

Variationen i total dödlighet mellan de provfiskade områdena kan bero på flera olika faktorer och variation i lokala förutsättningar. I flera fall kan yrkes- och fritidsfisket antas vara en bidragande faktor, men även predation från rovfisk, säl och skarv kan ha en avgörande roll (Östman et al, 2012; Veneranta et al., 2020). För att öka förståelsen för vilka faktorer som påverkar fiskebeståndens utveckling, behöver beståndens överlevnad/dödlighet relateras till förändringar i relevanta miljöfaktorer i varje undersökt område. Först då kan verkningsfulla åtgärder sättas in för att stärka beståndens fortlevnad.

Som ett exempel på skillnader mellan den momentana dödligheten (Z) och den skattade naturliga dödligheten (M) uppskattades M för abborre i två provfiskeområden. M beräknades baserat på von Bertalanffys tillväxtkonstanter

(enligt Gislason et al., 2010). I Långvindsfjärden (Bottenhavet) varierade Z mellan 0,32-0,59 (Figur 19e, medelvärde 0,46) över tid och M varierade mellan 0,30-0,44 (medelvärde 0,39, Figur 19h). Den lilla skillnaden mellan Z och M indikerar att dödligheten orsakad av fiske eller annan dödlighet som predation från t ex säl och skarv är relativt låg. I Kvädöfjärden (Egentliga Östersjön) varierade Z mellan 0,42-1,06 (Figur 20, medelvärde 0,82) över åren, och M varierade mellan 0,36-0,71 (medelvärde 0,48). Jämfört med Långvindsfjärden var M något högre i Kvädöfjärden, men Z var avsevärt högre (medelvärde 0,36). Under antagandet att skattningen av M är trovärdig, antyder detta att dödlighet orsakad av fiske (och/eller predation) är högre i Kvädöfjärden jämfört med Långvindsfjärden.

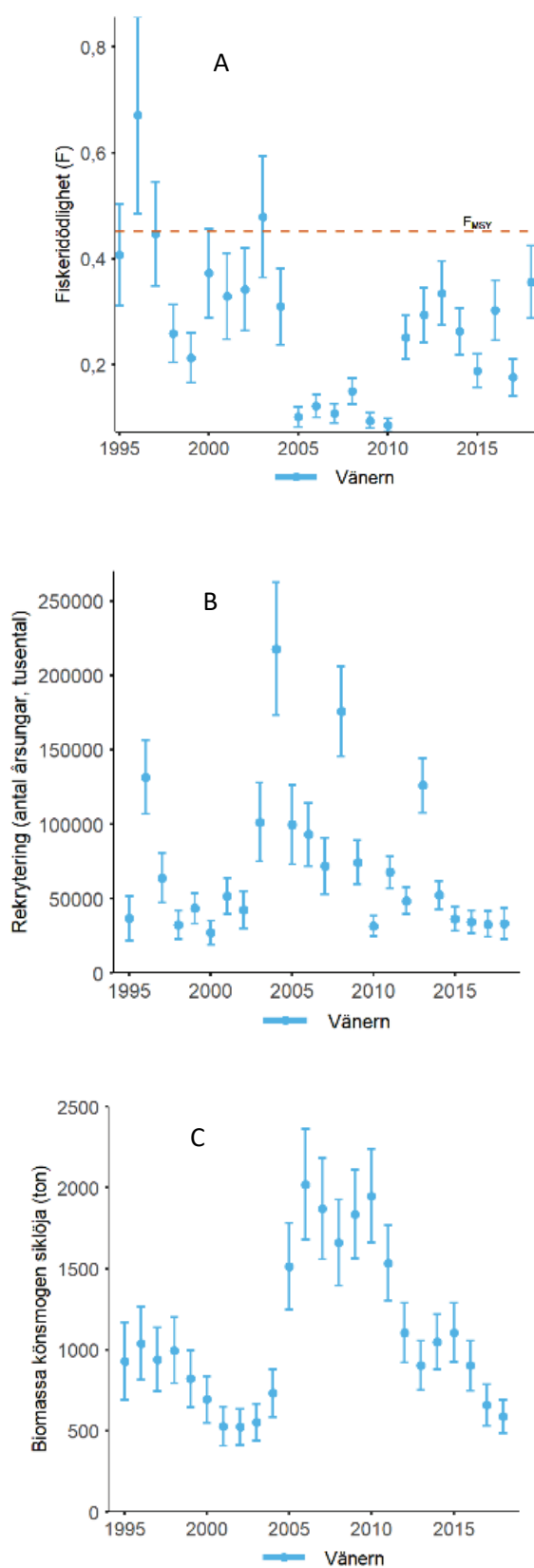


Figur 20. Momentan (Z) och naturlig dödlighet (M) av abborrhonor i Långvindsfjärden (överst) och Kvädöfjärden (underst). Blå cirklar är Z och röda trianglar är M.

3.3.2. Populationsmodeller (t ex SS3)

Ett av målen i beståndsuppskattningar är att skatta fiskeridödligheten, och modeller för beräkningar är under ständig utveckling. Inför rapporteringen av "Fisk- och skaldjursbestånd i hav och sötvatten 2019" (Havs- och vattenmyndigheten, 2020b) infördes en ny modell (Stock Synthesis 3) för siklöja i Vänern (Figur 21). Denna modell kan uppskatta populationsstrukturen med hjälp av fiskeri- och undersökningsdata, där åldersdata är en nödvändig del (Cope 2013). För siklöjan bekräftades en kraftig och oregelbunden rekrytering som sannolikt drivs mer av väderförhållanden eller ekologiska interaktioner än av fiskeridödlighet. Fisketrycket bedömdes vara relativt lågt och fångsterna har endast ett fåtal gånger överstigit den maximala nivån av avkastning i ett uthålligt fiske (maximum sustainable yield, F_{MSY}). En sådan modell utarbetas också för gös i de stora sjöarna.

Liknande analys görs också för siklöjebeståndet i Bottenviken, där även predationen från säl inkluderas. I detta område har siklöjebeståndet ökat sedan 1990-talet till följd av en rad starka årsklasser, och samtidigt har beståndet av vikaresälar ökat. Enligt Havs- och vattenmyndigheten (2020) beräknas nu sälens predation överskrida fiskets uttag av siklöja vilket också inkluderas i förvaltningsmålen för beståndet.



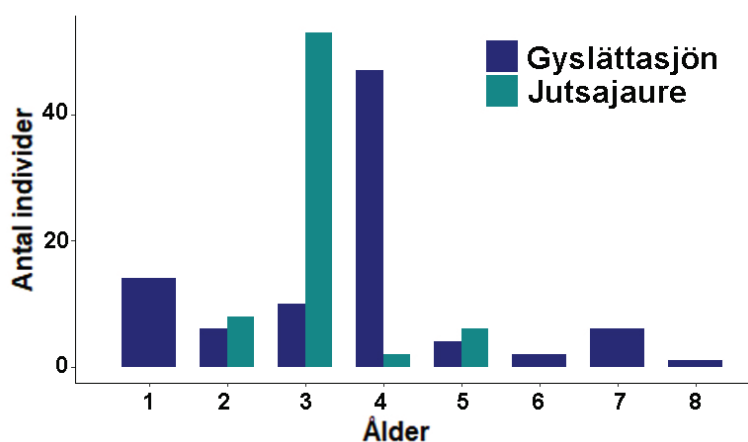
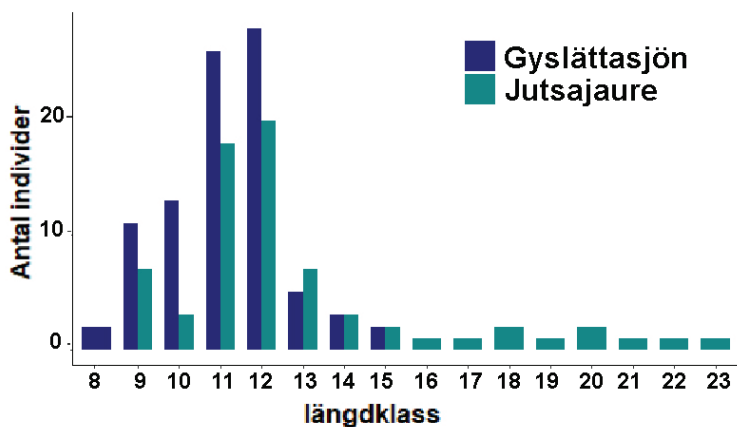
Figur 21. Beräknad fiskeridödlighet (med F_{MSY} – beräknad högsta tillåtna dödlighet för maximal avkastning vid hållbart fiske) (A), rekrytering (B) och biomassa (C) av köns mogen siklöja 1995-2018 i Väner (beräkningsmodell Stock Synthesis 3). Figurer från Havs- och vattenmyndigheten (2020).

3.4. Ålders- och längdstruktur

Fördelningar av längd eller ålder är av stor betydelse för att tolka miljöpåverkan på fisk både i sötvatten och längs kusten. Längd och ålder används därför som indikatorer vid statusbedömningar enligt både ramdirektivet för vatten och havsmiljödirektivet. Längdfördelningen i en provfiskefångst utgör ett mer eller mindre selektivt urval av de fiskar som finns i det provfiskade området, och selektiviteten varierar mellan olika provfiskemetoder. Med en längd-åldersnyckel kan åldersfördelningen i det åldersbestämda stickprovet ändå alltid räknas om till en uppskattning av åldersfördelning i hela fångsten. Ibland är det också möjligt att korrigera fångstens längdfördelning och därmed också åldersfördelning för en del av nätens selektivitet.

