

VAD VI VET OCH INTE VET OM KOMPENSATIONSODLAD FISK

RAPPORT 2021:767



VATTENKRAFTENS
KOMPENSATIONSODLING



Vad vi vet och inte vet om kompensationsodlad fisk

En kunskapssammanställning

ANDERS ALANÄRÄ OCH LO PERSSON

ISBN 978-91-7673-767-5 | © Energiforsk april 2021

Energiforsk AB | Telefon: 08-677 25 30 | E-post: kontakt@energiforsk.se | www.energiforsk.se

Förord

Den här rapporten beställdes av programmet Vattenkraftens kompensationsodling för att samla kunskap och kartlägga vad vi vet, och kanske allra viktigast, vad vi inte vet om kompensationsodlad fisk. Stora förändringar och framsteg har gjorts bland forskare och verksamhetsutövare om kompensationsodlad fisk. Många gamla sanningar har ifrågasatts eller helt förkastats.

Under en tid har odling och utsättning av fisk gått från att enbart bestå av tvåårig smolt till att i större utsträckning innehålla av ettårig smolt. Flera större och mindre forskningsprojekt och studier har genomförts för att studera överlevnad och vandringsbenägenhet för kompensationsodlad smolt.

Den här kunskapssammanställningen har kartlagt den utveckling som skett, och den kunskap som har tagits fram, för att fungera som faktaunderlag i diskussioner och workshops om kompensationsodlingens utveckling.

Kunskapssammanställningen har gjorts av Anders Alanärär och Lo Persson på Institutionen för vilt, fisk och miljö, Sveriges lantbruksuniversitet. Projektet finansierades av vattenkraftföretagen Vattenfall Vattenkraft, Fortum, Skellefteå Kraft, Statkraft och Sydkraft Hydropower.

Här redovisas resultat och slutsatser från ett projekt inom ett forskningsprogram som drivs av Energiforsk. Det är rapportförfattaren/-författarna som ansvarar för innehållet.

Sammanfattning

I denna kunskapssammanställning redovisas resultaten från olika forskningsprojekt genomförda i framför allt Norrfors kompensationsodling under 10 år. Resultaten sätts också in i ett bredare perspektiv via den forskning i området som genomförts nationellt och internationellt. Nedan listas i punktform vad vi vet och inte vet om kompensationsodlad lax och öring. Vad vi inte vet lyfter kunskapsluckor där mer forskning behövs, men identifierar även ett antal oklara förvaltningsaspekter av resursen kompensationsodlad lax och öring.

Vad vi vet

1. Tvåårig odlad laxsmolt från Norrfors kompensationsodling hade högre total återvandring från havet än ettårig smolt. Om man endast tittar på fisk som återvände efter 2–4 havsvintrar så var det ingen skillnad i återvandring mellan ett- respektive tvåårig laxsmolt (0,4%).
2. Ettårig öringsmolt från Norrfors kompensationsodling hade en låg återvandring från havet (0,4%) medan tvåårig öring hade en hög andel återvandrande (3,2%).
3. Ettårig lax bör vara större än 12 cm (14–15 g) på senhösten för att med säkerhet utvecklas till smolt under våren. Ettårig öring större än 12 cm uppvisade en hög vandringsbenägenhet i vandringsbassänger, men efter utsättning i en bäck var vandringsbenägenheten mycket begränsad.
4. Efter utsättning rådde en stark storleksrelaterad dödlighet hos lax och öring. Laxsmolt mindre än 20 cm (ca 75 g) och öringsmolt mindre än 25 cm (ca 150 g) på hösten innan utsättning uppvisade en kraftigt reducerad återvandring från havet.
5. Vid utvandringsförsök i en bäck från Norrfors kompensationsodling till Umeälven uppvisade lax- och öringsmolt mindre än 20 cm en klart förhöjd dödlighet till följd av fågelpredation.
6. Hannar som efter den andra tillväxtsåongen varit köns mogna under hösten uppvisade i experimentella försök ett normalt vandringsbeteende kommande vår. För tidigare köns mogna fisk som sattes ut under åren 2011 till 2013, var återvandringen från havet mycket varierande och klart lägre än för omogna individer. Tidigare köns mogna hannar är generellt mindre än övrig fisk i populationen, vilket innebär att de i större utsträckning drabbas av en storleksrelaterad dödlighet efter utsättning.
7. Tvååriga laxhannar som var större än 22 cm (ca 100 g) hösten innan utsättning hade en starkt förhöjd sannolikhet att utvecklas till grills efter en havsvinter. Andelen grills bland öring var generellt låg och de uppvisade inget tydligt samband med längden hösten innan utsättning.
8. En stor del av alla lax- och öringshannar som sätts ut som tvåårig smolt har påbörjat köns mognad i samband med utsättning. I experiment uppvisade dessa fiskar ett normalt vandringsbeteende om än med något mindre intensitet än omogna individer. För fisk som påbörjat köns mognad vid utsättning är ödet

- i havet okänt, men att de redan startat könsmognad kan vara en orsak till den höga andelen grills bland tvåårig laxsmolt.
9. Den yttre smoltstatusen i form av silvrighet och förlust av stirrfläckar hos odlad ettårig lax och öring hade ingen inverkan på vandringsbeteendet. Hos vild smolt från Vindelälven fanns inget samband mellan yttre smoltstatus och återvandring från havet.
 10. Ett- och tvåårig smolt från Umeälven uppvisade en hög vandringsaktivitet från slutet av maj till mitten av juni. Denna period sammanfaller med den vilda smoltens vandringsmönster i Vindelälven. En bra utsättningsstrategi föreslås vara att sätta ut smolten vid ökade flöden i älven efter det att tröskelvärdet på 8–10°C i vattnet passerats.
 11. Moderata fenskador inverkar inte på återvandringen från havet och det är oklart hur grava fenskador påverkar återvandringen då det i det studerade materialet inte fanns tillräckligt med fiskar med grava fenskador.

Vad vi inte vet

1. Det är en svår balansgång mellan att producera en tillräckligt stor smolt och samtidigt hålla nere graden av tidig könsmognad hos hannar. Ett förslag till strategi eller metod föreslås i rapporten, men den har inte testats och verifierats.
2. Kunskap saknas om vad som händer med ett- och tvååriga hannar som påbörjat könsmognad i samband med utsättningen på våren. Stannar de kvar i älven eller vandrar de till havet? Avbryts könsmognaden om födosituationen efter utsättning är dålig?
3. Det saknas kunskap om orsaken till att fisken i odling växer så mycket bättre idag jämfört med tidigare. Kan det vara relaterat till klimatförändringar eller genetisk drift, vilket i sin tur kan ha allvarliga konsekvenser för den framtida odlingsverksamheten?
4. Bevarande av genetiskt unika populationer har aldrig varit en del av de lagstadgade skyldigheterna att sätta ut kompensationsodlad fisk. Nyligen genomförda studier på odlade stammar av lax har visat att de i stor utsträckning har bevarat sin unika genetiska profil (Östergren opubl.), vilket kan vara av stor vikt i en framtida förvaltning. En omprövning av tillstånd för vattenkraftsproduktion kan leda till att dessa genetiskt unika stammar blir viktiga för återetablering av vilda populationer om konnektiviteten och livsmiljöerna återställs i utbyggda älvar. Vad ställer detta för krav på urval av föräldrafiskar och bevarandet av genetisk bredd?
5. Det saknas en modern definition av vilken förväntad prestanda en kompensationsodlad smolt ska ha. Är målet att producera en fisk som blir smolt och snabbt lämnar älven efter utsättning, eller är målet att de ska ha så hög havsöverlevnad som möjligt? Ska hannar som varit tidigt könsmogna som 1+ räknas bort från utsättningskyldigheten? Är det rimligt att nästan alla tvååriga hannar påbörjat könsmognad i samband med utsättningen och vilken effekt har det på överlevnad? Bör man införa krav på att odlad smolt inte ska producera en alltför stor andel återvändande grills?
6. Idag sker en besiktning av fiskeutredningsgruppen (FUG) för att klargöra att fisken utvecklats till smolt och är redo att sättas ut. Vilka parametrar bör ingå i

besiktningen? Behöver de se ut som en smolt eller räcker det att de betar sig som en smolt?

7. Antalet laxar och öringar som ska sättas ut i kompensationssyfte är reglerad i vattendomar och har sin utgångspunkt i gamla skattningar om hur mycket smolt som älven naturligt producerade innan utbyggnad. I en adaptiv (anpassningsbar) förvaltningssituation, bör antalet odlade fiskar regleras i förhållande till förväntad överlevnad och det rådande yrkesmässiga fisket och sportfisket. Ett överskott av vuxen fisk i de nedre delarna av älvarna där lekplatser saknas kan leda till att odlad fisk tar sig till älvar med vilda bestånd för lek.
8. Hur kan olika intressegrupper som kraftbolag, myndigheter, kommuner, fiskerinäring och sportfiske vara delaktiga i förvaltningen av resursen?
9. Vad vi trots allt vet är att det saknas en systematisk uppföljning av utsättningar från kompensationsodlingar. Hur ska ett sådant uppföljningsprogram se ut? Bör man inrätta några indexälvar för kompensationsodlad lax och öring där uppföljningen sker systematiskt och med hög precision? Kan andra älvar nöja sig med att fånga upp förändringar i återvandring över tid utan att det exakta antalet fiskar kvantifieras? Hur kan ett uppföljningsprogram administreras och styras?

Nyckelord

Lax, öring, smolt, smoltifiering, kompensationsodling, vandring, könsmognad, utsättning, havsöverlevnad

Summary

In this knowledge compilation, we present the results of various research projects carried out mainly at Norrfors hatchery during the last 10 years. The results are also put into a broader perspective through the research carried out nationally and internationally. Below is listed in point form what we know and do not know about compensatory reared salmon and trout. What we don't know highlights knowledge gaps where more research is needed. In addition, it identifies a number of aspects that are unclear in terms of management of the resource that compensatory reared salmon and trout constitute.

What we know

1. Two-year old salmon smolt from Norrfors hatchery had higher total return rate as adults from the sea than fish released as one-year old smolt. If fish that returned after 2-4 sea winters (multi-sea-winter), were considered, there was no difference in return rate between fish released as one- and two-year salmon smolt (0.4%).
2. One-year old trout smolt from Norrfors hatchery, had a low adult return rate from the sea (0.4%), while two-year old smolt had a high adult return rate (3.2%).
3. One-year old salmon and trout should be larger than 12 cm (14-15 g) in late autumn to assure smoltification the following spring.
4. Low return rates in specific groups of fish indicated a strong size-dependent mortality after release. Salmon smolt that had been smaller than 20 cm in length (about 75 g) the previous autumn, and trout smolt that had been smaller than 25 cm in length (about 150 g) the previous autumn, had very low adult return rates.
5. In migration experiments in a stream running from the Norrfors hatchery to the River Umeälven, salmon and trout smolt smaller than 20 cm experienced high mortality due to bird predation.
6. Males that after the second growth season became sexually mature during the autumn, showed normal migratory behaviour in the coming spring. For fish released between 2011 and 2013, the return rate from the sea for previously matured males was highly variable and clearly lower than for unmatured fish. Early matured was in general smaller than the other fish in the population, which imply a size-dependent mortality after release.
7. Two-year-old salmon males larger than 22 cm (about 100 g) in the autumn before release, had a high probability of developing into grilse (return after one sea winter) compared smaller individuals that to a larger extent stayed longer at sea. The proportion of grilse among trout was generally low and there was no clear correlation with the length of the fish in the autumn before release.
8. A large proportion of all salmon and trout males that are released as two-year-old smolt, has started to mature at the time of release. In experiments, these fish exhibited a normal migratory behaviour, although with slightly lower intensity than immature individuals. The fate at the sea is unknown for fish

that have started sexual maturation at release, but it may lead to an increased proportion of grilse.

9. The external smolt status, in terms of silvery appearance and loss of parr marks in hatchery-reared one-year-old salmon and trout, had no impact on the migratory behaviour. In wild smolt from River Vindelälven, there was no connection between external smolt status during downstream migration and the adult return rate from the sea.
10. Hatchery-reared, one- and two-year-old smolt from the River Umeälven, showed a high migratory activity from late May to mid-June. This period coincides with the timing of the wild smolt migration in the River Vindelälven. A good release strategy is therefore to release the smolt when the water flow in the river is increasing and the threshold value of 8-10°C for the water temperature has been exceeded.
11. Moderate fin injuries did not seem to affect the adult return rate from the sea. However, how severe fin injuries may affect the adult return rate remains somewhat unclear since there was not enough fish with severe fin injuries in the studied material to get reliable results.

What we don't know

1. It is a difficult balancing act to produce a large enough smolt, while at the same time, trying to prevent early sexual maturation in males. A strategy or method is suggested in the report, but it has not been tested and verified.
2. We do not know what happens to the one- and two-year-old males that have started sexual maturation at the time of release in the spring. Do they stay in the river or do they migrate to the sea? Is the process of sexual maturation interrupted if the food situation after release is poor?
3. There is a lack of knowledge about the reason behind why the fish in hatcheries grow so much better today than historically. Could it be related to climate change or genetic drift, which in turn could have serious consequences for future rearing activities?
4. Conservation of genetically unique populations has never been part of the legal obligation to release compensatory reared fish. Recent studies on hatchery-reared salmon strains, have shown that they largely have maintained their unique genetic profile (Östergren unpubl.), which can be of great importance in future management. These genetically unique strains, may become important for the re-establishment of wild populations if connectivity and habitats are restored in exploited rivers due to re-negotiation of the permits for hydropower. What are the requirements for the selection of parental fish to preserve genetic variation?
5. There is no modern definition of the expected performance of a compensatory reared smolt. Is the goal to produce a fish that looks like a smolt and quickly leaves the river after release, or is the goal to have as high a return rates as possible? Should males that have been sexually mature as 1+ be included or excluded with regards to the release obligation? Is it reasonable that almost all two-year-old males are developing sexual maturation at the time of release and how does that affect survival? Should there be a requirement that hatchery-reared smolt should not produce an excessive proportion of returning grilse?

6. Today, an examination is carried out by the Fisheries Investigation Team (FUG) to clarify that the fish has developed into a smolt and is ready to be released. What parameters should be evaluated? Do they need to look like a smolt or is it enough that they behave like a smolt?
7. The number of salmon and trout that are released for compensatory purposes is regulated by historical court decisions and based on old estimates of how much smolt the river naturally produced before exploitation. In an adaptive management situation, the number of fish should be regulated in relation to the expected survival and the current catches of professional and recreational fisheries. An excess of adult fish in the lower parts of the dammed rivers, where spawning areas are missing, can lead to hatchery-reared fish that move to rivers with wild populations for spawning.
8. How can various stakeholder groups such as power companies, authorities, municipalities, fisheries and sport fishermen be involved in the management of the resource?
9. What we do know, after all, is that we lack a systematic evaluation of releases from compensatory hatcheries. How should such a monitoring programme be designed? Should some index rivers be set up for compensatory reared salmon and trout where the evaluation takes place systematically and with high precision? Can other rivers be used to monitor changes in return rate over time without quantifying the exact number of fish? How can a monitoring program be administered and controlled?

Innehåll

1	Bakgrund och syfte	11
2	Data	12
3	Smoltstorlek	14
	3.1 Storlekens utveckling över tid	14
	3.2 Andel ettårig smolt i kompensationsodlingar	15
	3.3 Den kritiska storleken för att utvecklas till smolt	15
	3.4 Smoltens storlek ur ett evolutionärt perspektiv	17
4	Vandring efter utsättning	18
5	Post-smolt	20
	5.1 Överlevnad	20
	5.2 Tillväxt i havet under första sommaren	21
6	Återvandring från havet	22
	6.1 Andel	22
	6.2 Storlek	23
7	Konditionsfaktor och energistatus	25
8	Smoltstorlek och havsöverlevnad	29
	8.1 Metodik	29
	8.2 Odlad lax	29
	8.3 Vild lax	31
	8.4 Odlad öring	32
9	Sorteringsstrategi för ettårig smolt	34
10	Tidigt könsmogna hannar	36
	10.1 Teori	36
	10.2 Könsmognad hos ettåriga hannar	36
	10.3 Könsmognad hos tvååriga hannar	41
	10.4 Strategi för att reducera könsmognad	44
	10.5 Könsmognad i havet	45
11	Smoltifiering	48
12	Timing utsättning	52
13	Fenskador	56
14	Litteratur	57

1 Bakgrund och syfte

Vattenkraftsutbyggnaden har pågått i över 100 år och många fiskpopulationer har förlorat både livsmiljöer och konnektiviteten mellan uppväxtområden i älvar eller åar och havet. För att kompensera förlusten av naturlig produktion av fisk ålades kraftbolagen att sätta ut odlad fisk. I praktiken innebar detta att kraftbolagen fick ansvaret att producera smolt av sådan kvalitet vad gäller överlevnad, tillväxt och vandringsbeteende att effektiviteten i fisket kunde upprätthållas eller till och med ökas (Johansson 1981). Sedan 1999 regleras kompensationen av Miljöbalken. Enligt denna (11 kap, 8§) är den som vill bedriva en vattenverksamhet som kan skada fisket skyldig att utan ersättning vidta och för framtiden underhålla behövliga anordningar för fiskens framkomst eller fiskets bestånd, släppa fram vatten för ändamålet samt iakttä de villkor eller förelägganden i övrigt som på grund av verksamheten kan behövas till skydd för fisket i det vatten som berörs av vattenverksamheten eller i angränsande vattenområde.

Med fiske avsågs i första hand det yrkesmässiga fisket i Östersjön och vid kusterna. Idag är det yrkesmässiga fisket efter lax avsevärt lägre än tidigare; ca 30% av nivån från 2001 (WGBAST 2020). Det minskade fisketrycket har lett till att samtliga vilda laxälvar i Östersjöregionen haft en positiv utvecklingskurva och har i flera älvar resulterat i mycket goda bestånd (WGBAST 2020). Även i utbyggda älvar ökar andelen återvandrande lax (WGBAST 2020). Rapporter från t ex avelsfisket på hösten i de utbyggda älvarna indikerar att det handlar om stora mängder fisk. De flesta fiskar används inte som föräldrafiskar och deras öde är okänt då vandringsvägar och lekplatser saknas. Det finns en påtaglig risk att de söker sig till andra vattendrag eftersom de inte hittar lämpliga habitat för lek i älven nedströms det första vandringshindret.

Mycket har hänt sedan starten av kompensationsodling. Från att det i början var svårt att producera en smolt inom två år (Carlin 1953) till att idag en stor del av fisken blir ettårig smolt (WGBAST 2020). Att de växer så mycket bättre kan ha olika förklaringar. Fiskens foder har ökat i kvalitet, både vad gäller innehåll och smältbarhet. Odlingssmiljön har i många fall förbättrats. Den pågående klimatförändringen kan ha lett till att tillväxtsäsongen förlängts. Urvalet av föräldrafiskar motsvarar inte det i naturen och det går inte att utesluta att en selektion för god tillväxt skett över alla generationer i odlingen. Vi har således att göra med en fisk som i många olika aspekter avviker från den ursprungliga fisken vid starten av kompensationsodling. Hur detta har påverkat smoltens kvalitet och havsöverlevnad är till stora delar okänt eftersom det saknats en systematisk uppföljning av verksamheten under de senaste 30 åren (Palm m fl. 2018).

Syftet med denna sammanställning är att redogöra för nuvarande kunskapsläge rörande produktion, utsättning och havsöverlevnad av kompensationsodlad smolt, samt att identifiera kunskapsluckor.

2 Data

De data som presenteras i denna kunskapssammanställning kommer från olika projekt i huvudsak genomförda vid Norrfors kompensationsodling under åren 2011–2020. Vissa data är publicerade i rapporter eller i vetenskapliga tidskrifter medan andra data är nya och opublicerade. I texten kommer redan publicerade data att anges med en referens.

Data kommer i huvudsak från följande projekt:

- Funktionella metoder för odling av fysiologiskt naturanpassad laxsmolt 2011–2014 (Elforsk)
- Uppföljning av återvandrande lax 2014–2017 (Energiforsk)
- SMOLTPRO - Integrerad forskning för hållbar smoltproduktion 2011–2015 (Formas)
- Påverkar hunger och energistatus öringens vilja att vandra till havet? 2016–2017 (Energiforsk)
- Optimal storlek på ettårig lax- och öringsmolt 2018–2020 (Energiforsk)
- Fångst av vild smolt i en smoltfälla i Vindel- och Umeälven (2010–2020), Rickleån (2014–2017) och Sävarån (2008–2012). Data är insamlat inom EU:s datainsamlingsförordning, av institutionen för akvatiska resurser, SLU, på uppdrag av Havs- och Vattenmyndigheten.
- Dessutom används data från driftmärkning av lax och öring med PIT-tags vid Norrfors kompensationsodling (Vattenfall AB).

Lista på publikationer från projekt 2011–2020:

Alanära, A., McCallum, E. & Persson, L. 2021. Hur stor behöver en ettårig öring eller lax vara? Förslag till en strategi för att sortera ut ensamrig fisk på hösten som blir smolt till våren. Energiforsk, rapport 2021: 722.

Alanära, A., Rask, J. & Persson, L. 2017. Uppföljning av återvandrande lax. Energiforsk, rapport 2017: 456.

Alanära, A., Schmitz, M. & Persson, L. 2014. Funktionella metoder för odling av fysiologiskt naturanpassad laxsmolt. Elforsk rapport 14:02.

Alanära, A., Shry, S., Hägglund, J. & Hellström, G. 2018. Påverkar hunger och energistatus öringens vilja att vandra till havet? Energiforsk, rapport 2018:517.

Persson, L. & Alanära, A. 2014. The effect of shelter on welfare of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* reared under a feed restriction regimen. *Journal of Fish Biology*, 85: 645–656.

- Persson, L. 2017. Effects of feeding regimes on phenotype and performance in Atlantic salmon. Doctoral thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Umeå. Acta Universitatis agriculturae Sueciae 2017:100
- Persson, L., Kagervall, A., Leonardsson, K., Royan, M. & Alanärrä, A. 2018. The effect of physiological and environmental conditions on smolt migration in Atlantic salmon *Salmo salar*. *Ecol Freshw Fish*. 1–10.
- Persson, L., Leonardsson, K. & Alanärrä, A. 2018. Manipulation of the energetic state of Atlantic salmon *Salmo salar* juveniles and the effect on migration speed. *Journal of Fish Biology* 92: 961-978.
- Persson, L., Leonardsson, K., & Alanärrä, A. Higher adult return rate of intermediate-sized hatchery-reared Atlantic salmon smolts (manuscript)
- Shry, S.J., McCallum, E.S., Alanärrä, A., Persson, L. & Hellström, G. 2019. Energetic Status Modulates Facultative Migration in Brown Trout (*Salmo trutta*) Differentially by Age and Spatial Scale. *Front. Ecol. Evol.* 7:411. doi: 10.3389/fevo.2019.00411.

3 Smoltstorlek

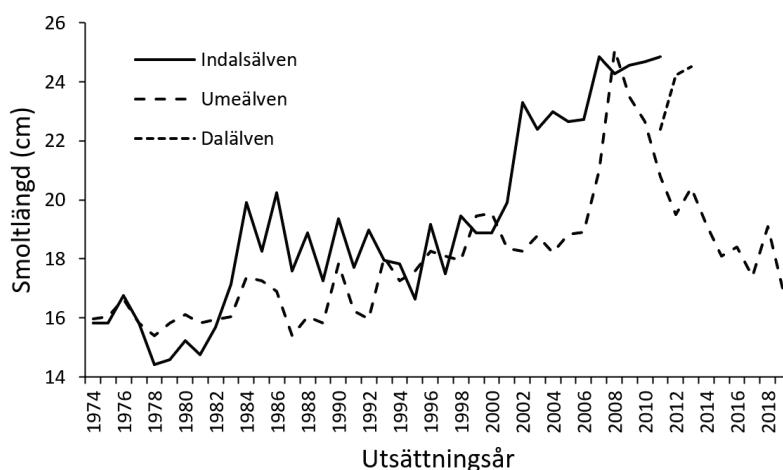
3.1 STORLEKENS UTVECKLING ÖVER TID

Under perioden 1960–65 var tvåårig laxsmolt i svenska kompensationsodlingar ca 16–17 cm långa och vägde 40–50 g. De kommande 10–15 åren hände inte mycket med fiskens storlek (tabell 1). Det var endast i Dalälven som en påtaglig ökning av storleken kunde observeras. I Umeälven och Indalsälven dröjde det till 2000-talet innan det skedde en stor ökning av smoltens storlek (figur 1). I Norrfors kompensationsodling startade 2011 ett projekt med syfte att reducera storleken på Umeälvs smolt (Alanära m fl. 2014). Idag är längden ca 18 cm jämfört med 23–25 cm vid slutet av 2000-talet (figur 1).

Tabell 1. Medelvärde för utsättningslängd på Carlinmärkt tvåårig smolt under perioderna 1960-65 och 1975-80. Vikterna är beräknade med hjälp av längd:vikt sambandet för Umeälvs smolt: Vikt = $0,000009 \cdot \text{längd}^3,006233$.

Älv	Period: 1960–65		Period: 1975–80	
	Längd (mm)	Vikt (g) teoretisk)	Längd (mm)	Vikt (g) teoretisk)
Luleälven	175 ± 10	50	184 ± 8	58
Skellefteälven	164 ± 12	41	168 ± 21	44
Umeälven	159 ± 9	38	154 ± 6	34
Ångermanälven	169 ± 12	45	168 ± 9	44
Indalsälven	164 ± 9	41	171 ± 12	47
Dalälven	165 ± 9	42	199 ± 28	73

Orsaken till denna storleksökning över tid är oklar. Det finns fyra huvudsakliga faktorer som kunnat bidra till denna utveckling; (1) ökad kvalitet på fodret speciellt med avseende på smältbarhet och energiinnehåll, (2) modernisering av odlingsanläggning, (3) förlängd tillväxtsäsong till följd av klimatförändring, samt (4) en potentiell genetisk selektion för snabbväxande individer i odling.



