

Havsöringens ekologi

Detta är en sammanställning av kunskapsläget. Rapporten behandlar havsöringens liv från romkorn till vuxen fisk med betoning på förhållanden som kan vara till direkt nytta i det praktiska fiskevårdsarbetet.

ERIK DEGERMAN, E-mail: erik.degerman@fiskeriverket.se

PER NYBERG, E-mail: per.nyberg@fiskeriverket.se

BERIT SERS, E-mail: berit.sers@fiskeriverket.se

Fiskeriverkets Sötvattenslaboratorium
Lokalkontoret i Örebro
Pappersbruksallén 22, 702 15 Örebro
Tel: 019-32 35 10

Redaktionskommitté: Håkan Westerberg, tf avdelningschef
Avdelningen för kust- och sötvattensresurser
Torbjörn Järvi, Laboratoriechef, Sötvattenslaboratoriet
Erik Degerman, Sötvattenslaboratoriet, lokalkontor Örebro
Per Nyberg, Sötvattenslaboratoriet, lokalkontor Örebro
Berit Sers, Sötvattenslaboratoriet, lokalkontor Örebro

För beställning kontakta:
Fiskeriverket, Box 423, 401 26 GÖTEBORG
Telefon: 031-743 03 00, Telefax: 031-743 04 44

ISSN 1404-8590

Innehåll

Sammanfattning	4
Förord	5
1. Inledning	6
2. Fortplantning	7
2.1 Lekvandring	7
2.2 Lekplats och –substrat	10
2.3 Lektid	12
2.4 Lek	13
2.5 Liv i lekgropen	16
3. Uppväxt i vattendrag	18
3.1 Ståndplatsens nomenklatur	18
3.2 De första månaderna	18
3.3 Sommarståndplats och –habitat	21
3.4 Migrationer sommartid	27
3.5 Vinterståndplats och –habitat	28
3.6 Miljöns påverkan på populationen	29
3.7 Biologisk påverkan på populationen	31
3.8 Födottillgång och –val	34
3.9 Längdfördelning och tillväxt	36
3.10 Överlevnad	39
3.11 Årlig produktion	41
4. Smoltstadiet	44
4.1 Vilka smoltutvandrar?	44
4.2 Migrationskostnader	47
4.3 Smoltifiering	50
4.4 Osmoreglering	50
4.5 Smoltålder och –storlek	52
4.6 Utvandring	54
4.7 Uppmätt smoltproduktion	56
4.8 Att skatta smoltproduktion	58
5. Havsliv	61
5.1 Postsmolt	61
5.2 Vandringsmönster	62
5.3 Födoval	65
5.4 Blänkare och isöring	66
5.5 Finnock	68
5.6 Tillväxt	69
5.7 Ålder och storlek på lekfisk	70
5.8 Överlevnad	77
5.9 Upprepad lek	77
5.10 Storlek på lekbestånd	78
6. Havsöringfiskevård	79
6.1 Den första kritiska perioden	79
6.2 Den andra kritiska perioden	81
6.3 Den tredje kritiska perioden	82
6.4 Fiskereglering	84
6.5 Smoltutsättning som en fiskevårdsåtgärd	86
7. Referenser	89
Bilaga 1. Att skilja öring från lax	120

Sammanfattning

Fortplantningen: Havsöringen uppvandrar i regel strax före lek, men enstaka långvandrande bestånd kan stiga redan året före lek. Lekplatserna är grunt belägna (0.1-0.4 m), i måttligt strömmande partier (0.2-0.4 m/s) och med relativt grovt grus (diameter 20-70 mm). Lektiden skiljer ungefär en månad från norr till söder. Den är stabil i större vattendrag och mycket variabel i små. Öring som lekt stannar ofta kvar i större vattendrag över vintern (kelt). Stora honors yngel har en konkurrensfördel genom att krypa upp tidigt, vara dominanta och tillväxa bra. Därmed kan de utvandra som smolt vid lägre ålder och kan därför stannar till havs och tillväxa längre än de äldre smolten. Stora honor ger därmed goda förutsättningar för nya stora honor. Stora hanar erövrar de största honorna, men små köns mogna bäckhanar kan smyga sig med vid parningen. Genom att ha rörligare och livsdugligare spermier kan dessa bäckhanar bidra till beståndet och den genetiska variationen.

Uppväxten i vattendraget: Initialt har öringynglet ett försvarat territorium, men senare i livet talar man mer om prefererade ståndplatser. Den **FÖRSTA KRITISKA PERIODEN** inträffar från det att ynglen skall etablera egna territorier och dödligheten är hög, ibland över hela första sommaren in på hösten. Yngeln är aggressiva och de dominanta tar de bästa territorierna. Dödlighet och tillväxt är täthetsberoende. Ståndplatsen är en optimering av skydd (mot vattenström och predatorer) samt närhet till vattenstråk som för med sig mycket föda. Närvaro av predatorer påverkar starkt valet av ståndplats. I avsaknad av predatorer utnyttjas även lugnvatten. Migrationer förekommer ständigt under året, dels till viloplats för natten, dels flyktmigrationer vid otjänliga förhållanden. Vintermigration sker ofta till lugnare vatten, gärna där det går att "krypa ned" i bottensubstratet. På vintern byter de aktivitetsmönster och blir nattaktiva, troligen som ett skydd mot predatorer.

Smoltstadiet: En betydande andel hanar köns mognar redan som små i vattendraget (bäckhanar). Även honor kan köns mognar i vattendraget, men det är endast en liten proportion. Utav utvandrande smolt brukar andelen hanar vara ca 15-40%, lägre andel ju kostsammare vandringen är. Den **ANDRA KRITISKA PERIODEN** med hög dödlighet inträffar vid smoltutvandringen till havet och under den första tiden i havet. Orsaken är främst predatorer, speciellt vid passage av dammar och sjöar och i estuariet. Ju yngre smolten är vid utvandring är desto längre tid tillbringas i havet före lekåtervandring. Eftersom tillväxten är bättre i större vatten så är smolten genomsnittligt yngre och lekfisken genomsnittligt större.

Havslivet: I havet vandrar de unga smolten tillsammans i förband den första tiden. Vandringen styrs av vind och strömmar. I regel vandrar havsöring sällan mer än 5-10 mil från sitt vattendrag, men de långvandrande bestånden i södra Östersjön stannar ute längre och kan vandra upp till 100 mil bort innan de återvänder för första lek. Utbredningen av havsöring i havet anses till stor del följa utbredningen av den viktiga födan vårlekande sill. På våren kan havsöring i god kondition som ej lekt vandra upp i älvar. Eventuellt för att slippa kombinationen salthalt och kyla i havet. Det skiljer mycket i hur länge havsöring stannar till havs. I kalla och salta vatten stannar alla individer bara ute 2 månader (ex Island), medan honor i regel stannar ute över minst en(-tre) vinter i Sverige. Hanar kan ibland återvända efter bara en sommar till havs (s k finnock). Havsöringen är inte speciellt bra anpassad till saltvatten, men har i Östersjön mycket bra tillväxtbetingelser. På västkusten är vattnet något för salt och i Bottenviken är vintern något för sträng (lång). Återvandringen till lekplatsen (homing) störs av flera faktorer och är **DEN TREDJE KRITISKA PERIODEN** i havsöringens liv.

Förord

Med denna sammanställning riktar vi oss till dem som utanför den initierade kretsen av forskare vill ha kunskaper om havsöring för att förstå och förvalta Sveriges många bestånd av havsöring.

I sammanställningen berörs främst de delar av öringens biologi som vi tror är mest intressanta för den praktiska fiskevården. Sjukdomar, parasiter, fysiologi, etologi och genetik har lämnats därhän på grund av att sammanställningen annars skulle blivit för omfattande. Dessa utelämnade delar är på intet sätt oviktiga i den moderna ekologiska fiskevården. Vi har bara skummat ytan på sådana områden av dagens forskning som inte känts direkt applicerbara på det praktiska fiskevårdsarbetet. Ett sådant exempel är den digra litteraturen om tillväxt kontra temperatur.

Materialet har hämtats från såväl skriftliga som muntliga källor där vi bedömt uppgifterna som tillförlitliga. De skriftliga källorna är självfallet den publicerade vetenskapliga litteraturen, men ofta finner man riktiga guldkorn i den så kallade "grå litteraturen". Där så varit möjligt har vi kompletterat rapporten med sammanställningar från Elfiskeregistret, från vår databas för resursöversikter (*RASKA*) eller från rena fältobservationer. Sammanställningen är dock långt ifrån fullständig.

Ett varmt tack till Eva Sers som kämpade med att samla ihop alla referenser vi saknade. Dessutom ett tack till dem som kommit med kommentarer och synpunkter; Brodde Almer, Torgny Bohlin, Curt Insulander, Arne Johlander, Ingemar Näslund, Lars-Göran Pärklint och Hans Schibli.

Med fiskevårdshälsningar
Örebro 2001-11-02

Erik Degerman

Per Nyberg

Berit Sers

1. Inledning

Havsöring (också börting, grålox eller ockla) har liksom så många andra arter fått stå tillbaka för laxen när det gäller intresse och därmed undersökningar. Vi har idag dock ganska god kunskap om vad som är normala tätheter av havsöringungar i vattendrag, och vi känner också till en hel del av vad som reglerar dessa tätheter. Från det att havsöringen väljer att lämna vattendraget och vandra till havs är dock kunskapen dålig. Framför allt saknas en fångststatistik eftersom större delen av havsöringfångsten landas av fritidsfiskare. När öringen lämnat vattendraget försvinner den in i ett svart hål och 'uppstår' sedan bara igen som nya ungar i vattendragen - förhoppningsvis.

Nedan följer en genomgång om vad vi vet om havsvandrande öring, med viss betoning på uppgifter om västkustens stammar eftersom vi har mer data om dessa i Elfiskeregistret. Jämförelser görs med andra nordiska bestånd av öring, såväl i å, som sjö och hav. Likaså kan man inte komma undan med att ibland jämföra med lax.

Vanligt i dagens fiskbiologi är att sammanfatta fiskars olika strategier under samlingsbegreppet livshistorier. Valet av livshistoria avgör om en individ uppnår framgångsrik föryngring. Viktiga nyckelparametrar i livshistorien är tillväxt, ålder, storlek vid könsmognad, livslängd och fekunditet (rommängd per hona). Medan en art kan ha ett normalt levnadssätt (en viss livshistoria), t ex som öring att vandra ut till havet efter två år i vattendraget, så väljer andra individer en annan strategi, kanske att hela livet stanna i vattendraget. Man säger ofta i dessa sammanhang att den enskilda fisken gör ett "val", vilket kanske inte är korrekt, men genom naturligt urval så bestäms livshistoriestrategin ofta av faktorer som individens kön, storlek och tillväxthastighet. Just hos laxfiskar finns det en mängd olika livshistoriestrategier mellan och inom arter.

Genomgående slås man av örings anpassningsförmåga. Det finns flera möjliga sorters livsstrategier, utseenden och storlekar på denna art (Sömme 1941). Den bäcklevande formen könsmognar tidigt, ibland vid 1 års ålder (Jonsson & Sandlund 1979, Dellefors & Faremo 1988, Näslund et al. 1998), och har ett kort liv (4-6 år), medan vissa havsöringbestånd könsmognar vid 5-6 års ålder och kanske lever 15-20 år. Men det är klart, en art som naturligt är spridd från Atlas- till Uralbergen måste vara anpassningsbar. Lekande öringhonor kan skilja 100 gånger i vikt! Och det är större skillnader i utseende (morfologiska karaktärer) mellan olika vattendrags populationer än mellan havs- och insjööring (Pakkasmaa & Piironen 2001). Experterna ut-trycker det som att arten är **plastisk**, eller ännu finare, **polytypisk** (Elliott 1994). Gunnar Svärdson (1966) uttryckte det roligast: "Kärt barn har många namn. Det har behövts århundraden av studier innan de många rollerna genomskådats och man känt igen den skådespelare, som fanns bakom dem alla, arten *Salmo trutta*."