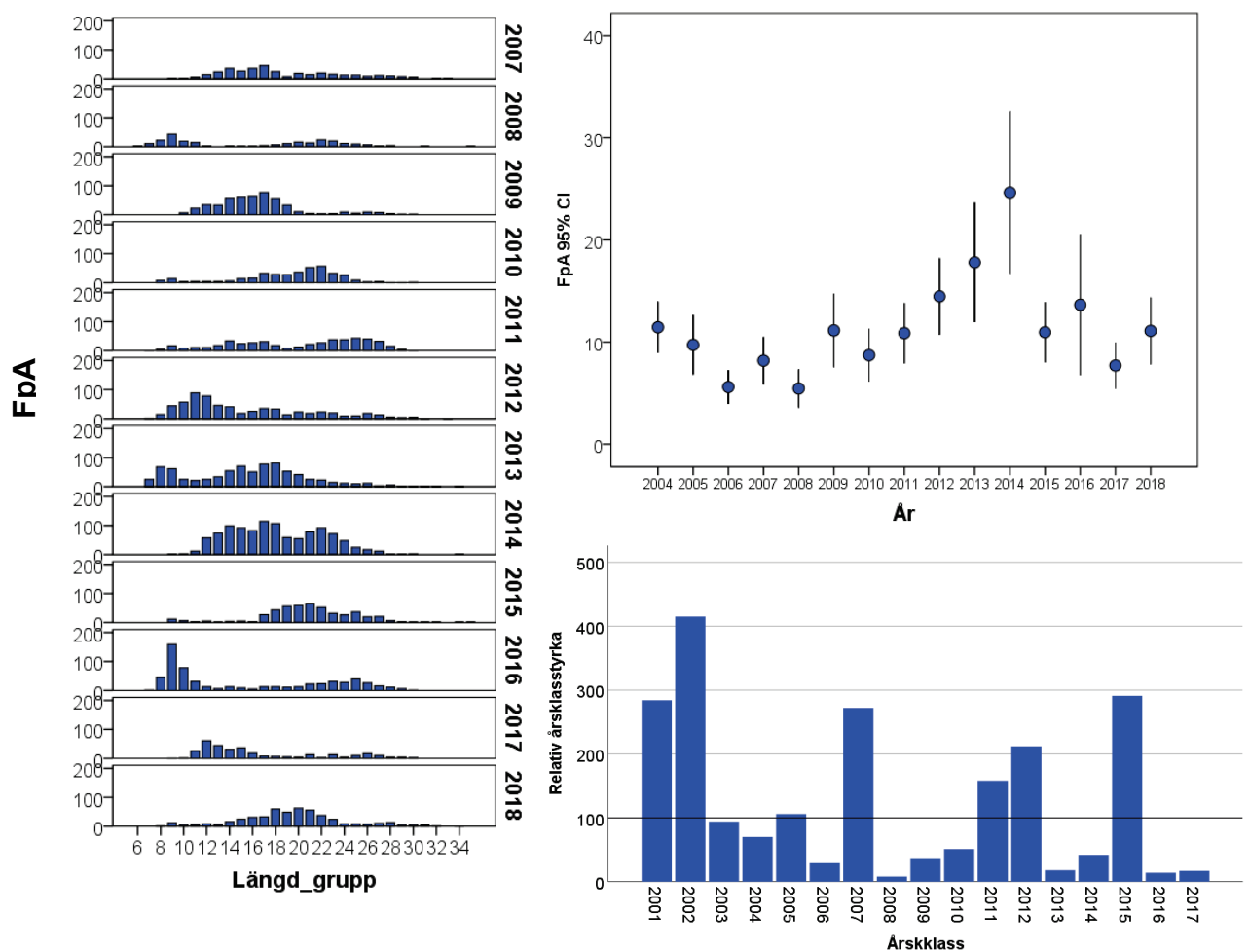
Åldersfördelningen bestäms av årlig rekrytering och dödlighet, genom predation, fiske eller annan orsak. Längdfördelningen för samma åldersfördelning beror dessutom på hur tillväxten har varierat inom och mellan de observerade årsklasserna. Ibland varierar längdfördelningar rätt lite mellan sjöar, eller mellan år i samma sjö. Skillnader i åldersfördelning kan vara betydligt större, om en stor variation i rekrytering maskeras av en stor variation i tillväxt inom starka årsklasser. Åldersbestämning är nödvändig för att upptäcka sådana förhållanden.

Ett tydligt exempel på detta är när längdfördelningarna av abborre år 1999 var påfallande lika i Gyslättsjön i Småland och Jutsajaure i Norrbotten (Figur 22), med de flesta individerna i storleksspannet 9-13 cm. Jutsajaure hade ett stort antal 3-åriga fiskar, och endast ett fåtal som var 2, 5 och 6 år gamla. I Gyslättsjön var de flesta individerna ett år äldre (ålder 4+) än i Jutsajaure, och åldersfördelningen var också bredare, med en jämnare fördelning mellan flera åldersklasser. Stora skillnader i rekrytering mellan abborren i de två sjöarna kunde alltså inte upptäckas via fiskens storlek, vilket illustrerar att storleksbaserade indikatorer bara ger trubbiga mått vid bedömning av fiskens åldersstruktur enligt ramdirektivet för vatten.



Figur 22. Abborrens längdfördelning i centimeter (överst) och åldersfördelning (underst) i provfiskefångsterna i Gyslättsjön (Blå) och Jutsajaure (Grön) år 1999.

Abborrbeståndets längd- och åldersstruktur återspeglar sig i den beräknade fångsten per ansträngning i provfisket. I Gaviksfjärden (Bottenhavet) återspeglas längd- och åldersstrukturen baserad på år med starka respektive svaga årsklasser i den totala fångsten av abborre >12 cm per ansträngning (Figur 23). Starka årsklasser syns i provfiskena först då fisken är inne på sin tredje sommar. Den starka årsklassen 2007, vilken följdes av tre svaga årsklasser, återfinns till mindre del 2009 i provfisket. De två starka årsklasserna 2011 och 2012, som följdes av två svaga årsklasser, syns som en ökad fångst per ansträngning i provfisket 2013 och särskilt 2014, då båda dessa årsklasser ingår i fisket. Årsklassen 2015, som följdes av ytterligare två svaga årsklasser, återspeglas som något högre fångst per ansträngning först 2018 då huvuddelen av individerna är över 12 cm. Detta understryker att de miljöfaktorer som styr rekrytering och fiskens överlevnad under dess tidiga år, påverkar fångst per ansträngning under senare år.



Figur 23. Längdfördelning i abborrfångsten i Gaviksfjärden 2007-2018 (vänster), fångst per ansträngning (medelvärde \pm 95% konfidensintervall, överst till höger) och samt relativ årsklasstyrka (nederst till höger).

Fiskens ålder har också varit viktig för tolkning av miljögifters ackumulering i fisk. Åldern visade sig t.ex. vara viktigare än längd för upptag av PCB (Murphy et al., 2018). Därför används åldersanalyser vid Great Lakes Fish Monitoring and Surveillance Program (GLFMSP) i miljöövervakningen i norra USA. På motsvarande sätt hade åldern en starkare inverkan på ackumuleringen av dioxin och PCB i Bottenhavets strömming, jämfört med fiskens vikt eller längd (Parmanne et al., 2006). Vid en given storlek på fisken är koncentrationer av organiska miljögifter oftast högre hos äldre, mer långsamväxande individer, t.ex. för metylkvicksilver i lax (Ward et al., 2010).

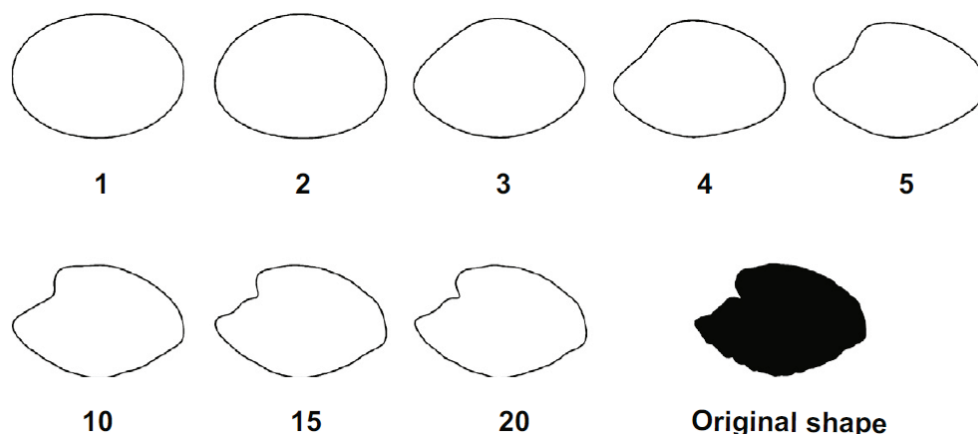
Både abborrens ålder vid könsmognad och gonadsomatiskt index (GSI) sjönk över tid i en långtidsstudie av kustfiskövervakning (Sandström et al., 2005). Ethoxyresorufin-O-deethylase (EROD) användes i denna studie som biomarkör för

kemisk exponering, och en ökad EROD-halt i levern, indikerade en ökad exponering för miljögifter. Under samma period ökade också individernas tillväxthastighet och fångst per ansträngning, vilket bedömdes vara en effekt av ökad vattentemperatur i de undersökta områdena. Orsakerna till de noterade förändringarna kunde i övrigt inte fastställas men antogs vara relaterad till ökad förekomst av odefinierade miljögifter i Egentliga Östersjöns kustområden. Senare studier redovisade fortsatt ökande trender av miljögifter i abborre och tånglake i svenska kustområden (Hanson et al., 2020).

3.5. Beståndsidentifiering och kartering av livsmiljöer

3.5.1. Formanalys av hårda vävnader

Att särskilja olika bestånd inom samma område är viktigt för välgrundade beståndsuppskattningar, eftersom sämre rekrytering för ett av bestånden kan motivera att bestånden förvaltas separat. Under de senaste decennierna har formanalys av fiskens otoliter visat sig kunna användas för att särskilja olika bestånd av samma art (Campana & Casselman, 1993; Poulet et al., 2004; Morat et al., 2018; Wiff et al., 2020). Formanalyser utgår från skillnader på otolitens kontur, form, storlek och komplexitet. De vanligaste beräkningsmodellerna är Fourieranalyser. De bygger på tvådimensionella matematiska beräkningar av kurvorna på otolitens kontur, och upplösningen på beräkningarna ges i antalet så kallade "harmonics" (Figur 24). Resultaten kan användas för att skilja fiskbestånd genom multivariata statistiska analyser (Lestrel, 1997; Stransky, 2014; Haines & Crampton, 2000; Smolinski et al., 2020).

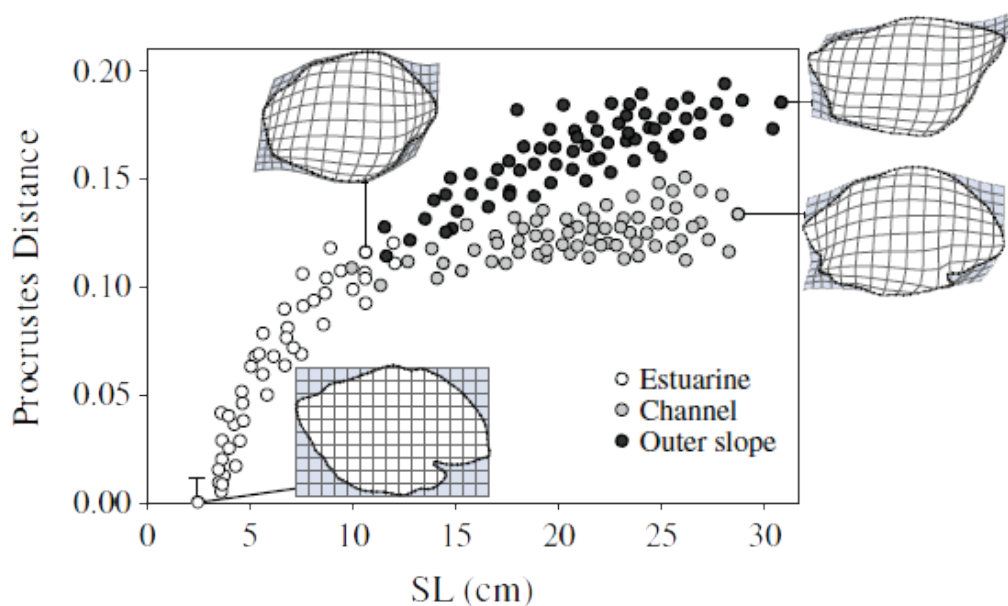


Figur 24. Formen av otolit av en djuphavskungsfisk (*Sebastes mentella*) beskriven genom olika antal Fourier-harmoniska kurvor (siffrorna), och originalbilden över otolitens form i helsvart. Figur från Stransky (2014).

Beståndsidentifiering är den vanligaste frågeställningen inom formanalys av otoliter, med över hälften av sökträffarna på ”Web of Science”. Därefter kommer artidentifiering, och andra frågor kring arters livshistoria och formanalys för åldersbestämning. Skillnader mellan olika fiskarters otolitform har använts för att identifiera bytesfiskar i maginnehåll eller exkrementer av rovfiskar och andra toppredatorer (Jobling & Breiby, 1986; Byrd et al, 2020), t.ex. för skarv i Östersjön (Boström et al. 2012).