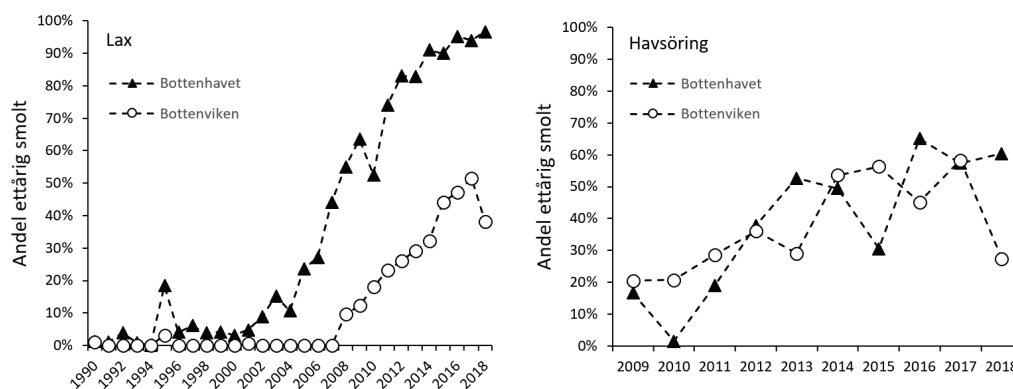
Figur 1. Vikt för tvåårig laxsmolt vid utsättning i Indalsälven och Umeälven under perioden 1974–2019, samt Dalälven 2011–2013.

Inom ramen för denna kunskapssammanställning har det inte varit möjligt att utreda orsakerna till den förbättrade tillväxten i svenska kompensationsodlingar.

Vi anser det dock viktigt att göra en fördjupad studie på detta eftersom t ex klimatförändring och genetisk drift (urval och antal av föräldrafiskar) kan ha allvarliga konsekvenser för den framtida verksamheten.

3.2 ANDEL ETTÅRIG SMOLT I KOMPENSATIONSODLINGAR

En effekt av ökad tillväxt under den första sommaren i odling är att en större andel smoltifierar som ettåringar. Andelen ettårig laxsmolt i kompensationsodlingar i älvar som mynnar i Bottenhavet var nära noll i början på 2000-talet, men är idag nästan 100% (figur 2). Utvecklingen av ettårig laxsmolt för odlingar i älvar som mynnar i Bottenviken tog fart mot slutet av 2000-talet och ligger idag på runt 50%. För öringsmolt är skillnaderna mellan Bottenhavet och Bottenviken liten och andelen ettårig smolt har stigit till ca 50% i båda områdena (figur 2).



Figur 2. Andel ettårig lax- och öringsmolt med ursprung i odlingar i älvar som mynnar i Bottenhavet (Ångermanälven, Indalsälven och Dalälven) eller Bottenviken (Luleälven, Skellefteälven och Umeälven). Data från ICES (2020).

3.3 DEN KRITISKA STORLEKEN FÖR ATT UTVECKLAS TILL SMOLT

En av de viktigaste frågeställningarna inom kompensationsodling av lax och öring är storleken på fisken under våren innan utsättning och huruvida den är smolt eller inte. Enligt Thorpe m fl. (1998) avgörs detta för lax under sensommar eller tidig höst, 8–9 månader innan smoltutsättning. Det viktiga är fiskens storlek efter sommaren och hur stora fettreserver den hunnit bygga upp. En fisk som växt upp under två somrar i odling har inga problem att uppnå den kritiska storleksgränsen för att bli smolt den kommande våren. Däremot är det mer oklart om fisken efter bara en sommar i odling hinner växa tillräckligt mycket för att initiera smoltifieringsprocessen under hösten. En lax som inte initierat smoltifieringsprocessen under hösten kommer sannolikt inte blir smolt oavsett hur bra den växer under våren innan utsättning. Utsättning av fisk som inte utvecklats till smolt kommer troligen leda till att de stannar kvar i älven. Kesler m fl. (2013) visade att odlad ettårig smolt som stannar i älven efter utsättning har låg överlevnad troligen på grund av hög predation.

Elson föreslog redan 1957 att laxyngel måste vara minst 10 cm långt under hösten för att bli smolt den kommande våren. Andra studier har bekräftat att fisken bör vara inom intervallet 8–12 cm (Kristinsson m fl. 1985; Metcalfe m fl. 1988; Skillbri 1991; Bjerknes m fl. 1992). Den exakta tidpunkten är dock oklar och studierna ovan

anger olika tider, från sensommar till senhöst. Enligt Alanära m fl. (2021) behövde en ettårig laxsmolt vara minst 10 cm lång efter det att tillväxten avtagit under hösten. Beroende på temperatursituationen i odlingen inträffar detta någon gång mellan oktober och december. En ettårig smolt som uppnått denna kritiska storlek uppträdde i de flesta avseenden som en vandringsfärdig smolt följande vår och betedde sig mycket likt den tvååriga laxsmolten (Alanära m fl. 2021).

En liknande storlekseffekt har observerats hos havsvandrande öring, där snabbväxande individer blir smolt tidigare än de som växer långsammare (Jonsson 1985; Bohlin m fl. 1993; Økland m fl. 1993). Skillnaden i storlek hos havsvandrande individer är dock större jämfört med lax (Jonsson 1985; Økland m fl. 1993; Boel m fl. 2014; Villar-Guerra m fl. 2019), vilket indikerar ett mer flexibelt tröskelvärde för storlek vid smoltifiering (Thorstad m fl. 2016). Generellt sett är öringen mer flexibel i sin livshistoria jämfört med lax (Økland m fl. 1993). Lax brukar kallas en obligat vandrare som måste vandra till havet för tillväxt och könsmognad (med undantag för tidigt könsmogna hannar). Hos öring har man t ex visat att god tillväxt kan resultera i en lägre andel fisk som smoltifierar (Olsson m fl. 2006), vilket indikerar att ett stationärt beteende hos öring kan främjas vid goda födoförhållanden. Detta styrks av studier som visat att perioder med svält har haft positiva effekter på smoltvandring hos öring (Larsson m fl. 2012; Davidsen m fl. 2014). I en dansk studie på öring visade Villar-Guerra m fl. (2019) att yngel utan synbara smolttecken vandrade ut i havet och hade högre andel återvandrande individer än de som till det yttre bedömdes vara smolt. Merparten av dessa vandrade dock tillbaka mindre än ett år efter utvandring (Villar-Guerra m fl. 2019).

Uppgifter på tröskelvärden med avseende på storlek saknas således för öring, liksom tidpunkt på hösten innan smoltifiering man med säkerhet kan säga att de blir ettårig smolt. Alanära m fl. (2021) visade att ettårig öring större än 10 cm på hösten hade ett beteende som indikerade att de var vandringsfärdiga smolt i vandringsbassänger¹ under våren. Efter utsättningen i en bäck vandrade de dock mycket långsamt och predationen från i första hand skrattnås och fiskmås var hög, speciellt för de minsta öringarna (figur 3). Jämfört med tvåårig öring var det få ettåriga individer som klarade att lämna bäcken efter utsättning (Alanära m fl. 2018 & 2021). Om detta berodde på att den ettåriga öringen inte fullt ut utvecklats till smolt eller om deras vandring i bäcken påverkades av predationsrisken i bäcken är oklart. Här behövs mer forskning för att klargöra de ettåriga öringarnas prestanda som smolt. Tvåårig öring uppvisade däremot ett mycket starkt nedströms riktat vandringsbeteende, helt i paritet med tvåårig laxsmolt (Alanära m fl. 2021).

¹ Vandringsbassängerna utgjordes av ordinarie odlingsbassänger i Norrfors kompensationsodling vilka är byggda i betong och är 11 m i diameter och ca 1 m djupa. En inre vägg byggdes med plexiglasskivor för att skapa en kanal i bassängen. Ett poolområde skapades i mitten av bassängen för att ge fisk en möjlighet att uppehålla sig i ett lugnt område. Kanalens bredd var 1,4 m och längden mätt i mitten av kanalen var ca 32 m. Beroende på vattentrycket i inloppsledningen varierade strömhastigheten mellan 0,2–0,3 m/s och vattendjupet mellan 35–40 cm. För att kunna registrera fiskens simriktning och hastighet placerades två PIT-tag-antennor ut med ca 4 m avstånd mellan varandra i kanalen. Vandringsaktivitet uttrycks som ett vandringsindex där varje individs aktivitet anges som procentuell andel varv simmade i vandringsbassängen per bassäng och omgång.

3.4 SMOLTENS STORLEK UR ETT EVOLUTIONÄRT PERSPEKTIV

Jonsson & Jonsson (2005) lade fram en teori om att skillnader i energireserver mellan lax- och öringsmolt är två olika evolutionära strategier; lax hade 2,4 gånger högre fettreserver jämfört med öring, men öringarna var större. Det råder sannolikt en avvägning mellan att antingen lagra energi i form av fett eller att växa och öka sin kroppsstorlek. Förklaringen är att öring sällan vandrar längre sträckor efter ankomsten till havet och i huvudsak rör sig i mynningsområdet där de omgående startar sitt födosök. I denna situation kan det vara bättre att vara stor för att undvika predation och snabbt börja fylla på sina energidepåer. Hos lax däremot kan den längre vandringen till öppet hav (till exempel södra Östersjön) ha prioriterats, vilket kräver större energireserver samtidigt som de snabbare lämnar mynningsområdet där predationstrycket sannolikt är högre. En studie på vild lax i Norge har visat att de energireserver fisken bär med sig från tillväxten i sötvatten är av stor betydelse för att klara vandringen till födoområdena i havet (Stefansson m fl. 2003).

Medellängden för de 64 vilda öringar från Vindelälven som fångats i Norrfors smoltfälla under 2017–2019 var 19,7 cm (55 g), vilket kan jämföras med medellängden för vild lax som var 14,7 cm (25 g) under motsvarande period. Under åren 2005–2007 fångades smolt i en fälla i Sävarån. Öringens medellängd var 17,5 cm vilket var klart större än laxen som var 14 cm i medeltal (Lundqvist m fl. 2008). I överrensstämmelse med teorin ovan, hade lax i Sävarån också 2,2 gånger högre fetthalt i muskulaturen jämfört med öring (Lundqvist m fl. 2006). Under åren 2014 till 2017 fångades fisk i en smoltfälla i Rickleån. Där var öringens medellängd 17,8 cm (50 g) och laxens medellängd 14,1 cm (22 g). I en norsk studie av Harvey m fl. (2020) i Guddalselva studerades smoltvandringen hos vild lax över 19 år och medellängden var 14,1 cm.

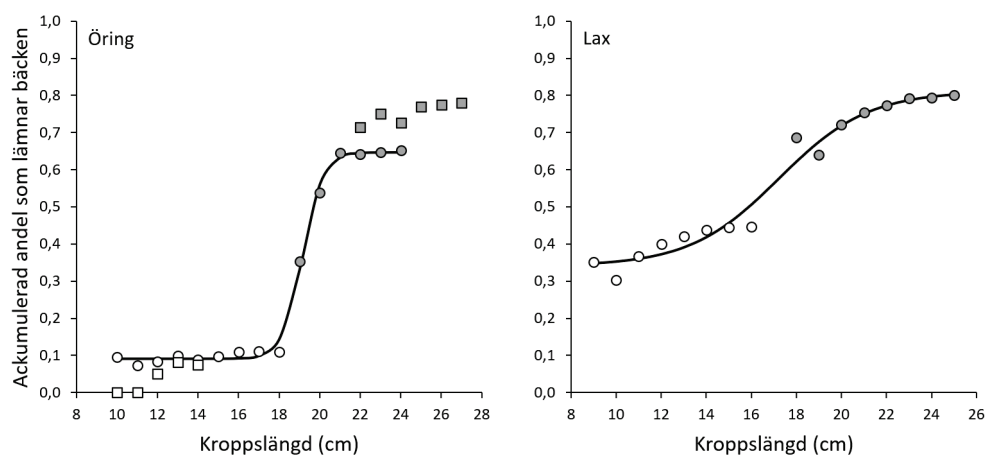
I en studie på vandringsaktivitet efter utsättning från Norrfors kompensationsodling var den största storleksorteringen av ettårig lax 13,7 cm (23 g) och ettårig öring 15,4 cm (38 g) (Alanärä m fl. 2021).

Vild öringsmolt är i många fall större än de ettåriga öringar som de senaste åren har satts ut från Norrfors kompensationsodling. Om man tar storleken på vild öring som en indikation på en evolutionär anpassning till den miljö de möter vid kusten så är troligen de odlade ettåriga öringarna för små. Den odlade ettåriga laxen är storleksmässigt mer lik den vilda smolten vid utsättning på våren.

4 Vandring efter utsättning

I försök med både lax och öring rådde ett starkt samband mellan kroppslängd och andel individer som lämnade utsättningsbäcken² vid Norrforss kompensationsodling (Alanärä m fl. 2018 & 2021). Vid 20 cm och större avtog den positiva effekten av storlek hos både lax- och öringsmolt (figur 3). Bäckens frekventerades regelbundet av framför allt mås samt till viss del trut och storskrake, vilka utgjorde en påtaglig fara för predation i bäcken. Den stora förlusten av smolt mindre än 19 cm stämmer väl överens med måsfåglarnas storlekspreferens på byten (Garthe & Hüppop 1994). Både ettårig och tvåårig laxsmolt startade vandring mycket snabbt i bäcken och de som inte försvann (registrering vid PIT-tag-antennerna saknades) lämnade bäcken inom 4–6 timmar (Alanärä m fl. 2021). Ettårig öringsmolt avvek från ettårig laxsmolt i den bemärkelsen att de stannade kvar i bäcken mycket längre, i medeltal 90 timmar (Alanärä m fl. 2021). De utsatte sig därmed för ett avsevärt högre predationstryck vilket troligtvis förklarade den låga utvandringsframgången för ettårig öringsmolt (figur 3). Generellt förväntas dödligheten vara som högst under smoltvandringen och under de första dagarna i havet (Dieperink m fl. 2002; Thorstad m fl. 2016).

Notera att utsättningsbäcken är smal och grund, vilket gör att predationsrisken sannolikt är högre jämfört med om fisken släppts ut direkt i älven. Resultaten från dessa utsättningar är därför inte jämförbara med utsättningar i älven. Vid utsättning av driftfisk från Norrforss odling anpassas vattenflödet för att fisken ska lämna bäcken så fort som möjligt och personal från odlingen brukar också arbeta för att skrämman ut fisk som ändå dröjer sig kvar.



Figur 3. Relation mellan kroppslängd och ackumulerad andel fiskar som lämnar utsättningsbäcken vid Norrforss kompensationsodling (se kapitel 8.1 för beskrivning av metod). Försöken med öring genomfördes 2018 (fyrkanter) och 2019 (cirklar). Försöket med lax genomfördes 2020 (cirklar). Vita symboler representerar ettårig smolt och mörkgrå symboler tvåårig smolt. En logistisk funktion är anpassad till data för 2019 och 2020. Data från Alanärä m fl. (2018) och Alanärä m fl. (2021).

² Utsättningsbäcken är ca 250 m lång och vattnet kommer från odlingen. Den startar vid Norrforss kompensationsodling och mynnar i Umeälvens gamla älvfåra nedströms Kungsmofallet. Fisken sattes ut i ett mindre poolområde där vattnet från odlingen kommer ut via ett rör. PIT-tag antenner var placerade ca 15 m nedströms utsättningsplatsen och vid bäckens utlopp i Umeälven.

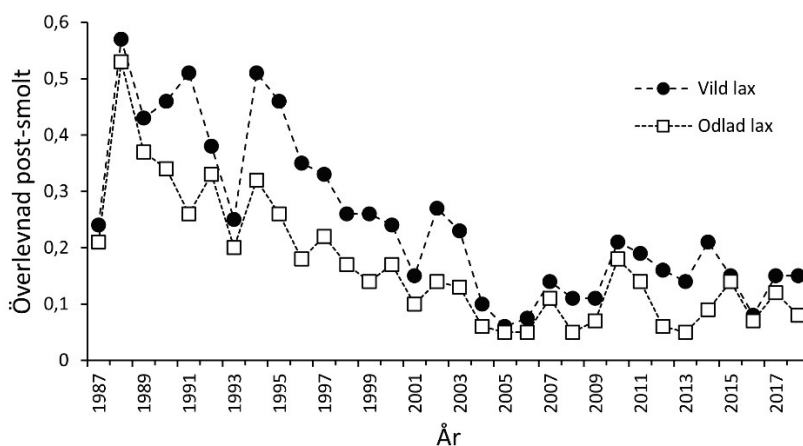
Mycket av dödligheten hos odlade fiskar är relaterad till predation strax efter utsättning (Jepsen m fl. 1998; Kekäläinen m fl. 2008; Thorstad m fl. 2012) och åtgärder som vidtas för att snabba på passagen i älven kan öka andelen odlade smolt som når havet. Vattenhastigheten har stor påverkan på vandringhastigheten (Jonsson & Jonsson 2011) och vattenhastigheten är i sin tur beroende av vattenflöde och älvens egenskaper (Manning 1891). Under nedströms vandring, använder smolt olika ledtrådar i miljön för att välja den bästa vägen och undvika farliga situationer (Kemp m fl. 2005). Persson m fl. (2018b) visade på en negativ effekt av lågt vattenflöde i samband med utsättning vilket påverkade sannolikheten för tvåårig laxsmolt att nå havet. Vid lågt flöde bromsades vandringen upp troligen beroende på att älvens strukturella komplexitet ökade och fisken fick flera svåra vägval. Den ökade tiden i älven ökade drastiskt dödligheten och få individer nådde havet (Persson m fl. 2018b). I reglerade älvar är det en bra strategi att styra vattenflödet så att man optimerar förutsättningar för smolten att nå havet.

5 Post-smolt

5.1 ÖVERLEVNAD

Det första året i havet utgör den mest kritiska perioden för överlevnad hos både vild och odlad smolt (Hansen & Quinn 1998; Potter & Crozier 2000; Friedland m fl. 2009). Enligt Salminen m fl. (1995) är dödligheten som störst under de första månaderna i havet. Post-smolt dödligheten slår på både odlad och vild lax (Juttila m fl. 2005; Kallio-Nyberg m fl. 2006), men drabbar sannolikt den odlade fisken proportionellt hårdare (Jonsson m fl. 1991; Saloniemi m fl. 2004). Odlad fisk saknar erfarenhet av predatorer och det tar tid innan de lärt sig vad som skall undvikas och hur de skall bete sig (Healey 1982; Reisenbichler & Rubin 1999; Huntingford 2004).

Sedan slutet av 1980-talet har post-smolt överlevnaden för odlad fisk gradvis minskat till den lägsta nivån 2005–2006, men har därefter ökat något till 10–15% idag (figur 4, ICES 2019). Vild fisk har uppvisat samma trend men har något högre överlevnad jämfört med den odlade fisken (figur 4). Mäntyniemi m fl. (2012) diskuterade att den minskande post-smolt överlevnaden i Bottenviken och Bottenhavet var korrelerad med en ökande population av gråsäl, medan variationen mellan år bäst kunde förklaras av skillnader i rekryteringen av strömmingsyngel. Predation av gråsäl är troligen av störst betydelse under perioder när odlad post-smolt rör sig i kustområdet, särskilt under de första månaderna efter utsättning (Suuronen & Lehtonen 2012). En ökad predation av skarv kan också ha en roll i nedgången av post-smolt överlevnad. I Danmark finns uppgifter på att skarven kan ta upp till 50% av all lax- och öringsmolt i sötvatten och vid kusten (Jepsen m fl. 2014). Gavell (2018) visade att maginnehållet hos skarv från kolonier i närheten av utsättningsplatsen i Indalsälven bestod av ca 70% odlad lax och öring strax efter utsättning. Skarvpredationen på öring och lax verkar dock vara av mindre betydelse senare på säsongen (Gavell 2018) eller för skarvkolonier längre bort från utsättningsplatsen (Boström m fl. 2009). Betydelsen av skarvpredation på smolt är dock totalt sett lite studerat i Bottenviken och Bottenhavet.

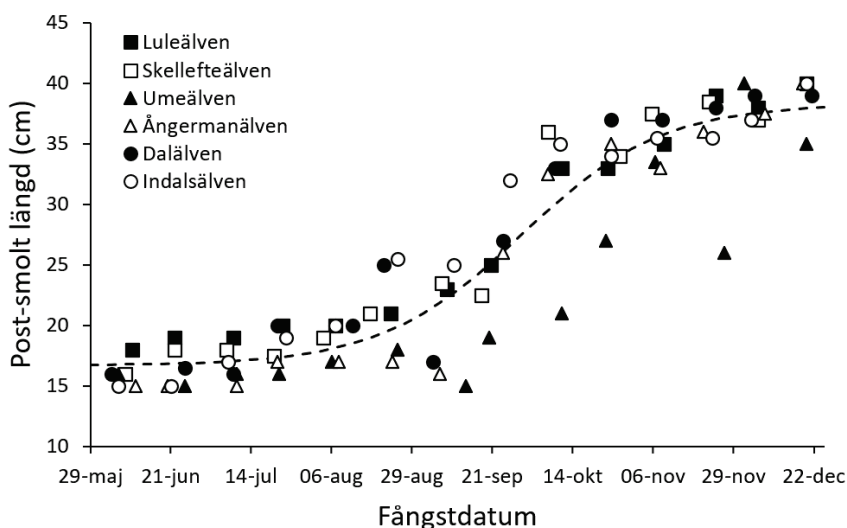


Figur 4. Post-smolt överlevnad för vild och odlad lax. Data från ICES (2019).

5.2 TILLVÄXT I HAVET UNDER FÖRSTA SOMMAREN

Det är troligt att den första sommaren är avgörande för överlevnad hos fisk som just lämnat älven. En finsk studie i Bottenhavet och finska viken visade att tillväxten under sommaren är låg (Salminen 1997). Detta stämmer också överens med längddata från återfångad lax under sommaren och fram till vintern för olika svenska älvar med kompensationsodling. Under juni och juli är tillväxten mycket låg men skjuter sedan fart ordentligt från mitten av augusti till oktober (figur 5). På grund av den låga temperaturen avtar tillväxten mot vintern. Skillnaden mellan olika stammar är relativt liten.

Den låga tillväxten under de två första månaderna i havet indikerar att födotillgången vid den perioden är låg. Förmågan att effektivt fånga bytesdjur är relaterad till erfarenhet och det tar en viss tid för odlad fisk att bli en effektiv predator i havet (Soziak m fl. 1979; Johnsen & Ugedal 1989). En studie på födoval hos post-smolt i Bottenhavet visade att de i huvudsak åt landlevande insekter på ytan under juni och juli, medan de från augusti och framåt i huvudsak åt strömmingsyngel (Salminen 2001). Strömmingen leker under maj-juni och larverna lever i huvudsak på grunda kustnära områden under den första tiden (Parmanne 1993). I takt med att strömmingen växer rör dom sig bort från de grunda områden och blir på så sätt tillgängliga som bytesdjur för post-smolt. Energiintaget baserat på insekter är troligen för lågt för att medge någon större tillväxt under första delen av sommaren. När väl strömmingsynglen blir tillgängliga ändras situationen drastiskt och post-smolten är inte längre födobegränsade. Enligt Thurow (1968) är snabb tillväxt i havet starkt kopplad till övergången till fiskdiet hos post-smolt. Data på tillväxt i havet saknas för de senaste tre decennierna och det går därför inte att utesluta att den försämrade post-smolt överlevnaden kan ha att göra med att födosituationen under den första tiden i havet har förändrats.



Figur 5. Längd på återfångade Carlinmärkt post-smolt i Bottenviken och Bottenhavet under åren 1952–1987. Streckad linje anger en logistisk funktion som visar medelvärdet för alla älvar. Fångstperioden gäller från den 1 juni till den 31 december. Data från Carlindatabasen.

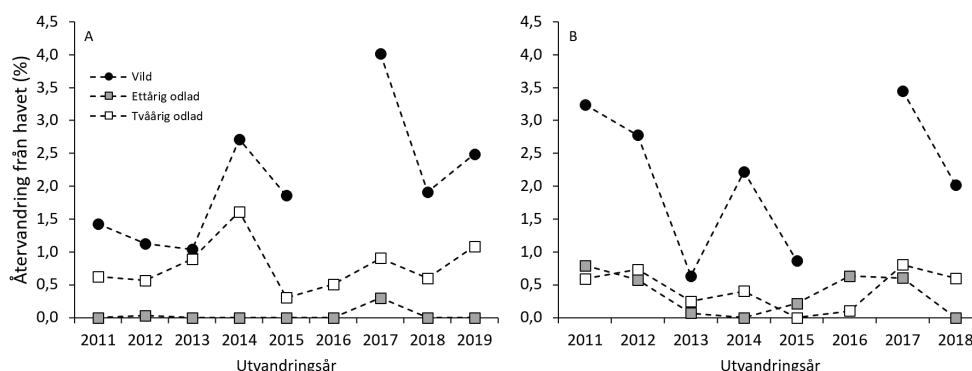
6 Återvandring från havet

6.1 ANDEL

Andelen vuxen fisk som återvände³ från havet till Ume- och Vindelälven var klart högre för vild smolt jämfört med odlad smolt (figur 6). Det rådde en stor variation i återvandring mellan år, vilket bland annat kan ha berott på den sjukdomssituation som rått de senaste åren. Resultatet i återvandring för vild fisk som vandrade ut som smolt 2017 var det högsta sedan märkningsprogrammet startade 2010. Hela 7,5% har hittills (t.o.m. 2020) återvänt som vuxna. Denna höga återvandring tyder på en hög post-smoltöverlevnad för smolt som vandrade ut 2017.