Hur anpassningsbar än denna art är, räcker det inte alltid till i kapplöpningen med vårt nyttjande av naturresurserna. Havsöringen är idag borta från t ex Nederländerna. Under 1970-talet var tillståndet bedrövligt för flera bestånd runt Sveriges långa kust. Sedan dess har kalkning, vattenrening, fiskevårdsåtgärder och fiskeregleringar förbättrat situationen betydligt. Det finns dock flera glömda vattendrag och bestånd som skulle kunna förbättras betydligt. Ty det finns mycket att vinna på fiskevård. Engström & Andersson (1996) antog efter en genomgång av 372 öringvattendrag runt Sveriges kust att den samlade produktionen var 340 000-570 000 smolt per år och borde kunna fördubblas med fiskevårdsåtgärder.

2. Fortplantning

2.1 Lekvandring

Att leva i ett rinnande vatten innebär ett skydd mot predatorer (rovdjur) för avkomman, både som rom och som yngel. När rommen är nedgrävd i botten kommer predatorer inte åt den. De strömmande och grundaste partierna är också bra för yngel och ungar, ty konkurrenter och predatorer är sparsamt förekommande. Den plats där öring en gång kläckts, som har dessa strömmande partier och grunda uppväxtområden, är ju en fungerande miljö. Därför strävar öringen som vuxen att återvända och leka på nästan exakt denna plats. Detta beteende kallas homing och är karakteristiskt för hela laxfiskfamiljen. Det anses dock att havsöringen har en något lägre homing än laxen (Baker 1978). Havsöring är därför benägnare att kolonisera nya vatten och sträckor.

Lekvandringen hos havsöring är ringa känd, speciellt i havet. Westerberg (1977) gjorde dock studier med ultraljudssändare på havsöring som var på väg att vandra upp i Mörrumsån. Han fann därvid att havsörings uppvandring inte skedde i en jämn rörelse utan med flera lovar upp- och nedströms. Att havsöring verkligen successivt letar sig fram visade också radiosändarstudier från Rhen's mynningsområde. Där observerades hur öring som simmat upp i en spärrad flodarm (av damm) vandrade ner 40 km för att sedan söka sig upp i en flodarm med fri passage till lekområdet (Breukelaar et al. 1998).

En typisk nettohastighet för uppvandrande öring till Mörrumsån var mindre än 1 km/dygn (Westerberg 1977). För insjööring i Norge fann Arnkleiv & Kraaböl (1994) betydligt högre hastigheter; 4-11 km/dygn. Robert Karlsson (Birka Energi) har vid upprepade försök med insjööring av klarälvsstam som vandrat i Klarälven funnit medelhastigheter på ca 30 km per dygn för de snabbast vandrande öringarna. Dessa leköringar hade dock inte behovet av att ställa om salthaltsregleringen vid vandring eller att leta efter rätt vatten-drag, vilket kan förklara skillnaderna. Rekordet har väl den polska floden Vistulas långvandrande havsöring som simmar 65-95 km/dag när de väl kommit in i vattendraget (Bartel 1988).

Lars-Göran Pärklint har berättat om lekvandring hos havsöring i Himleåns lilla biflöde Stenån på västkusten. Stenån är bara meterbred. Havsöringarna vandrade lugnt och dolt i höljorna och gjorde sedan snabba rusningar över de grunda partierna. Väl framme i nästa djupa parti lugnade de ned sig och simmade skyddat vidare. Det verkade som dessa fiskar insåg att de farligaste predatorerna fanns på land och i luften, medan de själva var för stora byten för eventuella gäddor i höljorna.

Eftersom fiskar är växelvarma (poikiloterma) styr vattentemperaturen deras förmåga att simma och hoppa. Flerårig lax som stiger på sommaren har därmed lättare att ta sig förbi ett hinder än en lika stor havsöring som stiger sent på hösten (Jensen 1999). En temperatur av 8 °C verkar vara en gräns för både lax och havsöring för att kunna passera stora hinder (op.cit.). Öring har dock ett relativt stort område där 90% av maximala simhastigheten kan upprätt-hållas (12.2 – 19.9 °C; Ojanguren & Brana 2000).

Stuart (1953) studerade insjööring i Skottland och fann att de ansamlades i stora stim utanför lekvattendraget på hösten. Likadana observationer finns också från Åvaån, Stockholm, där lekfisken har kunnat ses ute i Morviken i stora stim i avvaktan på lämpligt tillfälle att stiga upp i ån (Alm 1950, pers. obs.). Uppvandringen anses sedan styras av främst vattenföring (Berntsson & Johansson 1977, Birgegård & Brunell 1997), men i större vattendrag inverkar även temperatur och ljusförhållanden (Jonsson 1991). I skotska insjöar bör-

jade inte uppsteget i lekbäcken förrän vattentemperaturen i lekbäcken blev lägre än i sjön. Detta skedde vid ca 6-7 °C (Stuart 1953).

Det verkar som migrationer uppströms sker dag och natt, men fiskvägar (trappor) passeras helst i dagsljus (Johlander 1999).

Mills (1971) angav att havsöring åter på lekvandring till skillnad från lax. Lekfisk av öring åter generellt allt mindre ju närmare den kommer hemvattendraget och i regel ytterst lite i hemälven (Sömme 1931, 1941). Ju längre upp i hemälven öringen vandrat desto mindre chans är det att den åter något. Det verkar som om honorna oftare åter i vattendragen än hanarna (El-liott 1997).

Havsöring kan sällsynt stiga för lek redan i slutet av maj i Gudenån (Johansen & Löfting 1919) eller juni i Torne älv (Rosén 1918). I västkustens mindre vattendrag startar uppvandringen dock vanligen tidigast i juli (Berntsson & Johansson 1977), men huvuddelen av beståndet kommer i regel i september-oktober. Även i den stora Mörrumsån sker huvuddelen av havsöringens uppvandring till lekområdet ca 15 september till 1 november (Johlander & Tielman 1999) och leken infaller normalt sista veckan i oktober. Uppvandringen till lekområdet sker således alldeles inpå leken, men istället till vattendraget från havet kan ha skett något tidigare.

Självklart stiger lekfisken tidigare ju längre vandring den har till lekplatsen. Det är visat att äldre lekfisk uppvandrar före yngre (Rosén 1918, Jonsson 1985). Det blir en lång svältperiod till leken. I gengäld kan de vandra i ett varmare vatten som gör det lättare att simma långt och passera besvärliga hinder (Jensen 1999). Medan klarälvöring steg från Väneren upp i Klarälven i månadsskiftet maj/juni, steg gullspångsöring i Gullspångsälven i oktober. Den förra hade minst 400 km att vandra, den senare 1-2 (förr 90) km (Ros 1981). På samma sätt stiger havsöring som skall vandra förbi Lilla Edet i Göta älv redan under sommaren, men så har de också fem mil att vandra för att komma dit, och sedan ytterligare en bit till lekbäckarna (Johlander 1999).

Thorsten Andersson visade med märkningsdata från havsöring i Ume-Vindelälven hur uppvandringen genom trappan i Stornorrfors skedde sent på hösten för en form av havsöring. Dessa återfångades påföljande sommar/höst på lekplatser långt uppe i Laisälven, ca 290 km från mynningen i havet. De startade alltså lekvandringen från havet ett år före leken.

I större åar/älvar kan öring stanna över vintern innan de åter vandrar till havs (ex Emån, Mörrumsån, Ätran). Det kan också ske i små vattendrag med stabil vattenföring (Alm 1950, Schibli 2001a, Eklöv 2000), men inte i vattendrag med osäker och varierande vattentillgång (Hessle 1935, Titus 1991, Taugböl 1995). Dessa utlekta, övervintrande öringar (kelt, besor) är ofta i mycket dålig kondition på våren (Eklöv 2000). Stuart (1953) noterade dock att utlekt öring har en "glupande" aptit om bara vattentemperaturen håller sig över 4 °C.

I Emån utvecklades under 1920-talet ett reglerat vårfiske på denna övervintrande utlekta fisk. Fångstresultaten visade att tidiga vårar skedde utvandringen tidigt (Svärdson 1966). Den sista utlekta öringen fångades under perioden 4-21 maj, sedan hade alla utvandrat. Höstar med hög vattentemperatur och lågt vattenstånd var dock förhållandena i år sådana att de flesta utvandrade direkt efter lek, dvs ingen övervintrade (op.cit.).

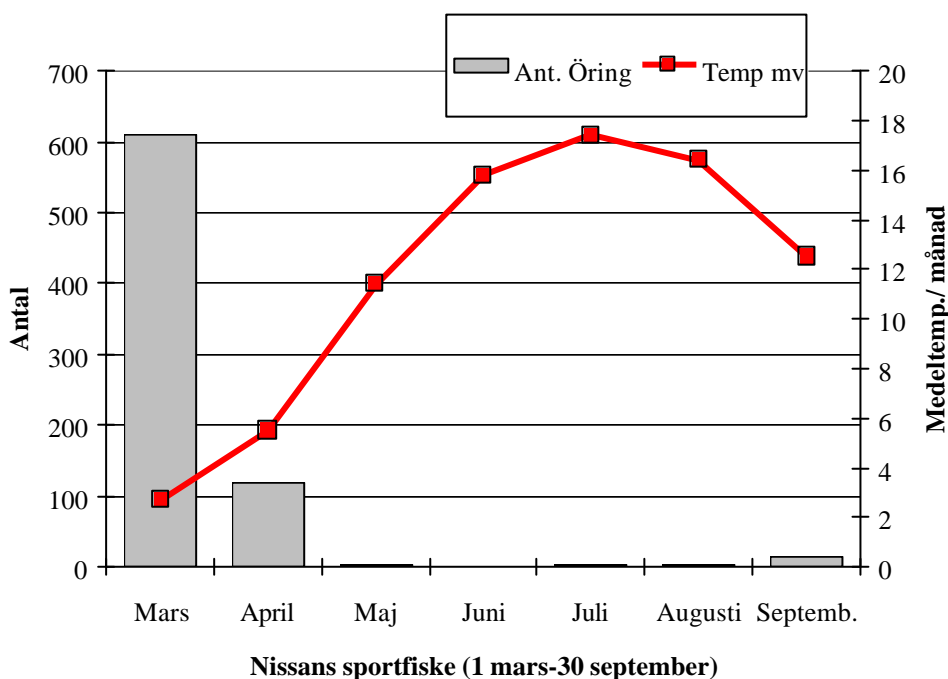
De utlekta västkustöringarna (besorna) som stannat i vattendraget utvandrar oftast på våren. Samtidigt utvandrar övervintrande öring som ej lekt, blän-kare (se avsnitt 5.4). Detta sker när vattentemperaturen nått ca 4-8 °C (Figur 1,

Reimer & Schibli 2001). Fisket i västkuståarna på våren är inriktat på blänkare, dvs havsöring i god kondition. Intressant nog tycks det som om utvandringen för besorna också sammanfaller med smoltutvandringen i mindre vattendrag (Tabell 1). Orsaken är rimligtvis att första lämpliga högvatten efter att temperaturen i havet nått acceptabla nivåer nyttjas av samtliga sta-dier.

Tabell 1. Datum för största öringbeseutvandringen (övre) resp smoltutvandringen (nedre) under två sammanhängande dygn i Norrån, Halland (Reimer & Schibli 2001).