Flera faktorer samvarierar med otoliternas form och storlek. Den generella formen varierar mellan fylogenetiska grupper och familjer, medan strukturskillnader i vissa delar av otoliten ger bättre åtskillnad mellan arter (Teimori et al., 2019). Temperatur påverkar formen främst genom fiskens tillväxttakt (Cardinale et al., 2004; Hussy et al., 2016; Berg et al., 2018; Mahe et al., 2019), och tillväxten kan påverka otolitens form mer än beståndstillhörigheten (Campana & Casselman, 1993, Stransky et al., 2008). Grupper med en snabbare tillväxt kan därmed särskiljas från grupper med sämre tillväxt. Fiskens metabolism påverkar formen på otoliterna, genom tillväxt, och vid ontogenetiska skiften kan formen förändras (Campana & Casselman, 1993; Hussy, 2008; Vignon, 2012).

Fiskars habitatval kan påverka otolitformen, till och med vid korta avstånd. Tropiska korallrevsfiskar fick olika form på otoliterna efter att de som juveniler vandrat ut från estuariet till två olika områden, ett längre ut i sluttningen till havet och en inne i kanalen (Vignon, 2012, Figur 25). Samma studie fann skillnader i otolitform mellan äldre och större individer och tolkningen var att habitatet påverkar otolitens form främst genom tillväxt. Otolitformen påverkas också av individens val av habitat vid större avstånd, t.ex. hos torsk i Atlanten och Östersjön (Cardinale et al., 2004; Stransky et al., 2008; Smolinski et al., 2020).



Figur 25. Förändring av otolitformen under juvenila korallrevsfiskars (*Lutjanus kasmira*) migration från en inre vik till en kanal och ett yttre rev, beskriven som förhållandet mellan "procrustes distance" och fiskens standardlängd (SL). Inklippta otoliter visar formskillnader mellan fyra individer från olika livsmiljöer. Figurer hämtade från Vignon (2012).

En annan studie fann att torskotoliter form och storlek påverkades av både ontogenetiska effekter och tillväxt genom födotillgång och temperatur (Hussy, 2008). Studien kunde särskilja torskgrupper från olika geografiska habitat och årsklasser med olika konsumtion och tillväxt. Otolitformen påverkades mer hos relativt snabbväxande juvenila torsk än hos vuxna individer. I tidiga levnadstadiet verkar otolitformen styras av genetiskt bestämda tillväxtmönster, medan skillnader mellan storleksklasser och även troligen kön kan vara resultat av en kombination av arv och miljö.

Kunskapen om otolitformens variation motiverar undersökning av kända och okända blandbestånd i svenska vatten. I ett pågående projekt på SLU, Institutionen för akvatiska resurser, undersöks om det går att särskilja olika bestånd av siklöja i Vänerns två delar, Dalbosjön och Värmlandsjön. Både siklöjans beståndsutveckling över tid, och yrkesfiskets ansträngning varierar mellan de båda vattenområdena. Därför behövs kunskap om de delbestånd som påverkar siklöjans totala rekrytering i Väner. Det har varit svårt att särskilja olika bestånd genetiskt, medan skillnader i kondition (Fultons index) och diet (analys av stabila isotoper) mellan de olika bassängerna har noterats (Axenrot et al., 2017). Om skillnader i tillväxt påverkar formen på otoliten kan en formanalys utröna om det finns två olika lekbestånd av siklöja i Väner.

Formanalyser av otoliter har i vissa fall också använts till åldersbestämning av fisk, till exempel för arter som är svåra att åldersbestämma med traditionella metoder (Beyer & Szedlmayer, 2010; Williams et al., 2015). Djuphavsfiskar från familjen Lutjanidae kan åldersbestämmas via otolitform med samma säkerhet som med traditionell åldersanalys (Williams et al., 2015). Variation i otolitthet mellan tillväxtsåsonger gör det också möjligt att bestämma ålder med mer avancerade bildanalyser (Vasconcelos-Filho et al. 2019), där så kallad Micro-CT scanning ger tredimensionella bilder (tomogram) över otolitens tätheter. Metoden är relativt billig att använda. Dessutom kan otoliterna analyseras utan att förstöras, vilket är viktigt vid analys av arkiverade prover från historiskt viktiga material. Vi vet i nuläget inte om metoden kan standardiseras och ge säker åldersbestämning av några svenska fiskarter.

3.5.2. Kemisk analys av otoliter

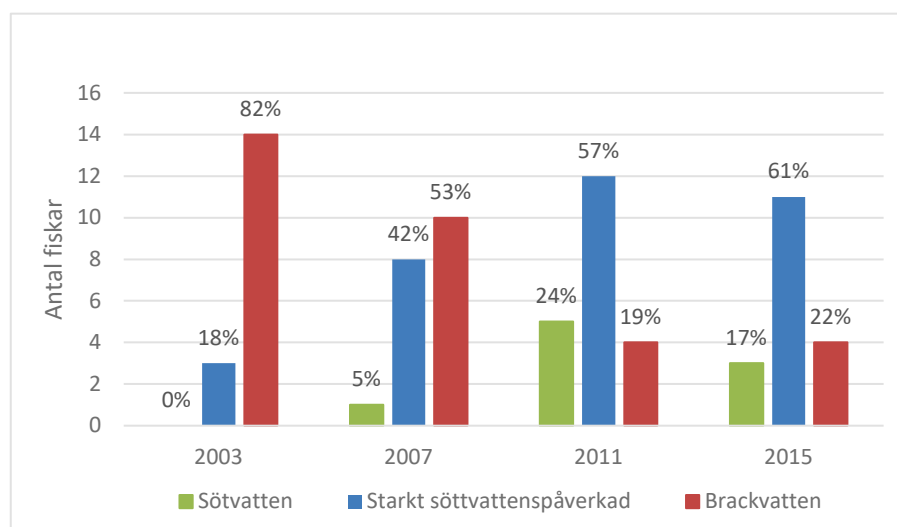
Otoliter avslöjar inte bara fiskens ålder i år eller dagar. En analys av otoliternas kemiska sammansättning kan även ge inblick i fiskens livshistoria. Tillväxten av otoliterna styrs av fiskens metabolism, och otoliten växer därmed under hela fiskens liv (Campana, 1999). Otoliterna tar kontinuerligt upp kalciumkarbonater som bildar dess struktur, men lagrar även in spårämnen som finns i det omgivande vattnet. Koncentrationer av förekommande spårämnen mäts med antingen en laserstråle, en röntgenstråle eller en partikelaccelerator, och ny analysteknik utvecklas ständigt. En tydlig frågeställning behövs för att välja bland många tillgängliga metoder. Ett viktigt val är om metoden får vara destruktiv eller om otoliterna behöver bevaras hela, för att möjliggöra senare analys av historiska prover.

De inlagrade spårämnena kan ge ledtrådar om fiskens rörelsemönster och information om säsongsvariationer som salthalt, syrgashalt och temperatur. Dessa förändringar i otoliten kan vara mer eller mindre tydliga beroende på vilken miljö fisken levt i. Att samla in sådan information om variation i miljön under fiskens livshistoria kan vara en viktig del i förvaltningen av lokala bestånd. Här redovisar vi flera exempel på hur den kemiska sammansättningen i otoliter kan ge en bild av bl.a. beståndsdynamik, migrationsmönster, livsmiljö och ursprung hos fiskbestånd. Livsmiljö ingår specifikt i bedömning av miljöstatus med havsmiljödirektivets deskriptor "Biodiversitet".

Analys av fiskars migration/lekvandring

Förhållandet mellan strontium (Sr) och kalcium (Ca) i fiskens otoliter kan visa om en fisk är rekryterad i sötvatten (t.ex. kustmynnande vattendrag) eller bräckt vatten (Limburg et al., 2001). Kvoten av strontium och kalcium (Sr:Ca) är generellt högre i saltvatten än i sötvatten, vilket ger högre Sr:Ca i fiskens otoliter med ökande salthalt (Campana, 1999; Elsdon et al., 2008; Brown & Severin, 2009).

Sötvattens betydelse för kustlevande fisk har analyserats för bl.a. abborre, sik och gädda i Östersjöns kustområden. I Kinnbäcksfjärden i södra Bottenviken hade totalt 45 % av undersökta abborrar rekryterats i en starkt sötvattenspåverkad miljö (Blass och Olsson, 2018a; Figur 26). Andelen fiskar rekryterade i sötvatten varierade mellan årsklasser, med högst andel i de senaste årsklasserna 2011 och 2015. Detta tyder på att utsötade kustmiljöer, som avsnörda vikar, bäck- och åmynningar, utgör betydelsefulla lek- och uppväxtområden för abborre i Kinnbäcksfjärden. Resultaten indikerar således att denna typ av livsmiljöer och habitat är viktigt att beakta i förvaltningen av abborren.



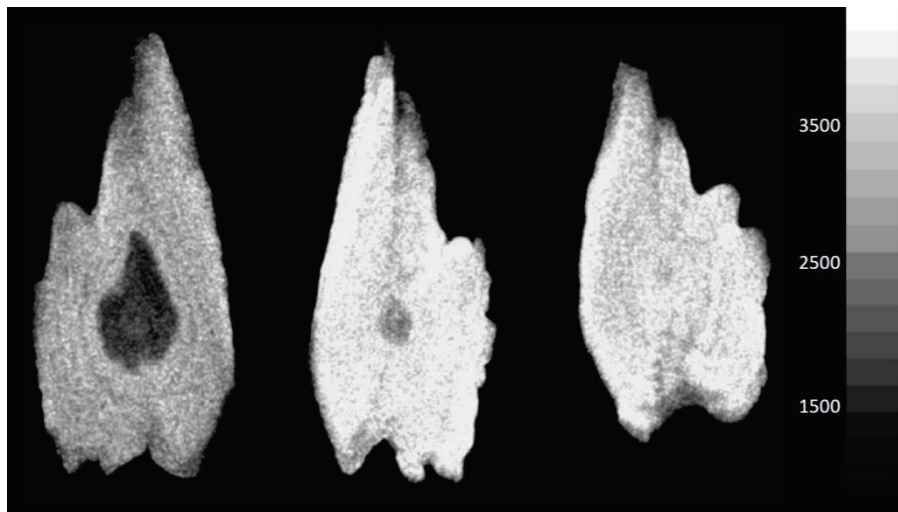
Figur 26. Abborrar från Kinnbäcksfjärden, fördelade i grupper med olika sötvattenspåverkan för årsklasserna 2003, 2007, 2011 och 2015; rekrytering i sötvatten (grönt, $Sr:Ca \leq 2,34 \times 10^{-3}$), starkt sötvattens-påverkat vatten (blått, $Sr:Ca 2,35 \times 10^{-3} - 2,99 \times 10^{-3}$) respektive brackvatten (rött, $Sr:Ca \geq 3,00 \times 10^{-3}$). Efter Blass och Olsson (2018a).

Samma typ av värdefull information för förvaltningen togs fram för sik i fyra områden i norra Bottenviken (Blass & Olsson, 2018b). Denna studie baserades på skillnader i Sr:Ca i otoliter, för att särskilja och beräkna andelar av älv- respektive havslevande sikar. Den havslekande siken dominerade i tre av de fyra undersökta områdena, medan den älvlekande siken dominerade i Seskaröfjärden.

Flera studier av otolitikemi har visat att gäddan gör lekvandringar från kusten upp i sötvatten som t.ex. åmynningar, bäckar och diken (Heimbrand, 2014; Engstedt et al., 2014; Möller et al., 2019). I en av studierna återvände gäddorna till samma plats som de var födda på (Engstedt et al., 2014), vilket ger värdefull information till förvaltning av rekryteringsområden.