För odlad fisk som sattes ut som tvåårig smolt var den totala återvandringen från havet i genomsnitt 2,8 gånger högre jämfört med fisk som sattes ut som ettårig smolt. Denna skillnad bestod i att fisk som sätts ut som ettårig smolt i princip aldrig återvänder som grills, medan andelen grills är hög bland fisk som sätts ut som tvåårig smolt. Om man endast tittade på fisk som har varit ute i havet 2–4 havsvintrar rådde ingen skillnad i återvandring som vuxen fisk mellan ettårig och tvåårig odlad smolt (figur 6).

Under perioden hade den vilda laxen i genomsnitt 3,7 gånger högre återvandring från havet jämfört med odlad fisk som sattes ut som tvåårig smolt. I en finsk studie erhöles 4,5 ggr högre havsöverlevnad för vild lax jämfört med odlad, dessutom var skillnaden i havsöverlevnad större mellan vild och odlad lax under år när den generella havsöverlevnaden var låg (Saloniemi m fl. 2004).

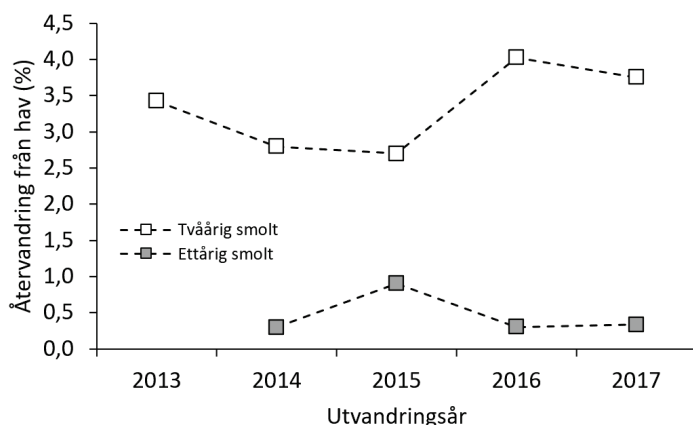


Figur 6. Andel återvandrande PIT-tag märkt lax från havet till Ume- och Vindelälven. (A) Andel grills (en havsvinter) och (B) andelen med två eller tre havsvintrar. Notera att det inte PIT-tag märktes någon vild smolt under 2016. Data på vild smolt är insamlad inom EU:s datainsamlingsförordning, av institutionen för akvatiska resurser, SLU, på uppdrag av Havs- och Vattenmyndigheten.

Odlad öring som sattes ut som tvåårig smolt hade generellt en högre andel återvandrande fiskar från havet jämfört med odlad lax i Umeälven (figur 7). Den

³ Vild lax har fångats i en smoltfälla och totalt har 22 300 märkts med PIT-tags under perioden 2010–2020. Odlad lax har märkts årligen sedan 2011 och totalt har 82 100 försetts med PIT-tags. Sedan 2013 har 31 000 odlade öringar PIT-tag märkts. Återvandringen baseras på individer som registreras på någon av antennerna i fisktrappan vid Stormorrfors.

ettåriga öringsmolt en uppvisade dock ett svagt resultat vad gäller återvandring som vuxen fisk.



Figur 7. Total andel återvandrande PIT-tag märkt öring som återvänt från havet. Data från Norrfors kompensationsodling.

6.2 STORLEK

Odlad lax var generellt något större vid återvandringen från havet jämfört med vild lax med samma antal havsvintrar (tabell 2). Detta indikerar att den odlade laxens större storlek som smolt också leder till en större storlek som adult. Laxhonor var något större än hannar, speciellt efter en havsvinter (tabell 2). Odlad öring var klart mindre än lax efter två eller tre havsvintrar, medan storleken efter en havsvinter (grills) var mer lik laxens. Odlad öring fångad i laxtrappor eller avelsfisket vid kompensationsodlingar i Norrland var i medeltal 61 cm lång och vägde ca 2,5 kg (Degerman m fl. 2012).

Tabell 2. Vikt (kg ± standardavvikelse) hos återvandrande lax och öring till Ume/Vindelälven. Data på lax från "Fjälldatabasen" och öring från PIT-tag märkt fisk vid Norrfors kompensationsodling. För fisk i fjälldatabasen skattades antalet havsvintrar via fjälläsing.

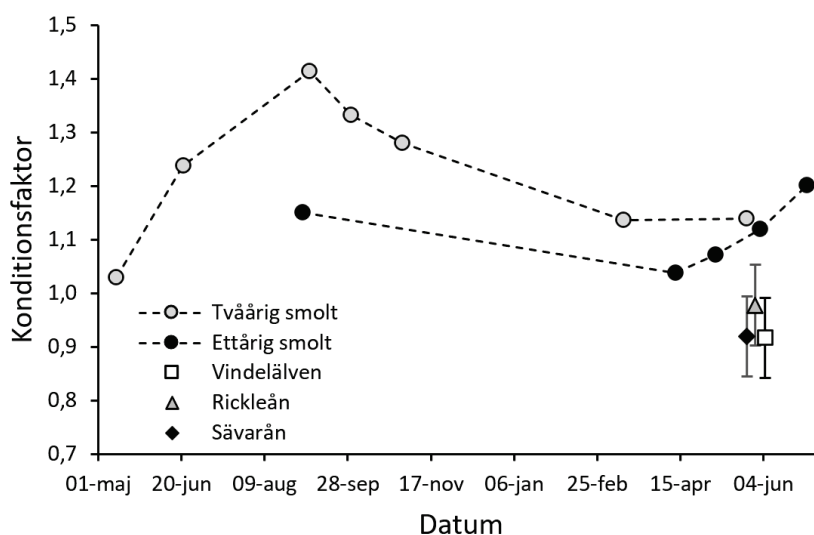
Art	Typ	Kön	Antal havsvintrar		
			1	2	3
Lax	Vild	Hona	2,8 ± 0,8	5,3 ± 1,2	9,2 ± 1,4
Lax	Vild	Hane	1,6 ± 0,5	4,9 ± 1,5	9,0 ± 2,9
Lax	Odlad	Hona	2,7 ± 0,7	6,0 ± 1,4	9,3 ± 2,0
Lax	Odlad	Hane	1,9 ± 0,6	5,7 ± 1,7	9,4 ± 1,2
Öring	Odlad	Okänt	1,6 ± 0,1	2,7 ± 0,7	3,3 ± 0,7

Även om variationen mellan individer kan vara stor, vandrar lax mer eller mindre direkt ut till öppet hav efter att de lämnat älven (Økland m fl., 2006; Hedger m fl., 2008). Vandrigen är aktiv och det finns uppgifter på hastigheter om 10–30 km per dygn (Lacroix 2008; Kocik m fl. 2009). Till skillnad från laxen, stannar öringen vanligen i kustnära områden relativt nära hemälven efter utvandring utan längre vandringar till öppet hav (Degerman m fl. 2012; Thorstad m fl. 2016). Degerman m fl. (2012) visade att 81% av alla återfångster av Carlin-märkt odlad öring från Umeälven skedde i Bottenviken under perioden 1998–2007. Medianen i vandrad sträcka från älvmyrning till återfångstplats var 27 km (Degerman m fl. 2012).

Skillnaderna i vikt mellan återvandrande öring och lax indikerar att födosituationen vid kusten i Bottenviken är klart sämre än vad den är i öppet hav i Bottenhavet eller Östersjön. Bland de återrapporterade fångsterna av märkt öring i havet finns dock fisk större än 8 kg, vilket visar att även öring har potential att nå stora storlekar om förutsättningar ges (Degerman m fl. 2012).

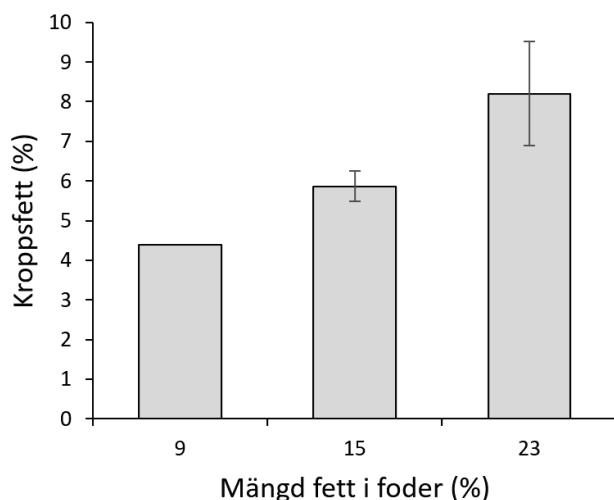
7 Konditionsfaktor och energistatus

Konditionsfaktorn hos kompensationsodlad fisk varierar mycket under året (figur 8). Vid starten av den andra tillväxtsäsongen hade lax som ska bli tvåårig smolt en konditionsfaktor på ca 1,0 och på hösten hade den ökat till ca 1,4. Under vintern tappar fisken kondition och i samband med utsättning hade den tvååriga smolten en konditionsfaktor på knappt 1,2. Den tvååriga laxen hade en svag födomotivation i maj vilket gör att konditionsfaktorn inte ökade innan utsättning trots goda tillväxtförutsättningar. Lax utsorterade som ettårig smolt hade en konditionsfaktor på ca 1,15 efter den första sommaren i odling. Konditionsfaktorn föll under vintern men eftersom ettårig fisk hade en mycket stark födomotivation när temperaturen ökade i början av maj så ökade konditionsfaktorn snabbt och landade på drygt 1,2 i samband med utsättningen. I kompensationsodlingarna i Norrfors och Heden (Luleälven) nästan tredubblade den ettåriga laxen sin vikt innan utsättning (Alanärä m fl. 2014).



Figur 8. Konditionsfaktorns utveckling över tid hos ett- respektive tvåårig smolt i Norrfors kompensationsodling, samt vild smolt från Vindelälven (2010–2020), Rickleån (2014–2017) och Sävarån (2008–2012). Datainsamling av vild smolt har skett inom ramen för EU:s datainsamlingsförordning, av institutionen för akvatiska resurser, SLU, på uppdrag av Havs- och Vattenmyndigheten. Spridningsmått anger standardavvikelse. Konditionsfaktorn baseras på fiskens gaffellängd.

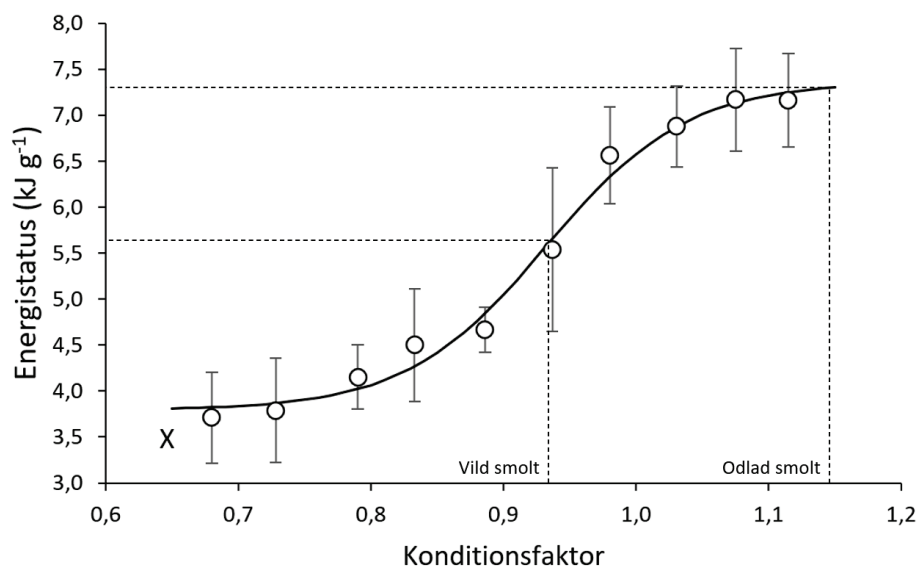
Den höga konditionsfaktorn hos odlad lax är kopplad till förmågan att lagra stora mängder fett. I naturen är det viktigt att kunna lagra fett därför att det ökar individens möjligheter att överleva vintern. I odling däremot, med obegränsade mängder föda med högt energiinnehåll, uppstår en icke önskvärd situation; fisken blir fet. Det fanns en stark koppling mellan fodrets mängd fett och fiskens andel av kroppsfett (figur 9). En enkel åtgärd för att reducera energistatusen i odling är därför att använda ett foder med lågt fettinnehåll (Alanärä m fl. 2014). Detta behöver inte innebära att fisken växer sämre. Persson m fl. (2018a) visade att det är möjligt att styra laxens storlek och mängd kroppsfett oberoende av varandra genom att använda olika fodernivåer och fetthalt i fodret. Liknande resultat erhöll Shearer m fl. (1997) på kungslaxyngel. Man kan alltså producera en förhållandevis stor smolt utan att stora fettreserver byggs upp.



Figur 9. Samband mellan mängden fett i fodret och kroppsfett i en tvåårig laxsmolt. Data från Alanära m fl. (2014). Spridningsmått anger standardavvikelse. Notera att fodret som innehöll 9% fett endast bestod av ett replikat.

Dagens foder som används inom kompensationsodling är i första hand utvecklade för att producera sättfisk till matfiskodlingar. Syftet har varit att producera en så stor smolt som möjligt på så kort tid som möjligt. Fodren har därför utvecklats för att hitta en optimal balans mellan energi från protein och fett. Detta har lett till nivåer av energi som vida överskrider mängden i naturliga bytesdjur. Ju större smolt som produceras i odling desto större fetthalter ackumuleras i fisken (Shearer m fl. 1994). I en studie på lax- och öringsmolt i Sävarån hade t ex tvååriga odlade individer ca 5 gånger mer fett i muskulaturen jämfört med vilda individer under havsvandringen (Lundqvist m fl. 2006).

Det råder ett starkt samband mellan fiskens konditionsfaktor och energistatus (Persson m fl. 2018a). Fiskens energistatus är ett mått på kroppens samlade mängd energi i fett och protein. Att energistatusen faller snabbt under en konditionsfaktor på 1,0 beror på att fisken i huvudsak använder lagrat fett som energikälla vid en svältsituation (figur 10). När det mesta av tillgängligt fett är förbrukat börjar fisken nyttja kroppens proteiner (muskler) som energikälla. Vid denna svältnivå faller kroppsvikten snabbt (Calderone m fl. 2012), med ökad risk att vitala kroppsfunktioner slutar fungera och fisken dör (Castellini & Rea 1992). Vild fisk förbrukar lagrad energi under vintern för att överleva. Enligt figur 10 har den vilda smolten en genomsnittlig energistatus av ca 5,6 Kj per g kroppsvikt på våren i samband med vandringen till havet. Det indikerar att de förbrukat lagrat fett men att reserverna ännu inte slut. Odlad fisk däremot har välfyllda energiförråd och en energistatus på 7,3 kJ per g kroppsvikt (figur 10). Persson m fl. (2018a) visade att gränsen för överlevnad låg vid en energistatus på 3,5 kJ per g kroppsvikt. Det är dock en stor variation i energistatus mellan individer och de med låg status måste sannolikt stanna upp och äta under vandringen i älven (Larsson m fl. 2011). Boel m fl. (2014) visade att öringsmolt med låg konditionsfaktor stannade vid första födotillfälle medan fisk med högre konditionsfaktor fortsatte sin vandring till havet och fisk med högst konditionsfaktor inte vandrade alls.

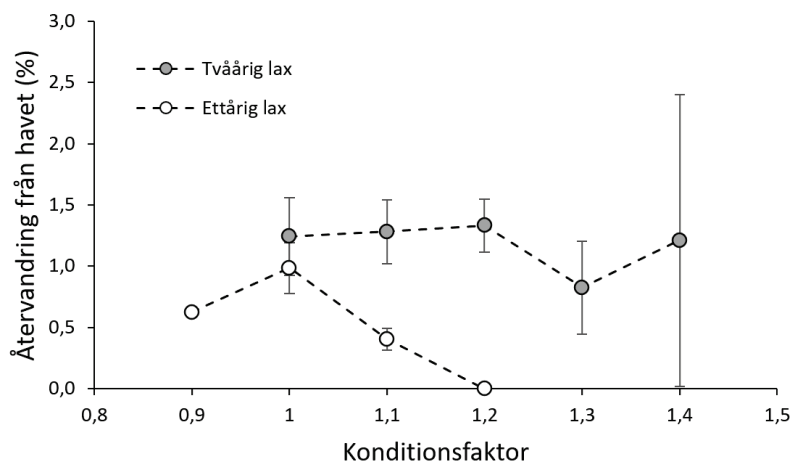


Figur 10. Samband mellan konditionsfaktor och energistatus hos lax innan utvandring till havet. Data från Persson m fl. (2018a). X står för den kritiska energistatusen när fisken riskerar att dö. Den heldragna linjen anger en logistisk funktion ($\text{Energistatus} = 3,79 + (7,36 - 3,79) / (1 + \text{EXP}(-18,778 * (\text{konditionsfaktor} - 0,932)))$). Konditionsfaktorn baseras på fiskens gaffellängd. Streckade linjer indikerar energistatus hos vild och odlad lax i samband med utvandring till havet eller vid utsättning.

En stor kroppsstorlek och hög energistatus hos odlad fisk har föreslagits att minska motivationen att migrera efter utsättning (Serrano m fl. 2009), och foderrestriktioner har haft positiva effekter på vandringsaktivitet hos både lax (Lans m fl. 2011; Vainikka m fl. 2012) och öring (Davidsen m fl. 2014; Larsson m fl. 2012; Wysujack m fl. 2009). Persson m fl. (2018a) visade att smolt med lägre energistatus vandrade en längre sträcka i vandringsbassänger jämfört med smolt med högre energistatus. Hos Vänerlax var konditionsfaktorn lägre för odlade smolt som vandrade till sjön jämfört med de som inte nådde sjön (Norrgård m fl. 2014). Persson m fl. (2018b) visade att tvåårig laxsmolt med låg konditionsfaktor hade en något högre sannolikhet att nå havet efter utsättning i älven än fisk med hög konditionsfaktor.

Även om det finns studier som visar att fiskens energistatus påverkar motivationen att vandra till havet så vet vi väldigt lite om vad som händer i havet och hur energistatusen påverkar beteende och överlevnad. Inom ramen för projektet "Funktionella metoder för odling av fysiologiskt naturanpassad laxsmolt" var syftet att producera en kompensationsodlad smolt som var storleks- och energimässigt mer lik en vild smolt (Alanärä m fl. 2014). Utgångspunkten var att en stor och "fet" smolt, en smolt med hög konditionsfaktor, var sämre anpassad till livet i naturen, vilket skulle kunna leda till en förhöjd dödlighet efter utsättning. Data från de större PIT-tag märkningarna av laxsmolt under 2011–2013 i Umeälven visade dock att konditionsfaktorn inte hade någon större inverkan på havsöverlevnad och återvandring till älven (figur 11, Alanärä 2017). Överlag hade kroppsstorleken (längd) en klart större inverkan på havsöverlevnaden jämfört med konditionsfaktorn (se diskussion nedan).

Nedgången i återvandring av ettårig lax med hög konditionsfaktor kan vara kopplad till utveckling av könsmognad hos hannar. Hannar som börjat utveckla könsmognad har vanligen en klart högre konditionsfaktor under våren jämfört med omogna individer (Alanärä m fl. 2018). Se diskussion om könsmognadens inverkan på smoltvandring och havsöverlevnad nedan.



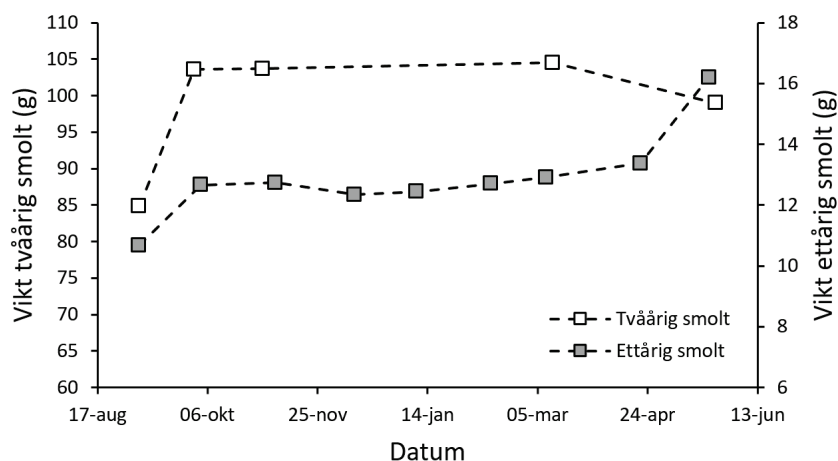
Figur 11. Samband mellan konditionsfaktor och återvandring från havet hos ett- och tvåårig smolt från Umeälven under 2011–2013 (medelvärde & standardavvikelse). Konditionsfaktorn baseras på fiskens gaffellängd.

8 Smoltstorlek och havsöverlevnad

8.1 METODIK

För att analysera effekten av smoltstorlek (längd) på andelen återvandrande aduler beräknades andelen återvandrande fisk för varje storleksklass (indelad per cm). Det innebär att andelen återvandrande aduler för smolt som var mindre än t ex 13 cm beräknades, därefter beräknades andelen för smolt som var mindre än 14 cm, och så vidare tills hela storleksspannet på smolt var inberäknat. På så sätt ackumulerades andelen återvandrande fisk tills den slutligen utgjorde den totala andelen återvandrande aduler för alla storlekar på smolt.

Storleken på all fisk i denna analys mättes i samband med PIT-tag märkningen under mars och april. Eftersom fisken inte växer något under vintern kan man utgå från att storleken representerar den storlek fisken hade på hösten efter föregående tillväxtsäsong (figur 12).



Figur 12. Vikt från höst till vår för ettårig och tvåårig fisk i Norrfors kompensationsodling.

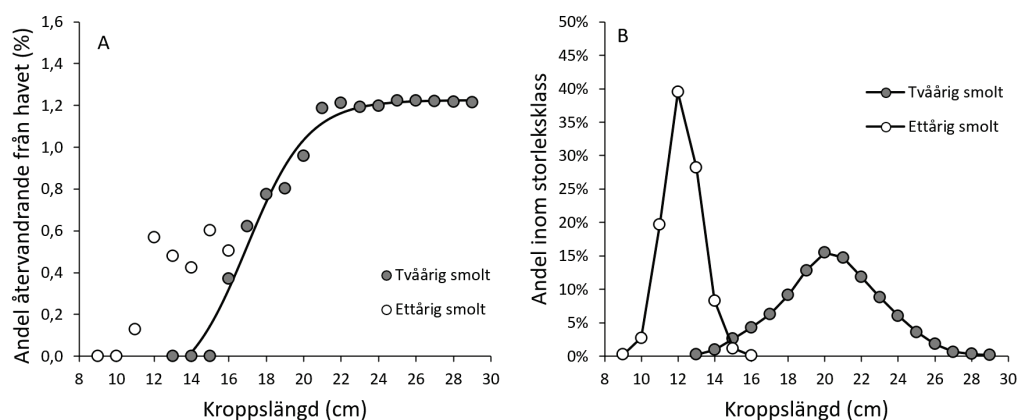
8.2 ODLAD LAX

Ettårig laxsmolt mindre än 12 cm uppvisar mycket låg återvandring från havet som vuxen fisk (figur 13a). Andelen smolt under 12 cm var 23% av det totala antalet märkta individer (figur 13b). Dödligheten för odlad smolt kan vara hög i älven (Jepsen m fl. 1998; Thorstad m fl. 2012). Kesler m fl. (2013) visade att odlad ettårig smolt som inte smoltifierat och som stannade i älven efter utsättning hade låg överlevnad, troligtvis på grund av hög predation. En slutsats är att ettårig fisk bör vara större än 12 cm (14–15 g) på senhösten för att klara den naturliga miljö de utsätts för efter utsättning. Även om de med en storlek av ca 10 cm på hösten smoltifierar följande vår, drabbas sannolikt små individer av en hög storleksrelaterad dödlighet efter utsättning (Alanärä m fl. 2021). Ettårig smolt med en kroppslängd på 12 cm eller större uppvisade lika bra återvandring från havet som tvåårig smolt med en kroppslängd av 16–17 cm (Figur 13a).

Bland tvåårig smolt mindre än 15 cm saknades återvandrande aduler under åren 2011, 2013 och 2017. Det var dock relativt få smolt i den storleken och dessa utgjorde endast 4% av det totala antalet märkta individer (figur 13b). För tvåårig smolt större än 15 cm steg andelen återvandrande aduler snabbt men planade ut vid 21 cm. Smolt större än 21 cm gav ingen ökad andel återvandrande aduler (figur 9a). En storlek på 20–22 cm (70–90 g) på hösten innan utsättning verkar indikera ett optimalt intervall för fisken i Norrfors och andelen tvåårig smolt inom detta intervall var 42% av alla märkta individer. Andelen tvåårig smolt mindre än 20 cm var totalt 36%. Det måste påpekas att tvåårig smolt större än 27–28 cm hade en mycket låg andel återvandrande individer från havet, men eftersom andelen fisk i de storleksklasserna var mycket få märks det inte i figur 13a.