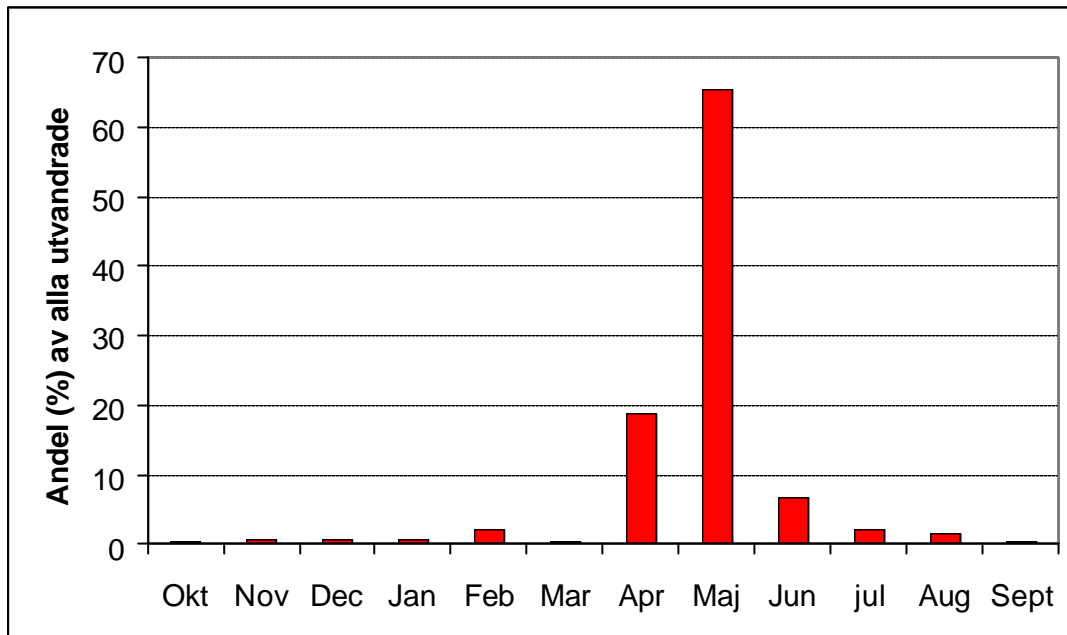
År	Datum	Antal öringbesor	% av tot. utvand.
1993	10-11 mars	23	35%
1997	27-28 april	17	61%
1999	7-8 april	87	83%
2000	14 - 15 april	81	70%

År	Datum	Antal öringsmolt	% av tot. utvand.
1993	1 - 2 maj	328	21 %
1997	25 - 26 april	1490	68%
1999	7 - 8 april	2689	78%
2000	14 - 15 april	865	52 %



Figur 1. Relation mellan havsöringfångster i Nissan 1988-92 och medelvattentemperaturen (Schibli 2001a).

För Åvaån, Stockholm, visade det sig att blänkare ej vandrade upp i denna lilla å (Alm 1950). De utvandrande kelten vandrade ut från oktober ända till september påföljande år (Figur 2). Huvuddelen av utvandringen skedde i maj (65%).



Figur 2. Andelen av alla utvandrade utlekta lekfiskar (kelt) i Åvaån 1926-49 fördelat på utvandringstidpunkt (Alm 1950). Totalt 2832 fiskar ingår.

2.2 Lekplats och -substrat

Balon (1975) delade in fiskar efter hur de valde lekplats och efter huruvida de vaktade avkomman. Havsöring och besläktade arter kallade han "Litho-philer" (ungefär stenälskare) eftersom de begraver sin rom i stenbotten. Sedan vakts inte rommen. Stillahavslaxhonor brukar däremot stå kvar på lekplatsen tills de dör. Därmed hindrar de ju andra från att gräva om bland rommen och kommer sedan med sin döda kropp att ge ynglen näring.

Havsöring leker i större utsträckning i smärre vattendrag än lax, och i små tillflöden till större älvar (Andersson 1964, Aarestrup & Jepsen 1998, Fiskeriverket 1999).

Det är inte så svårt att se var havsöring lekt. Genom att grus och sten vänts upp och ned har en ljusare yta kommit fram, utan algpåväxt. En hållighet omedelbart uppströms visar var honan tagit grus för att täcka rommen. Sammantaget blir detta en ljus oval fläck på 0,5-6 m² area, för större havsöring oftast ca 2-3 m lång och 1 m bred (Sömme 1954). Van personal kan mycket väl räkna lekropor i ett område för att se lekens omfattning. I regel måste man göra 2-3 besök för att få med all lek (Arne Johlander pers. komm.). Det är därför viktigt att upprätta noggranna kartor så att inte samma grop räknas två gånger. Självklart kan man inte täcka stora ytor på detta sätt. För större älvar rekommenderas faktiskt räkning av lekropor per flyg eller helikopter, vilket också tillämpas i Norge (Heggberget 1985, Heggberget et al. 1986). Svårigheten ligger dock i att veta antal lekropor som en hona har i snitt. Det rör sig om ca 2 gropor/havsöringhona (Elliott 1994) och upp till 4-6 för laxhonor (Fleming 1996). Hult (1950) har rapporterat om betydligt fler lekropor för lax i en liten skånsk å där kanske den fysiska miljön begränsade lekropens storlek.

På något sätt är det ju viktigt för örningen att kunna avgöra om det är en bra lekplats, vilket framgår av att honorna brukar provgräva på olika ställen innan de bestämmer sig (Jones & Ball 1954, Fleming 1996). En bra lekplats har stabilt vattenflöde så att inte lekropen störs av kraftiga flöden, grovt substrat som medger vattenström (syre) ned till rommen, men inte så grovt att det inte går att gräva i eller ger hålligheter genom vilka smådjur kan komma åt rommen.

Förutom att provgräva verkar det som om öringhonan "kän-ner" på substratet med fenorna (Jones & Ball 1954), ett fenomen som även observerats hos regnbåge (Hartman 1970).

Man har föreslagit att uppströmmande grundvatten eller nedströmmande vatten från bäcken skall vara viktiga stimuli för honans val. Vid jämförelser av amerikansk bäckröding och strömlevande öring fann man att den förra alltid lekte där det kom uppströmmande grundvatten i botten, medan den senare inte var så noga och lekte både på sådana platser och sådana utan uppströmmande vatten (Webster & Eiriksdottir 1976, Witzel & MacCrimmon 1983). Kanske är det därför man funnit så god korrelation mellan grundvatten-nivåer och bäckröding (Latta 1965). Möjligen är nedströmmande vatten viktigare än grundvatten för öring, men driften att provgräva talar väl närmast för att honan kontrollerar substratets stabilitet och innehåll av finsediment. Möjligen kan observationen på att de "känner" med fenorna tyda på att honorna kontrollerar vattenrörelser. För laxhonor anses dessutom skyddande överhäng eller liknande skydd öka en lekplats lämplighet pga skyddet mot predatorer (Fleming 1996). Ottaway et al. (1981) samt Sömme (1954) menade att öring inte alls var så kritisk i utformning av lekgröp eller val av plats. Bara gruset gick att gräva i och inte hade för mycket finsediment var det bra.

Stuart (1953) angav att öringhonan sökte efter ett substrat på 1/4-3 tum (6-73 mm). Nielsen (1994) angav max 60-70 mm som storlek på sten i havsöringens lekplatser och Näslund (1992) har i en litteraturgenomgång funnit att 5-81 mm är det intervall som anges internationellt, med **en övervikt för intervallet 20-70 mm**. Rubin & Glimsäter (1996) fann för gotländska bäckar att om medelstorleken på leksubstratet understeg 15 mm så minskade överlevnaden från öringrom till yngel radikalt. Olika undersökningar har visat att det krävs höga syrehalter i vattnet nere i lekbottarna (7-10 mg O₂/l) för att få fullgod kläckning och yngelöverlevnad (Rubin & Glimsäter 1996, Maret et al. 2000, Ingendahl 2001).

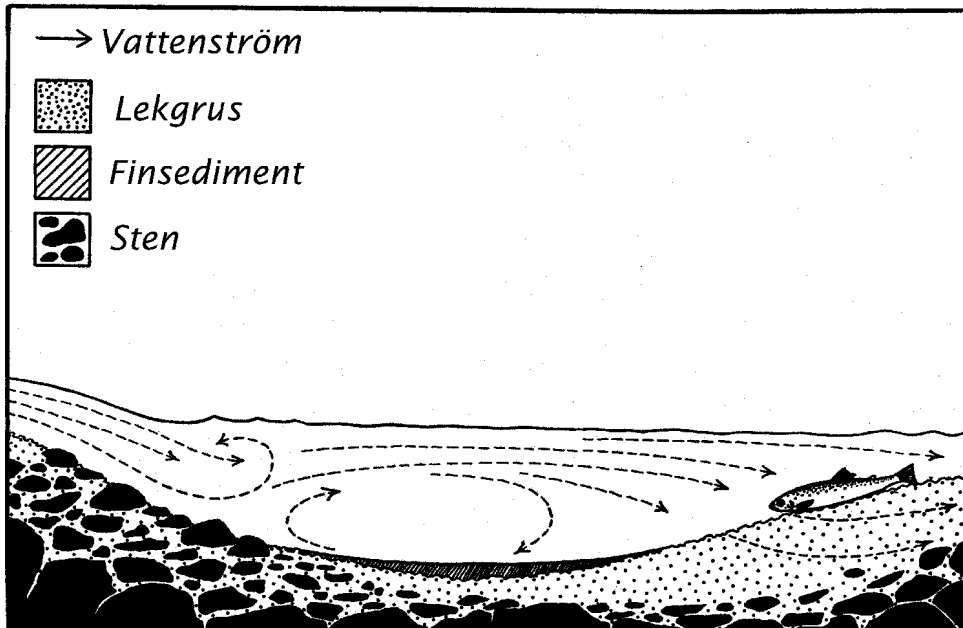
Det anses att öring föredrar botten av varierat substrat, istället för ensartade botten (Stuart 1953). Kanske för att de senare blir rörligare (Gibson 1993).

Vattenhastigheten över lekgroppen kan vara 14-91 cm/s, med en tonvikt på **intervallet 20-40 cm/s** (Näslund 1992). Vid lägre vattenhastigheter blir antagligen vattendnedströmningen i botten för ringa eller mängden finsediment för högt. Ynglen som kryper upp undviker naturligtvis för låga vattenhastigheter där rovfisk finns, men verkar inte klara att stå kvar i vattenhastigheter över 10-25 cm/s (op.cit., Ottaway & Forrest 1983).

Vattendjupet på lekplatsen har angetts till 5-80 cm (Näslund 1992), i extremfall för norsk havsöring till och med 4,5 m (Sömme 1954). Det var en övervikt för **intervallet 10-40 cm** (Näslund 1992). Öring leker alltså mycket grunt, vanligen något grundare än lax (Gibson 1993), men djupare än amerikansk bäckröding (Smith 1973).

Den ideala lekplatsen har sagts ligga i slutet av en hölja (pool) där denna grundas upp och blir en kort strömsträcka (Stuart 1953, Sömme 1954). Här strömmar bäckvattnet ned i botten och syresättningen av botten är god (Figur 3). Samma effekt kan nås snett nedströms sten eller block som sticker upp ur vattnet, speciellt om två uppstickande block parallellt bildar en stående våg mellan sig nedströms (pers. obs.).

Heggberget et al. (1986) fann också många lekplatser i höljor, ofta 100-200 m från höljans nedre begränsning. I dessa fall låg lekplatserna i regel utmed strandkanten på mycket grunt (0.1-0.2 m) vatten. Skillnaderna i observationerna torde vara avhängig storleken på vattendragen. I små



Figur 3. En idealisk öringlekplats enligt Stuart (1953) och Sömme (1954). I slutet av höljan där ytvatten tränger ned i botten. Ungefär där honans huvud är kommer en liten grop att bildas. Under kroppen blir det en liten förhöjning över de nedgrävda äggen.

vattendrag med korta höljor är säkerligen förhållandena bäst i höljans slut, medan de långa höljor som förekommer i större vattendrag kan ha låg andel finsediment redan ganska snart efter att vattenströmmen bromsats upp.

Baglinière et al. (1989) rapporterade hur havsöring använde samma vattendrag som en strömlevande population av öring och att lekplatserna oftast var åtskilda, men att lekperioden överlappade. Således fanns möjligheter för genflöde mellan populationerna. Det finns exempel på att samma lekplats utnyttjas av strömlevande, insjövandrande och havsvandrande bestånd i ett norskt vattendrag (Jonsson 1985). Misstankar finns om samma fenomen i Långvallsälven, Norra Bohuslän (Fiskeriverket 1999). Bohlin et al. (2001) menar att det är en successiv övergång från dominans av havsvandrande till strömlevande öring i västkustens vattendrag (se avsnitt 4.2).

2.3 Lektid

Jonsson & Finstad (1995) ansåg att vattentemperaturen är den viktigaste faktorn som begränsar örings utbredning och anger att äggen bara kan utvecklas i intervallet 0-16 °C (Peterson et al. 1977) och att dödligheten är stor vid extremerna. Detta begränsar också örings lektid radikalt.