Analys av strontium i otoliter har också använts för att undersöka förekomst av odlade fiskar i vilda bestånd. Under odling av havsvandrande fiskar för utsättning,

tillbringar fisken delar av sitt första levnadsår i sötvatten, vilket ger ett tydligt avtryck med låga strontiumhalter i otoliten. Med hjälp av röntgenfluorescens (XRF; X-ray fluorescence) gjordes strontiumkartor över sikotoliter (Finnäs et al., 2020; Figur 27), som visade om fisken befunnit sig i sött eller salt vatten. Denna metod kan vara ett enklare sätt att utvärdera nyttan av utsättningar av odlad fisk, jämfört med alternativet att först märka den odlade fisken och sedan försöka återfånga den.



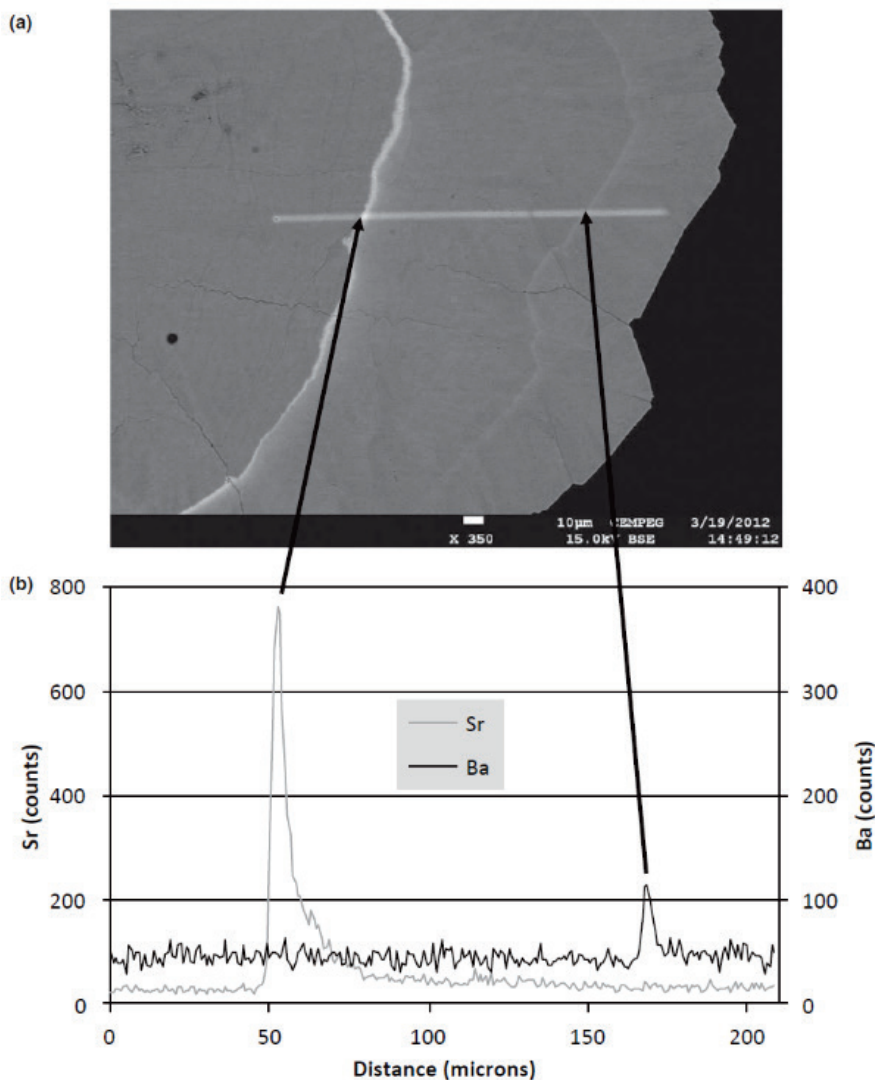
Figur 27. Röntgenfluorescens av sikotoliter från en odlad sik som satts ut första sommaren (vänster), en vild älvlekande sik (mitten) och en vild havslekande sik (höger). Skalan till höger visar koncentrationen av strontium i $\mu\text{g/g}$. Figuren är hämtad från Finnäs et al. (2020).

Kemiska analyser av otoliter har också använts för att särskilja olika lekbestånd av torsk, i fångster från blandade bestånd (Svedäng et al., 2010). Den kemiska analysen av otoliterna gav i det fallet mer information än genetiska studier när det gällde att särskilja de torskar som leker i antingen Kattegatt eller Öresund.

Märkning av fisk

Strontium och andra spårämnen används också för att märka fisk, som ett verktyg i fiskförvaltning. Alla importerade ålar som planteras ut i svenska och finska vatten måste gå i karantän. Under tiden i karantän har alla ålar sedan 2009 badats i vatten med ett tillsatt strontiumsalt (SrCl_2). Under badet tas strontiumet upp i otoliten, och bildar en ring som kan synliggöras med kemisk analys (Wickström & Sjöberg, 2014; Figur 28). Vid återfångst av märkt och utsatt ål kan en strontiumring i otoliten identifiera ålen som märkt, och i vissa fall som en ål med känd ålder. Fiskar med känd ålder kan förbättra precisionen i åldersbestämning. Den kemiska märkningen ger goda möjligheter att utvärdera effekten och betydelsen av de storskaliga ålutsättningar som görs i landet. Ibland fångas både vilda och utsatta ålar på en och samma lokal. Fördelningen mellan märkta och omärkta individer kan sedan

användas till beräkningar av tätheter och förekomst av ål, samt ge ett mått på dess rekrytering.



Figur 28. a) visar en ålotolit med ringar från två olika märkningstillfällen, och b) den verifierande WDS-analysen (wavelength dispersive X-ray spectroscopy) av förhöjda nivåer av strontium (innerst, grå linje) och barium (ytterst, svart linje). Figur från Wickström & Sjöberg (2014).

Analys av fiskens livsmiljö

Syrefria bottenar blir allt vanligare, och torskens kondition har försämrats i samband med att fler syrefria områden har bildats i Östersjön. Kvoten mellan mangan och magnesium (Mn:Mg) i torskens otoliter är en bra indikator för att påvisa förekomst av syrebrist (Limburg & Casini, 2019). Torskar i dålig kondition hade högre Mn:Mg-kvot. Den kemiska analysen av otoliterna gav alltså en direkt indikation på att just syrebrist är en möjlig förklaring till torskens försämrade kondition.

Åldersbestämning

Den kemiska sammansättningen i otoliten kan även användas för åldersbestämning. Inlagringen av fosfor och magnesium i otoliter varierar med säsong. Genom analys av den säsongsmässiga variationen av fosfor och magnesium i otoliter går t.ex. det att åldersbestämma torsk från Östersjöns östra bestånd (Heimbrand et al., 2020). Metoden förväntas i framtiden ge en mer kvalitetssäkrad åldersbestämning och bättre underlag för förvaltningen av det östra torskbeståndet. Där har torskens låga tillväxt under flera decennier gjort det svårt att bestämma ålder med traditionella metoder.

3.5.3. Kemisk analys av fjäll

Analys av den kemiska sammansättningen av fiskars fjäll kan också vara ett bra sätt att följa fiskars livshistoria (Ryan et al., 2019). Kemisk analys av fjäll går till på samma sätt som för otoliter. En fördel är att fjällprover, till skillnad från otoliter, kan tas utan att fisken behöver avlivas. En pågående jämförelse mellan otoliter och fjäll från harr tyder på att fjällen ger lika bra information som otoliterna (Blass, opublicerat). Om fjäll visar sig vara lika användbara som otoliter i detta avseende öppnas större möjligheter till insamling av material från fisk som inte kan avlivas. Detta kommer troligen att reducera kostnaderna, eftersom det är mer tidskrävande att preparera otoliter än fjäll inför kemisk analys.

3.5.4. Genetisk analys av fjäll

Torra åldersprover av olika vävnader innehåller ofta cellvävnader med DNA av varierande kvalitet. Det gäller i synnerhet fjäll, som läggs i fjällprovpåsar av papper utan föregående rengöring. Den långa traditionen av åldersbestämning av fisk med hjälp av fjäll har bidragit till stora arkiv av fjällprover, på SLU och andra fisk- och fiskeriinriktade institutioner. Fjällprover från sådana arkiv har senare använts i genetiska studier med varierande syften och metoder för preparering och analys av DNA-avsnitt av olika längd (Neilsen et al., 1999; Johnston et al., 2013).

Under 2006-2008 samlades vävnadsprover av gös in för genetisk analys, på olika lokaler i sötvatten och längs kusten, och de nya proverna kompletterades med gösfjäll från 1963-1979 i SLUs arkiv (Dannewitz et al., 2008). Genom analys av nio så kallade mikrosatelliter identifierades distinkta gösbestånd, och resultaten indikerade skillnader i genetisk påverkan via gösutsättningar mellan de undersökta områdena.

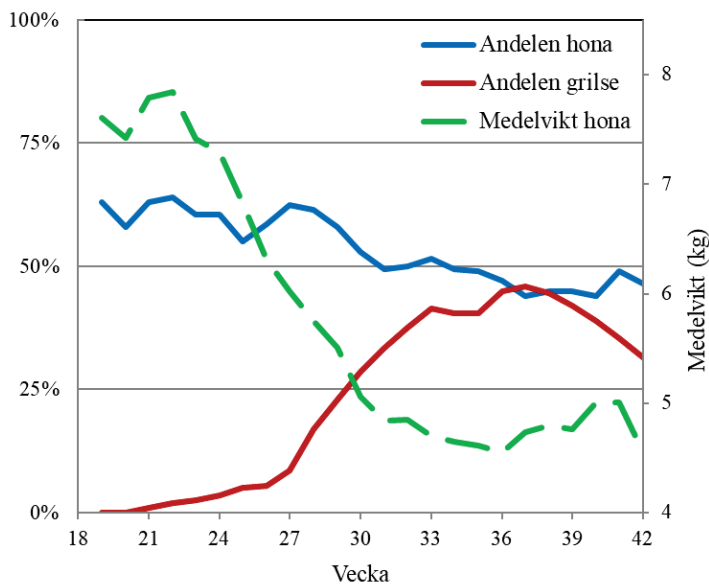
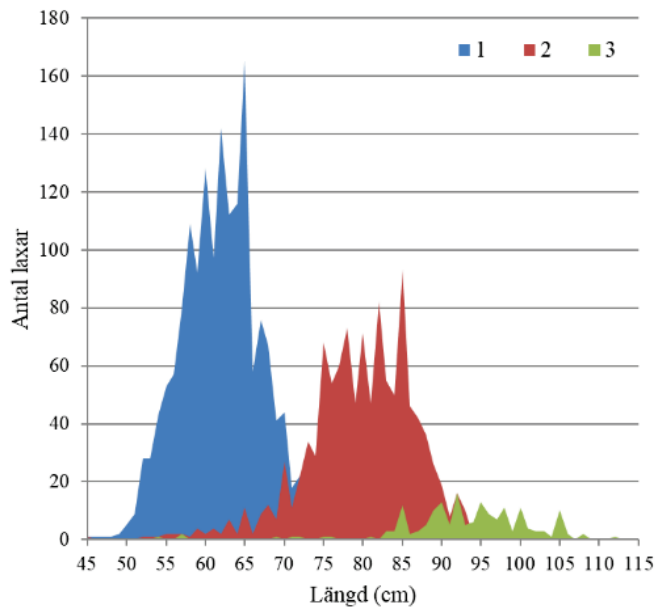
Både nyligen insamlade och äldre fjäll har också använts i genetiska studier av lax (Palm et al., 2012; Palm et al., 2013; Whitlock et al., 2018), öring (Palm et al., 2012; Palm et al., 2019) och siklöja (Delling et al., 2014). Genom analys av mikrosatellit-DNA i fjällprover från tidigare decennier påvisades genetiska förändringar hos

Gullspångsälvens och Klarälvens lax- och öringstammar (Palm et al., 2012). Trots påtagliga förändringarna återstår tydliga stamskillnader, och Vänerstammarna är därför fortfarande genetiskt unika och skyddsvärda. På liknande sätt undersöktes andelen hybrider mellan lax och öring och andel felvandrad lax i Mörrumsån (Palm et al., 2013), och geografiskt ursprung bland lekvandrande vuxna havsöringar i Torne älv och utvandrande smolt fångade vid älvens mynning (Palm et al., 2019).