Resultaten för ett- och tvåårig laxsmolt indikerar att det fanns en stark storleksrelaterad dödlighet efter utsättning. Dödligheten var troligen kopplad till utvandringen från älven till havet, samt under första sommaren i havet (figur 5). Hur fördelningen i dödlighet såg ut mellan älven och havet är dock okänt.

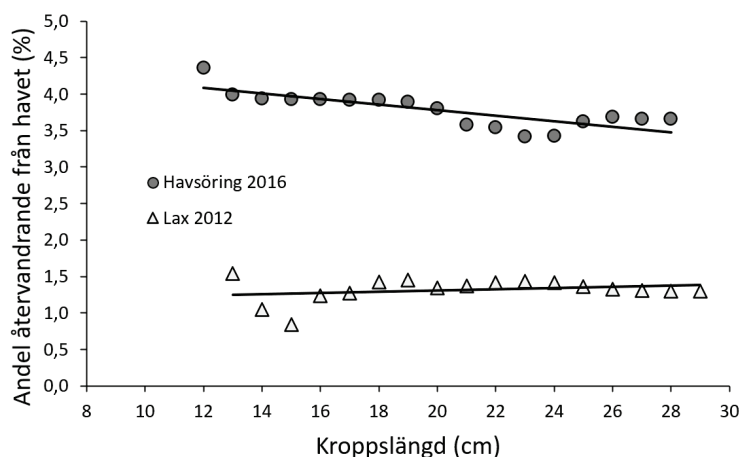
Havsöverlevnad hos kompensationsodlad lax har under lång tid varit kopplad till smoltlängden vid utsättning (Vehanen m fl. 1993; Saloniemi m fl. 2004; Jokikokko m fl. 2006). Fördelen med större kroppstorlek har förklarats av deras mindre känslighet för storleksberoende predation (Hyvärinen & Vehanen 2004) och i Bottenhavet deras förmåga att bättre nyttja tillgängliga födoresurser (Salminen m fl., 2001). Som en konsekvens av detta har kompensationsodlingar i Finland och Sverige historiskt strävat efter att producera stor tvåårig smolt för att öka överlevnaden och därigenom den tillgängliga fiskresursen i havet (Kallio-Nyberg m fl. 2009). Smoltstorleken i Finland kunde då uppgå till över 30 cm som mest. Sedan slutet av 1990-talet har dock den positiva effekten av smoltstorlek starkt minskat (Kallio-Nyberg m fl. 2009). En annan aspekt som tidigare bidrog till det positiva sambandet mellan smoltlängd och havsöverlevnad är den negativa märkeffekt som uppkommer av Carlin-märkningen och som blir större ju mindre fisken är vid märktillfället (Hansen 1988).



Figur 13. Andel återvandrande individer från havet för olika storleksklasser av odlad laxsmolt. (A) Medelvärde för ettårig smolt från 5 års utsättningar. Medelvärde för tvåårig smolt från 2011, 2013 och 2017 års utsättningar. Helderagen linje anger en logistisk funktion anpassad för tvåårig smolt. (B) Storleksfördelning av smolt.

De minsta tvååringarna (<15 cm) dominerades sannolikt av hannar som varit köns mogna hösten innan utsättning. Dessa har en ökad sannolikhet att återutveckla köns mognad och de vandrar inte ut i havet efter utsättning, vilket kan leda till förhöjd dödlighet (se diskussion nedan).

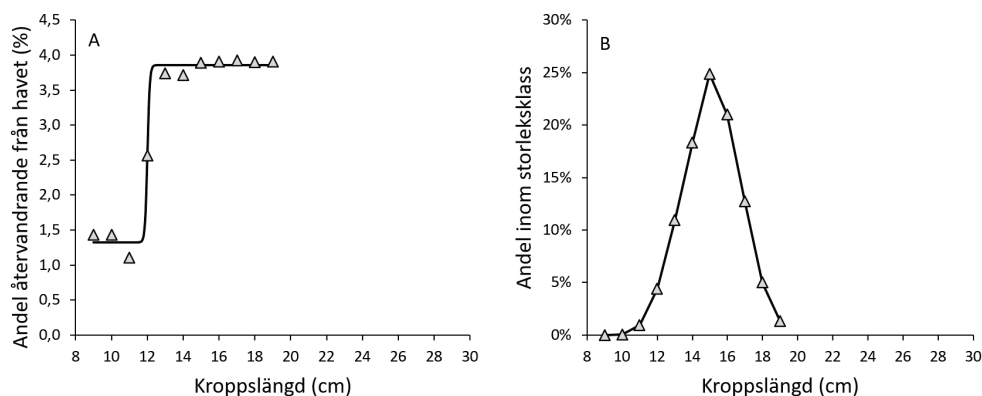
En intressant observation är att storleken inte verkade ha någon betydelse vissa år (figur 14). För tvåårig laxsmolt som sattes ut 2012 fanns inget samband mellan smoltstorlek och återvandring som aduler från havet, utan alla storleksklasser av smolt gav ungefär samma resultat. Vad som orsakar denna avsaknad av storlekseffekt vissa år är okänt.



Figur 14. Andel återvandrande individer från havet för olika storleksklasser av tvåårig laxsmolt som sattes ut från odlingen 2012 och tvåårig öring som sattes ut från odlingen 2016.

8.3 VILD LAX

Vild lax uppvisade en tydlig storleksrelaterad gräns för återvandring från havet (figur 15a). Smolt större än 13 cm (ca 15 g) hade 6–7 gånger högre andel återvandrande aduler jämfört med smolt mindre än 12 cm.



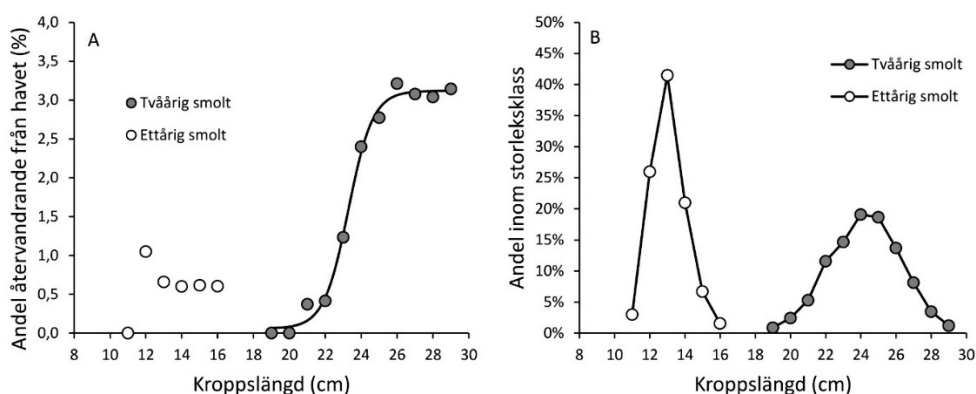
Figur 15. Andel återvandrande individer från havet för olika storleksklasser av vild smolt. (A) Medelvärde för 2010 till 2017. Heldragen linje anger en logistisk funktion. (B) Storleksfördelning av smolt. Data baseras på smolt fångade i smoltfällan vid Spöland i Vindelälven 2010–2015 och fällan i Norrfors 2017. Data är insamlat inom EU:s datainsamlingsförordning, av institutionen för akvatiska resurser, SLU, på uppdrag av Havs- och Vattenmyndigheten.

De fyra minsta storleksklasserna utgjorde dock endast 5% av det totala antalet märkta individer. Merparten av vild smolt (64%) låg i storleksklasserna 14–16 cm (figur 15b).

8.4 ODLAD ÖRING

Av de odlade ettåriga öringar som var mindre än 12 cm (13–14 g) vid märktillfället och som sattes ut under åren 2014 och 2015, var det ingen som återvände som vuxen (figur 16a). Öringarna i detta storleksintervall utgjorde 29% av det totala antalet märkta individer (figur 16b). Detta indikerar att i likhet med laxsmolt bör ettårig öring också vara större än 12 cm under senhösten för utsättning följande vår. Som beskrivits tidigare är dock återvandringen av ettårig öring avsevärt lägre än tvåårig öring.

Tvåårig öring mindre än 22 cm hade en mycket liten andel individer som återvandrande från havet som vuxna (figur 16a). Dessa utgjorde 21% av det totala antalet märkta fiskar (figur 16b). Den optimala smoltstorleken hos tvåårig öring verkar ligga vid 25–26 cm (145–170 g), vilket utgjorde 32% av det totala antalet. Andelen individer större än 26 cm var relativt få (13%). Kallio-Nyberg m fl. (2007) visade att havsöverlevnaden hos öring ökade med ökande kroppsstorlek under 1980- och 90-talen. Under denna period ökade smoltlängden från 20 cm till 25 cm för fisk som sattes ut i Bottenhavet. Denna storlek verkar således fortfarande vara betydelsefull för havsöverlevnad hos öring. I likhet med lax hade de större ettåringarna en något bättre återvandring från havet jämfört med de minsta tvååringarna. Den relativt sett sämre återvandringen av liten tvåårig öring kan vara relaterad till påbörjad könsmognad i samband med utsättning.



Figur 16. (A) Andel märkt öringsmolt som återvandrande som vuxna från havet uppdelat i olika smoltlängdklasser. Data för ettårig öringsmolt från 2014 och 2015 och för tvåårig smolt från 2013, 2014 och 2015. Heldragen linje anger en logistisk funktion anpassad för tvåårig smolt. (B) Storleksfördelning av smolten.

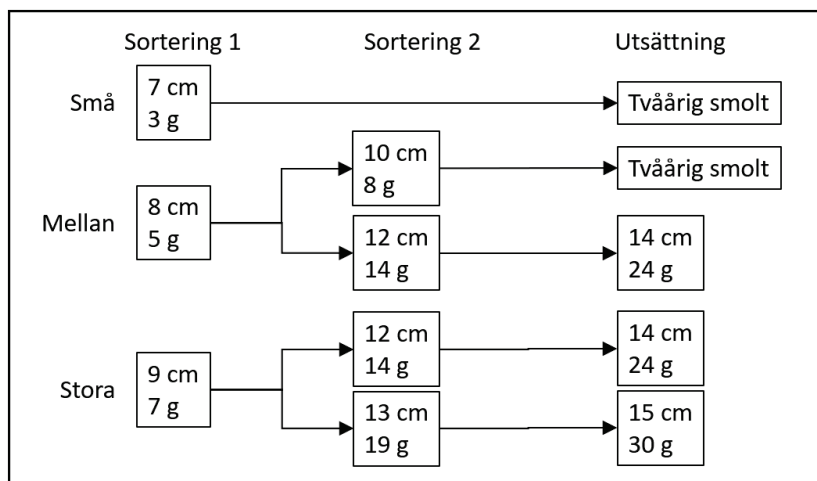
De kommersiella och rekreativfångsterna av öring i Bottniska viken var i genomsnitt 2 gånger större under perioden 2002–2009 än perioden 2015–2018 (ICES 2019). Under den första perioden dominerade utsättningen av tvåårig öring medan andelen ettårig öring ökat till ca 50% under den senare tidsperioden (figur 2). Det går inte att utesluta att de försämrade fångsterna är kopplat till den ökade utsättningen av ettårig öring.

I likhet med återvandring av tvåårig lax påverkas inte återvandringen av öringen av smoltstorlek under vissa år. För tvåårig öring som sattes ut under 2016 fanns inget samband mellan kroppslängd i mars och andel som återvandrade från havet som vuxna (figur 14).

9 Sorteringsstrategi för ettårig smolt

Alanärä m fl. (2021) visade att ettårig lax större än 10 cm på hösten innan utsättning hade ett beteende som i flera aspekter indikerade att de utvecklats till smolt under våren. Återvandring från havet visade dock att lax mindre än 12 cm på hösten innan utsättning hade små förutsättningar att överleva havsfasen (figur 13a).

I figur 17 ges ett exempel på strategi för att sortera ut laxyngel som med god säkerhet kommer att utvecklas till ettårig smolt. Detta grundar sig på ett försök som genomfördes i Norrfors kompensationsodling under 2019–2020 (Alanärä m fl. 2021). Förslaget går ut på att fisken sorteras i tre storleksklasser efter den första sommaren i odling. Detta bör göras under andra hälften av augusti med en viss reservation för höga vattentemperaturer. Vid denna tidpunkt bör laxynglen vara minst 8 cm långa. Fisk mindre än 8 cm har sannolikt små förutsättningar att bli ettårig smolt och går därför vidare i odlingen ytterligare ett år. Någon gång under vintern ska en andra sortering genomföras för de två andra grupperna (mellan och stor). Den exakta tidpunkten är inte så viktig men bör vara efter tillväxtsångens slut (t ex november) och innan temperaturen börjar stiga i vattnet på våren (april). Vid den andra sorteringen bör fisk som understiger 12 cm sorteras ut och bli kvar i odlingen ytterligare ett år. Fisk som är 12 cm eller större under vintern kommer att vara minst 14 cm till våren i samband med utsättningen, vilket är i närheten av den vilda laxens medelstorlek i Vindelälven.



Figur 17. Schematisk bild över en strategi för att sortera ut ettårig smolt. Exemplet kommer från Norrfors kompensationsodling 2019–20. Den första sorteringen skedde i slutet av augusti efter den första sommaren i odling. Den andra sorteringen genomfördes i början av mars. Utsättningen skedde runt den 10 juni.

Notera att strategin bygger på tillväxten hos lax i Norrfors kompensationsodling. Storleken på fisken vid olika tidpunkter kommer att kunna vara olika för olika kompensationsodlingar. Teoretiskt kan därför även den minsta sorteringen i augusti ha växt så bra att en andra sortering bör genomföras under vintern. Beroenden på den största sorteringens storlek efter tillväxtsångens slut kan det vara överflödigt med en andra sortering under vintern. Den kritiska

storleksgränsen som indikerar behov av en andra sortering ligger sannolikt för grupper av fisk där medellängden ligger runt 12 cm.

Motsvarande sorteringsstrategi har inte testats på öring. Den mycket låga återvandringen från havet för ettårig öring indikerar att storleken bör vara större vid utsättningen. Här behöver vi mer kunskap, men en utgångspunkt i dagsläget kan vara att producera en ettårig smolt som är jämförbar med storleken för vild öring (17–19 cm).

10 Tidigt köns mogna hannar

10.1 TEORI

Thorpe m fl. (1998) beskriver hur köns mognad hos lax initieras och utvecklas samt att köns mognadsprocessen startar ca ett år innan leken. För en hane som skall bli tidigt köns mogen, alltså innan smoltvandring och tillväxt i havet, innebär det oktober till november efter den första sommaren i odling. Vad som avgör om en individ skall påbörja köns mognad är dess tillväxt under sommar och höst, samt hur detta inverkar på mängden fettreserver som byggts upp. Fettreserverna är en förutsättning för att individen skall kunna utveckla gonader kommande sommar och höst. Om födotillgången är dålig och energistatusen försämras under den kommande våren eller försommaren kan köns mognadsprocessen stoppas upp. Det krävs således även en god tillväxt under våren för att köns mognadsprocessen ska verifieras och fortsätta.

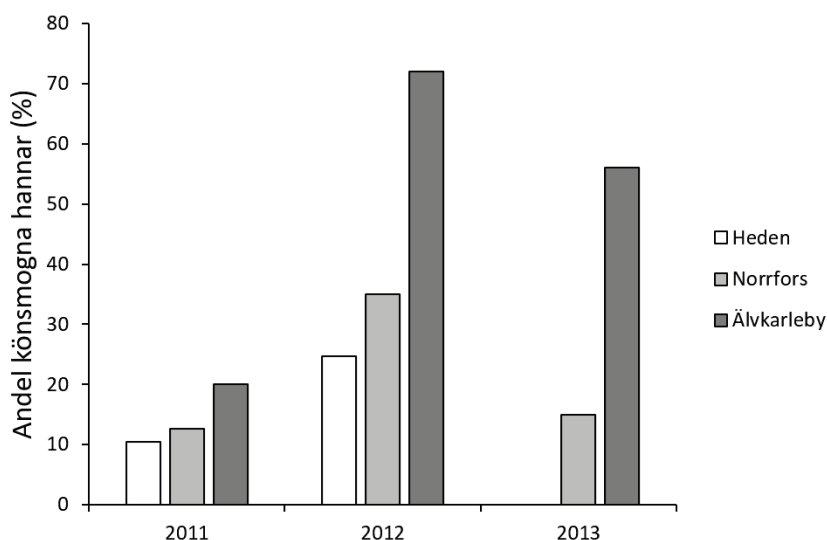
Tidig köns mognad hos vild lax kan uppgå till 20–60% i älvar som ligger i områden med ett varmare klimat (t ex Storbritannien) (Hutchings & Jones 1998). Andelen kan dock variera stort mellan älvar och speciellt med de lokala tillväxtförutsättningarna (Dalley m fl. 1983; Bagliniere & Maisse 1985; Hutchings & Jones 1998). Korta vintrar och god tillväxt under våren ger bra möjligheter för fisken att bygga upp sin energistatus, vilket bidrar till att den kan utveckla köns mognad (Rowe & Thorpe 1990; Rowe m fl. 1991; Simpson 1992). En studie av vilda populationer i norra Skandinavien, där älvarna mynnar i Barents hav, låg andelen av tidigt köns mogna hannar på i medeltal 10% (variation mellan 0–25%) (Heinimaa & Erkinaro 2004). Liknande resultat, i medeltal 10% tidig köns mognad, erhöles i en studie på Kolahalvön i Ryssland (Hutchings & Jones 1998). En kort tillväxtsång och en lång vinter där fisken förbrukar mycket av sina energireserver kan förklara skillnaden i tidig köns mognad hos hannar i geografiskt skilda älvar (Heinimaa & Erkinaro 2004). Det är dock uppenbart att laxhannar naturligt har en mycket hög kapacitet att bli köns mogna tidigt. En odlingsmiljö med obegränsad tillgång på föda med högt energiinnehåll främjar därför utvecklingen av tidig köns mognad.

Det finns också en genetisk komponent som inverkar på ålder vid köns mognad (Myers m fl. 1986; Fleming and Einum 1997). Barson m fl. (2015) hittade en genetisk komponent (vgll3 genen) som förklarade nära 40 % av variationen i havsålder hos återvändande förstagångslekare. Verta m fl. (2020) visade att vgll3 även påverkar tidig köns mognad hos hannar. Det är troligt att denna genetiska komponent kan förklara skillnader i andel tidig köns mognad mellan populationer.

10.2 KÖNSMOGNAD HOS ETTÅRIGA HANNAR

Andelen hannar som blir köns mogna under hösten det andra året i odling (1+) kan variera stort mellan odlingar och år. I figur 18 visas data på köns mognad i tre olika kompensationsodlingar med stora skillnader mellan odlingar och år. Utfodringen skiljer sig inte mycket mellan odlingarna så skillnaderna i antalet hannar kan bero på den genetiska sammansättningen. En annan faktor är längden på

tillväxtsången. Under perioden 1 april till 31 oktober är temperatursumman avsevärt högre i Älvkarleby jämfört med i Norrfors och Heden, vilket indikerar en längre tillväxtsång. Skillnaderna mellan Norrfors och Heden är små. Under den tidsperioden har dock Älvkarleby i genomsnitt hela 70 dagar med temperaturer över 17°C vilket påverkar tillväxten negativt. Om man istället tittar på antalet dagar med goda temperaturförhållanden (3–17°C) så har Heden 166 dagar medan Norrfors och Älvkarleby har 137 respektive 132. Tillväxtsångens längd uppvisar således ingen tydlig koppling till förekomsten av tidigt könsmogna hannar. Ytterligare en faktor som kan vara värt att beakta är kompensatorisk tillväxt under hösten. Då laxen i Älvkarleby tappar tillväxt under sommaren på grund av höga vattentemperaturer så kompenseras detta av en hög tillväxt under hösten. Eftersom könsmognad initieras under hösten kan denna höga tillväxt leda till en hög andel könsmogna hannar i Älvkarleby. Här behövs dock mer forskning för att kunna verifiera detta.

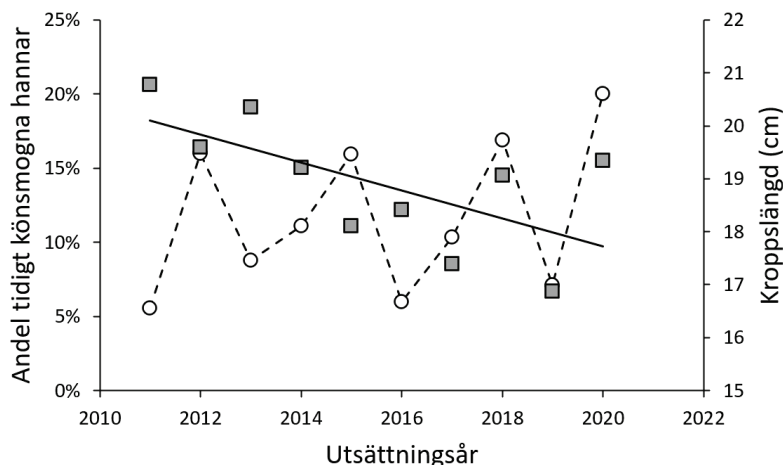


Figur 18. Andel könsmogna 1+ hannar i kompensationsodlingarna vid Heden, Norrfors och Älvkarleby. Notera att data för Heden 2013 saknas. Data från projektet: Funktionella metoder för odling av naturanpassad laxsmolt (Alanärä m fl. 2014).

Skillnaden i andel könsmogna hannar mellan år är svår att förklara. I figur 19 visas andelen könsmogna hannar i Norrfors kompensationsodling från 2011 till 2019. I Norrfors har man strategiskt jobbat med att reducera tillväxten i odling i syfte att producera en mindre tvåårig smolt, från drygt 20 cm 2011 till ca 17 cm 2019. Detta verkar dock inte ha påverkat andelen tidigt könsmogna hannar. Andelen könsmogna hannar fluktuerar på relativt regelbundet sätt oavsett storleken på fisken. Man kan möjligen se ett samband mellan storlek och andel könsmognad under de fyra sista åren där skillnaden i storlek mellan år var relativt stor (figur 19).

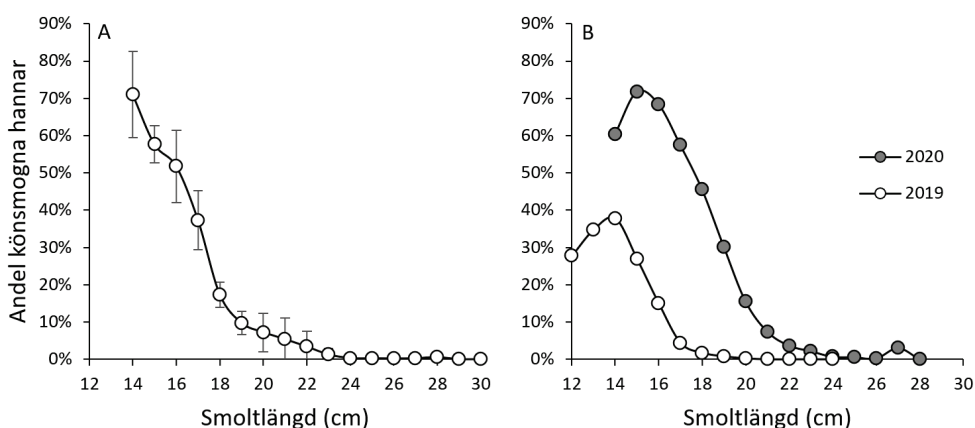
Utifrån data från PIT-tag märkning i mars och april förekom tidig könsmognad hos öring i Norrfors kompensationsodling mycket sparsamt. Under åren 2013–2020 var det endast i medeltal 0,2% könsmognad. Tidig könsmognad förekommer hos öring och i likhet med lax initieras könsmognaden ca ett år före lek (Bohlin m fl.

1994). Andelen tidigt könsmogna öringhannar verkar dock vara lägre i jämförelse med lax (Baglinière & Maisse 1985).



Figur 19. Andel hannar som blir könsmogna som ettårig fisk i Norrfors kompensationsodling (cirklar och streckad linje) och kroppslängd hos tvåårig smolt (fyrkanter och heldragen regressionslinje). Andelen könsmogna hannar är skattad i samband med PIT-tag märkningen av fisken under mars-april. Siffrorna avviker därför något från de i figur 18 som utgör ett mindre prov tagen vid annan tidpunkt.

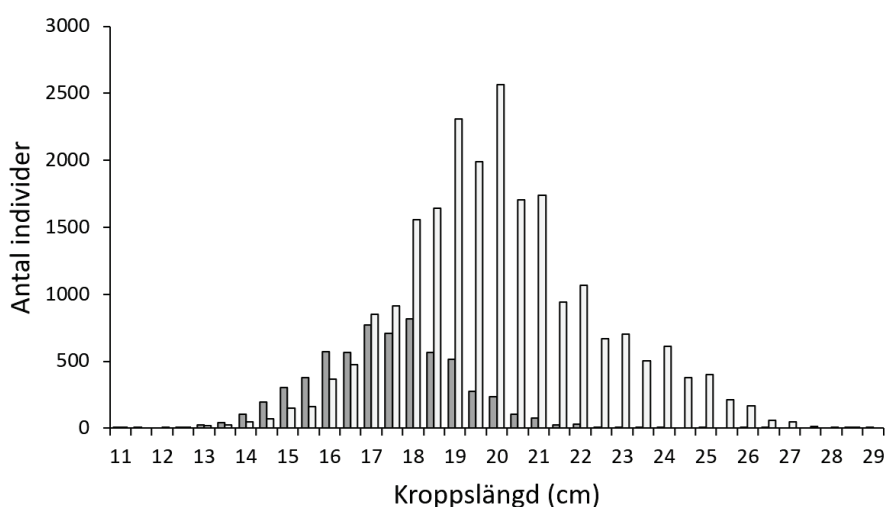
I en nordamerikansk studie på vild lax visade Whalen m fl. (1999) att yngel som påbörjat könsmognad endast växte hälften så snabbt som omogna individer under perioden juni till oktober. Liknande effekter på tillväxt hos hannar som utvecklar könsmognad har påvisats hos odlad Umeälvslox (Berglund m fl. 1991). Individer som blir könsmogna lägger mycket av sin energi på könsmognadsprocessen och att utveckla gonader istället för att öka kroppsstorleken. Detta leder till stora skillnader i längd mellan mogna och omogna individer och att andelen tidigt könsmogna hannar är starkt överrepresenterade i de mindre storleksklasserna (figur 20).