Att leka på hösten innebär att man gör sin livsinvestering när man är som mest välnärd. Honan kan lägga många, stora och välnärda (feta) ägg. Samtidigt har hon försäkrat sig om att föröka sig innan vintern kommer. En vinter med ofta dålig överlevnad (avsnitt 3.10 resp 5.8) och dåligt med mat. Tyvärr finns dock ett stort problem för höstlekande fiskar. Detta med att kunna mat-cha så att ynglen kläcks i rätt tid på våren; i rätt tid i förhållande till vårflod, temperatur och födotillgång (Cushing 1975, Nyberg et al. 2001). Som en anpassning har olika bestånd oftast mycket fixa lektider, speciellt i större vattendrag. Troligen

är detta en effekt av att större vattendrag har mindre variationer i vattentemperaturen jämfört med små vattendrag (Heggberget 1988). Dessa lektider har anpassats lokalt till rådande förhållanden. I de mindre vattnen kan variationer i vattenföring och -temperatur på hösten ställa till problem och leken kan fördröjas in i februari för gotländska (Järvi et al. 1996) och skotska bestånd (Stuart 1953). Naturligtvis kan det förekomma avvikande individer som leker långt före de andra (Sömme 1931), ty i vattendrag som har en variabel temperatur år från år kan leken bli utdragen (Heggberget 1988).

Lektiden för havsöring i Tjöstelsrödsån, Bohuslän, infaller vanligen första-andra veckan i november (Lundh 1981). Lektiden för arten i mindre halländska vattendrag tycks också vara de första två veckorna i november. I Mörrumsån leker örningen sista veckan i oktober (medeltal dag 303 på året) och laxens lek startar veckan därpå. I Älvkarleby (Dalälven) leker havsöringen bara en dag tidigare än i Mörrumsån, medan leken i Emån anses vara kring dag 294 på året (näst sista veckan i oktober) (Clevestam 1993). I Skellefteälven kulminerar leken kring dag 274 på året (första veckan i oktober) och går vi ända upp till Tanaälv i nordligaste Finland leker havsöringen 4-5 veckor under september-oktober (Elo et al. 1995).

Kläckningen sker kring mitten-sista mars i södra och västra Sverige (dag 75-105 på året, Clevestam 1993). I Bottenhavet-Bottenviken kläcker havsöringrommen kring 5 april-1 juni, senare ju längre åt norr (op.cit.).

2.4 Lek

Man kan alltså säga att det finns olika uppfattningar om hur örningens lek går till. De flesta hävdar att honorna konkurrerar om lämpliga lekplatser och att hanarna sedan konkurrerar om att få tillgång till honorna. Honorna väljer oberoende av hanarna ut en lämplig lekplats, ofta efter att ha provgrävt på olika ställen (Jones & Ball 1954, Fleming 1996). Hon blir snart uppvaktad av hanar, som troligen till stor del stimuleras av hennes lukt (Olsén et al. 1998). Hon väljer aktivt en dominant hane, men det har diskuterats om inte hanars inbördes kamp är viktigare än honans aktiva val för vilken hane som lyckas leka (Petersson et al. 1999). Denna hane försvarar sedan honan och platsen mot andra hanar. Dominanta hanar uppvaktar fler honor, tillbringar mer tid i lekområdet och har större lekframgång än lägre rankade hanar (Petersson & Järvi 1997). Striderna kan bli hårda och kan leda till den ena fiskens död i extremfall (Sömme 1954). Inkräktande hanar brukar ställa sig i dominansordning bakom lekparet och försöker att skrämja bort platsens hane med hotbeteenden. Mer om lekens alla ritualer kan ni läsa i Jones & Ball (1954) och Petersson & Järvi (1997).

Havsöring lever i flera fall i mycket små vattendrag och lekbeståndet begränsas därför naturligt av utrymmet. Skulle alla individer vandra till havs och växa upp lika länge och sedan återvända för lek blir det liten genetisk variation. Samma årskull skulle hela tiden leka med "sig själva". Genom att det utvecklas olika livshistorier inom samma bestånd erhålls en större genetisk variation. Vissa individer stannar till havs fler år än andra och framföra allt hanar kan hoppa över att vandra till havs före lek. Härigenom kan bestånd med till och med färre än 40 föräldrapar i varje års lek fortleva med god genetisk variation (Saunders & Schom 1985).

Mindre bäckhanar, dvs sådana som könsmognat i bäcken utan att ha varit till havs och vuxit sig stora, försöker ofta smyga sig med när lekakten mellan en stor hane och hona väl börjat (Jonsson 1985) och lyckas troligen ofta befrukta en del av rommen – i vilken utsträckning är dock okänt. För lax har 11-40% konstaterats (Fleming 1996). Bäckhanar har inga tydliga lek-karaktärer som de

havsvandrande hanarna (lekdräkt, något markerade käk-krokar). Bäckhanarna kan dock kännas igen på att de avger mjölke vid en försiktig klämning över buken. Samtidigt är skinnet tjockare än hos fisk som inte leker (Rydevik 1988), men det är inte märkbart för det oövade ögat.

Får den dominerande hanen syn på bäckhanen kan det resultera i elaka bett (Figur 4) (Jones & Ball 1954, Bohlin 1975, Broberg et al. 2000). Hanarna stannar alltid län-gre i lekområdet än honorna (Stuart 1953, Baker 1978). Hanarna söker nya partners och tröttar allt mer ut sig. Han kan ha rinnande mjölke i 2-6 veckor (Sömme 1941). Väl ute i vattnet tycks spermier vara vitala i ca 100 sekunder.



Figur 4. Älfiskefångad ung bäckhane, köns mogen vid 1+, som har ett bett av en större havsöringhane. Bettet syns som två parallella revor strax bakom ryggen (se Bohlin 1975).

Rommen begravs oftast på ett djup som är proportionellt mot honans storlek. Det maximala djupet (cm) som äggen begravs på kan beräknas ur sambandet: $Maxdjup = Honans\ längd * 0,26 + 7,5$. Detta innebär för en hona på 30 cm ett maxdjup på 15 cm och för en hona på 60 cm ett maxdjup av 23 cm.

Havsöringens ägg har en diameter av 4.9-5.7 mm (Gjedrem & Gunnes 1978, Heggberget 1985, Kazakov & Lyashenko 1987, Gaigalas 1991), medan mindre strömlevande öring har en äggdiameter på 3.0-4.7 mm (Alm 1939, McFadden et al. 1965). Rom från storöring (5.6 kg) från Vättern hade en diameter in mot 6.8-7.0 mm (Alm 1939). Generellt verkar det vara så att ju större honor desto större äggdiameter (Liljeborg 1891, Alm 1939, Andersson 1964, McFadden et al. 1965). Detta förhållande gäller även hos lax (Fleming 1996) och hos stillahavslaxarna (Groot & Margolis 1991). Som en parentes kan det nämnas att vid en äggdiameter på 5 mm finns det 9500 romkorn på en liter, vid 6 mm 5500 romkorn per liter (Sömme 1941).

Havsöringhonor i större älvar brukar ha ca 2100-2600 ägg per kg kroppsvikt (Gaigalas 1991), men i den lilla Tullviksbäcken, Uppland, hade de små honorna bara 1448 ägg/kg (Titus 1991) och i Åvaån ca 1600/kg (Alm 1950). Näslund (1993a) visade för strömstationär öring i Låktabäcken att en 20 cm hona hade 200 romkorn. Det skiljer således avsevärt i fekunditet (antal och storlek på romkorn) mellan strömlevande, små, och vandrande, stora, honor (Elliott 1995).

En hona fördelar sin rom på flera lekgropar för säkerhets skull. Elliott (1994) angav att antalet ägg per lekgrop berodde av honans storlek. En hona på 30 cm lägger ca 750 ägg per lekgrop, en hona på 40 cm ca 1400 och en hona på 50 cm ca 2200 ägg per lekgrop. Detta skulle innebära i medeltal två lekgropar per hona.

Få studier finns om hur stor andel av äggen som befruktas. Lundberg (1896) angav 97,7% för strömlevande öring vid en undersökning i det fria. Johnels (1947) grävde ut vad han antog var havsöringlekgropar i Dalälven och fann att 80-90% av äggen var befruktade. Sömme (1954) visade för havsöring att vanligen 99% av rommen var befruktad och ca 97% för lax. Hult (1950) fann däremot att endast ca 90% av laxrom i den lilla Bråån var befruktad. Här var dock förhållandena för lek knappast lämpliga.

Norska studier har visat att den totala energikostnaden för lek hos både hane och hona av atlantlax var ca 51-52% av fiskens totala energiinnehåll (Jonsson

et al. 1991). För havsöring, som ju leker flera gånger, var energikostnaden lägre, ca 16-36% av honornas energiinnehåll i två engelska bäckar, vilket motsvarade 10-26% av honornas vikt (Elliott 1994). Sömme (1931) angav något högre vikt förluster för strömlevande öring på Hardangervidda (28-35%). Frier (1994) beräknade energiförlusten till 33% för dansk havsöring. Studier av havsöring i Litauen och Polen tyder på att gonaderna (könsorganen) i sig utgjorde 13-17% av honornas vikt (Gaigalas 1991, Bartel 1988), den resterande vikt förlusten är förbränning av fett och minskad mus-kelmassa. För Dalälven uppges gonaderna utgöra 17% av havsörings vikt och 21% av laxens vikt (Landergren et al. 1999).

Självklart är hanars intresse störst för en stor hona. Detta eftersom:

Stor hona → Fler och stora ägg → Stora och tidigt kläckta gulesäcksyngel → Dominanta yngel → Större tillväxt och överlevnad → Störst chans att få ny dominant avkomma (ex Liljeborg 1891, Andersson 1964, Mason & Chapman 1965, Islam et al. 1973, Chandler & Bjornn 1988, Elliott 1984, 1994, Titus & Mosegaard 1991, Fleming 1996).

I leken kan hanar av olika årsklasser delta, dels tidigt könsmogna bäckhanar (1+ eller 2+), dels finnock (endast en sommar i havet, se avsnitt 5.5), dels fisk som varit till havs flera år. En fördel med detta är att de olika års-klasserna inte blir genetiskt isolerade från varandra, vilket ökar den effektiva lekpopulationen. Hos pink salmon i Stilla Havet har istället en reproduktiv isolering uppkommit mellan årsklasserna och därmed oerhörda skillnader mellan mängden lekfisk ena året mot påföljande år (Groot & Margolis 1991).

Risk finns att arter som leker senare än öring (ex lax) gräver upp eller leker över öringens rom och därigenom spolierar rekryteringen. Lax grävde över havsöringlekgröpar i den norska älven Eira (Sömme 1954). Exempel finns där regnbåge i Nya Zeeland grävt över öringlekgröpar och därigenom eliminerat öring i vattendraget (Scott & Irvine 2000). De som leker samtidigt kan också spoliera leken. För regnbåge i Kootenay Lake, USA, övergrävdes 20% av lekgröparna av andra individer av den egna arten (Hartman & Galbraith 1970).

På senare tid har det uppmärksamats att antalet hybrider mellan lax och öring (laxingar) ökat, vilket inte är så konstigt i och med att de leker på nästan samma områden och i regel bara med någon veckas mellanrum (Heggberget et al. 1988, Clevestam 1993). Jansson & Öst (1996) visade att i Östersjön var det laxhanar som befruktat öringhonor, medan det i Grönån (Göta älv) till större delen var tvärtom. Troligen är det små bäckhanar som varit framme (op.cit., Elo et al. 1995). Experimentellt har det indikerats att bäckhanar av lax och öring reagerar sexuellt, dvs med hormonella omställningar, i lika hög grad på lukten av honor av den egna arten som på sys-konartens honor (Olsén et al. 2000). Det är inte orimligt att anta att antalet hybrider ökat som en följd av ökade utsättningar och rymningar av odlad lax (Matthews et al. 2000), men även naturligt ökade laxfiskbestånd och den ökade mängden ungar i vattendragen (som medför att en större andel blir bäckhanar) kan påverka. En annan bidragande orsak kan också vara be-gränsad vattenföring i flera älvar som "tvingar ihop" arterna inför lek (Jansson & Öst 1996). Kanske kan även ökad uppmärksamhet av fenomenet bidra till att det rapporteras oftare numer, men visst finns rapporter från början av förra seklet (Christensen & Larsson 1979). Hybrider är svåra att känna igen i fält. Som unga liknar de mest öring (Hedenskog et al. 1997). Till beteende har de vuxna hybriderna i några fall visat sig mest motsvara en lax i och med att de företar långa havsvandringar (Christensen & Larsson 1979), men i andra fall har de mer öringlika karaktärerna slagit igenom. Grahn (2000) har i en artikel i Fiskejournalen beskrivit de morfologiska skillnaderna väl. På vuxna fiskar bör man notera att laxingen har ett överkäksben (överläpp) mitt emellan lax och havsöring i längd, stjärtpolen är kort och

grov, men med tydligt avsatt stjärtfena.