Arkiverade fjäll användes tillsammans med andra vävnadsprover av vår- och höstlekande siklöja från 23 svenska sjöar (Delling et al., 2014). I detta fall gjordes analysen på mikrosatelliter och mitokondriellt DNA. Analyserna visade att alla samexisterande bestånd av vår- och höstlekande siklöja tillhörde samma genetiska grupp, vilket antydde en parallell evolution av vårlekande bestånd på olika platser, snarare än att vårlekande bestånd skulle ha invandrat senare.

4. Åldersbaserade analyser av livshistoria och klimatförändring

Det finns flera exempel på betydelsen av åldersanalyser för att beskriva avgörande steg i fiskars livshistoria. Större och äldre individer, framförallt honor, lämnar ofta ifrån sig större och fler avkommor (t.ex. Smalås et al., 2017). De har större romkorn och tidigare erfarenhet av bra lekplatser. Ett sådant exempel är laxar i olika älvar som kommer tillbaka från havet för lek. Åldersbestämning har använts för beräkning av hur stor andel av laxen som återvänder efter 1, 2 eller 3 år (Spjut et al., 2015), där de som återvänder efter bara ett år i havet kallas grilse. Längd vid ålder användes sedan för att bedöma vilken storlek på fisken som bör släppas tillbaka, för att säkerställa att större och äldre honor med mer rom kan ta sig till lekplatsen. Medellängden hos lekvandrande laxar skiljde sig mer än 10 cm mellan olika älvar. Äldre och större honor vandrade upp i älven tidigare under vandringsperioden. Andelen grilse ökade gradvis med tiden under vandringsperioden (Figur 29). För vissa älvar var maxlängd bättre att använda vid reglering av fisket, jämfört med fiskeförbud under vissa datum. Störst ökning gav en kombination av längd- och tidsbegränsning. Reglerad maxlängd beräknades minska antalet individer som släpps tillbaka i älven, samtidigt som fler stora och gamla honor tar sig till lekområdet och bidrar till fler avkommor.



Figur 29. Längdfördelningen (cm) av laxar från västkusten, indelade i antal år till havs innan de fångades på lekvandring (överst, blå=1 år [grilse], röd=2 år, grön=3 år). Underst visas andel (%) honor totalt (blå linje) och grilse (röd linje), grön linje visar medelvikten hos spöfångade laxhonor i kg per vecka från maj till oktober. Figur efter Spjut et al. (2015).

Fisksamhällen och populationer kan påverkas på flera sätt av den pågående och förväntade klimatförändringen, med ökande vattentemperatur och i många sjöar ett allt brunare vatten. Åldersbestämda fiskar från den svenska miljöövervakningen i sjöar har bidragit till dagens kunskap. Andelen små och unga individer av t.ex. abborre och braxen var högre i sjöar i områden med varmare klimat, men sambandet var mindre tydligt för mört (Jeppesen et al., 2010). En ökad andel unga fiskar kan antingen bero på ökad rekrytering eller sämre överlevnad av äldre individer.

Fiskens tillväxt och biomasseproduktion kan också påverkas av ökad temperatur och brunare vatten, men effekterna varierar både inom och mellan arter. Hos abborre minskade produktionen av biomassa med både temperatur och vattnets brunhet (Van Dorst et al., 2019). Ettåriga abborrar var längre i varmare sjöar, men för sexåringar fanns inget samband mellan längd och temperatur. I samma studie minskade abborrens storlek med ökad brunhet för båda åldersklasser. En annan studie fokuserade på ett- och femåringar av både abborre och mört (van Dorst et al., 2020). Även där minskade abborrens åldersberoende storlek med ökad brunhet, men för mört fanns det ingen signifikant effekt av ökad brunhet. Dessa exempel motiverar fortsatt och utökad åldersbestämning av fisk från miljöövervakningens provfisken, för att öka förståelsen för hur fisk av olika arter och livsstadier påverkas av storskaliga miljöförändringar.

5. Sammanfattande rekommendation

Miljöövervakningens provfisker utgör viktiga underlag för att bedöma uppfyllelsen av de svenska miljömålen och för att uppfylla kraven i EU:s förordningar ramdirektivet för vatten (WFD) och havsmiljödirektivet (HMD). Provfiskerna ger också underlag för att följa utvecklingen av nationellt reglerade fiskarter och till en ekosystembaserad fiskförvaltning i sötvatten och längs med Östersjökusten. Trots relativt omfattande provtagningsinsatser utnyttjas emellertid endast en begränsad del av den information som provfisken ger om miljöns påverkan på ekosystemet och enskilda bestånds utveckling. Detta kan uppfattas som stötande ur ett etiskt perspektiv, då provfiskerna ofta resulterar i ett stort antal döda fiskar vars miljö- och beståndsinformation inte används.

I denna rapport visar vi hur traditionella och nya analysmetoder baserade på fiskens hårda vävnader kan bidra till en ökad kunskap om fisk som miljöindikator i nationell och internationell övervakning samt hur dessa metoder kan bidra till den nationellt reglerade fiskförvaltningen (Tabell 4). Vi ger också flera exempel på användning av olika åldersbaserade indikatorer som kan bidra till en bättre uppföljning av de nationella och internationella miljömålen, och samtidigt ge ett nödvändigt underlag till en ekosystembaserad fiskförvaltning.

Fiskens grundläggande funktioner påverkas av både mänskliga och naturliga faktorer (Figur 1) vilka i sin tur påverkar de indikatorer som vanligen inkluderas i miljöövervakningen; fiskens storleksstruktur och abundans. För att förstå hur och varför dessa indikatorer påverkas av miljön, behöver vi även ha kunskap om hur rekrytering, tillväxt och överlevnad påverkas av lokala förutsättningar och förändringar i den omgivande miljön. Att inte inkludera fiskens ålder och tillväxt i de svenska miljöövervakningsprogrammen försvårar och begränsar möjligheterna till korrekta bedömningar. Som exempel ersätts ofta indikatorn ”åldersstruktur” för fisk i sötvatten inom WFD av ”storleksstruktur”, vilket vi visar kan ge felaktiga resultat. Inom HMD saknas indikatorer för kriterierna ”populationernas demografiska egenskaper”, ”utbredning” och ”habitat”, vilka alla är sekundära men skall bedömas om en art riskerar att inte uppnå god miljöstatus. Inom förvaltningen av de nationellt reglerade fiskbestånden saknas vanligen mätningar av rekrytering, överlevnad och dödlighet. Sådana grundläggande uppgifter om nyckelarternas dynamik behövs för att kunna utveckla en ekosystembaserad fiskförvaltning.

Tabell 4. Sammanfattning av indikatorer, typ av provtagning, analysmetod och beskrivning som redovisats i rapporten med hänvisning till det kapitel där indikatorn redovisats i mer detalj. Med standardprovtagning menas provtagningsmetoder beskrivna i kapitel 2.3. Provtagningsstrategi

Process/funktion	Typ av				
	Indikator	provtagning	Analysmetod	Beskriver	Kapitel
Rekrytering	RI	Standard	Rekryteringsindex	Starka och svaga årsklasser	3.1.1
	Årsklasstyrka	Standard	Relativ årsklasstyrka	Starka och svaga årsklasser	3.1.2
Tillväxt	Individuell tillväxt	Standard	Tillbakaräkning	Individuell längdökning mellan år	3.2.1
	Längd-vid-ålder	Standard	Regression	Genomsnittliga längdökningen av t ex en årsklass	3.2.2
	Tillväxtkonstant (K) och asymptotisk längd (Linf)	Standard	von Bertalanffy	Tillväxtmönster mellan och inom områden	3.2.3
	Tillväxthastighet (ω)	Standard	von Bertalanffy	Tillväxthastighet över tid eller mellan områden	3.2.3
Överlevnad/dödlighet	Överlevnad (S)	Standard	Fångstkurveanalys	ett mått på fiskarnas överlevnad över tid	3.3.1
	Dödlighet (Z)	Standard	Fångstkurveanalys	ett mått på fiskarnas dödlighet över tid	3.3.1
	Lekbiomassa (SSB)	Utökad med fiskets uttag	SS3-analys	Model som används för att skatta exempelvis mängden lekrogen fisk.	3.3.2
	Fiskedödlighet (F)	Utökad med fiskets uttag	SS3-analys	Model som används för att skatta fiskeridödligheten för ett bestånd.	3.3.2
Åldersstruktur	Andel ung fisk	Standard	Längdfördelning per årsklass	De senaste årens rekrytering, t.ex. 1-3 år innan ett provfiske; beståndets åldersstruktur	3.4
	Otolitform	Anpassad	Fourieranalys/3D-scanning	Åldersstruktur på ett bestånd	3.5.1
Beståndsseparering	Otolitform	Anpassad	Fourieranalys	Separation av bestånd samt ekologiska frågeställningar rörande tillväxt.	3.5.1
	Otolitens kemiska sammansättning	Anpassad	Otolitkemi	Separation av bestånd.	3.5.2
Migration	Sr:Ca-kvot	Anpassad	Otolitkemi tex laser eller röntgen-fluorescens	Migration och lekvandring, tex migration mellan söt- och saltvatten	3.5.2
	Genetik	Anpassad	Microsatellit/DNA	Beståndsseparering/utveckling över tid	3.5.4
Miljöpåverkan	Mn:Mg-kvot	Anpassad	Otolitkemi tex laser	Syrebrist	3.5.2
Dietstudier	Otolitform	Anpassad	Fourieranalys	Predation på arter	3.5.1

Genom att i större utsträckning använda den miljöinformation som fiskens otoliter innehåller, ökar också förståelsen för nyckelarters migrationsmönster, beståndsseparering och hur de påverkas av den omgivande miljön. Vi visar att otolitkemiska analyser och formanalyser av otoliter är av stort värde för att bedöma nyckelarters migrationsmönster och beståndens ursprung och separering. Analyser av material från SLU:s arkiv för fiskars hårda vävnader visar att detta material också

ger möjlighet till retrospektiva underökningar av miljöpåverkan med hjälp av otolitikemiska analyser. Materialet är också avgörande för att bedöma populationers genetiska förändring över tid.

Sammanfattningsvis bedömer vi att ett bättre nyttjande av fiskens hårda vävnader skulle stärka övervakningsprogrammen genom att öka förståelsen för hur olika miljöfaktorer påverkar fisken. Det skulle också ge nödvändiga underlag till utvecklingen av en ekosystembaserad fiskförvaltning i de stora sjöarna och längs kusten.