Figur 20. Andel könsmogna tvååriga hannar vid olika kroppslängd i Norrfors kompensationsodling. (A) Medelvärde för åren 2011–2013 (n=3 000 per år). Variationen mellan år uttrycks som standardavvikelse. (B) Andel könsmogna hannar vid olika kroppslängd i Norrfors kompensationsodling under 2019 (n=20 400) och 2020 (n=28 000). Skattning av könsmognad och längd genomfördes i samband med PIT-tag märkning i mars-april.

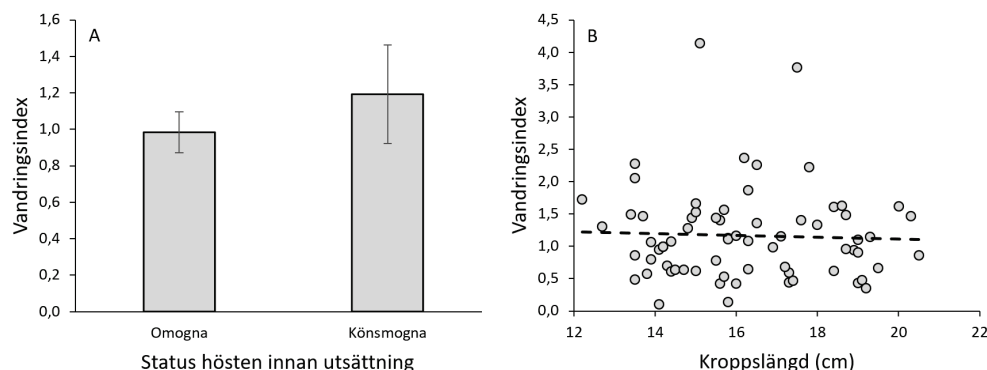
Under åren 2011–2013 och 2020 var det få individer större än 20 cm som var köns mogna hösten innan utsättningen (figur 20 & 21). År 2019 var storleken på den tvååriga smolten generellt mindre och brytpunkten där få individer var köns mogna låg snarare vid 17 cm.

Skillnaden i storlek mellan individer som var eller inte var köns mogna under hösten innan utsättning skulle eventuellt kunna utgöra en metod för att sortera ut en storleksfraktion av fisk med hög andel köns mogna hanner. Problemet är dock att storleksfördelningarna inte är helt eller ens delvis separerade (figur 21). För att det ska vara meningsfullt måste man sätta en relativt hög storleksgräns vilket får konsekvensen att även en ganska stor andel omogna individer sorteras bort.



Figur 21. Histogram över kroppslängd för tvååriga laxhannar som var köns mogna (mörkgrå staplar) eller omogna (ljusgrå staplar) hösten innan utsättning. Data från PIT-tag märkningen i Norrfors kompensationsodling 2020. Totalt ingår ca 28 000 individer.

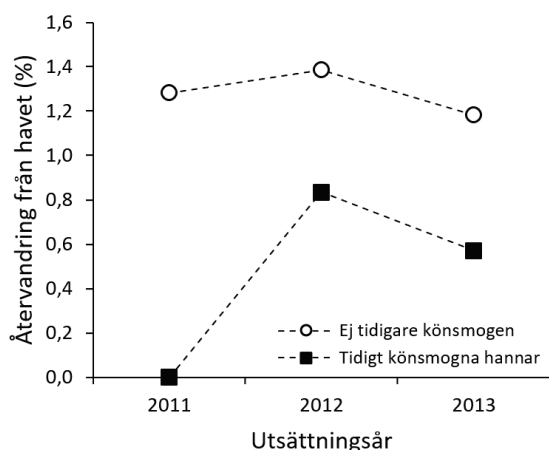
En fråga som diskuterats länge är vilken status tidigt köns mogna hanner har som smolt den kommande våren. Kommer de att vandra eller stannar de kvar i älven? Berglund m fl. (1992) visade att hanner som varit köns mogna under hösten kan utvecklas i två riktningar under våren innan smoltvandring; antingen utvecklas de till smolt på samma sätt som omogna individer eller så börjar de utveckla gonader igen. De visade även att stora hanner som varit tidigt köns mogna hade större sannolikhet att bli smolt jämfört med små hanner. Inkomplett smoltifiering hos små tidigare köns mogna hanner påverkar deras vandringsbeteende negativt (McKinnell & Lundqvist 1998; Kallio-Nyberg m fl. 2011), vilket troligen ökar predationsrisken efter utsättning (Eriksson m fl. 1987; Lundqvist m fl. 1994). Data från en studie i semi-naturella vandringsbassänger visade att hanner som tidigare varit köns mogna vandrade nedströms i samma utsträckning som omogna individer (figur 22a). Det fanns heller inga tecken på att små hanner var mindre benägna att vandra (figur 22b). I en liknande studie av Fängstam (1993) erhöles ingen skillnad i smoltvandring mellan omogna individer och tidigare köns mogna hanner.



Figur 22. (A) samband mellan smoltens könsmognadsstatus hösten innan utsättning och vandringsaktivitet vid utsättning i semi-naturella vandringsbassänger. Variationen uttrycks som standardavvikelse. Antalet omogna individer var i medeltal 49 stycken per grupp och könsmogna individer 12 per grupp. **(B)** samband mellan kroppslängd i slutet av maj hos tidigare könsmogna hannar och vandringsaktivitet. Försök med tvåårig smolt i vandringsbassänger där simaktivitet registrerades med hjälp av PIT-tag antenner. Vandringsaktivitet uttrycks som ett index där varje individs aktivitet anges som procentuell andel varv simmade i vandringsbassängen per bassäng och omgång. Studien genomfördes i Norrfors kompensationsodling under maj-juni 2012. Andelen hannar som var könsmogna hösten innan smoltvandring i försöket var 19%.

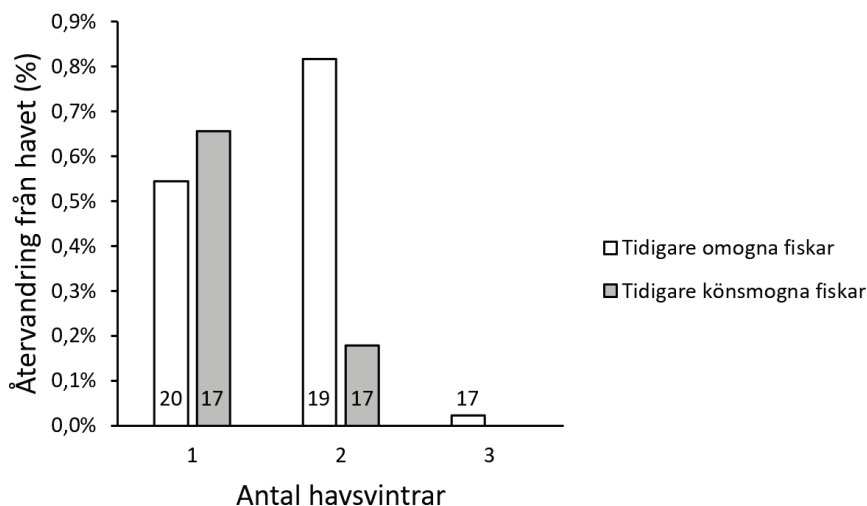
Trots att tidigare könsmogna hannar experimentellt uppvisade ett bra vandringsbeteende var andelen som återvandrade som vuxna från havet klart under den andel som inte hade varit tidigt könsmogna (figur 23). År 2011 var det ingen tidigare könsmogen hanne som återvände till Umeälven, men antalet PIT-tag märkta könsmogna individer var relativt lågt (331). Året därpå (2012) märktes fler laxar varav 1676 könsmogna. I likhet med hela den märkta populationen fanns inget samband mellan smoltstorlek och återvandring från havet detta år (se figur 14). År 2013 märktes 700 tidigare könsmogna hannar och återvandringen från havet uppvisade ett tydligt storleksrelaterat mönster, tvärtemot resultaten från 2012 års märkning. Tidigare könsmogna hannar mindre än 19 cm hade mycket låg återvandring från havet. Resultaten med PIT-tag märkta hannar varierade således mycket mellan de tre studerade åren och det är därför svårt att dra några entydiga slutsatser. Eftersom merparten av hannarna som varit könsmogna i odlingen låg i den mindre hälften av storleksfördelningen för hela populationen (se exempel i figur 21), så kan dödligheten i havet vara storleksrelaterad. De minsta individerna (<15 cm) kan som tidigare nämnts återigen utveckla könsmognad och stanna i älven efter utsättning, men dessa är relativt få i populationen. Kallio-Nyberg m fl. (2011) visade att havsöverlevnaden hos tidigare könsmogna hannar i Finland var positivt korrelerad med storleken på fisken och att de vid en storlek av 21 cm hade lika bra överlevnad som tidigare omogna individer.

Olika tidigare studier med märkt odlad laxsmolt har visat att återfångst och överlevnad är signifikant lägre hos hannar som varit könsmogna i odlingen jämfört med omogna individer (Lundqvist m fl. 1988; Lundqvist m fl. 1994; McKinnell & Lundqvist 2000). Storleken på tidigare könsmogna hannar var dock relativt liten under 1980–90 talen (<15 cm) i Umeälven (Lundqvist m fl. 1988; Lundqvist m fl. 1994) och merparten av de Carlin-märkta fiskarna återfångades i älven (McKinnell & Lundqvist 2000).



Figur 23. Andel återvandrande PIT-tag märkt tvåårig smolt till Umeälven som antingen var köns mogen (hannar) hösten innan utsättning eller var omogna (hannar och honor).

Data från 2012 visade att tidigare köns mogna hannar hade större tendens att återvända från havet som grills jämfört med tvåårig lax som inte var köns mogen hösten innan utsättning (figur 24). Liknande resultat erhöll Kallio-Nyberg m fl. (2011) med hjälp av Carlin-märkt fisk under perioden 1981–2005, med slutsatsen att tidigt köns mogna hannar i ekonomiska termer ger sämre avkastning på grund av en ökad andel grills. Hannar som redan initierat köns mogna i odling verkar således ha lättare att bli köns mogna tidigt i havet.



Figur 24. Återvandring från havet efter olika antal havsvintrar hos tvåårig lax från Norrfors kompensationsodling som antingen varit tidigt köns mogen eller omogen hösten innan utsättning på våren. Data från 2012 där antalet omogna individer var 8806 och antalet köns mogna var 1676 (Alanärä m fl. 2017). Siffrorna i basen på staplarna anger medellängden (cm) för respektive kategori.

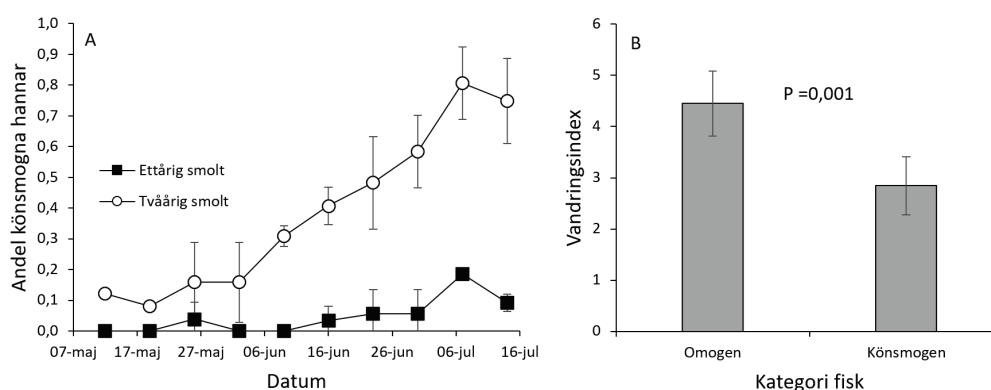
10.3 KÖNSMOGNAD HOS TVÅÅRIGA HANNAR

Data på lax kommer från en studie från 2011 där vandringsbeteendet hos ett- och tvåårig smolt studerades i vandringsbassänger under 10 veckor i Norrfors kompensationsodling (Alanärä m fl. 2014). Från och med mitten på juni kunde köns mognad hos tvååriga hannar delvis observeras genom att undersöka deras

gonader och i juli kunde alla fiskar som var på väg att bli könsmogna identifieras då gonaderna var mer utvecklade. Fisken ändrade även utseende från silvrig till mer gul-grön.

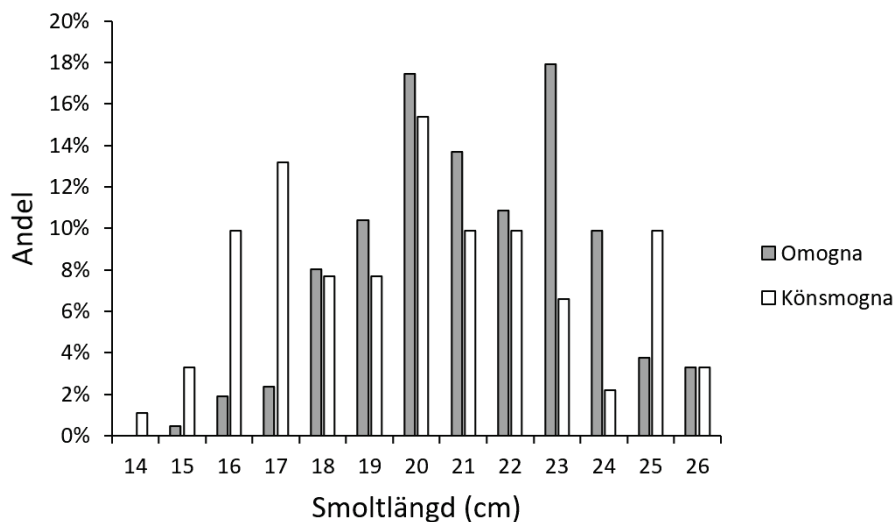
Andelen könsmognad bland laxhannar hos tvåårig smolt låg på 80% i juli (figur 25a). Att andelen är högre i juli beror sannolikt på att gonaderna inte var tillräckligt utvecklade i maj och juni varför de var svårare att upptäcka. Könsmogna individer vandrade med signifikant lägre intensitet jämfört med omogna individer under juni och juli (figur 25b). I en liknande studie på öring var andelen tvååriga hannar som utvecklade könsmognad 41% i juli (Alanärä m fl. 2018). I likhet med laxsmolt, vandrade könsmogna öringar signifikant långsammare än omogna individer. Liknande resultat erhöles i en finsk studie där mellan 71 till 93% av öringhannarna utvecklade könsmognad (Pirhonen m fl. 2003). De uppvisade även ett nedströms riktat vandringbeteende men i lägre omfattning än omogna individer.

Även hannar som sätts ut som ettårig smolt utvecklar könsmognad. En månad efter normal utsättningsstid (mitten på juni) uppvisade 10% av laxhannarna könsmognad (figur 20). Andelen könsmognad hos dessa laxhannar var ungefär densamma som för jämnårig fisk kommande höst som var kvar i odlingen och skulle sättas ut följande vår. En liknande studie på odlad ettårig laxsmolt i Dalälven visade att 18% av fiskarna utvecklade könsmognad under sommaren, vilket var klart lägre än de 39% bland de som hölls kvar i odlingen som tvåårig smolt (Alanärä m fl. 2014). Alanärä m fl. (2018) visade att 3% av ettåriga öringhannar utvecklade könsmognad under sommaren.



Figur 25. (A) Samband mellan datum och andel hannar som uppvisar könsmognad som ettåringar och tvååringar. Smoltens simaktivitet studerades i vandringsbassänger i Norrfors kompensationsodling och efter försökets slut avlivades fisken och kön samt könsmognadsstatus registrerades. (B) Vandringsaktivitet hos omogna tvååriga individer (honor och hannar) och könsmogna tvååriga hannar. Skillnader testades med en t-test. Vandringsaktivitet uttrycks som ett index där varje individs aktivitet anges som procentuell andel varv simmade i vandringsbassängen per bassäng och omgång.

Andelen könsmogna tvååriga hannar var inte kopplat till någon särskild storleksfraktion (figur 26). Tvååriga laxhannar som blev könsmogna under juni och juli var relativt jämt fördelade över alla storleksklasser.



Figur 26. Histogram över längdfördelningen hos omogna fiskar (honor och hannar) och köns mogna hannar från mitten av juni till mitten av juli.

Tvååriga hannar som utvecklade köns mognad under försommaren hade i april en högre konditionsfaktor än honor och hannar som förblev omogna (tabell 3). Skillnaden i konditionsfaktor var ännu större i juni och juli. Även tillväxten mellan märktillfället i april och det tillfälle de testades i vandringsbassängen och köns mognadsstatus senare bestämdes (juni-juli), skilde sig tydligt; medan honor och omogna hannar knappt växte något alls uppvisade köns mogna hannar en viss tillväxt (tabell 3). Tydliga skillnader i konditionsfaktor kunde observeras redan i februari mellan öringshannar som utvecklade köns mognad och omogen fisk (Alanärä m fl. 2018). Detta pekar på att köns mognaden hade initierats redan under föregående höst eftersom skillnaderna i konditionsfaktor kunde mätas vid märktillfället under våren innan tillväxtsåsongen startade (låg vattentemperatur) och att den senare skillnaden i tillväxttakt verkade sammanfalla med köns mognadsstatus.

Tabell 3. Konditionsfaktor och tillväxthastighet under maj till juli hos tvåårig lax i Norrfors kompensationsodling. Anova test där skilda bokstäver indikerar signifikans mellan kategorier.

Faktor	Honor	Omogna hannar	Köns mogna hannar	F	P
Konditionsfaktor i april	1,06 ± 0,02 ^b	1,07 ± 0,04 ^b	1,12 ± 0,02 ^a	8,62	0,002
Konditionsfaktor i juni/juli	1,00 ± 0,02 ^b	1,00 ± 0,07 ^b	1,09 ± 0,02 ^a	13,31	<0,001
Tillväxthastighet (%/dygn)	0,00 ± 0,06 ^b	0,04 ± 0,11 ^b	0,18 ± 0,10 ^a	8,43	0,002

Att andelen köns mogna hannar bland tvåårig smolt är hög är inte förvånande. Enligt teorin som beskrivits ovan i detta stycke så initieras köns mognaden under hösten året innan de sätts ut som smolt. Eftersom fisken under andra sommaren i odling normalt har mer eller mindre obegränsade mängder foder så ges förutsättningar för god tillväxt och inlagring av fett. Rent teoretiskt ger detta alla hannar möjlighet att kunna utveckla köns mognad. Varför inte alla hannar utvecklar köns mognad är dock oklart. Det kan vara kopplat till den gen som beskrivs ovan, vilket i så fall innebär att hannar har olika stor benägenhet att

utveckla tidig könsmognad. Det är viktigt att notera att inga tvååriga honor påträffades med utvecklade gonader i studien, vilket visar att honor har en annan strategi för könsmognad jämfört med hannar.

Hur påverkar könsmognaden beteendet hos laxhannar? Vi kan se i figur 24 att de i vandringsbassänger uppvisade ett nedströmsriktat vandringsbeteende om än i lägre omfattning jämfört med omogna individer. Huruvida de vandrar till havet eller stannar i älven efter utsättning är i dagsläget okänt. Bland de laxar som PIT-tag märktes 2012 och 2013 var andelen som registrerades uppströms i Norrfors fisktrappa en viss tid efter utsättning i genomsnitt 0,27%. I slutet av maj 2019 sattes 5000 tvååriga laxsmolt ut längst upp i Norrfors fisktrappa. Efter några dagar tömdes fisktrappan på vatten i syfte att få ut fisk som stannat. Det var ett hundratal kvar och bland dessa dominerade fisk med gul-grön färg, vilket indikerade att det var könsmogna hannar som inte var motiverade att vandra.

Som beskrivits ovan så kan könsmognadsprocessen inhiberas om födosituationen under vår och försommar är dålig. Vi vet att tillgången på föda troligen är begränsad under första tiden efter utsättning (figur 4), vilket kan leda till att könsmognadsprocessen stoppas upp. Om tillväxten sedan är god under sensommar och höst, kan könsmognadsprocessen starta upp igen. Då blir hannarna istället könsmogna året efter och återvänder från havet som grills efter en havsvinter.

Vid god tillväxt redan från början i havet finns förutsättningar att hannarna utvecklar könsmognad och återvänder till älven efter en sommar i havet. I den engelska terminologin kallas dessa "jacks". Bland de PIT-tag märkningar som genomförts på kompensationsodlad lax i Norrfors sedan 2011 är det endast några enstaka individer som återvänt som jacks. I en finsk studie på odlad tvåårig laxsmolt återvandra dock 11% av hannarna efter en sommar i havet (Orell m fl. 2017). Vid god födotillgång under första tiden i älven/havet kan vi förvänta hos en högre andel jacks.

10.4 STRATEGI FÖR ATT REDUCERA KÖNSMOGNAD

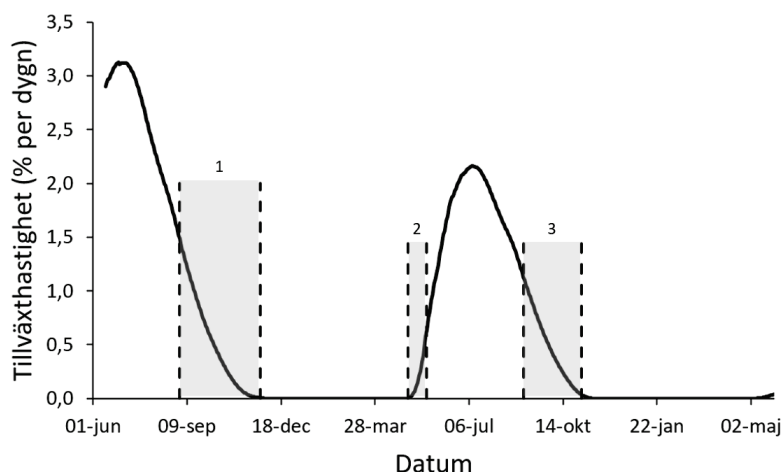
Teoretiskt kan könsmognadsprocessen hos hannar hindras att starta om energiintaget och tillväxten reduceras under hösten (vid initiering av könsmognad) eller stoppas upp under våren (vid verifiering av processen). Energiintaget kan reduceras på två sätt; antingen via reducerade fodermängder eller via lägre energiinnehåll i fodret. Reducerade fodermängder leder ofta till en ökad konkurrens om födan och ökade interaktioner mellan fiskar, vilket vanligen leder till fenskador (Alanärä m fl. 2014; Persson & Alanärä 2014). Vid foderreduktion är ett alternativ att använda ett foder med lågt energiinnehåll (låg fettmängd) (Alanärä m fl. 2014). Givet att man vill ge fisken ett reducerat energiintag under en period så ger ett lågenergifoder en större fodermängd, vilket i sin tur ökar mättnadskänslan och minskar interaktioner mellan fiskar. Troligen är en kombination av foderreduktion och foder med lågt energiinnehåll den bästa lösningen (Vainikka m fl. 2012; Norrgård m fl. 2014).

Tre kritiska perioder kan identifieras i syfte att reducera tidig könsmognad hos hannar via reducerat energiintag. Den första inträffar vid slutet av den första

sommaren i odling, någon gång mellan mitten av augusti och mitten av september (figur 27). Troligen behöver reduktionen pågå fram till vintern. Tyvärr finns det inte några experimentella studier på detta men enligt teorin av Thorpe m fl. (1998) så initieras könsognadsprocessen under denna period. Den andra perioden inträffar på våren när fisken är ett år och när vattentemperaturen börjar öka efter vintern (figur 27). Experimentella studier på odlad lax har visat att andelen köns mogna individer kan reduceras om fisken ges ett begränsat energiintag under denna period (Berglund 1995; Vainikka m fl. 2012). Den tredje perioden infaller efter den andra sommaren på samma sätt som efter den första sommaren i odling (figur 27). Start under mitten av augusti till mitten av september och avslut till vintern.

De två första perioderna kommer att ge effekt på andelen könsognad under hösten när fisken är 1+ år. Den tredje perioden kommer att bidra till att andelen hannar som utvecklar könsognad bland de som senare sätts ut som tvåårig smolt reduceras.

Nivån på reduktionen av energiintag och längden på de tre perioderna är dock dåligt studerade och mer forskning behövs för att optimera strategin. Foder med lågt energiinnehåll är också en relativt oprövad metod. En konsekvens av reduktion av energiintag under den första hösten i odling kan bli att andelen ettårig smolt minskar. Dessutom kan tillämpning av alla tre perioder resultera i att tvåårig smolt blir mindre och därmed får sämre havsöverlevnad. Det är således en svår balansgång mellan att optimera tillväxt och reducera könsognad.