2.5 Liv i lekgropen

För befruktad öringrom fick man vid ett försök en så låg kläckningsgrad som 20% (Ottaway & Forrest 1983), men normalt kläcker rommen till 70-93% hos öring och lax i naturen och till nästan 100% i fiskodling (Mortensen 1977a, Jarrams 1979, Gibson 1993, Norrgren & Degerman 1993, Nyberg & Eriksson 2001).

Elliott (1994) angav för engelsk havsöring att äggen kläcker efter 444 dygn-grader och att gulesäck ynglen (Figur 5) stannade i lekgropen 5-6 veckor (ytterligare 408 dygngrader). Detta med dygngrader skall man dock inte ta så allvarligt, speciellt som förhållandet inte är linjärt. Norska undersökningar visade istället 270 dygngrader mellan kläckning och uppkrypning ur lek-botten (Gjedrem & Gunnes 1978). Det finns självfallet alla möjliga lokala anpassningar. För danska bestånd angavs som ett riktvärde 410 dygngrader till kläckning (Nielsen 1994) och i Sverige har de vida gränserna 360-480 dygngrader angetts för havsöring (Degerman et al. 1998). Längden på nykläckta yngel anges till 17-22 mm (Johansen & Löfting 1919, Alm 1939). Som nämnts sker kläckning från mitten av mars till början av juni i Sverige (Cle-vestam 1993).

Under tiden fram till dess att gulesäcken absorberats är öringynglen negativt fototaktiska (undviker ljus) och negativt rheotaktiska (undviker vattenström) (Stu-art 1953). Detta är en anpassning för att hålla kvar ynglen i lekgropen. Ynglen är dock relativt rörliga nere i lekgropen. Öringyngel kryper slutligen upp ur lek-gruset nattetid (Bardonnet et al. 1993). Denna uppkrypning synkroniseras så att de flesta yngel kryper upp inom en kort period (Titus 1991). Därigenom minskas effekten av predatorer. Närvaro av predatorer (simpor och äldre öring) kan fördröja uppkrypningen (Bardonnet & Heland 1994, Heland et al. 1995, Gaudin & Caillere 2000).



Figur 5. Ett gulesäcksyngel med gott om matsäck kvar. Det tar ca 60 dagar efter kläckning vid 4.5 °C och 30 dagar vid 8 °C innan ynglen börjar äta yttre föda (Jensen et al. 1989). I Sverige kan man räkna med vanligen 15-25 dagar (Clevestam 1993).

SAMMANFATTNING

Havsöring har en högt utvecklad homing, dvs instinkt att återvända för lek till sin egen barnkammare i resp vattendrag.

Uppvandringsförmågan hos lekfisk är direkt temperaturberoende och försämras radikalt under 8 °C. Svårare hinder kan då ej passeras.

I stora vattendrag där havsöring skall vandra långt uppströms sker lekfisk-uppsteget redan under sommaren, eljest sker lekvandring på hösten nära leken.

Havsöringens lekplatser är oftast grunt belägna (0.1-0.4 m), på måttligt strömmande partier (0.2-0.4 m/s) och med relativt grovt grus (diameter oftast 20-70 mm). Det är mycket viktigt med höga syrehalter i lekgropen.

Lektiden skiljer ca en månad från norr till söder. Lektiden är mycket stabil (på dagen när) i större vatten och mycket variabel i små vattendrag.

Rommen kläcker från mitten av mars i söder till första dagarna i juni i norr. Efter 15-25 dagar har gulesäcken resorberats och ynglen börjar äta yttre föda.

Öring som lekt stannar ofta över vintern i större och stabila vattendrag. Även icke lekande havsöring kan vandra upp för att övervintra, troligen för att slippa kombinationen salthalt och kyla i havet. Det verkar inte som det inte är så noga att denna övervintring sker i hemälven, större och stabilare vatten föredras.

Stora honors yngel har en konkurrensfördel genom att krypa upp tidigt, vara dominanta och tillväxa bra. Därmed kan de utvandra som smolt vid lägre ålder och kan därför stannar till havs och tillväxa längre än de äldre smolten. Stora honor ger därmed goda förutsättningar för nya stora honor.

Stora hanar erövrar de största honorna, men små köns mogna bäckhanar kan smyga sig med vid parningen. Genom att ha rörligare och livsdueligare spermier kan dessa bäckhanar bidra till beståndet och den genetiska variationen.

3. Uppväxt i vattendrag

3.1 Ståndplatsens nomenklatur

Innan vi går vidare och tittar på öringungarnas liv i vattendrag måste vi studera begreppet ståndplats. Det finns en plats i vattendraget där öringen, ung som gammal, oftast uppehåller sig och eftersom nosen alltid pekar åt strömmen blir platsen för huvudet ganska fix. Denna plats kallas "station" (Kalleberg 1958), "microhabitat" eller "the focal point" osv (Keenleyside & Yamamoto 1962, Fausch 1984, Bachman 1984). Vi låter forskarna slåss om namnet och kallar det bara ståndplatsen.

Från denna ståndplats gör öringen snabba ruscher för att ta förbidrivande föda, ibland går ruscherne ändå upp till ytan (Bachman 1984), men oftare är det smådjur drivande nära botten som äts (op.cit., Elliott 1967). Så snabbt möjligt återtar öringen sin skyddade ståndplats (Kalleberg 1958) och tillbringar 86% av den "aktiva" tiden väntande på ståndplatsen (Bachman 1984). Beteendet kallas ibland "sit-and-wait-foraging", dvs att man väntar på att födan skall komma till en istället för att simma runt och jaga.

Runt ståndplatsen har de yngsta öringarna ett område som de försvarar mot andra, vilket skulle göra att området skall kallas ett territorium. Speciellt brukar det definieras som ett territorium om den som försvarar det vinner även mot betydligt större individer. Senare i livet, oftast som 1+, lägger öringen ringa tid på ett territorieförsvar. Man talar då hellre om en "home range", dvs ett område där födan huvudsakligen tas – det område som dagligen avpat-rulleras. I detta område råder en dominansordning, så att de öringar som är större har företräde framför mindre individer (Bachman 1984). Home range hos öringar kan överlappa, medan territoriet hos små yngel inte överlappar. I medeltal var home range i en öringbäck i Pennsylvania, med strömlevande öring upp till åtta års ålder, 15,6 m² (op.cit.). Kalleberg (1958) rapporterade om hur en 23 cm stor öring hade ett "revir" (kanske snarare home range) på 4 m². I detta "revir" fanns samtidigt 11 st ungar av lax och en öring på ca 15 cm längd.

En varning dock; uttrycket home range används ibland om hela det område som en fiskart nyttjar under livscykel, se Bertmar (1979). Så medan vi kan tala om ett territorie för de yngsta stadierna skall vi nog använda det neutrala ståndplats för äldre ungar.

För att komplicera det hela ytterligare används två andra begrepp som blandas friskt med varandra och med de tidigare nämnda begreppen, nämligen habitat och biotop. Någon strikt definition finns ej. Båda betecknar egentligen samma sak och betyder livsmiljö, men används i regel om ett större område än bara själva ståndplatsen. I litteraturen används ofta uttrycket makrohabitat för att beteckna habitat/biotop. Vi väljer här att inte använda uttrycket biotop utan kommer att tala om habitatkrav när vi talar om större områden där öring lever, i storleksordningen 10-1000 m². Ståndplatsen betecknar mindre ytor och inkluderar därmed även ynglets territorie. Habitatet kommer därför oftast att motsvaras av elfiskelokalerna i vattendrag.

3.2 De första månaderna

En sträcka av ett vattendrag kan ses som en mosaik av tänkbara territorier, där vissa är mer gynnsamma än andra. Främst då genom att erbjuda en skyddad ståndplats (skydd mot vattenström och rovdjur) med uppsikt över och närhet till bra vattenstråk som för med sig mycket föda (Mason & Chapman 1965, Kalleberg 1958, Bachman 1984).

Eftersom vissa platser är bättre än andra och öringen är aggressiv uppstår en

hierarki (hackordning) där de dominanta individerna tar de bästa territorierna. De som har ett bra territorie är aggressivare och lyckas också bättre försvara sin plats än de som har ett sämre territorie (Johnsson et al. 2000). Dominanta individer är ofta större dvs de med bäst tillväxtpotential (Titus & Mosegaard 1991). De som kryper upp ur lekgruset först brukar ligga före i tillväxt och blir dominanta (Chandler & Bjorn 1988).

Öringyngel är direkt territoriehävdande i vattendrag (Lindroth 1955a, Kalleberg 1958), medan andra laxfiskarter kan behöva en vecka på sig efter uppkrypning för att bli aggressiva (Mason & Chapman 1965). Så fort ynglen börjar ta yttre föda stiger de snabbt till ytan och suger ner luft i simblåsan så att de får en bättre jämvikt (Tait 1960). Därpå börjar således det aggressiva beteendet (Dill 1977, Titus & Mosegaard 1991). Kalleberg (1958) observerade aggression hos laxyngel redan första dagen efter att de kommit upp ur lekgruset, medan Gaudin et al. (1995) menade att medan laxyngel ställer sig något avvaktande mot botten är öringyngel ofta direkt aggressiva. Aggressionen hos större ungar kan indelas i sex olika beteenden, som vi lämnar därhän och hänvisar den intresserade till Keenleyside & Yamamoto (1962). Aggressiviteten är störst gryning och skymning, dvs när de äter, och ökar med ökad täthet av yngel. Den mesta aggressiviteten riktas mot mindre individer, men även attacker mot större förekommer (Titus 1990). De svagare individerna tvingas att migrera nedströms för att hitta ett revir, eljest dör de (Elliott 1984, 1994, Titus & Mosegaard 1991, Järvi et al. 1996). Det är också notabelt att man ofta hittar yngel utan mat i magen trots att gulesäcken är förbrukad och de skulle behöva yttre föda (McCormack 1962). Ju heterogenera miljön är desto större chans borde dessa yngel ha att etablera sig på någon sämre ståndplats. Man kan vid elfiske på hösten finna extremt små och magra öring- och framför allt laxungar som tycks ha fått hålla till godo med sådana dåliga ståndplatser och lyckats överleva. Det är dock knappast troligt att de överlever vintern.

Man har observerat att ynglen inte sprider sig långt från lekgruppen (Elliott 1987) och endast till ringa del uppströms (Mortensen 1977a). I regel sker den mesta utspridningen nattetid (Crisp 1991). Vid höga vattenhastigheter kan ynglen lätt spolans nedströms (Ottaway & Forrest 1983, Jensen & Johnsen 1999).

Successivt under de första veckorna lär sig ynglet att fånga föda, kanske efter att ha gjort flera misstag genom att ha fångat icke ätbara saker eller svårhanterliga byten. Ynglen blir alltmer specialiserade under denna tid och lär sig de äldres beteende, dvs att vänta på förbidrivande födopartiklar.