Referenser

- Adill, A. & Heimbrand, Y. (2015). Biologisk recipientkontroll vid Forsmarks kärnkraftverk - Årsrapport för 2014. Aqua reports 2015:7. Sveriges lantbruksuniversitet, Öregrund. 52 s.
- Almer, B. (1972). Försurningens inverkan på fiskbestånd i västkustsjöar. Information från Sötvattenslaboratoriet i Drottningholm Nr 12. 1972. 47 s.
- Appelberg, M., Mustamäki, N., Bergström L., Sundqvist, F., Prista, N. & J. Olsson. (2020). Reviderat program för övervakning av fisk i kustvatten. Havs- och vattenmyndigheten Rapport 2020:2. 65 p.
- Axenrot, T. & Degerman, E. (2016). Year-class strength, physical fitness and recruitment cycles in vendace (*Coregonus albula*). Fisheries Research, 173, 61-69.
- Axenrot, T., Sandström, A., Palm, S. & Asp, A. (2017). Pelagisk fisk i Väner 2016. Sveriges lantbruksuniversitet, Institution för akvatiska resurser; SLU.aqua.2017.5.5-200.
- Berg, F., Almeland, O.W., Skadal, J., Slotte, A., Andersson, L. & Folkvord, A. (2018). Genetic factors have a major effect on growth, number of vertebrae and otolith shape in Atlantic herring (*Clupea harengus*). PLoS ONE 13(1): e0190995.
- Bergström, U., Sköld, M., Wennhage, H. & Wikström, A. (2016). Ekologiska effekter av fiskefria områden i Sveriges kust- och havsområden. Aqua reports 2016:20. Institutionen för akvatiska resurser, Sveriges lantbruksuniversitet, Öregrund. 207 s.
- Beyer, S.G. & Szedlmayer, S.T. (2010). The use of otolith shape analysis for ageing juvenile red snapper, *Lutjanus campechanus*. Environmental Biology of Fishes 89(3-4), 333-340.
- Blass, M & Olsson, J. (2018a). Otolitkemisk analys av abborre från Kinnbäcksfjärden. SLU, Institutionen för akvatiska resurser, SLU.aqua.2017.5.2-260. 10 s.
- Blass, M. & Olsson, J. (2018b). Ursprung hos sik bifångad i siklöjefisket i norra Bottenviken. Rapport, SLU, Institutionen för Akvatiska resurser. 16 s.
- Bolser, D.K., Gruss, A., Lopez, M.A., Reed, E.M., Mascarenas-Osorio, I. & Erisman, B.E. (2018). The influence of sample distribution on growth model output for a highly-exploited marine fish, the Gulf Corvina (*Cynoscion othonopterus*). PeerJ, 26 p. DOI 10.7717/peerj.5582.
- Boström, M.K, Lunneryd, S-G., Hanssen, H., Karlsson, L. & Ragnarsson, B. (2012). Diet of the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) at two

- areas in the Bay Lövestabukten, South Bothnian Sea, Sweden, based on otolith size-correction factors. *Ornis Fennica* 89, 157-169.
- Brander, K. (2010). Impacts of climate change on fisheries. *Journal of Marine Systems* 79(3-4), 389-402.
- Brown, R. & Severin, K. (2009). Otolith chemistry analyses indicate that water Sr:Ca is the primary factor influencing otolith Sr:Ca for freshwater and diadromous fish but not for marine fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 66, 1790-1808.
- Bryhn, A., Bergek, S., Wennhage, H. & Beier, U. (2018). SLU Aquas kunskapsförsörjning och rådgivning som stöd till en ekosystembaserad fiskförvaltning. Aqua reports 2018:1. Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för akvatiska resurser. Öregrund, Drottningholm, Lysekil. 68 s.
- BSAP. (2007). HELCOM Baltic Sea Action Plan, HELCOM Ministerial Meeting, Krakow, Poland Nov. 15, 2007. 101 p.
https://helcom.fi/media/documents/BSAP_Final.pdf
- Byrd, B. L., Hohn, A. A. & Krause, J. R. (2020) Using the otolith sulcus to aid in prey identification and improve estimates of prey size in diet studies of a piscivorous predator. *Ecology and Evolution* 10(8), 3584-3604.
- Campana, S.E. (1999). Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology Progress Series* 188, 263-297.
- Campana, S.E. & Casselman, J.M. (1993). Stock discrimination using otolith shape-analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50(5), 1062-1083.
- Campana, S. E., Fowler, A. J., Suthers, I. M., Begg, G. A., Campana, S. E., Fowler, A. J. & Suthers, I. M. (2005). Otolith research and application: current directions in innovation and implementation. *Marine and Freshwater Research*, 56(5), 477-483.
- Cardinale, M., Doering-Arjes, P., Kastowsky, M. & Mosegaard, H. (2004). Effects of sex, stock, and environment on the shape of known-age Atlantic cod (*Gadus morhua*) otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61(2), 158-167.
- Chapman, D. G., and D. S. Robson. (1960). The analysis of a catch curve. *Biometrics* 16, 354–368.
- Cope, J. M. (2013). Implementing a statistical catch-at-age model (Stock Synthesis) as a tool for deriving overfishing limits in data-limited situations. *Fisheries Research*, 142, 3-14.
- Dannewitz, J., Prestegard, T. & Palm, S. (2008). Fiskeriverket Informerar, Finfo 2010:3. 33 s.
- Degerman, E., Bergström, L., Wennhage, H., de Leeuw, J., Soler, T. & Olsson, J.. (2016). Fisk som miljöindikator. Aqua reports Supplement 2016:9. Institutionen för akvatiska resurser, Sveriges lantbruksuniversitet, Drottningholm Lysekil Öregrund. 61 s.

- Delling, B., Palm, S., Palkopoulou, E. & Prestegard, T. (2014). Genetic signs of multiple colonization events in Baltic ciscoes with radiation into sympatric spring- and autumn-spawners confined to early postglacial arrival. *Ecology and Evolution* 4, 4346-4360.
- Dunn, A., Francis, R.I.C.C. & Doonan, I.J. (2002). Comparison of the Chapman-Robson and regression estimators of Z from catch-curve data when non-sampling stochastic errors is present. *Fisheries Research* 59, 149-159.
- Elsdon, T., Wells, B., Campana, S., Gillanders, B., Jones, C., Limburg, K., Secor, D., Thorrold, S. & Walther, B. (2008). Otolith chemistry to describe movements and life-history parameters of fishes, limitations and inferences. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 46, 297-330.
- Engstedt, O., Engkvist, R. & Larsson, P. (2014). Elemental fingerprinting in otoliths reveals natal homing of anadromous Baltic Sea pike (*Esox lucius* L.). *Ecology of Freshwater Fish* 23(3), 313-321.
- Ericsson, Y. & Olsson, J. (2015). Faktblad – Resultat från övervakningen av kustfiske 2015:1. Kvädöfjärden (Egentliga Östersjön) 1988-2014. Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för akvatiska resurser.
- European Commission. (2000). Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for the Community action in the field of water policy. *Official Journal of the European Communities* L327, 1-82.
- European Commission. (2008). Directive 2008/56/EC of the European Parliament and of the Council of June 2008 establishing a framework for the Community action in the field of Marine environmental policy (Marine Strategy Framework Directive). *Official Journal of the European Communities* L 164, 19-40.
- Finnäs, V., Lill, J.-O., Heimbrand, Y., Blass, M., Saarinen, T., Lahaye, Y., Jokikokko, E. & Hägerstrand, H. (2020). Prevalence of stocked whitefish in River Kemijoki, Finland, inferred by micro X-ray fluorescence analysis of otoliths. *Fisheries Management and Ecology* 27, 490–497.
- Florin, A.-B., Bergström, U., Ustups, D., Lundström, K. & Jonsson, P.R. (2013). Effects of large northern European no-take zone on flatfish populations. *Journal of Fish Biology* 83, 939-962.
- Florin, A.-B., Fredriksson R., Lundström K. & Bergström U. (2016). Ett fiskefritt område för skydd av sik i Bottenhavet. Sid. 45-66 i: Bergström, U., Sköld, M., Wennhage, H. & Wikström, A. *Ekologiska effekter av fiskefria områden i Sveriges kust- och havsområden. Aqua reports 2016:20.* Institutionen för akvatiska resurser, Sveriges lantbruksuniversitet, Öregrund.
- Gallucci, V.F. & Quinn, T.J. II. (1979). Reparameterizing, fitting, and testing a simple growth model. *Transactions of the American Fisheries Society* 8, 14-25.

- Gangl, S.R. & Pereira, D.L. (2011). Biological performance indicators for evaluating exploitation of Minnesota's large-lake walleye fisheries. *North American Journal of Fisheries Management* 23, 1303-1311, <https://doi.org/10.1577/M01-229AM>.
- Geffen, A. J., Morales-Nin, B. & Gillanders, B. M. (2016). Fish otoliths as indicators in ecosystem based management: results of the 5th International Otolith Symposium (IOS2014). *Marine and Freshwater Research*, 67(7), I-IV.
- Gislason, H., Daan, N., Rice, J.C. & Pope, J.G. (2010). Size, growth, temperature and the natural mortality of marine fish. *Fish and Fisheries* 11, 149-158.
- Haines, A.J. & Crampton, J.S. (2000). Improvements to the method of Fourier shape analysis as applied in morphometric studies. *Palaeontology* 43, 765-783.
- Hansen, M.J., Nate, N.A., Chavarie, L., Muir, A.M., Zimmerman, M.S. & Krueger, C.C. (2016). Life history differences between fat and lean morphs of lake char (*Salvelinus namaycush*) in Great slave Lake, Northwest Territories, Canada. *Hydrobiologia* 783, 21-35. DOI: 10.1007/s10750-015-2633-2.
- Hanson, N., Larsson, Å., Parkkonen, J., Faxneld, S., Nyberg, E., Bignert, A., Ek Henning, H., Bryhn, A., Olsson, J., Karlson, A.M.L. & Förlin, L. (2020). Ecological changes as a plausible explanation for differences in uptake of contaminants between European perch and eelpout in coastal area of the Baltic Sea. *Environmental Toxicology and Pharmacology* 80, DOI: 10.1016/j.etap.2020.103455.
- Havs- och vattenmyndigheten. (2014). Undersökningstyp: Reproduktionskontroll - tånglake. Havs- och vattenmyndighetens handledning för miljöövervakning, Version 1:1, 2014-12-16, 13 s.
- Havs- och vattenmyndigheten. (2015). Undersökningstyp: Provfiske med kustöversiktsnät, nätlänkar och ryssjor på kustnära grunda vatten, Version 1:1 2015-07-08, 48 s.
- Havs- och vattenmyndigheten. (2016). Undersökningstyp: Provfiske i sjöar. Havs- och vattenmyndighetens handledning för miljöövervakning, Version 1:4, 2016-09-08, 19 s.
- Havs- och vattenmyndigheten. (2017). Fisk- och skaldjursbestånd i hav och sötvatten 2017. Resursöversikt. Havs- och vattenmyndighetens rapport. Göteborg.
- Havs- och vattenmyndigheten. (2018). Marin strategi för Nordsjön och Östersjön 2018-2023. Rapport 2018:27, 166 s.
- Havs- och vattenmyndigheten. (2018). Fisk i sjöar. Vägledning för statusklassificering. Havs- och vattenmyndighetens rapport 2018:36, 19 s.
- Havs- och vattenmyndigheten. (2019a). Fisk- och skaldjursbestånd i hav och sötvatten 2018. Resursöversikt. Havs- och vattenmyndighetens rapport 2019:4. Göteborg, 305 s.