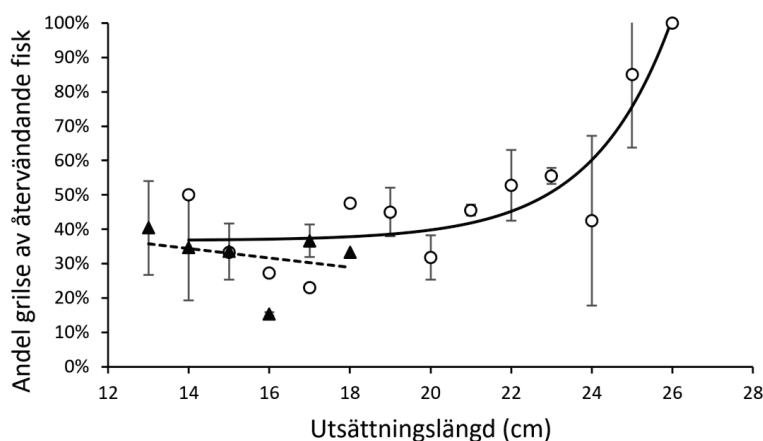
Figur 27. Schematisk bild över en foderstrategi för att minska andelen köns mogna hannar. Heldragen linje anger den tvååriga laxens tillväxthastighet vid olika tider på året. Streckade "boxar" visar tre tidsperioder för reducerat energiintag.

10.5 KÖNSMOGNAD I HAVET

Data på PIT-tag märkt återvandrande fisk visade på ett positivt samband mellan smoltstorlek och andel grills (figur 28). Ju större smolten var desto större sannolikhet att de återvände som grills. Andelen grills bland vild smolt påverkades inte av storleken (figur 28) och andelen grills bland vild fisk var ungefär densamma som andelen grills för odlad fisk i de mindre storleksklasserna. En högre andel grills bland odlad fisk har även visats i flera andra studier (Jonsson

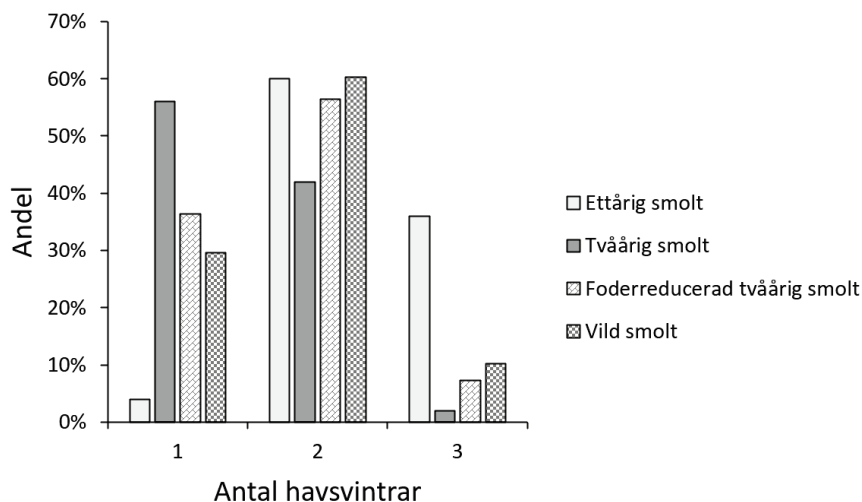
m fl., 2003; Petersson m fl. 1996; Kallio-Nyberg & Koljonen 1997; McGinnity m fl. 1997; Kallio-Nyberg m fl. 2011; 2015). Kallio-Nyberg m fl. (2015) visade att kompensationsodlad lax från Simonjoki hade 1,6 gånger högre andel grills (60%) jämfört med vild lax från Torneälven (45%).

Andelen lax som blir könsmogen efter en vinter i havet (grills) är positivt korrelerad med tillväxten under sensommar och höst året innan ((Friedland & Haas 1996; Jonsson m fl. 2012; Piou m fl. 2015). Individer som blir könsmogna som grills har också en högre energistatus ett år före lek jämfört med omogna individer (Jonsson m fl. 2012). Den storlekseffekt man ser i figur 27 kan vara kopplad att större post-smolt har ett bättre nyttjande av tillgängliga födoresurser i havet och därmed bättre tillväxt (Salminen m fl., 2001), speciellt under sensommar och höst när de övergår till en fiskdiet. Som tidigare diskuterats inverkar även tidigare könsmognad i odlingen på andelen återvandrande grills.



Figur 28. Andel grills av tvåårig odlad smolt som återvänder från havet uppdelat på kroppsstorlek som smolt (Vita cirklar och heldragen linje). Data från PIT-tag märkt fisk under åren 2011–2012. Streckad linje anger andel grills för olika storleksklasser av vild smolt (svarta trianglar). Data på vild smolt är insamlat inom EU:s datainsamlingsförordning, av institutionen för akvatiska resurser, SLU, på uppdrag av Havs- och Vattenmyndigheten.

Andelen fisk som återvandrade från havet för lek efter olika antal havsvintrar påverkades starkt av smoltens odlingsbakgrund. Ettårig smolt gav väldigt få grills men en relativt hög andel återvandrande fisk med tre havsvintrar (figur 29). Normalt producerad tvåårig smolt uppvisade det omvända mönstret; hög andel grills men mycket få individer med tre havsvintrar. Tvåårig smolt som foderreducerats under det andra året i odling uppvisade en fördelning av återvandrande fisk som liknade den vilda laxen (figur 29).



Figur 29. Fördelning av återvandrande lax med olika havsålder till Norrforss fisktrappa. Den tvååriga smolten bestod av två grupper; en normalt producerad och en med moderat foderbegränsning under andra året i odling. Data från PIT-tag märkt fisk från 2011 och 2012 (Alanärä m fl. 2017)

Det vi gör i odlingen påverkar således laxens livshistoria med avseende på hur lång den stannar i havet innan de återvänder för lek i älven. I detta fall handlar det om gener som styr utvecklingen av könsmognad och hur initieringen av denna påverkas av fiskens tillväxt och energistatus. Detta gäller främst laxhannar, men det går inte att utesluta att även tid för könsmognad hos honor kan påverkas av odlingsfasen (Thorpe m fl. 1998). Tyvärr kan vi i dagsläget inte könsbestämma PIT-tag märkt fisk som återvänder till Norrforss fisktrappa, vilket är nödvändigt för att kunna identifiera skillnader i tid för könsmognad mellan kön.

Hos tvåårig öring dominerade två (48%) eller tre (40%) havsvintrar, medan grills (9%) och fisk med fyra havsvintrar (3%) var relativt få (data från 2013–2017, driftmärkning Norrforss kompensationsodling).

11 Smoltifiering

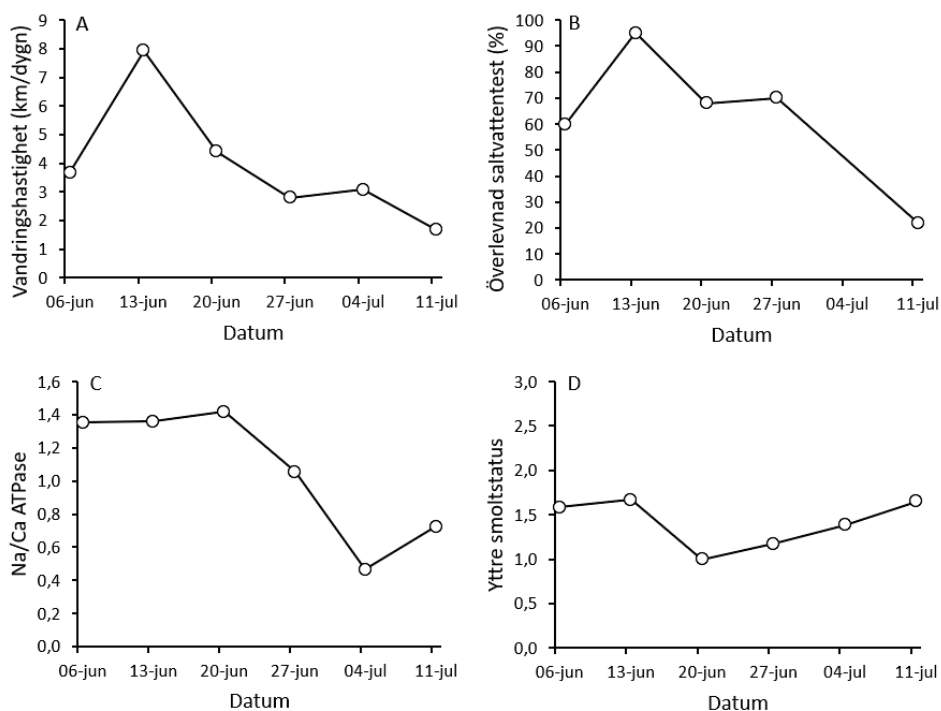
Visuell bedömning av yttre smoltkaraktärer används ofta för att uppskatta andelen smolt i en besättning. Sambandet mellan yttre smoltstatus⁴ och smoltvandring är dock förvånansvärt lite studerat. I en studie på laxsmolt i Norge kunde man inte hitta något samband mellan olika grad av yttre smoltstatus och överlevnad i havet (Staurnes m fl. 1993). Liknande resultat erhöles av Vehanen m fl. (1993) i en finsk studie på Carlinmärkt smolt. Virtanen m fl. (1991) menade att silvrighet eller smoltliknande utseende inte var ett tillräckligt känsligt mått för att identifiera olika stadier i smoltifieringsprocessen eller för att identifiera optimal utsättningstid. Studier i två svenska kompensationsodlingar visade att det inte fanns något samband mellan yttre smoltstatus och fysiologiska parametrar (ATPase⁵ och saltvattenstolerans⁶) i en av odlingarna, medan den andra odlingen uppvisade ett tydligt samband mellan ATPase aktivitet i gälarna och yttre smoltstatus (Alanära m fl. 2014).

I en studie på ettårig laxsmolt i Norrfors kompensationsodling uppvisade vandringshastighet, överlevnad i saltvattenstest och ATPase aktivitet i gälarna god korrelation (figur 30). Den yttre smoltstatusen däremot var ungefär lika under hela försöksperioden och korrelerade dåligt med de övriga parametrarna.

⁴ För att skatta smoltifieringsgraden kan man skatta fiskens yttre smoltkaraktär utifrån ett färgindex med en 4-gradig skala (Staurnes m fl. 1993). Klass 0 representerar en fisk som ej påbörjat sin smoltifiering, d v s med tydliga stirrfläckar och utan silvrig färg. Klass 1 är fiskar som har påbörjat smoltifieringen med viss silvrig färg men som fortfarande har tydliga stirrfläckar på sidorna. Klass 2 är fiskar som är mer silvriga, har diffusa stirrfläckar och fenkanter som börjar bli mörkare. Klass 3 är fiskar som är fullt silvriga, stirrfläckarna syns inte längre, samt fenkanterna och ryggen är mörka.

⁵ Under smoltifiering ökar enzymaktiviteten av Na⁺/K⁺-ATPas i gälarna för att laxsmolten ska kunna upprätthålla sin saltbalans när den vandrar från sötvatten till saltvatten. Aktivitetsökningen av Na⁺/K⁺-ATPas anses vara en viktig fysiologisk parameter som visar grad av smoltifiering och gälprover togs för att testa Na⁺/K⁺-ATPas-aktiviteten i gälarna enligt metod av McCormick (1993).

⁶ Ett tecken på att smolten fysiologiskt är anpassad för utvandring är att den överlever en längre tid i vatten med höga saltkoncentrationer motsvarande havsvatten (30‰). Denna förmåga testades med hjälp av ett saltvattenstest där fisken överfördes direkt från sötvatten till saltvatten varefter dödligheten noterades över en fyradagarsperiod (Blackburn & Clarke 1987).



Figur 30. (A) Vandringshastighet i seminaurella vandringsbassänger. (B) Andel överlevande ettårig smolt efter fyra dagar i saltvatten (30 %). (C) Enzymaktiviten av Na⁺/K⁺-ATPase i gälarna. (D) Yttre smoltstatus utifrån ett färgindex med en 4-gradig skala. Studien genomfördes 2012 i Norrfors kompensationsodling (Alanära m fl. 2014).

I tabell 3 visas resultat på ettårig och tvåårig lax- respektive öring smolt baserat på deras yttre smoltstatus. En förenklad uppdelning har gjorts där klass 0 och 1 enligt skalan klassas som "juvenil" fisk och klass 2 och 3 som smolt (se tidigare fotnot för skala). En juvenil fisk enligt denna klassificering har tydliga stirrfläckar och saknar silvrighet, medan smolt är silvrig och saknar eller har vaga stirrfläckar. För tvåårig fisk klassades alla som smolt.

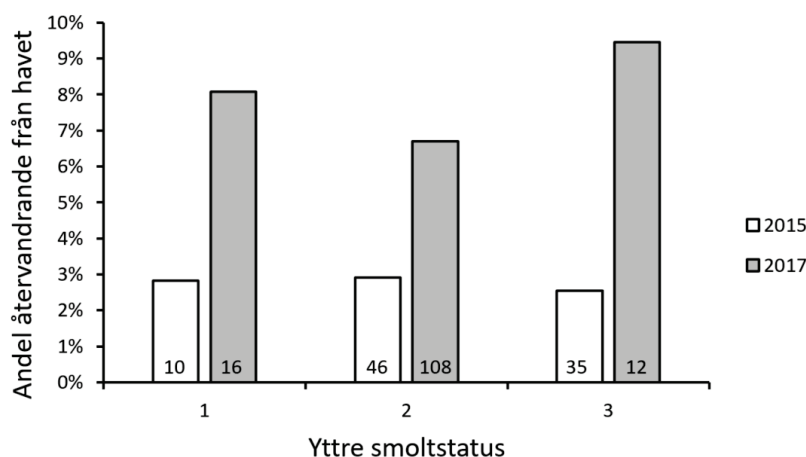
Tabell 3. Längd vid smoltvandring, vandringsindex i vandringsbassänger, andel individer som lämnar utsättningsbäcken, samt tid att lämna bäcken hos lax och öring med olika yttre smoltstatus (smoltlikt utseende) där juvenil fisk motsvarar klass 0–1 och smolt i klass 2–3. Data från Alanära m fl. (2021). Skillnader testades med en Anova och olika bokstäver indikerar signifikanta skillnader mellan kategorier av smolt. Vandringsaktivitet uttrycks som ett index där varje individs aktivitet anges som procentuell andel varv simmade i vandringsbassängen per bassäng och omgång.

Art / ålder	Smoltlikt utseende	Längd (cm)	Vandringsindex	Andel som lämnar bäcken (%)	Tid att lämna bäcken (tim)
Lax 1 år	Juvenil	11,7 ± 1,1 ^c	5,1 ± 2,0	36 ± 17 ^b	6,8 ± 2,3
Lax 1 år	Smolt	13,1 ± 0,8 ^b	5,0 ± 1,5	36 ± 15 ^b	5,6 ± 2,6
Lax 2 år	Smolt	19,9 ± 0,1 ^a	*	73 ± 14 ^a	4,3 ± 1,7
Test		P < 0,001	P = 0,921	P = 0,004	P = 0,231
Öring 1 år	Juvenil	12,9 ± 0,6 ^c	4,1 ± 0,4	13 ± 10 ^b	98,6 ± 80,4
Öring 1 år	Smolt	14,4 ± 1,0 ^b	4,0 ± 0,4	15 ± 6 ^b	87,4 ± 105,6
Öring 2 år	Smolt	21,5 ± 0,2 ^a	4,4 ± 0,3	61 ± 22 ^a	11,9 ± 7,3
Test		P < 0,001	P = 0,293	P < 0,001	P = 0,173

*Tvåårig laxsmolt ingick inte i försöket med vandringsbassänger.

Vandringsaktiviteten i vandringsbassänger skiljde sig inte mellan olika kategorier av fisk. Lax och öring med juvenilt utseende vandrade lika aktivt som de med smoltlikt utseende (tabell 3). Efter att vandring testats i vandringsbassängerna, sattes fisken ut i en bäck som mynnar i Umeälven och fiskens vandringsbeteende studerades med hjälp av PIT-tag antenner (se tidigare fotnot). En signifikant större andel tvåårig lax- och öringsmolt lämnade bäcken jämfört med ettårig fisk, men bland ettårig fisk var det ingen skillnad mellan de som klassades som juvenila (klass 0 och 1) och de som klassades som smolt (klass 2 och 3) (tabell 3). Resultaten visar att ettårig fisk i större utsträckning än tvåårig fisk stannar i bäcken och att de därigenom är mer utsatta för predation efter utsättning. Som tidigare beskrivits finns relativt mycket mås och trut i området kring bäcken. Tiden det tog att vandra ut ur bäcken och nå älven var kortare för lax än för öring men det skiljde sig inte mellan kategorierna av fisk, varken för lax eller öring.

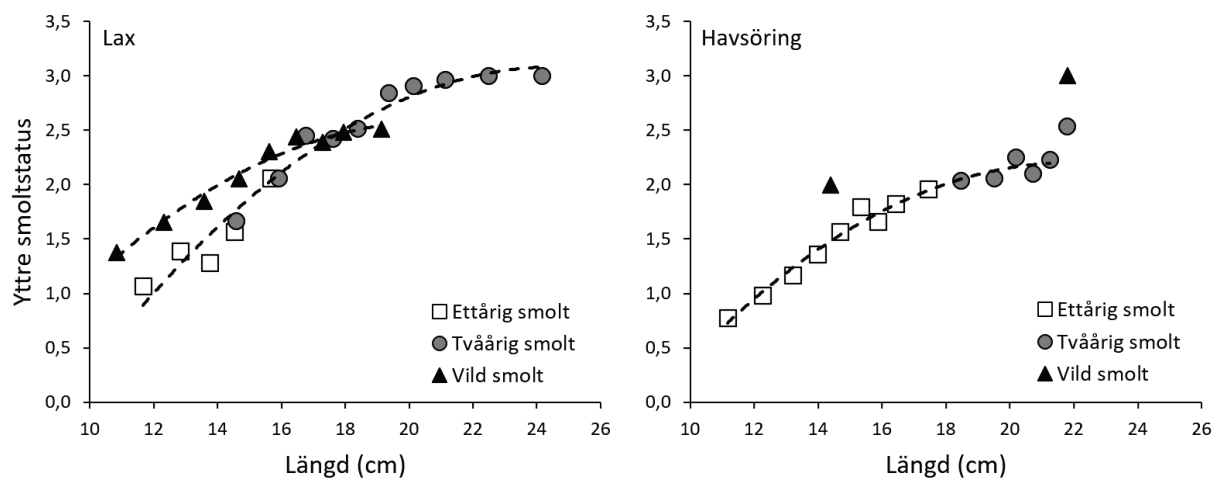
Tyvär saknas uppgifter på yttre smoltstatus hos odlad fisk som PIT-tag märkts i syfte att följa upp havsöverlevnad, vilket hade varit den ultimata testen på betydelsen av yttre smoltstatus. Sedan 2015 har dock vild smolt som fångats och märks i smoltfångstanläggningen vid Stornorrfor fiskpassage kategoriserats efter den fyrgradiga smoltstatusskalan. För de två år där data finns tillgängligt så hade den yttre smoltstatusen ingen inverkan på havsöverlevnad och återvandring till hemälven (figur 31). Merparten av fisk (50–80%) var klassade att ha en smoltstatus på 2.



Figur 31. Andel återvandrande vild smolt med olika yttre smoltstatus från Vindelälven baserat på utvandring åren 2015 och 2017. Under 2016 märktes ingen fisk. Antal återvändande individer anges i basen av varje stapel. Data är insamlat inom EU:s databasinsamlingsförordning, av institutionen för akvatiska resurser, SLU, på uppdrag av Havs- och Vattenmyndigheten.

Den yttre smoltstatusen, i form av stirrfläckar och silvrighet, var starkt positivt korrelerad med fiskens storlek hos både lax och öring (figur 32). Detta gällde för såväl odlade som vilda fiskar. Den odlade öringen låg generellt lägre i yttre smoltstatus jämfört med laxsmolt i motsvarande storlek (figur 32). Det är oklart vad detta samband mellan storlek och yttre smoltstatus betyder och vilka konsekvenser det har för smolten vid utsättning. Ett starkt positivt samband mellan smoltstorlek och yttre smoltstatus hos lax har även påvisats i andra studier (Kazakov & Koslov 1985; Vehanen m fl. 1993). Det är sannolikt inte optimalt att vara fullt smoltifierade utseendemässigt så länge fisken befinner sig i älven, vilket

kanske förklarar varför merparten av den vilda smolten klassas med smoltstatus 2. Stor tvåårig laxsmolt i klass 3 kan möjligen ses som "övermogen" med avseende på yttre smoltstatus.

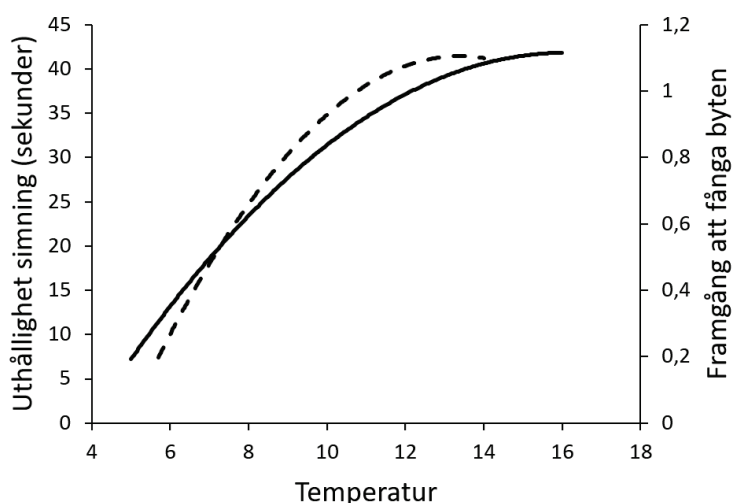


Figur 32. Samband mellan fiskens storlek och yttre smoltstatus hos lax och öring. Data på vild smolt är insamlat inom EU:s datainsamlingsförordning, av institutionen för akvatiska resurser, SLU, på uppdrag av Havs- och Vattenmyndigheten.

12 Timing för utsättning

Vattentemperaturen är en central faktor som påverkar initieringen av smoltens nedströmsvandring under våren (White 1939; Mills 1964; Österdahl 1969; Bagliniere 1976; Solomon 1978; Jonsson & Ruud-Hansen 1985; Martin m fl. 2012). Flera studier indikerar att det finns ett tröskelvärde runt 10°C för både lax och öring där merparten av fisken startar sin vandring (White 1939; Mills 1964; Österdahl 1969; Solomon 1978). En annan central faktor är vattenflödet. Flera studier på smolt har visat på en stark koppling mellan ökande vattenflöden och vandring (Berry 1932, 1933; Allen 1944; Österdahl 1969; Hesthagen and Gärnäs 1986). En studie av vild lax och öring i Norge visade på en stark korrelation mellan temperatur och flöde när det gällde timingen i smoltvandring (Harvey m fl. 2020). I samband med ökade flöden ökar vanligen grumligheten i vattnet (Davies-Colley & Smith 2001), vilket är positivt för den vandrande smolten då risken att upptäckas av predatorer minskar (Ward m fl. 2016). En bra utsättningsstrategi kan därför vara att sätta ut smolten vid ökande flöden i älven efter att tröskelvärdet för temperatur passerats (Whalen m fl. 1999).

Tröskelvärdet på ca 10°C är kopplat till laxfiskarnas fysiologi. Eftersom fiskar är kallblodiga djur så påverkas fiskens muskelfunktion negativt av temperaturer under 8–10°C. Detta påverkar deras förmåga att stå mot strömmen i rinnande vatten (Rimmer m fl. 1985; Fraser m fl., 1995; Graham m fl., 1996), att fånga byten (Elliott, 1975; Ojanguren m fl. 2001; Bailey & Alanära 2006; Watz m fl. 2012), samt att undvika predation (Cunjak 1988; Fraser m fl., 1993). Ojanguren & Brana (2000) visade att öring hade sin optimala uthållighet att simma mot en stark ström vid 16°C (figur 33). Vid temperaturer lägre än 10°C föll kapaciteten snabbt.



Figur 33. Samband mellan vattentemperatur och uthållighet hos öring att simma mot en ström av 37 cm per sekund (heldragen linje). Data från Ojanguren & Brana (2000). Samband mellan temperatur och framgång hos öring att fånga byten i strömande vatten (streckad linje). Data från Watz m fl. (2012).

Även förmågan att fånga driftande byten hos öring är starkt kopplad till temperatur (Watz m fl. 2012) och följer väl uthålligheten att simma mot strömmen (figur 33). Att starta smoltvandring vid temperaturer lägre än 8°C är kan därför

vara förenat med problem, till exempel ökad risk för predation av varmblodiga predatorer (t ex fåglar) och ökad risk för skador vid passage av strukturellt komplexa strömsträckor.

Man brukar prata om ett fysiologiskt smoltfönster när fisken är fysiologiskt redo att byta miljö från sötvatten till saltvatten. Längden på det fysiologiska smoltfönstret varierar mellan olika laxpopulationer beroende på i huvudsak den lokala temperaturen. Urke m fl. (2014) visade i en norsk studie att laxsmolt var fysiologiskt förberedda för saltvatten från mitten av maj till slutet av juni och att smoltvandringen i huvudsak skedde under denna period. I en nordamerikansk studie visade Whalen m fl. (1999) på ett kortare fönster för hög saltvattenstolerans, cirka tre veckor från slutet av april till mitten av maj. Handeland m fl. (2014) konstaterade att längden på det fysiologiska smoltfönstret är kortare vid högre vattentemperaturer, men att antalet dygnsgrader är ungefär detsamma oberoende av temperatur. Med dygnsgrader avses temperatursumman under smoltvandringensperioden. Längden på smoltfönstret har i olika studier beräknats till 300–500 dygnsgrader för laxsmolt (Stefansson m fl. 1998; McCormick m fl. 1999; Zydlewski m fl. 2005; Urke m fl. 2014). I Vindelälven låg antalet dygnsgraden på i medeltal 670 för hela smoltvandringensperioden, medan summan var avsevärt lägre i Sävarån och Rickleån (tabell 5).