Titus & Mosegaard (1991) fann att territorierna hos öringyngel i en bäck väl följde fiskens storlek; uppkrupna yngel (27 mm) hade territorier på 0.04 m², 11 dagar gamla yngel hade 0.15 m² och 17 dagar gamla yngel hade 0.3 m². Dessa territorier behölls den första månaden (50 mm). Grant et al. (1989) angav att för salmonidungar, dvs ungar av lax, öring och andra laxfiskar, var territoriets storlek (m²) relaterad till kroppslängden enligt:

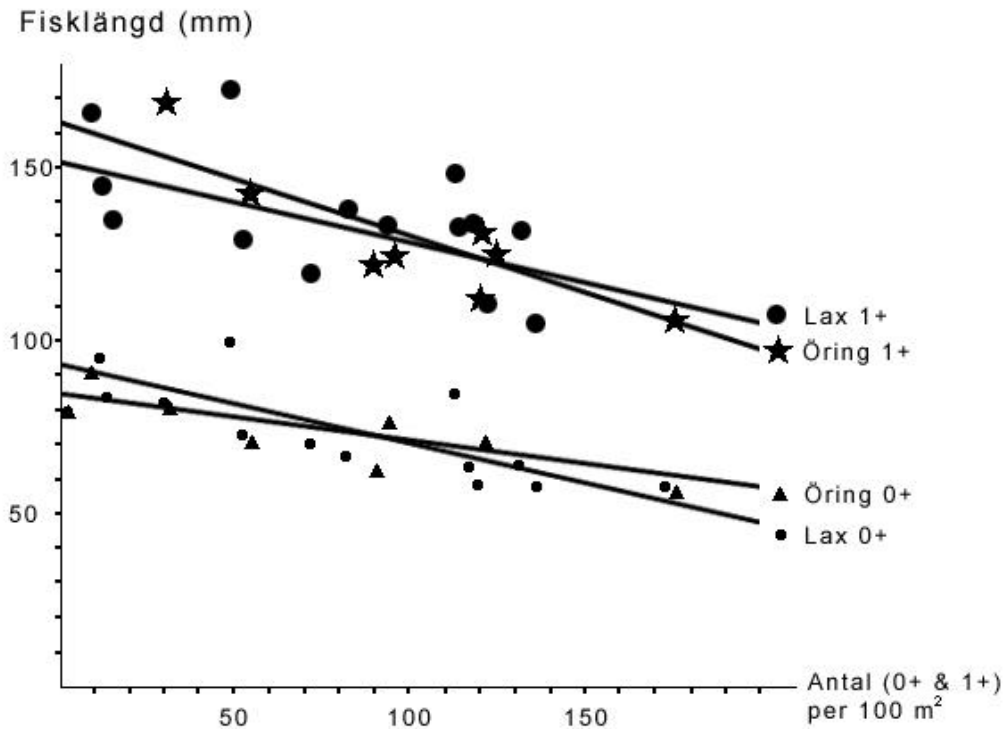
$$\text{Log}_{10}(\text{territoriestorlek}) = 2.61 * \text{Log}_{10}(\text{längd i cm}) - 2.83.$$

Detta skulle medföra 0.1 m² för 5 cm ungar, 0.6 m² för 10 cm ungar och 1.7 m² för 15 cm ungar, men som nämnts är det vid denna storlek på fisk inte längre ett försvarat territorie utan ytan delas i viss utsträckning med andra fiskar av annan storlek.

Den optimala storleken på territoriet bestäms av födotillgång och tryck från konkurrenter om platsen (Grant & Noakes 1987). Territoriets storlek minskar med populationstätheten (McNicol & Noakes 1981) och vattenhastigheten (Kalleberg 1958). Man har observerat hos ungar av stillahavslax att terri-

toriernas storlek ökar om det råder födobrist (Slaney & Northcote 1974). In-tresant är att ju mer varierad botten var, varierad topografi, desto fler territorier kan finnas på grund av att laxungarna (och troligen öringarna) inte ser varandra (Kalleberg 1958). Slutsatsen betvivlas av Bachman (1984) och visst kan det vara så att fler ståndplatser skapats och detta var förklaringen.

Flera studier har visat att det finns en täthetsberoende dödlighet (density-dependent mortality) hos öringungar under den första sommaren (McNeil 1969, LeCren 1969, Mortensen 1977a-c, Thörnelöf 1983a, Elliott 1994, Nordwall et al. 2001). Ibland kallas fenomenet när äldre stadier finns med self-thinning (Bohlin et al. 1994, Armstrong 1997), dvs att antalet individer minskar efter-



Figur 6. Den minskade individstorleken som en funktion av tätheten av lax och öring i Örekilsälven, Taske å och Skredsviksån, Bohuslän, vid elfisken i september 1979-1982 (Thörnelöf 1983a).

hand som de tillväxer (medelvikten ökar) (Figur 6). Det är ju inte så konstigt om det bara finns en viss begränsad resurs. Elliott (1994) har lanserat begreppet **kritisk period**, under vilken det mesta av dödligheten och därmed populationsregleringen sker. Denna period var i hans öringbestånd 33-70 dagar lång efter att ynglen kommit upp ur lekgropen. Längre fram i denna sammanställning visar vi att denna höga dödlighet hos svenska havs-öringbestånd egentligen varar över hela första sommaren och in på hösten (Figur 19, avsnitt 3.10).

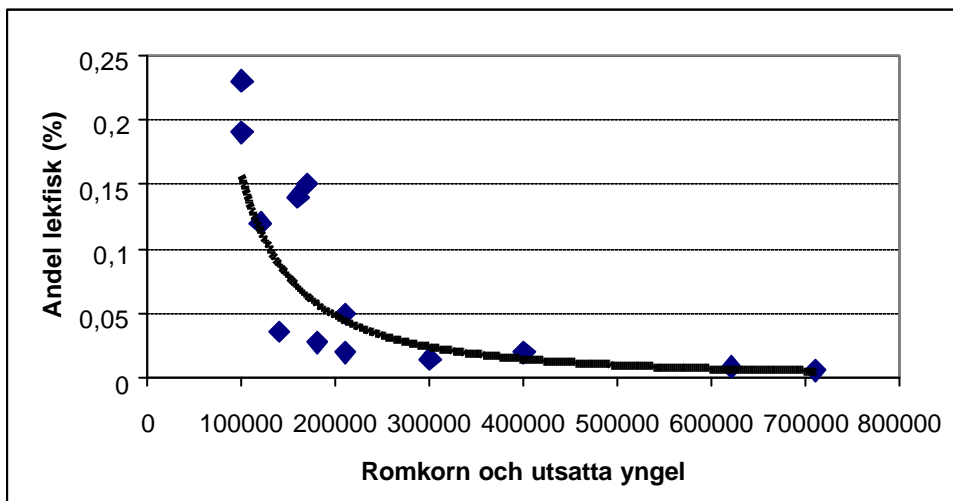
Man pratar ibland i termen 'recruitment', dvs hur många individer som överlever och uppnår en viss storlek, t ex överlever det första året eller smoltutvandrar. Det har visat sig att rekryteringen naturligtvis beror på hur mycket ägg som deponerats i vattendraget; deponeras för lite blir självfallet rekryteringen från rom till 0+ liten, men också om det deponeras mycket ägg (McNeil 1969). Elson (1975) och Gibson (1993) visade för Atlantlax att för mycket lekfisk resulterade i lägre smoltproduktion. Danska utsättningar av öringyngel har visat att 2 yngel/m² gav bäst resultat, större mängder gav lägre smoltproduktion (Nielsen 1994). Elliott (1984) fann för havsöring att det fanns en optimal romtäthet, vid lägre eller högre värden minskade produktionen av ungar.

Elliott (1994) har funnit att sambandet:

$$\text{Mängd ungar} = a * \text{Rom mängd} * e^{(-b * \text{rommängd})}$$

gav en god beskrivning av 'stock-recruitment', dvs förhållandet mellan mängden lekfisk och resulterande avkomma. Detta ger en domformad kurva, dvs låga och höga tätheter ger få ungar medan intermediära ger högst mängd ungar. I Elliotts (1994) fall gav värden på 50 romkorn/m² högst täthet av ungar. Varför för hög initial täthet var negativ var troligen för att senare lekfiskar gräver upp tidigare lagd rom, samt att födoresursen inte räckte till för yngeln och att upprepade aggression mellan unga individer tärde på en-ergiförrådet. Detta tyder ju också på att de underordnade (subdominanta) individerna lever kvar ett tag och tär på den gemensamma resursen.

Alm (1950) visade för den lilla Åvaån att låga tätheter av rom och stödsatta yngel sammantaget gav störst andel lekfiskar (Figur 7). Varje årsklass gav upphov till 45-255 lekfiskar. Orsaken ansåg Alm var den begränsade uppväxtarealen. På 1,5 km sträcka skulle alla honor samsas om utrymmet. Följden blev att de grävde upp/över rommen för varandra och sedan att öringungarna fick en hög konkurrens om utrymme och föda. Intressant att notera är att Alms data gav högst produktion av lekfisk vid ca 50 romkorn/m², vilket kan jämföras med Elliotts data (1994). Om detta gäller generellt bör det vara kring 3 kg honor per 100 m² uppväxtområde för havsöringungar.



Figur 7. Sambandet mellan lagd rom + stödsatta öringyngel med resulterande andel lekfiskar av resp årsklass i Åvaån, Stockholm (Alm 1950).

3.3 Sommarståndplats och -habitat

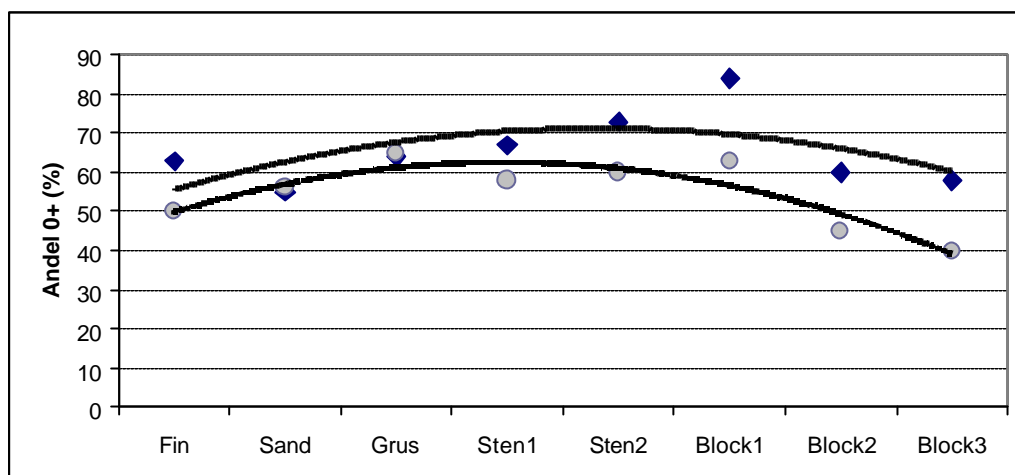
Många har försökt definiera miljökraven för öringungars ståndplats, men man är inte överens eftersom det naturligtvis är en sammanvägning av vad som finns tillgängligt; skydd, skugga, observationsmöjlighet, vattenhastighet, konkurrenter, predatorer och föda (Shirvell & Dungey 1983, Heggenes 1988a, 1994). Därmed kan man anta att preferenserna är närmast individuella (Johnson et al. 2000)! Samtidigt är det ytterst svårt för oss att göra relevanta mätningar av miljön på denna mikroskala (Shirvell & Dungey 1983). Heggenes (1988a) angav vattendjup, bottensubstrat, vattenhastighet och skydd som de viktigaste förutsättningarna för val av ståndplats. Shirvell & Dungey (op.cit.) visade hur öring valde sin ståndplats utifrån var den optimala mixen av alla faktorer var bäst. Det som slutligen avgör valet av ståndplats nämnde vi ovan (avsnitt 3.2), nämligen ett skydd mot vattenström och rovdjur med uppsikt

över och närhet till bra vattenstråk som för med sig mycket föda, dvs mer energi in än ut.

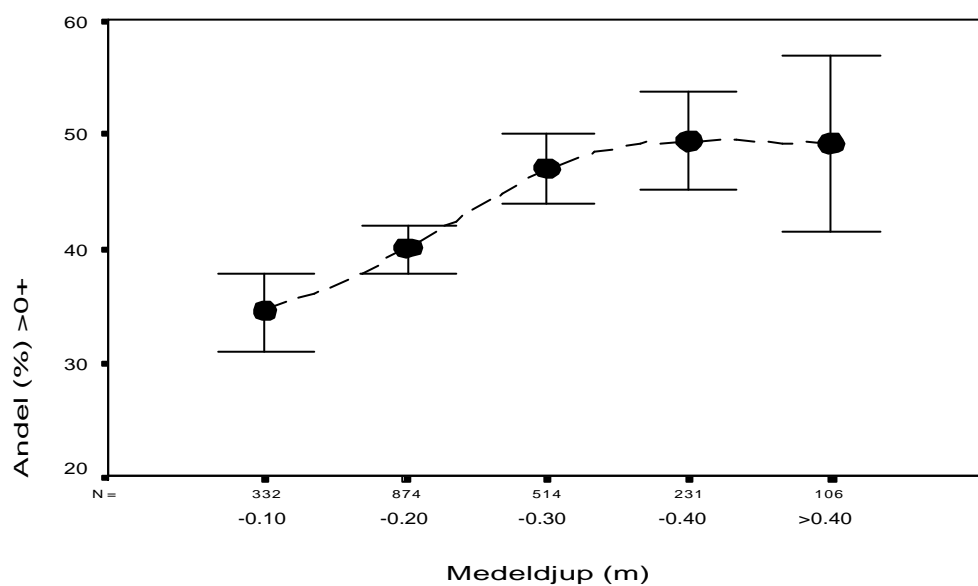
Här lämnar vi ståndplatsen specifikt och talar mer om habitatet. Lax, öring och harr håller sig till de strömmande vattnen för att få syresatta lekbottnar och naturligtvis på grund av att predationsrisken minskar för ungarna. När vi nedan diskuterar lämpliga habitat får detta hållas i åtanke. De flesta gör studier i system med predatorer och därför pekas vattenström ofta ut som en väsentlig variabel. Ungar av öring och lax nyttjar dock gärna lugnflytande vatten och sjöar om det inte finns några farliga predatorer närvarande (De-german & Sers 1992, 1993a, Gibson 1993). Tillväxten brukar till och med vara högre i lugnvatten (Hutchings 1986, Kennedy & Strange 1986, Erkinaro & Gibson 1997, Greenberg & Giller 2001). Greenberg & Dahl (1998) visade vid experiment att vid samma mängd naturlig föda skilde tillväxten signifikant i öring mellan olika habitat och var högst i det habitatet som erbjöd de mest skyddade ståndplatserna gentemot vattenströmmen.