- Havs- och vattenmyndigheten. (2019b). HVMFS 2012:18. Havs- och vattenmyndighetens föreskrifter om vad som kännetecknar god miljöstatus samt miljö kvalitetsnormer med indikatorer för Nordsjön och Östersjön; Konsoliderad elektronisk utgåva. Senast uppdaterad 2019-01-01, 44 s.
- Havs- och vattenmyndigheten. (2020a). Undersökningstyp: Provfiske i Östersjöns kustområden – Djupstratifierat provfiske med Nordiska kustöversiktsnät. Havs- och vattenmyndighetens handledning för miljöövervakning, Version 1:4, 2020-02-03, 46 s.
- Havs- och vattenmyndigheten. (2020b). Fisk- och skaldjursbestånd i hav och sötvatten 2019. Resursöversikt. Havs- och vattenmyndighetens rapport 2020: 3. Göteborg, 324 s.
- Hederström, H. (1759). Om fiskars ålder. Kungliga Vetenskapsakademiens Handlingar, 1759.
- Heimbrand, Y. & Olsson, J. (2014). Otolitkemisk analys av gädda från tre havsvikar i Väddö kommun. SLU, Institutionen för akvatiska resurser, SLU.aqua.2014.5.2-233. 12 s.
- Heimbrand, Y., Limburg, K.E., Hüseyin, K., Cassini, M., Sjöberg, R., Palmén Bratt, A.-M., Levinsky, S.-E., Karpushevskaja, A., Radtke, K. & Öhlund, J. (2020). Seeking the true time: Exploring otolith chemistry as an age-determination tool. *Journal of Fish Biology* 97, 552–565.
- HELCOM. (2012). Indicator based assessment of coastal fish community status in the Baltic Sea 2005–2009. *Balt. Sea Environ. Proc. No. 131B*. Bergström, L., Bergenius, M., Appelberg, M., Gårdmark, A. & Olsson, J. <http://helcom.fi/Lists/Publications/BSEP131.pdf>.
- HELCOM (2018). Status of coastal fish communities in the Baltic Sea during 2011-2016 – the third thematic assessment. *Baltic Sea Environment Proceedings N° 161*.
- Helser, T., Kastle, C., Crowell, A., Ushikubo, T., Orland, I. J., Kozdon, R. & Valley, J. W. (2018). A 200-year archaeozoological record of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) life history as revealed through ion microprobe oxygen isotope ratios in otoliths. *Journal of Archaeological Science-Reports*, 21, 1236-1246.
- Holmgren, K. (2007). Fiskfaunans variation inom och mellan sjöar av olika karaktär. *Fiskeriverket Informerar* 2007: 1, 44 s.
- Holmgren, K. (2009). Trender i IKEU-sjöarnas fiskfauna och jämförelser med okalkade referenssjöar. I Munte, J. & Jöborn, A. (red.). *Utvärdering av IKEU 1990-2006. Syntes och förslag* (s. 215–238). Naturvårdsverket Rapport 6302.
- Holmgren, K. (2013). Betydelse av fiskens ålder vid bedömning av ekologisk status. *Sveriges lantbruksuniversitet, Drottningholm. Aqua Reports* 2013:5, 66 s.
- Holmgren, K. & Appelberg, M. (2001). Effects of environmental factors on size-related growth efficiency of perch, *Perca fluviatilis*. *Ecology of Freshwater Fish*, 10(4), 247-256.

- Holmgren, K., Martins, T., Kokkin, M., Sandström, A., Filipsson, O. & Alenius, B. (2013). Harrens tillväxt i Vättern. FAKTA från Vätternvårdsförbundet. Nr 1:2013, 20 s.
- Huss, M., Lindmark, M., Jacobson, P., van Dorst, R.M. & Gårdmark, A. (2019). Experimental evidence of gradual size-dependent shifts in body size and growth of fish in response to warming. *Global Change Biology* 25, 2285-2295. DOI: 10.1111/gcb.14637.
- Hussy, K. (2008). Otolith shape in juvenile cod (*Gadus morhua*): Ontogenetic and environmental effects. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 364(1), 35-41.
- Hussy, K., Mosegaard, H., Albertsen, C.M., Nielsen, E.E., Hemmer-Hansen, J. & Eero, M. (2016). Evaluation of otolith shape as a tool for stock discrimination in marine fishes using Baltic Sea cod as a case study. *Fisheries Research* 174, 210-218.
- Izzo, C., Doubleday, Z. A., Grammer, G. L., Gilmore, K. L., Alleway, H. K., Barnes, T. C., Disspain, M. C. F., Giraldo, A. J., Mazloumi, N. & Gillanders, B. M. (2016). Fish as proxies of ecological and environmental change. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 26(3), 265-286.
- Jeppesen, E., Meerhoff, M., Holmgren, K., Gonzalez-Bergonzoni, I., Teixeira-de Mello, F., Declerk, S., DeMeester, L., Søndergaard, M., Lauridsen, T.L., Bjerring, R., Conde-Porcuna, J.M., Mazzeo, N., Iglesias, C., Reizenstein, M., Malmquist, H., Liu, Z., Balayla, D. & Lazzaro, X. (2010). Impacts of global warming on fish community structure and dynamics, and potential ecosystem effects. *Hydrobiologia* 646, 73-90. DOI: 10.1007/s10750-010-0171-5.
- Jeppesen, E., Mehner, T., Winfield, I. J., Kangur, K., Sarvala, J., Gerdeaux, D., Rask, M., Malmquist, H. J., Holmgren, K., Volta, P., Romo, S., Eckmann, R., Sandstrom, A., Blanco, S., Kangur, A., Stabo, H. R., Tarvainen, M., Ventela, A. M., Søndergaard, M., Lauridsen, T. L. & Meerhoff, M. (2012). Impacts of climate warming on the long-term dynamics of key fish species in 24 European lakes. *Hydrobiologia*, 694(1), 1-39.
- Jobling, M. & Breiby, A. (1986) the use and abuse of fish otoliths in studies of feeding-habits of marine piscivores. *Sarsia* 71(3-4), 265-274.
- Johnston, S.E., Lindqvist, M., Niemelä, E., Orell, P., Erkinaro, J., Kent, M.P., Lien, S., Vähä, J.-P., Vasemägi, A. & Primmer, C.R. 2013. Fish scales and SNP chips: SNP genotyping and allele frequency estimation in individual and pooled DNA from historical samples of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *BMC Genomics* 14: 439, <http://www.biomedcentral.com/1471-2164/14/439>.
- Kafemann, R., Adlerstein, S. & Neukamm, R., (2000). Variation in otolith strontium and calcium ratios as an indicator of life-history strategies of freshwater fish species within a brackish water system. *Fisheries Research* 46(1-3), 313-325.

- Kinnerbäck, A. (2001). Standardiserad metodik för provfiske i sjöar. Fiskeriverket Informerar Finfo 2001:2, 33 sidor.
- Kurkilahti, M. 1999. Nordic multimesh gillnet – robust gear for sampling fish populations. Academic Dissertation. University of Turku, Finland.
- Lee R. M. (1912). An investigation into the methods of growth determination in fishes. Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer, Publications de Circonstance, 63, 35 s.
- Lee, R., M. (1920). A review of the methods of age and growth determination in fishes by means of scales. HM Stationery Office.
- Lestrel, P.E. (1997). Fourier descriptors and their applications in biology: Cambridge University Press. ISBN 0521452015.
- Limburg, K., Blackburn, I., Schmidt, R., Lake, T., Hasse, J., Elfman, M. & Kristiansson, P. (2001). Otolith microchemistry indicates unexpected patterns of residency and anadromy in blueback herring, *Alosa aestivalis*, in the Hudson and Mohawk Rivers. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 362-363 : 931-938, <http://dx.doi.org/10.1051/kmae:2001028>.
- Limburg, K. & Casini, M. (2019). Otolith chemistry indicates recent worsened Baltic cod condition is linked to hypoxia exposure. *Biology Letters* 15, 20190352.
- Mahe, K., Gourtay, C., Defruit, G.B., Chantre, C., de Pontual, H., Amara, R., Claireaux, G., Audet, C., Zarnbonino-Infante, J.L. & Ernande, B. (2019). Do environmental conditions (temperature and food composition) affect otolith shape during fish early juvenile phase? An experimental approach applied to European Seabass (*Dicentrarchus labrax*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 521, 151239.
- Millar, R.B. (2015). A better estimator of mortality rate from age-frequency data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 72, 364-375. dx.doi.org/10.1139/cjfas-2014-0193.
- Mills, K. H., Gyselman, E. C., Chalanchuk, S. M. & Allan, D.J. (2004). Growth, annual survival, age and length frequencies for unexploited lake whitefish populations. *Annales Zoologici Fennici* 41, 263–270.
- Momigliano, P., Jokinen, H., Fraimout, A., Florin, A.-B., Norkko, A., & Merilä, J. (2017). Extraordinarily rapid speciation in a marine fish. *Proceedings of the National Academy of Science, U.S.A.* 114, 6074–6079. DOI: 10.1073/pnas.1615109114.
- Morales-Nin, B. & Geffen, A. J. (2015). The use of calcified tissues as tools to support management: the view from the 5th International Otolith Symposium. *ICES Journal of Marine Science*, 72(7), 2073-2078.
- Morat, F., Gibert, P., Reynaud, N., Testi, B., Favriou, P., Raymond, V., Carrel, G. & Maire, A. (2018). Spatial distribution, total length frequencies and otolith morphometry as tools to analyse the effects of a flash flood on populations of roach (*Rutilus rutilus*). *Ecology of Freshwater Fish* 27(1), 421-432.

- Murphy, E. W., Smith, M. L., He, J. X., Wellenkamp, W., Barr, E., Downey, P. C., Miller, K. M. & Meyer, K. A. (2018). Revised fish aging techniques improve fish contaminant trend analyses in the face of changing Great Lakes food webs. *Journal of Great Lakes Research*, 44(4), 725-734.
- Mustamäki, N., Franzén, F., Persson, S., Tollerz Bratteby, U., Tärnlund, S., Pettersson, M., Olsson J., Förlin, L., Larsson, Å., Parkkonen, J., Faxneld, S. & Sköld, M. (2020). Faktablad från Integrerad kustfiskövertvakning 2020:1, 76 p.
https://pub.epsilon.slu.se/17508/7/mustamaki_n_et_al_200909.pdf.
- Möller, S., Winkler, H.M., Klügel, A. & Richter, S. (2019) Using otolith microchemical analysis to investigate the importance of brackish bays for pike (*Esox lucius* Linnaeus, 1758) reproduction in the southern Baltic Sea. *Ecology of Freshwater Fish* 28, 602– 610.
- Nate, N.A. & Bremigan, M.T. (2005). Comparison of mean length at age and growth parameters of bluegills, largemouth bass and yellow perch from length-stratified subsamples and samples in Michigan lakes. *North American Journal of Fisheries Management* 25:1486–1492, DOI: 10.1577/M04-129.1.
- Neuheimer, A. B., Thresher, R. E., Lyle, J. M. & Semmens, J. M. (2011). Tolerance limit for fish growth exceeded by warming waters. *Nature Climate Change*, 1(2), 110-113.
- Nielsen, E.E., Hansen, M.M. & Loeschcke, V. (1999). Analysis of applications DNA from old scale samples: technical aspects, and perspectives for conservation. *Hereditas* 130, 265-276.
- Palm, S., Dannewitz, J., Johansson, D., Laursen, F., Norrgård, J., Prestegaard, T. & Sandström, A. (2012). Populationsgenetisk kartläggning av Vänerlax. *Aqua reports* 2012:4. Institutionen för akvatiska resurser, Sveriges lantbruksuniversitet, Drottningholm Lysekil Öregrund, 64 s.
- Palm, S., Dannewitz, J., Prestegaard, T. & Östergren, J. (2013). Laxing och felvandrad lax i Mörrumsån. En genetisk analys. *Aqua reports* 2013:20. Institutionen för akvatiska resurser, Sveriges lantbruksuniversitet, Drottningholm Lysekil Öregrund, 44 s.
- Palm, S., Romakkaniemi, A., Dannewitz, J., Jokikokko, E., Pakarinen, T., Huusko, R., Broman, A. & Sutela, T. (2019). Torneälvens bestånd av lax, havsöring och vandringsik – gemensamt svensk-finskt biologiskt underlag för bedömning av lämpliga fiskeregler under 2019. Rapport från Sveriges lantbruksuniversitet och Finska vilt- och fiskeriforskningen, 52 s.
- Parmann, R., A. Hallikainen, P. Isosaari, H. Kiviranta, J. Koistinen, O. Laine, P. Rantakokko, P. J. Vuorinen & Vartiainen, T. (2006). The dependence of organohalogen compound concentrations on herring age and size in the Bothnian Sea, northern Baltic. *Marine Pollution Bulletin* 52:149-161.
- Poulet, N., Berrebi, P., Crivelli, A.J., Lek, S. & Argillier, C. (2004). Genetic and morphometric variations in the pikeperch (*Sander lucioperca* L.) of a fragmented delta. *Archiv für Hydrobiologie* 159(4), 531-554.