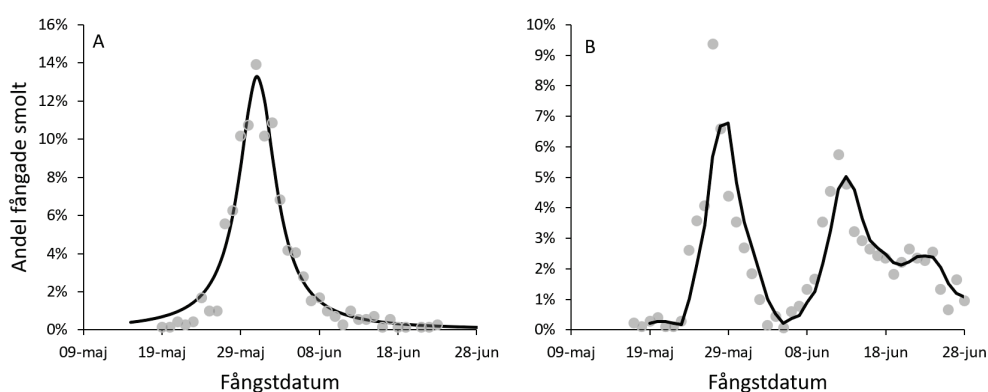
Den tvååriga smolten från Norrfors fiskodling, sätts ut i slutet av maj när flödena i älven vanligtvis stiger till följd av snösmältning. Det är också vid denna tid som en stor andel av den vilda smolten från Vindelälven vandrade ut i havet. Den största andelen laxsmolt i Vindelälven passerade de nedre delarna av älven vid i medeltal den 30 maj och vid en vattentemperatur av 10–12°C (tabell 5). Toppen i vandring varierade dock relativt mycket mellan år; från den 21 maj till den 16 juni (tabell 5). Vattenflödena under vårfloden i Vindelälven var höga (>500 m³ per s) från den 23 maj till den 21 juni (medelvärde 1979–2020, SMHI, station 2237 Granåker), vilket motsvarade den tid då merparten av laxsmolten vandrar till havet. I Vindelälven sammanfaller såldes ett högt vattenflöde med en temperatur av ca 10°C. I Vindelälven var det också under vissa år (2012 och 2015) en andra topp i vandringen för laxsmolt från mitten till slutet av juni (figur 34).

Tabell 5. Medeldatum för topp i smoltvandring i Vindelälven (2010–2020), Sävarån (2006–2013) och Rickleån (2014–2017), samt tidigaste och senaste topp i vandring olika år, antal dygnsgrader (± SD) och medeltemperatur vid topp i vandring. Toppen i vandring har modellerats med hjälp av en Lorentzian peak funktion. Data är insamlat inom EU:s datainsamlingsförordning, av institutionen för akvatiska resurser, SLU, på uppdrag av Havs- och Vattenmyndigheten.

Vattendrag/art	Medeldatum	Tidigaste datum	Senaste datum	Dygnsgrader	Temperatur (°C)
Vindelälven					
Lax	30 maj	21 maj	16 juni	670 ± 55	10,4
Sävarån					
Lax	27 maj	21 maj	2 juni	442 ± 98	12,8
Öring	27 maj	20 maj	3 juni	445 ± 110	12,4
Rickleån					
Lax	29 maj	22 maj	9 juni	464 ± 82	11,2
Öring	29 maj	22 maj	6 juni	369 ± 81	10,9

I skogsälvarna Sävarån och Rickleån var det en tydlig topp i smoltvandringen under alla studerade år och den inföll i slutet av maj (figur 34; tabell 5). I dessa två

mindre vattendrag var skillnaden i tidpunkt för toppen i vandring liten mellan år. Även här infaller toppen i vandringen vid en temperatur strax över 10°C och det var små skillnader mellan lax och öring. Harvey m fl. (2020) visade att smoltvandringen hos lax och öring i Guddalselva, Norge var mycket synkroniserad och att de reagerade på förändringar i flöde och temperatur på samma sätt. Vårfloden i Sävarån startar i mitten av april och nådde vanligen sitt högsta flöde i början av maj (medelvärde 1979–2020, SMHI, station 2236, Ytterträsk nedre). I genomsnitt skedde toppen i smoltvandring 23 dagar efter toppen i vattenflöde för både lax och öring under åren 2006–2013 i Sävarån. Det är möjligt att temperaturen var för låg när vattenflödet börjar öka och att lax och öring inväntade en bättre temperatur mot slutet av maj.

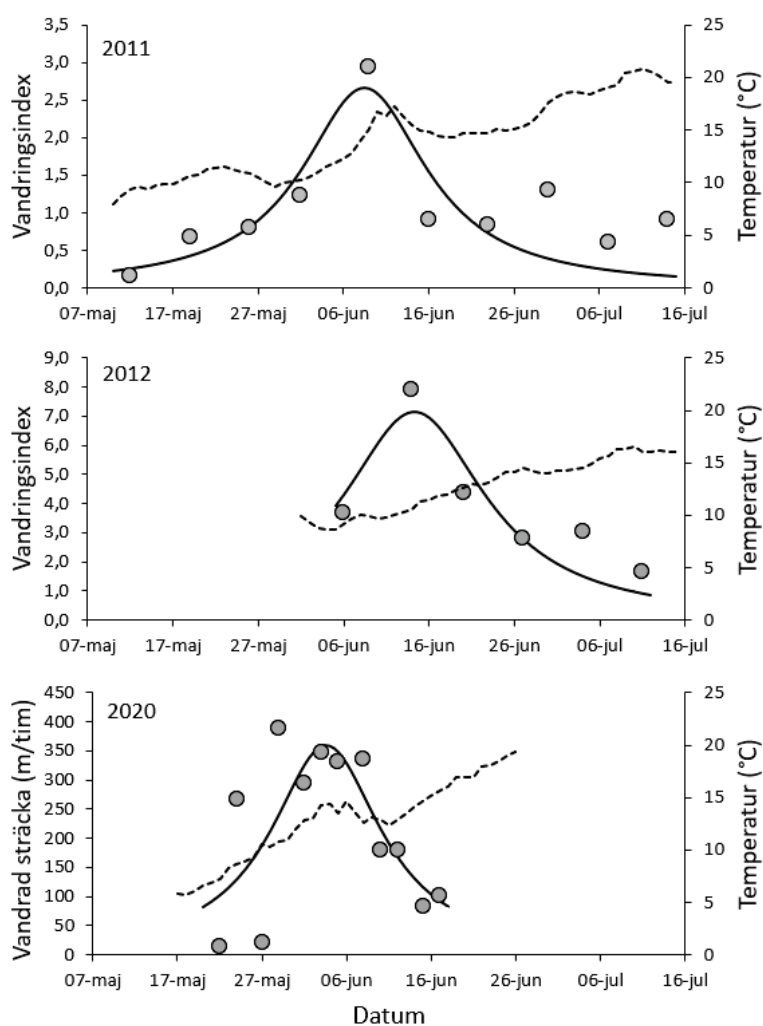


Figur 34. (A) Exempel på en enkel topp i smoltvandring från Sävarån 2008. Helden linje anger en Lorentzian peak funktion (B) Exempel på två toppar i smoltvandring från Vindelälven 2012 (Alanärä m fl. 2017). Notera att vissa data i Vindelälven är simulerade under perioden när smoltfällan var stängd på grund av höga vattenflöden. Helden linjen anger ett glidande medelvärde per 3 dygn. Data är insamlat inom EU:s datainsamlingsförordning, av institutionen för akvatiska resurser, SLU, på uppdrag av Havs- och Vattenmyndigheten.

I figur 35 visas odlad ettårig laxsmolts vandring i semi-naturella vandringsbassänger under vår och försommar vid tre olika år. Under 2011 kunde en tydlig topp i vandringen observeras runt den 9 juni och vid en vattentemperatur av 15°C. Vattentemperaturen detta år nådde 10°C redan vid den 18 maj. Året efter, 2012, inföll toppen i vandring vid den 14 juni och vattentemperaturen vid den tiden var 10,5°C (figur 35). Under 2020 kunde en längre period med hög vandringsaktivitet observeras mellan den 29 maj och den 8 juni (figur 35). Vattentemperaturen under den perioden startade vid 10,8°C och låg i medeltal på 13°C. För två av tre år sammanföll således en ökad vandringsaktivitet med när vattentemperaturen nådde 10°C. Det tredje året, 2011, skedde uppvärmningen av vattnet tidigt och långt före toppen i vandring. Det är möjligt att fisken inte var vandringsmogen vid den tidpunkten. Gemensamt för alla tre år var att vandringsaktiviteten drastiskt minskade efter toppen i vandring, vilket kan indikera att den optimala tidsperioden för utsättning hade passerats. Alanärä m fl. (2014) visade att Na⁺/K⁺-ATPas-aktiviteten i gälarna och överlevnad i en saltvattenstest var hög i mitten av juni hos ettårig smolt, men nivån på de två smoltindikatorerna minskade drastiskt mot slutet av juni och början på juli.

Under 2019 genomfördes en vandringsstudie på ettårig öring i vandringsbassänger och i en bäck. Öringen uppvisade då en tydlig topp i vandrigen i mitten av juni vid en vattentemperatur av 15°C (Alanärä m fl. 2021). Öringen svarade dock inte med en hög aktivitet under de första utsättningsomgångarna i slutet av maj när vattentemperaturen nådde 10°C.

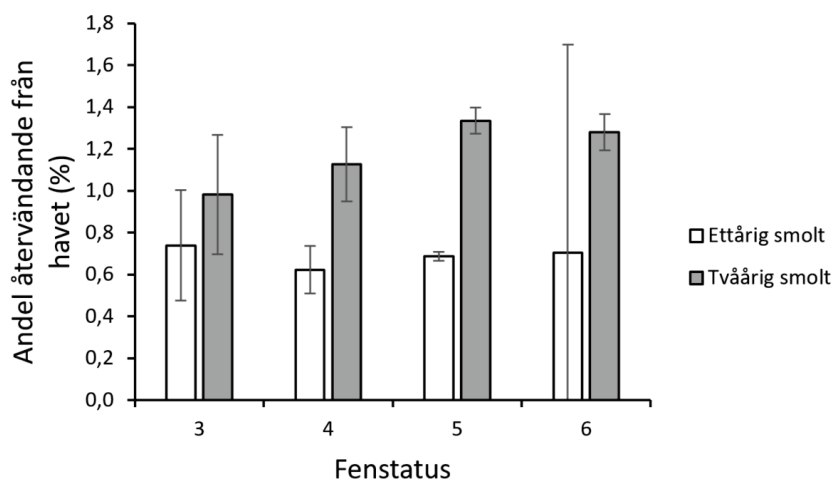
Tvåårig lax ingick i studien från 2011. Generellt uppvisade tvåårig lax en högre vandringsaktivitet under en längre period än ettårig fisk (Alanärä m fl. 2014). Tvåårig öring sattes ut i vandringsbassänger och i en bäck från den 23 maj till den 8 juni 2019 och vandringsaktiviteten var hög under hela perioden vid en medeltemperatur av 12°C (Alanärä m fl. 2021).



Figur 35. Vandringsaktiviteten hos ettårig laxsmolt under 2011, 2012 och 2020. Smoltens simaktivitet studerades i vandringsbassänger i Norrfors kompensationsodling. För 2011 och 2012 uttrycks vandringsaktivitet som ett index där varje individs aktivitet anges som procentuell andel varv simmade i vandringsbassängen per bassäng och omgång. Streckad linje anger vattentemperatur. Data från Alanärä m fl. (2014 & 2021). Helledragen linje anger en Lorentzian peak model funktion anpassad till data.

13 Fenskador

Skillnader i laxsmoltens fenstatus⁷ vid utsättningen påverkade inte havsöverlevnaden (figur 36). Den stora merparten av smolten från Norrfors kompensationsodling hade klass 1 eller klass 2 skador på bröst-, rygg- och stjärtfenor, vilket gav en samlade fenstatus som inte var högre än 6 (se fotnot). Fördelningen av skador på olika fenor var relativt jämt fördelad. En klass 1 skada motsvarar en mer eller mindre intakt fena, medan en klass 2 skada innebär att upp till 50 % av fenan saknas. En mycket liten andel smolt hade klass 3 skador där skador på ryggfenan ligger något högre än de övriga fenorna. Baserat på över 40 års data på Carlin-märkt kompensationsodlad fisk från Dalälven, visade Petersson m fl. (2013) att lax med skador på ryggfenan ofta hade någon annan typ av skada och att detta tillsammans ledde till en lägre havsöverlevnad än för fisk utan skador. En liknande sammanställning över kompensationsodlad Carlin-märkt lax i Finland fann dock inget samband mellan fenskador och försämrade havsöverlevnad (Kallio-Nyberg m fl. 2009). Vehanen m fl. (1993) visade att en mindre grad av fenskador inte påverkade havsöverlevnaden. Sannolikt är det så att fenskadorna måste vara av klass 3 för att det skall inverka så kraftigt på fiskens manöver- och simförmåga att det blir mätbara effekter på havsöverlevnad.



Figur 36. Andel smolt som återvänder som vuxna från havet baserat på vilken fenstatus smolten hade i samband med PIT-tag märkning i mars-april innan utsättning. Vita staplar ettårig smolt och grå staplar tvåårig smolt. Data från smoltmärkning med PIT-tags under 2011–2013. På grund av låg återvandring av ettårig smolt 2013 utgår dessa fiskar i analysen.

⁷ Graden av fenskador bedömdes efter en skala framtagen av Hoyle m fl. (2007). Den bygger på fotografier av skador på regnbåge och är uppdelad i sex klasser där 0 är en fullständigt intakt fena utan skador och 5 innebär att fenan mer eller mindre saknas (se Alanära m fl. 2014 för bilder). Här har skalan förenklats till tre klasser där:

1. Representerade en intakt eller marginellt skadad fena ("Hoyle-skala" 0 & 1)
2. Innebar att upp till 50 % av fenan saknades (2 & 3)
3. Innebar att mer än 50 % av fenan saknades (4 & 5)

För att skatta den samlade effekten av fenstatus på havsöverlevnad skapades ett index där värdet för respektive fena summerades ihop. En fisk med klass 1 på samtliga fenor fick fenindex 3 och en fisk med klass 3 skador på samtliga fenor fick fenindex 9.

14 Litteratur

- Alanärä, A., McCallum, E. & Persson, L. (2021). *Hur stor behöver en ettårig öring eller lax vara? Förslag till en strategi för att sortera ut ensomrig fisk på hösten som blir smolt till våren*. Energiforsk, rapport 2021: 722.
- Alanärä, A., Rask, J. & Persson, L. (2017). *Uppföljning av återvandrande lax*. Energiforsk, rapport 2017: 456.
- Alanärä, A., Schmitz, M. & Persson, L. (2014). *Funktionella metoder för odling av fysiologiskt naturanpassad laxsmolt*. Elforsk rapport 14:02.
- Alanärä, A., Shry, S., Hägglund, J. & Hellström, G. (2018). *Påverkar hunger och energistatus öringens vilja att vandra till havet?* Energiforsk, rapport 2018:517.
- Allen, K.R. (1944). *Studies on the biology of the early stages of the salmon (Salmo salar)*. 4. The smolt migration in the Thurso River in 1939. *J. Anim. Ecol.* 13: 63–85.
- Baglinière, J.-L. & Maisse, G. (1985). *Precocious maturation and smoltification in wild Atlantic salmon in the Armorican massif, France*. *Aquaculture*, 45(1), 249–263. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(85\)90274-1](https://doi.org/10.1016/0044-8486(85)90274-1)
- Bailey, J. & Alanärä, A. (2006). *Effect of feed portion size on growth of rainbow trout, Oncorhynchus mykiss (Walbaum), reared at different temperatures*. *Aquaculture*, 253: 728–730.
- Barson, N.J. et al. (2015). *Sex-dependent dominance at a single locus maintains variation in age at maturity in salmon*. *Nature*, doi:10.1038/nature16062.
- Berglund, I. (1995). *Effects of size and spring growth on sexual maturation in 1+ Atlantic salmon (Salmo salar) male parr: interactions with smoltification*. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, Vol.52(12):.2682-2694.
- Berglund, I., Hansen, L.P., Lundqvist, H., Jonsson, B., Eriksson, T., Thorpe, J.E. & Eriksson, L.-O. (1991). *Effects of elevated winter temperature on seawater adaptability, sexual rematuration, and downstream migratory behaviour in mature male Atlantic salmon parr (Salmo salar)*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 1041-1047.
- Berglund, I., Mayer, I. & Borg, B. (1992). *Effects of sexual maturation, castration, and androgen implants on growth in one- and two-year-old parr in a Baltic Atlantic salmon (Salmo salar L.) stock*. *Journal of Fish Biology* 40:281–292.
- Berry, J. (1932). *Report of an investigation of the migrations of smolts in the river Tay during spring, 1931*. *Fish. Scot. Salmon Fish.* 6: 1–21.

- Berry, J. (1933). *Notes on the migration of salmon smolts from Loch Ness, summer 1932*. Fish. Scot. Salmon Fish. 1: 1–12.
- Bjerknes, V., Duston, J., Knox, D. & Harmon, P. (1992). *Importance of body size for acclimation of underyearling Atlantic salmon parr (salmo salar L.) to seawater*. Aquaculture 104; 357–366
- Blackburn, J. & Clarke, W. C. (1987). *Revised procedure for a 24 hour seawater challenge test to measure seawater adaptability of juvenile salmonids*. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences 1515, 1-35.
- Boel, M., Aarestrup, K., Baktoft, H., Larsen, T., Søndergaard Madsen, S., Malte, H., et al. (2014). *The physiological basis of the migration continuum in brown trout (Salmo trutta)*. Physiol. Biochem. Zool. 87, 334–345. doi: 10.1086/674869
- Bohlin, T., Dellefors, C. & Faremo, U. (1993). *Optimal time and size for smolt migration in wild sea trout (Salmo trutta)*. Can J Fish Aquat Sci 50:224–232.
- Bohlin, T., Dellefors, C. & Faremo, U. (1994) *Probability of first sexual maturation of male parr in wild sea-run brown trout (Salmo trutta) depends on condition factor 1 yr in advance*. Can. J. Fish. Aquatic Sci. 51, 1920-1926.
- Boström, M.K., Lunneryd, S-G., Karlsson, L. & Ragnarsson, B. (2009). *Cormorant impact on trout (Salmo trutta) and salmon (Salmo salar) migrating from the river Dalälven emerging in the Baltic Sea*. Fisheries Research 98: 16–21.
- Caldarone, E. M., MacLean, S. A. & Sharack, B. (2012). *Evaluation of bioelectrical impedance analysis and Fulton's condition factor as nonlethal techniques for estimating short-term responses in postsmolt Atlantic salmon (Salmo salar) to food availability*. Fishery Bulletin 110, 257–270.
- Carlin, B. (1953). *Laxen och utbyggnaden av våra norrländska älvar*. Vandringsfiskutredningen, meddelande nr. 11. Särtryck ur Tidskrift för hushållningssällskapet och skogsvårdsstyrelsen i Gävleborgs län, nr 3, 1953.
- Castellini, M. A. & Rea, L. D. (1992). *The biochemistry of natural fasting at its limits*. Experientia 48, 575–582.
- Cunjak, R.A., (1988). *Behaviour and microhabitat of young Atlantic salmon (Salmo salar) during winter*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 45, 2156–2160.
- Dalley, E. L., Andrews, C. W. & Green, J. M. (1983). *Precocious male Atlantic salmon parr (Salmo salar) in insular Newfoundland*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 40, 647–652.

- Davidson, J. G., Daverdin, M., Sjørnsen, A. D., Ronning, L., Arnekleiv, J. V. & Koksvik, J. I. (2014). *Does reduced feeding prior to release improve the marine migration of hatchery brown trout *Salmo trutta* smolts?* Journal of Fish Biology 85, 1992–2002.
- Davies-Colley, R. J. & Smith, D. G. (2001). *Turbidity, suspended sediment, and water clarity: A review.* Journal of the American Water Resources Association, 37, 1085–1101.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.2001.tb03624.x>
- Degerman, E., Leonardsson, K. & Lundqvist, H. (2012). *Coastal migrations, temporary use of neighbouring rivers, and growth of sea trout (*Salmo trutta*) from nine northern Baltic Sea rivers.* ICES J Mar Sci 69:971–980
- Dieperink, C., Bak, B. D., Pedersen, L.-F., Pedersen, M. I. & Pedersen, S. (2002). *Predation on Atlantic salmon and sea trout during their first days as postsmolts.* Journal of Fish Biology, 61(3), 848–852. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb00917.x>
- Elliott, J.M. (1975). *Number of meals in a day, maximum weight of food consumed in a day and maximum rate of feeding for brown trout, *Salmo trutta* L.* Freshwater Biology 5, 287–303.
- Elson, P. F. (1957). *The importance of size in the change from parr to smolt in Atlantic salmon.* Can Fish Culturist 21:1–6
- Eriksson, T., Eriksson, L.-O. & Lundqvist, H. (1987). *Adaptive flexibility in life history tactics of mature male Baltic salmon (*Salmo salar*) parr in relation to body size and environment.* Amer. Fish. Soc. Symp. 1: 236–243.
- Fleming, I.A. & Einum, S. (1997). *Experimental test of genetic divergence of farmed from wild Atlantic salmon due to domestication.* ICES J. Mar. Sci. 54, 1051–1063.
- Fraser, N.H.C., Heggenes, J., Metcalfe, N.B. & Thorpe, J.E. (1995). *Low summer temperatures cause juvenile Atlantic salmon to become nocturnal.* Canadian Journal of Zoology 73, 446–451.
- Fraser, N.-H.C., Metcalfe, N.B. & Thorpe, J.E. (1993). *Temperature-dependent switch between diurnal and nocturnal foraging in salmon.* Proceedings of the Royal Society of London. Series B 252, 135–139.
- Friedland, K. D., MacLean, J. C., Hansen, L. P., Peyronnet, A. J., Karlsson, L., Reddin, D. G., O' Maoile'idigh, N., et al. (2009). *The recruitment of Atlantic salmon in Europe.* ICES Journal of Marine Science, 66: 289–304.
- Friedland, K.D. & Haas, R. E. (1996). *Marine post-smolt growth and age at maturity of Atlantic salmon.* Journal of Fish Biology, 48: 1-15.

- Fångstam, H., Berglund, I., Sjöberg, M. & Lundqvist, H. (1993). *Effect of size and early sexual maturity on downstream migration during smolting in Baltic salmon (Salmo salar)*. J. Fish Biol. 43: 517–529.
- Garthe, S. & Hüppop, O. (1994). *Distribution of ship-following seabirds and their utilization of discards in the North Sea in summer*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 106: 1-9.
- Gavell, C. (2018). *Impact of Great cormorant (Phalacrocorax carbo sinensis) on post-smolt survival of hatchery reared salmon (Salmo salar) and sea trout (Salmo trutta)*. Master thesis 2018:18, Sveriges Lantbruksuniversitet. <https://stud.epsilon.slu.se>.
- Graham, W.D., Thorpe, J.E. & Metcalfe, N.B. (1996). *Seasonal current holding performance of juvenile Atlantic salmon in relation to temperature and smolting*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53, 80–86.
- Hansen, L. P. & Quinn, T. P. (1998). *The marine phase of Atlantic salmon (Salmo salar) life cycle, with comparison to Pacific salmon*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 55 (Suppl. 1): 104–118.
- Hansen, L.-P. (1988). *Effects of Carlin tagging and fin clipping on survival of Atlantic salmon (Salmo salar L) released as smolts*. Aquaculture 70, 391–394.
- Harvey, A.C., Glover, K.A., Wennevik, V. & Skaala, Ö. (2020). *Atlantic salmon and sea trout display synchronised smolt migration relative to linked environmental cues*. Scientific Reports, nature research, 10: 3529. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-60588-0>.
- Healey, M.C. (1982). *Timing and relative intensity of size selective mortality of juvenile chum salmon (Oncorhynchus keta) during early sea life*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 39: 952-957.
- Hedger, R. D., Martin, F., Hatin, D., Caron, F., Whoriskey, F. & Dodson, J. (2008). *Active migration of wild Atlantic salmon Salmo salar through a coastal embayment*. Marine Ecology Progress Series 355, 235–246.
- Heinimaa, S. & Erkinaro, J. (2004). *Characteristics of mature male parr in the northernmost Atlantic salmon populations*. Journal of Fish Biology 64, 219–226.
doi:10.1046/j.1095-8649.2004.00308.x
- Hesthagen, T. & Gärnäs, E. (1986). *Migration of Atlantic salmon smolts in River Orkla, central Norway in relation to management of a hydroelectric station*. N. Am. J. Fish. Manage. 6: 376–382.