Vid experiment har man visat att laxungar reagerar kraftigt på närvaro av gädda och lake (Jacobsson & Järvi 1976), samt att öringungar minskar utnyttjandet av pooler (lugnvatten) om gädda finns närvarande (Greenberg 1992, 1994, Greenberg et al. 1997). Faktum är att Jones (1975) menade att pooler (höljor) är det prefererade habitatet för laxfiskungar, genom att det djupa vattnet ger skydd samtidigt som energiförbrukningen blir mindre (jämför även Kennedy & Strange 1986). Här kan öring alltså ibland finna ett lugnvatten med bra tillväxtmöjligheter isolerat från predatorer av långa strömsträckor.

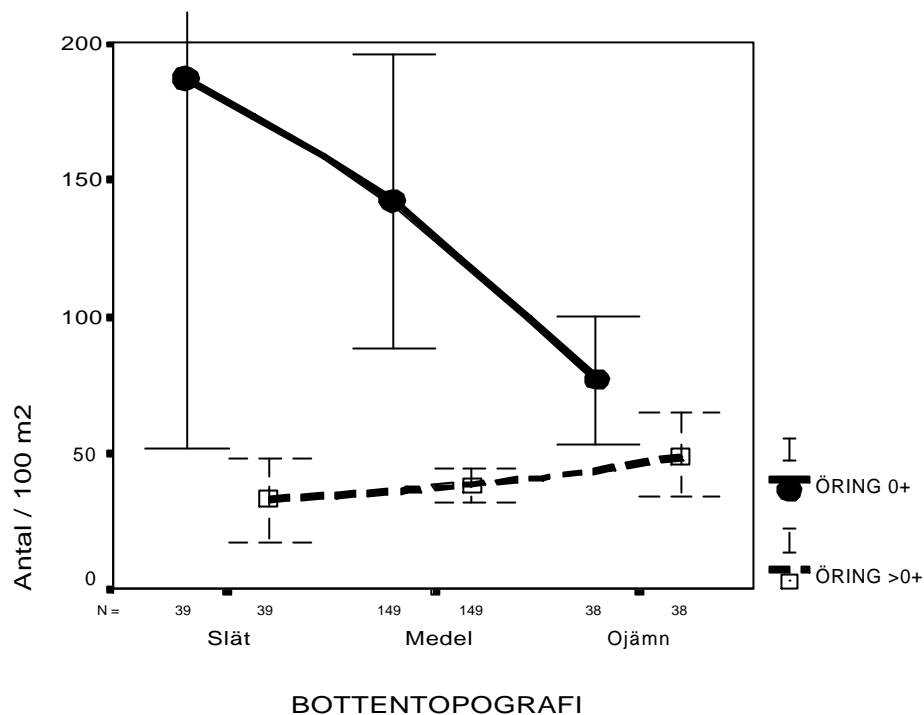
Generellt säger man för öring att årsungarna står grunt nära stranden och "använder" främst något grövre stenar (Bohlin 1977, Kennedy & Strange 1986, Heggenes 1988a,b, Figur 8) eller vegetation (Mortensen 1977b, Eklöv & Greenberg 1998) som skydd mot strömmen och fiender. Större öring flyttar till djupare vatten (Figur 9), gärna då i djupa pooler eller i anslutning till skyddande strukturer precis ovanför eller i vattnet eller nära grov sten eller block (Bohlin 1977, Kennedy & Strange 1986, Mäki-Petäys et al. 1997, Sundbaum & Näslund 1998). Ojäma botten erbjuder också ett skydd och ju ojämnare botten och bättre ståndplats för äldre ungar desto färre årsungar förekommer (Figur 10). Kanske bidrar även minskad aggressivitet pga av att öringungarna ej ser varandra (Kalleberg 1958).



Figur 8. Andel av havsöringpopulationen som var 0+ vid elfiske i lugna (romber) resp strömmande (runda punkter) vattendragsavsnitt (utan lax) avsatt mot bottenstrukt. Klassificering av substratet enligt Karlström (1977) med successivt grövre substrat åt höger i figuren. Data Svenskt Elfiskeregister.



Figur 9. Andelen av havsöringpopulationen som var större än 0+ avsatt mot elfiskelokalens medeldjup i vattendrag utan lax. Data Svenskt Elfiskeregister.



Figur 10. Bottentopografi på lokaler med grusbotten i strömmande vatten (ej lugna avsnitt) i vattendrag smalare än 5 m utan lax och resulterande tätheter av havsöringungar. Data Svenskt Elfiskeregister.

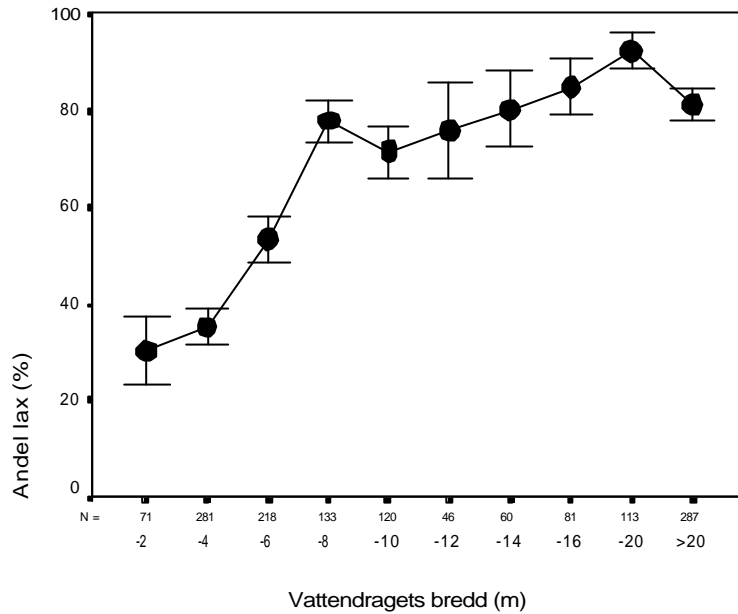
Öring står ofta framför eller snett ovanför/något bakom större stenar (Bachman 1984). Speciellt föredras en nedströms-pool, dvs en hölja nedom en strömmande sträcka (Bohlin 1977). Noterbart var vid flera studier att stor-leken (op.cit., Heggenes 1988b) och tillväxthastigheten (Greenberg & Giller 2001) var större hos fjolårsungarna i de djupaste partierna, vilket antyder att djupare pooler var fördelaktigare. Kennedy & Strange (1986) kunde visa att årsungarna trycktes in på grundområdena av äldre ungar som föredrog pooler. Eftersom att leva i lugnare vatten är energetiskt fördelaktigt så föredras detta habitat av de individer som är stora nog att inte löpa för stor risk att falla offer för rovfisk.

I poolerna upphör de större öringarna att hålla territorier och tar istället föda i dominansordning (Bachman 1984, Elliott 1990). Vissa årstider gör de korta förflyttningar upp på strömsträckorna för att äta (Bridcut & Giller 1993), kanske ofta mindre öringar (pers. obs.) och yngel (Alm 1950, McCormack 1962).

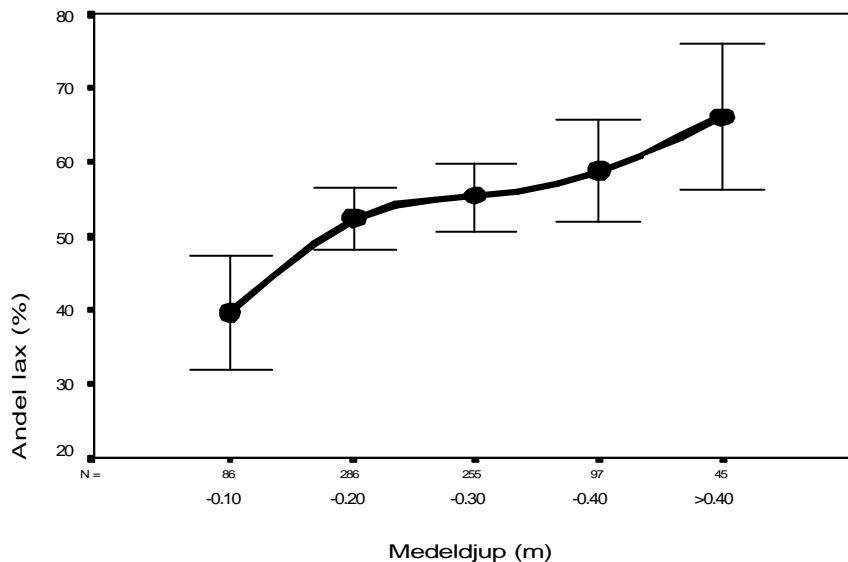
Jämfört med laxungar föredrar öringungar svagare vattenström; 0.1-0.3 m/s (Karlström 1977, Heggenes & Saltveit 1990). Tydligt var också i de studierna att lax klarade betydligt högre vattenhastigheter om så krävdes. När vattenhastigheten närmade sig 0 så släppte både lax- och öringungarna sina ståndplatser och blev nästan stimbildande (Lindroth 1955a, Kalleberg 1958).

I de större älvarna förekommer öringungar egentligen bara i strandkanten och lax i de öppna strömsträckorna (Figur 11) och laxungar anses generellt förekomma djupare än öring (Figur 12; Lindroth 1955a, Karlström 1977). Karlström (1977) genomförde omfattande elfisken i laxälvar och fann där att lax-ungarna förekom rikligare över finkornigare bottnar med högre vattenhastighet (sten, mindre block), medan öring var vanligast bland grövre block i lugnare vatten. Eftersom öringyngel (Gaudin et al. 1995) och

-ungarna är betydligt aggressivare än lax kan man se sambandet mellan arterna som sådant att öringarna tar de platser i vattnet de förmår, medan laxen tvingas ut på de mer strömsatta sträckorna där öring inte förmår stå (Lindroth 1955a, Kalleberg 1958, Kennedy & Strange 1986, Heggenes et al. 1995). Framför allt tycks det vara äldre öringungar som påverkar lax och man har ibland påvisat negativa samband mellan öring 1+ och lax 0+ (Egglshaw & Shackley 1982, Degerman et al. 1997).