- Quinn II, T.J., & Deriso, R.B. (1999). Quantitative Fish Dynamics. Oxford University Press. 542 s.
- Rask, M., Appelberg, M., Hesthagen, T., Tammi, J., Beier, U. & Lappalainen, A. (2000). Fish Status Survey of Nordic Lakes - Species Composition, Distribution, Effects of Environmental Changes. TemaNord 2000:508. Nordic Council of Ministers, Copenhagen.
- Robson, D.S., & Chapman, D.G. (1961). Catch curves and mortality rates. Transactions of the American Fisheries Society 90, 181-189.
- Ryan, D., Shepard, S., Gargan, P. & Roche, W. (2019). Estimating sea trout (*Salmo trutta* L.) growth from scale chemistry profiles: an objective approach using LA-ICPMS. Fisheries Research 211, 69-80.
- Saltalamacchia, F. (2018). Otolith morphology of sprat (*Sprattus sprattus*) along the Swedish west coast. Master's thesis. Sveriges lantbruksuniversitet.
- Sandström, A., Ragnarsson-Stabo, H., Axenrot, T. & Bergstrand, E. (2014). Has climate variability driven the trends and dynamics in recruitment of pelagic fish species in Swedish Lakes Vanern and Vattern in recent decades? Aquatic Ecosystem Health & Management, 17(4), 349-356.
- Sandström, A., Bergquist, B., Ragnarsson-Stabo, H. & M. Andersson. (2014). A test of sampling methods for fishes in the littoral zone of Lake Vänern, Sweden. Aquatic Ecosystem Health & Management 17, 357-364, DOI: 10.1080/14634988.2014.975655.
- Sandström, O, Å. Larsson, J. Andersson, M. Appelberg, A. Bignert, H. Ek, L. Förllin & Olsson, M. (2005). Three decades of Swedish experience demonstrates the need for integrated long-term monitoring of fish in marine coastal areas. Water Quality Research Journal, Canada, 40(3), 233–250.
- Seber, G. A. F. (1982). The estimation of animal abundance and related parameters. Macmillan, New York.
- Secor, D.H. & Rooker, J.R. (2000). Is otolith strontium a useful scalar of life cycles in estuarine fishes? Fisheries Research 46(1-3), 359-371.
- SLU Aqua. (2019). Faktablad - Resultat från övervakningen av kustfisk 2019:4 <https://www.slu.se/globalassets/ew/org/inst/aqua/externwebb/k-lab/provfiske-vid-kusten/faktablad/2019/faktablad-2019.4-norrbyn.pdf>.
- Smalås, A., Amundsen, P.-A. & Knudsen, R. (2017). The trade-off between fecundity and egg size in a polymorphic population of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) in Skogsfjordvatn, subarctic Norway. Ecology and Evolution 7, 2018-2024.
- Smith, M.W., Then, A.Y., Wor, C., Ralph, G., Pollock, K.H. & Hoenig, J.M. (2012). Recommendations for Catch-Curve Analysis. North American Journal of Fisheries Management, 32:5, 956-967. DOI: 10.1080/02755947.2012.711270
- Smolinski, S., Schade, F.M. & Berg, F. (2020). Assessing the performance of statistical classifiers to discriminate fish stocks using Fourier analysis of

- otolith shape. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 77(4), 674-683.
- Snickars, M., Sandström, A., Lappalainen, A., & Mattila, J. (2007). Evaluation of low impact pressure waves as a quantitative sampling method for small fish in shallow water. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 343, 138-147, DOI: 10.1016/j.jembe.2006.12.008.
- Spjut, D., Degerman, E. & Östergren, J. (2015). Effekter av fångstbegränsningar på spöfiskad lax på västkusten. *Aqua reports* 2015:19. Drottningholm Lysekil Öregrund.
- Stransky, C. (2014). Chapter Seven - Morphometric Outlines. Pp. 129-140 in: Cadrin, S.X., L.A. Kerr & S. Mariani (Editors.) *Stock identification methods: Applications in Fishery Science*. Second Edition. ISBN 978-0-12-397003-9.
- Stransky, C., Baumann, H., Fevolden, S.E., Harbitz, A., Hoie, H., Nedreaas, K.H., Salberg, A.B. & Skarstein, T.H. (2008). Separation of Norwegian coastal cod and Northeast Arctic cod by outer otolith shape analysis. *Fisheries Research* 90(1-3), 26-35.
- Svedäng, H., André, C., Jonsson, P., Elfman, M. & Limburg, K. (2010). Migratory behaviour and otolith chemistry suggest fine-scale sub-population structure within a genetically homogenous Atlantic cod population. *Environmental Biology of Fishes* 89, 383-397.
- Teimori, A., Khajooei, A., Motamedi, M. & Hesni, M.A. (2019). Characteristics of sagittae morphology in sixteen marine fish species collected from the Persian Gulf: Demonstration of the phylogenetic influence on otolith shape. *Regional Studies in Marine Science* 29, 12.
- Tetzlaff, J. C, Matthew J., Catalano, M. J., Allen, M. S & Pine III, W. E. (2011). Evaluation of two methods for indexing fish year-class strength: catch curve residuals and cohort method. *Fisheries research* 109:303-310.
- Thoreson, G. (1996). Metoder för övervakning av kustfiskbestånd. Fiskeriverket, Kustlaboratoriet. Kustrapport 1996:3, 33 s.
- Van Dorst, R.M, Gårdmark, A., Svanbäck, R., Beier, U., Weyhenmeyer, G.A. & Huss, M. (2019). Warmer and browner waters decrease fish biomass production. *Global Change Biology* 25, 1395-1408, DOI: 10.1111/gcb.14551.
- Van Dorst, R.M, A. Gårdmark, R. Svanbäck & M. Huss. 2020. Does browning-induced light limitation reduce fish body growth through shifts in prey composition or reduced foraging rates? *Freshwater Biology* 65, 947-959, DOI: 10.1111/fwb.13481.
- Vasconcelos-Filho, J. E., Thomsen, F. S., Stosic, B., Antonino, A. C., Duarte, D. A., Heck, R. J., Lessa, R. P., Santana, F. M., Ferreira, B. P. & Duarte-Neto, P. J. (2019). Peeling the otolith of fish: optimal parameterization for micro-CT scanning. *Frontiers in Marine Science* 6, 728.
- Veneranta, L., Heikinheimo, O. & Marjomäki, T.J. (2020). Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) predation on a coastal perch (*Perca fluviatilis*)

- population: estimated effects based on PIT tag mark-recapture experiment. ICES Journal of Marine Science, DOI: 10.1093/icesjms/fsaa124.
- Vignon, M. (2012). Ontogenetic trajectories of otolith shape during shift in habitat use: Interaction between otolith growth and environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 420, 26-32.
- Von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Human Biology* 10:181-213.
- Wang, C. H., Walther, B. D. & Gillanders, B. M. (2019). Introduction to the 6th International Otolith Symposium. *Marine and Freshwater Research* 70(12), I-III.
- Ward, D.M., Nislow, K.H., Chen, C.Y., & Folt, C.L. (2010). Rapid, efficient growth reduces mercury concentrations in stream-dwelling Atlantic salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* 139, 1-10.
- Whitlock, R., Mäntyniemi, S., Palm, S., Koljonen, M.-L., Dannewitz J. & Östergren, J. (2018). Integrating genetic analysis of mixed populations with a spatially explicit population dynamics model. *Methods in Ecology and Evolution*, 9: 1017-1035, DOI: 10.1111/2041-210x.12946.
- Wickstrom, H. & Sjöberg, N. B. (2014). Traceability of stocked eels - the Swedish approach. *Ecology of Freshwater Fish*, 23(1), 33-39.
- Wiff, R., Flores, A., Segura, A.M., Barrientos, M.A. & Ojeda, V. (2020). Otolith shape as a stock discrimination tool for ling (*Genypterus blacodes*) in the fjords of Chilean Patagonia. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 54(2), 218-232.
- Williams, A. J., Newman, S. J., Wakefield, C. B., Bunel, M., Halafihi, T., Kaltavara, J. & Nicol, S. J. (2015). Evaluating the performance of otolith morphometrics in deriving age compositions and mortality rates for assessment of data-poor tropical fisheries. *ICES Journal of Marine Science* 72(7), 2098-2109.
- Ålands Landskapsregering. (2018). Faktablad om provfisket i Lumparn 2018. https://www.regeringen.ax/sites/www.regeringen.ax/files/attachments/page/faktablad_om_provfisket_i_lumparn_2018.pdf.
- Östman, O., Bergenius, M., Boström, M.K. & Lunneryd, S.G. (2012). Do cormorant colonies affect local fish communities in the Baltic Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69, 1047-1055.
- Östman, Ö., Beier, U., Ragnarsson Stabo, H., Olsson, J., Svedäng, H., Sundelöf, A., Sandström A. & Florin, A.-B. (2016). Förvaltningsmål för nationellt förvaltade fiskbestånd. *Aqua reports* 2016:10. Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för akvatiska resurser, Öregrund, Drottningholm, Lysekil. 70 s.

Tack

Arbetet finansierades via bidrag från Havs- och vattenmyndigheten (dnr 3215-19 och 1452-20). Vi vill framför allt tacka alla personer och organisationer som under många decennier har bidragit med prover till våra arkiv och med analyserade resultat i våra databaser. Följande kolleger på SLU tipsade oss om sina publikationer och gav information om pågående arbeten; Thomas Axenrot, Johan Dannewitz, Yvette Heimbrand, Martin Ogonowski, Stefan Palm, Linda Söderberg och Håkan Wickström. Magnus Huss, Jens Olsson, Fredrik Ljunghager och Maria Jansson gav värdefulla förslag till förbättring av tidigare manuskript, och Teresa Soler hjälpte oss med den slutliga redigeringen av rapporten.