- Hoyle, I., Oidtmann, B., Ellis, T., Turnbull, J., North, B., Nikolaidis, J. & Knowles, T. G. (2007). *A validated macroscopic key to assess fin damage in farmed rainbow trout (Oncorhynchus mykiss)*. *Aquaculture* 270, 142-148.
- Huntingford F. A. (2004). *Implications of domestication and rearing conditions for the behaviour of cultivated fishes*. *Journal of Fish Biology* 65 (Supplement A), 122-142.
- Hutchings, J. A. & Jones, M. E. B. (1998). *Life-history variation and growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon, Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (Suppl. 1), 22-47.
- Hyvärinen, P. & Vehanen, T. (2004). *Effect of brown trout body size on post-stocking survival and pike predation*. *Ecol. Freshwater Fish* 13, 77-84.
- ICES. (2019). *Report of the Baltic Salmon and Trout Assessment Working Group (WGBAST)*. Vol. 1, issue 23, ICES Scientific Reports. 312 pp.
- ICES. (2020). *Report of the Baltic Salmon and Trout Assessment Working Group (WGBAST)*. Vol. 2, issue 22, ICES Scientific Reports. 261 pp.
- Jepsen, N., Aarestrup, K., Okland, F. & Rasmussen, G. (1998). *Survival of radio-tagged Atlantic salmon (Salmo salar L.) and trout (Salmo trutta L.) smolts passing a reservoir during seaward migration*. *Hydrobiologia*, 372: 347-353.
- Jepsen, N., Skov, C., Pedersen, S. & Bregnballe, T. (2014). *Betydningen af prædation på danske ferskvandsfiskebestande – en oversigt med fokus på skarv*. DTU Aqua-rapport nr. 283-2014.
- Johansson, N. (1981). *General problems in Atlantic salmon rearing in Sweden*. *Ecological Bulletins*, No. 34, *Fish Gene Pools: Preservation of Genetic Resources in Relation to Wild Fish Stocks (1981)*, pp. 75-83.
- Johnsen, B. & Ugedal, O. (1989). *Feeding by hatchery-reared brown trout, Salmo trutta L. released in lakes*. *Aquaculture and Fisheries Management* 20, 97-104.
- Jokikokko, E., Kallio-Nyberg, I., Saloniemi, I. & Jutila, E. (2006). *The survival of semiwild, wild and hatchery-reared Atlantic salmon smolts of the Simojoki River in the Baltic Sea*. *J. Fish Biol.* 68, 430-442.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2005). *Lipid energy reserves influence life-history decision of Atlantic salmon (Salmo salar) and brown trout (S. trutta) in fresh water*. *Ecology of Freshwater Fish* 14: 296-301.
- Jonsson, B. (1985). *Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway*. *Transactions of American Fisheries Society* 114: 182-194.

- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2011). *Migrations. Ecology of Atlantic Salmon and Brown Trout: Habitat as a Template for Life Histories* (pp. 247–325). Netherlands: Fish and Fisheries Series: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-1189-1>
- Jonsson, B. & Ruud-Hansen, J. (1985). *Water temperature as the primary influence on timing of seaward migrations of Atlantic salmon (Salmo salar) smolts*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 593–595.
- Jonsson, B., Jonsson, N. & Finstad, A.G. (2012). *Effects of temperature and food quality on age and size at maturity in ectotherms: an experimental test with Atlantic salmon*. Journal of Animal Ecology, 82, 201-210.
- Jonsson, B., Jonsson, N. & Hansen, L.P. (1991). *Differences in life history and migratory behaviour between wild and hatchery-reared Atlantic salmon in nature*. Aquaculture 98, 69–78.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L.P. (2003). *The marine survival and growth of wild and hatchery-reared Atlantic salmon*. J. Appl. Ecol. 40, 900–911.
- Jutila, E., Jokikokko, E. & Julkunen, M. (2005). *The smolt run and postsmolt survival of Atlantic salmon, Salmo salar L., in relation to early summer water temperatures in the northern Baltic Sea*. Ecology of Freshwater Fish 14, 69–78.
- Kallio-Nyberg, I., Jutila, E., Jokikokko, E. & Saloniemi, I. (2006). *Survival of reared Atlantic salmon and sea trout in relation to marine conditions of smolt year in the Baltic Sea*. Fish. Res. 80, 295–304.
- Kallio-Nyberg, I. & Koljonen, M.-L. (1997). *The genetic consequence of hatchery-rearing on life-history traits of the Atlantic salmon (Salmo salar L.): a comparative analysis of sea-ranched salmon with wild and reared parents*. Aquaculture 153, 207–224.
- Kallio-Nyberg, I., Romakkaniemi, A., Jokikokko, E., Saloniemi, I. & Jutila, E. (2015). *Differences between wild and reared Salmo salar stocks of two northern Baltic Sea rivers*. Fisheries Research 165: 85-95.
- Kallio-Nyberg, I., Salminen, M., Saloniemi, I. & Lindroos, M. (2011). *Effects of marine survival, precocity and other life history traits on the cost-benefit of stocking salmon in the Baltic Sea*. Fisheries Research 110: 111–119.
- Kallio-Nyberg, I., Salminen, M., Saloniemi, I. & Kannala-Fisk, L. (2009). *Marine survival of reared Atlantic salmon in the Baltic Sea: the effect of smolt traits and annual factors*. Fish. Res. 96, 289–295.

- Kallio-Nyberg, I., Saloniemi, I., Jutila, E. & Saura, A. (2007). *Effects of marine conditions, fishing, and smolt traits on the survival of tagged, hatchery-reared sea trout (Salmo trutta trutta) in the Baltic Sea*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 64, 1183–1198.
- Kazakov, R.V. & Kozlov, V.V. (1985). *Quantitative estimation of degree of silvering displayed by Atlantic salmon (Salmo salar) juveniles originating from natural populations and from fish-rearing farms*. *Aquaculture* 44: 213-220.
- Kekäläinen, J., Niva, T., & Huuskonen, H. (2008). *Pike predation on hatchery-reared Atlantic salmon smolts in a northern Baltic river*. *Ecology of Freshwater Fish*, 17, 100–109. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2007.00263.x>
- Kemp, P. S., Gessel, M. H. & Williams, J. G. (2005). *Fine-scale behavioral responses of Pacific salmonid smolts as they encounter divergence and acceleration of flow*. *Transactions of the American Fisheries Society*, 134, 390–398. <https://doi.org/10.1577/T04-039.1>
- Kesler, M., Vetemaa, M., Saks, L. & Saat, T. (2013). *Survival of reared Atlantic salmon (Salmo salar) smolts during downstream migration and its timing: a case study in the Pirita River*. *Boreal Environment Research* 18: 53-60.
- Kocik, J. F., Hawkes, J. P., Sheehan, T. F., Music, P. A. & Beland, K. F. (2009). *Assessing estuarine and coastal migration and survival of wild Atlantic salmon smolts from the Narraguagus River, Maine using ultrasonic telemetry*. *American Fisheries Society Symposium* 69, 293–310.
- Kristinsson, J. B., Saunders, R. L. & Wiggs, A. J. (1985). *Growth dynamics during the development of bimodal length-frequency distribution in juvenile Atlantic salmon (Salmo salar L.)*. *Aquaculture* 45, 1–20.
- Lacroix, G. L. (2008). *Influence of origin on migration and survival of Atlantic salmon (Salmo salar) in the Bay of Fundy, Canada*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65, 2063–2079.
- Lans, L., Greenberg, L.A., Karlsson, J., Calles, O., Schmitz, M. & Bergman, E. (2011). *The effects of ration size on migration by hatchery-raised Atlantic salmon (Salmo salar) and brown trout (Salmo trutta)*. *Ecol. Freshw. Fish*, 20(4): 548–557. doi:10.1111/j.1600-0633.2011.00503.x.
- Larsson, S., Linnansaari, T., Vatanen, S., Serrano, I. & Haikonen, A. (2011). *Feeding of wild and hatchery reared Atlantic salmon (Salmo salar L.) smolts during downstream migration*. *Environmental Biology of Fishes* 92, 361–369.

- Larsson, S., Serrano, I. & Eriksson, L.-O. (2012). *Effects of muscle lipid concentration on wild and hatchery brown trout (Salmo trutta) smolt migration*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 69, 1–12.
- Lundqvist, H., Clarke, W.C. & Johansson, H. (1988). *The influence of precocious sexual maturation on survival to adulthood of river stocked Baltic salmon, Salmo salar, smolts*. Holarct. Ecol. 11, 60–69.
- Lundqvist, H., Leonardsson, K., Karlsson, L., Larsson, S., Östergren, J. Nilsson, J. Serrano, I. & Carlsson, U. (2007). *Tre års smoltutvandring i Sävarån (2005–2007): Blir Sävarån svenskt indexvattendrag för skogsälvar? Rapport, SLU, Institutionen för Vilt, Fisk och Miljö, 901 83 Umeå.*
- Lundqvist, H., McKinnell, S., Fångstam, H. & Berglund, I. (1994). *The effect of time, size and sex on recapture rates and yield after river releases of Salmo salar smolts*. Aquaculture 121, 245–257.
- Lundqvist, H., Öhlund, G., Karlsson, L., Larsson, S., Carlsson, U., Alanärä, A., Kiessling, A., Eriksson, L.-O., Leonardsson, K., Östergren, J. & Nilsson, J. (2006). *Lax- och öringsmoltovandring i Sävarån 2005: Förstudie för bedömning av Sävaråns potential att fungera som indexvattendrag för svenska skogsälvar*. SLU, Vattenbruksinstitutionen, rapport 50.
- Manning, R. (1891). *On the flow of water in open channels and pipes*. Transactions of the Institution of Civil Engineers of Ireland, 20, 161–207.
- Martin, P., Rancon, J., Segura, G., Laffont, J., Boeuf, G. & Dufour, S. (2012). *Experimental study of the influence of photoperiod and temperature on the swimming behaviour of hatchery-reared Atlantic salmon (Salmo salar L.) smolts*. Aquaculture 362–363: 200–208. doi:10.1016/j.aquaculture.2011.11.047
- McCormick, S. D. (1993). *Methods for nonlethal gill biopsy and measurement of Na⁺, K⁺ - ATPas activity*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 50, 656–658.
- McCormick, S. D., Cunjak, R. A., Dempson, B., O’Dea, M. F. & Carey, J. B. (1999). *Temperature-related loss of smolt characteristics in Atlantic salmon (Salmo salar) in the wild*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 56, 1649–1658.
- McGinnity, P., Stone, C., Taggart, J.B., Cooke, D., Cotter, D., Hynes, R., McCamley, C., Cross, T. & Ferguson, A. (1997). *Genetic impact of escaped farmed Atlantic salmon (Salmo salar L.) on native populations: use of DNA profiling to assess freshwater performance of wild, farmed, and hybrid progeny in a natural river environment*. ICES J. Mar. Sci. 54, 998–1008.

- McKinnell, S. & Lundqvist, H. (1998). *The effect of sexual maturation on the spatial distribution of Baltic salmon*. J. Fish Biol. 52, 1175–1185.
- McKinnell, S. & Lundqvist, H. (2000). *Unstable release strategies in reared Atlantic salmon, Salmo salar L.* Fish. Manage. Ecol. 7, 211–224.
- Metcalfe, N.B., Huntingford, F.A. & Thorpe, J.E. (1988). *Feeding intensity, growth-rates, and the establishment of life-history patterns in juvenile Atlantic salmon Salmo-salar*. Journal of Animal Ecology 57: 463-474.
- Mills, D.H. (1964). *The ecology of young stages of the Atlantic salmon in the River Bran, Ross-shire*. Freshwater Fish. Res. Scotland, 32: 1–58.
- Myers, R., Hutchings, J.A. & Gibson, R.J. (1986). *Variation in male parr maturation within and among populations of Atlantic salmon, Salmo salar*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43, 1242–1248.
- Mäntyniemi, S., Romakkaniemi, A., Dannewitz, J., Palm, S., Pakarinen, T., Pulkkinen, H., Gårdmark, A., & Karlsson, O. (2012). *Both predation and feeding opportunities may explain changes in survival of Baltic salmon post-smolts*. ICES Journal of Marine Science, 69(9), 1574–1579.
- Norrgård, J.R., Bergman, E., Greenberg, L.A. & Schmitz, M. (2014). *Effects of feed quality and quantity on growth, early maturation and smolt development in hatchery-reared landlocked Atlantic salmon Salmo salar*. Journal of Fish Biology 85, 1192–1210.
doi:10.1111/jfb.12523
- Ojanguren, A.F. & Brana, F. (2000). *Thermal dependence of swimming endurance in juvenile brown trout*. J. Fish Biol. 56, 1342–1347.
- Ojanguren, A.F., Reyes-Gavilan, F-G. & Brana, F. (2011). *Thermal sensitivity of growth, food intake and activity of juvenile brown trout*. Journal of Thermal Biology 26: 165–170.
- Olsson, I. C., Greenberg, L., Bergman, E., & Wysujack, K. (2006). *Environmentally induced migration: the importance of food*. Ecology Letters, 9: 645–651.
- Orell, P., Erkinaro, J., Kiljunen, M., Torniaainen, J., Sutela, T., Jaukkuri, M. & Mäki-Petäys, A. (2017). *Short sea migration and precocious maturation in reared Atlantic salmon post-smolts in the northern Baltic Sea*. ICES Journal of Marine Science, doi:10.1093/icesjms/fsx213
- Palm, S., Alanärä, A., Dannewitz, J., Petersson, E., Kagervall, A. & Östergren, J. (2018). *Kunskapsmanställning inför nationell märkningsstrategi och indexvattendrag för odlad lax*. Rapport, SLU.aqua.2016.5.4-153.

- Parmanne, R. (1993). *Larval abundance and catch composition of Baltic herring in the Gulf of Bothnia*. *Aqua Fennica* 23, 75–84.
- Persson, L. & Alanärä, A. (2014). *The effect of shelter on welfare of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* reared under a feed restriction regimen*. *Journal of Fish Biology*, 85: 645–656.
- Persson, L., Leonardsson, K. & Alanärä, A. (2018a). *Manipulation of the energetic state of Atlantic salmon *Salmo salar* juveniles and the effect on migration speed*. *Journal of Fish Biology* 92: 961–978.
- Persson, L., Kagervall, A., Leonardsson, K., Royan, M. & Alanärä, A. (2018b). *The effect of physiological and environmental conditions on smolt migration in Atlantic salmon *Salmo salar**. *Ecol Freshw Fish*. 1–10.
- Petersson, E., Järvi, T., Steffner, N.G. & Ragnarsson, B. (1996). *The effect of domestication on some life history traits of sea trout and Atlantic salmon*. *J. Fish Biol.* 48, 776–791.
- Petersson, E., Karlsson, L., Ragnarsson, B., Bryntesson, M., Berglund, A., Stridsman, S., & Jonsson, S. (2013). *Fin erosion and injuries in relation to adult recapture rates in cultured smolts of Atlantic salmon and brown trout*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 70(6): 915–921.
- Piou, C., Taylor, M.H., Papaix, J. & Prévost, E. (2015). *Modelling the interactive effects of selective fishing and environmental change on Atlantic salmon demogenetics*. *Journal of Applied Ecology*, 52, 1629–1637.
- Pirhonen, J., Valkeajärvi, P., Thorpe, J.E. & Soivio, A. (2003). *Effect of stocking time on yield and location of recapture in two forms of brown trout (*Salmo trutta*) when stocked in respect to migration activity*. *Aquaculture* 222: 189–201. doi:10.1016/S0044-8486(03)00110-8.
- Potter, E. C. E., & Crozier, W. W. (2000). *A perspective on the marine survival of Atlantic salmon*. In *The Ocean Life of Atlantic Salmon: Environmental and Biological Factors Influencing Survival*, pp. 19–36. Ed. by D. Mills. Fishing News Books, Blackwell Science, Oxford. 228 pp.
- Reisenbichler, R. R., & Rubin, S. (1999). *Genetic changes from artificial propagation of Pacific salmon affect the productivity and viability of supplemented populations*. *ICES Journal of Marine Science* 56:459–466.
- Rimmer, D.M., Saunders, R.L. & Paim, U. (1985). *Effects of temperature and season on the position holding performance of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*)*. *Canadian Journal of Zoology* 63, 92–96.

- Rowe, D. K. & Thorpe, J. E. (1990). *Suppression of maturation in male Atlantic salmon (Salmo salar L.) parr by reduction in feeding and growth during spring months*. Aquaculture 86, 291–313.
- Rowe, D. K., Thorpe, J. E. & Shanks, A. M. (1991). *Role of fat stores in maturation of male Atlantic salmon (Salmo salar) parr*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48, 405–413.
- Ruud-Hansen, J. & Jonsson, B. (1985). *Water Temperature as the Primary Influence on Timing of Seaward Migrations of Atlantic Salmon (Salmo salar) Smolts*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 42(3):593-595. DOI: 10.1139/f85-076
- Salminen, M. (1997). *Relationships between smolt size, post-smolt growth and sea age at maturity in ranched Baltic salmon (Salmo salar L.)*. Journal of Applied Ichthyology 13, 121–130.
- Salminen, M., Erkamo, E. & Salmi, J. (2001). *Diet of post-smolt and one-seawinter Atlantic salmon in the Bothnian Sea, Northern Baltic*. J. Fish Biol. 58, 16–35.
- Salminen, M., Kuikka, S. & Erkamo, E. (1995). *Annual variability in survival of sea-ranched Baltic salmon, Salmo salar L.: significance of smolt size and marine conditions*. Fisheries Management and Ecology, 2: 171–184.
- Saloniemi, I., Jokikokko, E., Kallio-Nyberg, I., Jutila, E. & Pasanen, P. (2004). *Survival of reared and wild Atlantic salmon smolts: size matters more in bad years*. ICES Journal of Marine Science, 61: 782–787.
- Serrano, I., Larsson, S., & Eriksson, L. O. (2009). *Migration performance of wild and hatchery sea trout (Salmo trutta L.) smolts-Implications for compensatory hatchery programs*. Fisheries Research, 99, 210–215.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2009.06.004>
- Shearer, K. D., Silverstein, J. T. & Dickhoff, W. W. (1997). *Control of growth and adiposity of juvenile Chinook salmon (Oncorhynchus tshawytscha)*. Aquaculture 157, 311–323.
- Shearer, K.D., Åsgård, T., Andorsdottir, G. & Aas, G.H. (1994). *Whole body elemental and proximate composition of Atlantic salmon (Salmo salar) during the life cycle*. Journal of Fish Biology, 44: 785-797.
- Simpson, A. L. (1992). *Differences in body size and lipid reserves between maturing and non-maturing Atlantic salmon parr, Salmo salar L.* Canadian Journal of Zoology 70, 1737–1742.

- Skilbrei, O. T. (1991). *Importance of threshold length and photoperiod for the development of bimodal length-frequency distribution in Atlantic Salmon (Salmo salar)*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48, 2163–2172.
- Solomon, D.J. (1978). *Some observations on salmon smolt migration in a chalkstream*. J. Fish Biol. 12: 571–574.
- Soziak, A., Randall, R. & McKenzie, J. (1979). *Feeding by hatchery-reared and wild Atlantic salmon (Salmo salar) parr in streams*. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 36, 1408–1412.
- Staurnes, M., Lysfjord, G., Hansen, L.P. & Heggberget, T.G. (1993). *Recapture rates of hatchery-reared Atlantic salmon (Salmo salar) related to smolt development and time of release*. Aquaculture 118, 327–337.
- Stefansson, S. O., Berge, Å. I. & Gunnarson, G. S. (1998). *Changes in seawater tolerance and gill Na⁺K⁺-ATPase activity during desmoltification in Atlantic salmon kept in freshwater at different temperatures*. Aquaculture 168, 271–277.
- Stefansson, S.O., Bjørnsson, B.T., Sundell, K., Nykammar, G. & McCormick, S.D. (2003). *Physiological characteristics of wild Atlantic salmon post-smolts during estuarine and coastal migration*. Journal of Fish Biology 63: 942–955.
- Suuronen, P. & Lehtonen, E. (2012). *The role of salmonids in the diet of grey and ringed seals in the Bothnian Bay, northern Baltic Sea*. Fisheries Research 125–126: 283–288
- Thorpe, J. E., Mangel, M., Metcalfe, N. B. & Huntingford, F. A. (1998). *Modelling the proximate basis of salmonid life-history variation, with application to Atlantic salmon, Salmo salar L*. Evolutionary Ecology 12, 581–599.
- Thorstad, E. B., et al. (2016). *Marine life of the sea trout*. Marine Biology, 163(3), 47. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-2820-3>
- Thorstad, E. B., Whoriskey, F., Uglem, I., Moore, A., Rikardsen, A. H., & Finstad, B. (2012). *A critical life stage of the Atlantic salmon Salmo salar: behaviour and survival during the smolt and initial post-smolt migration*. J. Fish Biol. 81, 500–542. doi: 10.1111/j.1095-8649.2012.03370.x
- Thurrow, F. (1968). *On food, behaviour and population mechanisms of Baltic salmon*. Report of the Swedish Salmon Research Institute 4, 1–16.
- Urke, H.A., Arnekleiv, J.V., Nilsen, T.O., Nilssen, K.J., Rønning, L., Ulvund, J.B. & Kristensen, T. (2014). *Long-term hypo-osmoregulatory capacity in downstream*

- migrating Atlantic salmon Salmo salar L. smolts*. *Journal of Fish Biology* 85, 1131–1144. doi:10.1111/jfb.12508
- Vainikka, A., Huusko, R., Hyvärinen, P., Korhonen, P. K., Laaksonen, T., Koskela, J., Vielma, J., Hirvonen, H. & Salminen, M. (2012). *Food restriction prior to release reduces precocious maturity and improves migration tendency of Atlantic salmon (Salmo salar) smolts*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69, 1981–1993. doi: 10.1139/f2012-119
- Vehanen, T., Aspi, J. & Pasanen, P. (1993). *The effect of size, fin erosion, body silvering and precocious maturation on recaptures in Carlin-tagged Baltic salmon (Salmo salar)*. *Ann. Zool.-Fennici* 30: 277-285.
- Verta, J.P., Debes P.V., Piavchenko, N., Ruokolainen, A., Ovaskainen, O., Moustakas-Verho, J.E., Tillanen, S., Parre, N., Aykanat, T., Erkinaro, J. & Primmer, C.R. (2020). *Cis-regulatory differences in isoform expression associate with life history strategy variation in Atlantic salmon*. *PLoS Genet.* 30;16(9):e1009055. doi: 10.1371/journal.pgen.1009055. PMID: 32997662; PMCID: PMC7549781.
- Villar-Guerra, D., Larsen, M.H., Baktoft, H., Koed, A. & Aarestrup, K. (2019). *The influence of initial developmental status on the life-history of sea trout (Salmo trutta)*. *Scientific reports, Nature research*, 9:13468 | <https://doi.org/10.1038/s41598-019-49175-0>.
- Virtanen, E., Söderholm-Tana, L., Soivio, A., Forsman, L. & Muona, M., (1991). *Effect of physiological condition and smoltification status at smolt release on subsequent catches of adult salmon*. *Aquaculture*, 97: 231-257.
- Ward, D. L., Morton-Starner, R. & Vaage, B. (2016). *Effects of Turbidity on Predation Vulnerability of Juvenile Humpback Chub to Rainbow Trout and Brown Trout*. *Journal of Fish and Wildlife Management*, 7:1.
- Watz, J., Piccolo, J.J., Greenberg, L. & Bergman, E. (2012). *Temperature-dependent prey capture efficiency and foraging modes of brown trout Salmo trutta*. *Journal of Fish Biology* (2012) 81, 345–350.
- Whalen, K. G., Parrish, D. L. & McCormick, S. D. (1999). *Migration timing of Atlantic salmon smolts relative to environmental and physiological factors*. *Transactions of the American Fisheries Society* 128, 289–301.
- White, H.C. (1939). *Factors influencing descent of Atlantic salmon smolts*. *J. Fish. Res. Board Can.* 4: 323–326.

- Wysujack, K., Greenberg, L.A., Bergman, E. & Olsson, I.C. (2009). *The role of the environment in partial migration: food availability affects the adoption of a migratory tactic in brown trout *Salmo trutta**. Ecology of Freshwater Fish 18: 52-59. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2008.00322.x>
- Zydlewski, G., Haro, A. & McCormick, S.D. (2005). *Evidence for cumulative temperature as an initiating and terminating factor in downstream migratory behavior of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 62(1) 68-78. DOI: 10.1139/f04-179
- Økland, F., Jonsson, B., Jensen, A. J. & Hansen, L. P. (1993). *Is there a threshold size regulating seaward migration of brown trout and Atlantic salmon*. Journal of Fish Biology 42, 541–550.
- Økland, F., Thorstad, E. B., Finstad, B., Sivertsgård, R., Plantalech, N., Jepsen, N. & McKinley, R. S. (2006). *Swimming speeds and orientation of wild Atlantic salmon post-smolts during the first stage of the marine migration*. Fisheries Management and Ecology 13, 271–274.
- Österdahl, L. (1969). *The smolt run of a small Swedish river*. In Salmon and trout in streams. Edited by T.G. Northcote. H.R. MacMillan lectures in fisheries, University of British Columbia, Vancouver, B.C. pp. 205–215.

VAD VI VET OCH INTE VET OM KOMPENSATIONSODLAD FISK

Den här kunskapssammanställningen redovisar resultat från olika forskningsprojekt som har genomförts under de senaste tio åren, framför allt i Norrfors kompensationsodling. Målet har varit att kartlägga vad vi vet, och kanske allra viktigast, vad vi inte vet om kompensationsodlad fisk.

Stora förändringar och framsteg har gjorts bland forskare och verksamhetsutövare kring kompensationsodlad fisk. Många gamla sanningar har ifrågasatts eller helt förkastats.

Den här kunskapssammanställningen har kartlagt utvecklingen och är ett bra faktaunderlag för fortsatta diskussioner om framtidens kompensationsodling i Sverige.

Ett nytt steg i energiforskningen

Energiforsk är en forsknings- och kunskapsorganisation som samlar stora delar av svensk forskning och utveckling om energi. Målet är att öka effektivitet och nyttiggörande av resultat inför framtida utmaningar inom energiområdet. Vi verkar inom ett antal forskningsområden, och tar fram kunskap om resurseffektiv energi i ett helhetsperspektiv – från källan, via omvandling och överföring till användning av energin. www.energiforsk.se