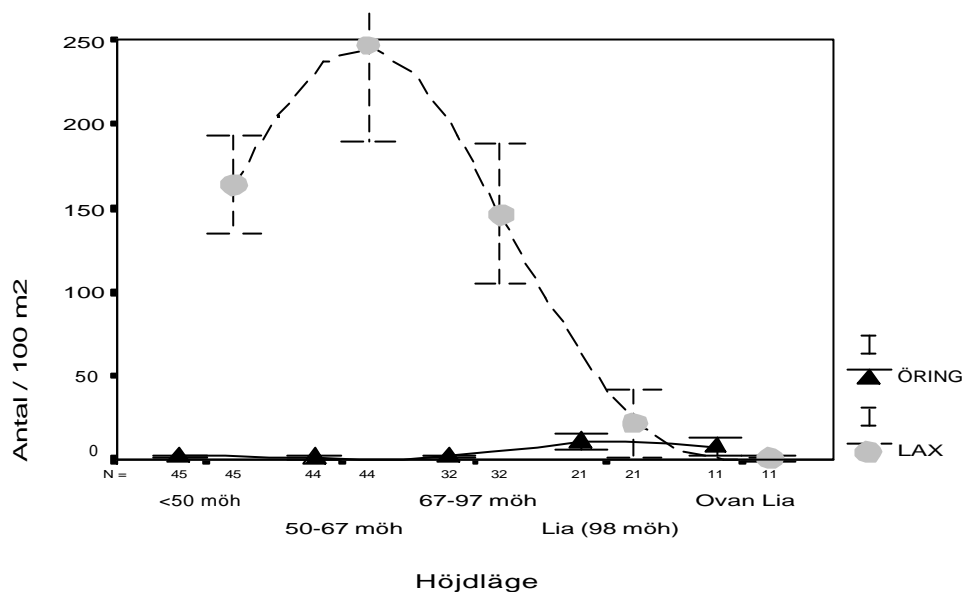


Figur 11. Ju bredare vatten desto större andel (%) av laxfiskarna (salmonider) utgörs av laxungar i laxförande vattendrag på västkusten (Degerman et al. 2000a).



Figur 12. Andelen av beståndet av laxfiskungar som består av lax vid elfiske i svenska vattendrag där lax förekom (bara vatten smalare än 20 m medtagna). Data Svenskt Elfiskeregister.

Kennedy & Strange (1986) plockade bort öring ur en irländsk bäck och fann då att laxen flyttade till djupare och lugnare vatten och fick högre överlevnad och tillväxt. Man har också observerat att i laxvattendrag utan öring upptar laxungarna samma platser som öring skulle gjort (Lindroth 1955a, Karlström 1977), medan motsatt förhållande också råder men i betydligt lägre grad (Degerman & Appelberg 1992, Schibli 2001b). Öring kan inte inta alla de habitat lax intar (Figur 13). Lax är bättre anpassad till strömmande vatten genom sina större bröstfenor (Jones 1975), mindre simblåsa som ger mindre lyftkraft (Christensen & Larsson 1979) och beteendet att stå närmare botten (Keenleyside & Yamamoto 1962, Egglisshaw 1970, Bremset 2000), ty vat-tenhastigheten avtar logaritmiskt mot botten (Gibson 1993). Även lax-ynglet står närmare botten än öringynglet gör (Gaudin et al. 1995).



Figur 13. Medeltätheten av lax resp öring i Högvadsåns huvudfåra från mynningen i Ätran till vandringshindret vid Lia, samt lokaler omedelbart uppströms åren 1978-1999. Trots att tätheten av laxungar minskade högre upp i ån ökade tätheten av öring endast obetydligt. Öring kan inte ersätta laxen i detta västkustvattendrag med en medelbredd av 7-20 m och ett avrinningsområde på 100-477 km² beroende på lokal.

Om öring trycker ut lax i större vattendrag så sker något liknande i den andra extreman, små vattendrag, där öring tränger undan den inplanterade bäckrödingen (DeWald & Wilzbach 1992) till vattendragens minsta delar (opubl.). Men sådana bestånd förekommer så vitt känt inte ihop med havs-vandrande öring och vi lämnar därför denna bit. I mellanstora vattendrag verkar öring tränga ut harr från de habitat som öringen föredrar (Degerman et al. 2000b, Mäki-Petäys et al. 2000).

Öringungar å andra sidan trycks ut i allt mer strömmande vatten om andra arter förekommer (Markusson et al. 1997). Öringungar kan förekomma rikligt på riktigt lugnt vatten, bara inte predatorer (gädda, lake) uppehåller sig där (Degerman & Sers 1992, 1993a) och samma anses gälla laxungar (Gibson 1993).

Hela tiden är det således en ömsesidig påverkan mellan arter, storlekar och individer som styr habitatvalet, men prefererade habitat finns (Heggenes & Saltveit 1990, Greenberg et al. 1997, Degerman et al. 2000b). Val av habitat och ståndplats är således en direkt avvägning mellan energivinst och predationsrisk. Öring uppvisar en flexibilitet, vilket gör att den prefererade stånd-

platsen varierar mellan individer, lokaler och under säsongen (Heggenes 1988a). Den prefererade ståndplatsen väljs bland det utbud som finns lokalt och behöver därför inte vara den optimala för arten, men kanske för in-dividen just då (op.cit., Johnsson et al. 2000). Öringens aggressivitet tvingar ofta andra salmonider att byta habitat. När predatorer är närvarande så ökar den inbördes konkurrensen om habitatet hos öring, som ju inte törs nyttja poolerna lika mycket. Vill man nu tillväxa måste man migrera (Näslund et al. 1998).

3.4 Migrationer sommartid

Det har konstaterats flera gånger att års- och ibland fjolårsungar är tämligen stationära; öring (Alm 1939, Solomon & Templeton 1976, Bachman 1984, Zalewski et al. 1986), lax (Saunders & Gee 1964, Egglshaw & Schakley 1980) och regnbåge (Edmundson et al. 1968). Speciellt gäller detta studier vid utsättning av odlad öring (Näslund 1993b, Näslund 1998, Jonsson et al. 1999), medan utsättning av vild öring tillbaka till sitt vattendrag gav betydligt större rörlighet (Berg & Jörgensen 1991). Man har också observerat att större strömlevande öring (över 20 cm) som flyttats kortare sträckor (0,8-3,6 km) i ett älvsystem återvände till sitt uppväxtområde mycket snabbt (Arm-strong & Herbert 1997). Det finns alltså en generell tendens till homing även under tillväxtperioden, således inte bara vid lek.

Migrationer (förflyttningar) inom vattendraget förekommer dock i stor utsträckning hos öring (Sömme 1941), t ex vid byte till vinterhabitat (avsnitt 3.5), men också successivt under säsongen i takt med att årsungarna tillväxer då de mer söker upp pooler (Elso & Giller 2001). Till och med under dygnet sker en liten förflyttning mellan ståndplats och övernattningsplats (Keen-leyside & Yamamoto 1962, Bakshtansky & Netsarov 1982) eller en speciell skyddad plats där öringen gömmer sig vid fara (Bachman 1984). Lindroth (1955a) rapporterade hur laxungar i ett strömakvarium vilade på, eller "i" (Kalleberg 1958), botten under mörka timmar och då sakta vaggade fram och tillbaka med vattenströmmen. Liknande observationer finns rörande regnbåge (Edmundson et al. 1968, Northcote 1992).

Den gamla bilden av öringungar som stationära in i döden (Schiemenz 1952, Albrecht & Tesch 1959) stämmer således inte (Northcote 1992, Gowan et al. 1994). I rinnande vatten är miljön ständigt föränderlig och öringungarna måste anpassa sig till detta. Lindroth (1955a) rapporterade t ex om hur öring- och laxungar fick röra sig vid sjunkande vattenstånd i Indalsälven för att inte bli inestängda i avsnörda pölar, såsom elritsa och stensimpa blev.

Mindre dominanta öringar kan tvingas föra kringdrivande liv ("floaters"), troligen ständigt sökande efter en lämplig fast ståndplats (Hesthagen 1988). Den rörliga andelen av populationen kan vara stor (Northcote 1992), kanske speciellt i nordliga vatten med större omflyttningar vintertid (Nordwall & Näslund 2000). Milner et al. (1978) fann att den "rörliga" delen av populationen kunde stå för 30% av den årliga produktionen. Liksom för yngel tycks det som de rörliga ungarna hade sämre tillväxt/mindre storlek än de stationära (Gowan & Fausch 1996, Järvi et al. 1996).

Egna observationer vid ett giftutsläpp i Stenunge å, Stenungsund, visade att havsöringungarna (0+ och 1+) migrerade ut till estuariet, flodmynningen och det närmaste utsötade havsområdet, trots en salthalt på 15-20 promille, för att återvända efter några dagar när giftet runnit undan. Faktiskt har man för laxungar visat att vissa kan uppehålla sig i estuariet mer eller mindre permanent (Cunjak 1992) och de gotländska havsöringungarna kan överleva utvandring mycket tidigt (Järvi et al. 1996). Hogstrand & Haux (1986) har vid experiment funnit att havsöringungar (ej smoltifierade) från Bohuslän tålde över ett dygns

exponering vid en salthalt av 25 promille, men dog inom ett dygn vid 33 promille. Landergren (2001) visade att hasvöringungar (0+) under ett experiment på 63 dagar växte lika bra i sötvatten som i brackvatten (6.7 promille). Detta skulle kunna innebära att havsöringungar som tvingas lämna de skyddade kustbäckarna på grund av platsbrist (Järvi et al. 1996) eller eventuellt torra (Nyman & Westin 1978) skulle kunna fortleva i brackvatten-miljön ur fysiologisk aspekt (Landergren 2001). Per Sjöstrand & Anton Hall-dén har också observerat hur årsungar av insjööring i Vättern kan uppehålla sig skyddat i strandzonen på den stora sjön. I detta fall kan möjligen ett extra tillskott av öringproduktion ske om inte predationen blir för hög.

3.5 Vinterståndplats och -habitat

Vintern är en kritisk period, speciellt för de yngsta fiskarna (Lindroth 1965) och för fisk i strängt klimat (Needham et al. 1945, Cunjak & Power 1987, Näslund 1998). Naturligtvis varierar överlevnaden med hur sträng vintern är; ju högre vintertemperatur och ju större laxfiskunge desto större blir vinteröverlevnaden (Gibson 1993).

I forsarna uppstår på senhösten ofta s k issörpa (även kallat ankaris eller bottenis) genom underkylning av vattnet. Iskristaller avsätts på botten-stenarna i form av en mjuk gulvit is (Karlström 1977). Isen tillväxer (1-3 dm) och blir fastare, men försvinner om ett skyddande istäcke bildas på ytan. Områden med issörpa undviks av fisk (op.cit., Simpkins et al. 2000). Hos andra salmonidungar har man observerat att issörpa på botten kan reducera tätheten av ungar betydligt (Maciolek & Needham 1952, Brown & McKay 1995).

Nordwall & Näslund (2000) rapporterade att en bäck frös helt och dödade hela populationen av strömlevande öring. Vintern 1995/96 bottenfrös många norrländska vattendrag på grund av stark kyla och ringa/inget snötäcke, som en följd var tätheterna av havsöringungar storskaligt reducerade i vattendrag utmed hela Norrlandskusten påföljande sommar (Fiskeriverket & Laxforskningsinstitutet 1998).

Under senhösten ställer sig öringungarna allt närmare botten (Heggenes & Saltveit 1990, Bremset 2000). De flyttar sig vintertid ned till djupare höljor (Elliott 1994, Heggenes 1994), till lugnare vattenhastigheter (Mäki-Petäys et al. 1997) och/eller till områden med grövre bottensubstrat för att 'krypa ned' mellan och under stenar (Bjornn 1971, Karlström 1977, Heggenes & Saltveit 1990, Mäki-Petäys et al. 1997) samt stockar (Hartman 1963, Tschaplinski & Hartman 1983). Speciellt uttalat var att ju högre vattenhastigheten var desto större andel tryckte nere i bottensubstratet vid låga temperaturer (Hartman 1963). Eftersom låg vattentemperatur drastiskt minskar den växelvarma fiskens simförmåga så klarar den inte att stå i samma vattenström vintertid som sommartid (Tschaplinski & Hartman 1983). Lax- och öringungar rapporterades flytta till vinterhabitatet vid 6-10 °C (Gibson 1993, Heggenes 1994).

Finska studier har visat att områden skyddade för vattenström var prefererade vintertid (Mäki-Petäys et al. 2000). Cunjak & Power (1987) menade att områden med uppströmmande grundvatten som gav en högre temperatur än bäcken kan föredras.

Ju sämre övervintringsmöjligheter som finns i området och ju strängare vintern är desto längre vandringar tvingas öringarna företa för att övervintra. I små lägre belägna vattendrag kan det räcka att gå till selområden (naturligtvis även uppströms) eller ibland ned till huvudfåran, medan öring i högt belägna grunda vattendrag kan tvingas att migrera långt nedströms under vintern (Ingemar Näslund, pers. komm.).

Noterbart var att studier visat att lax- och öringungar är aktiva nattetid på vintern-våren (Eriksson 1973), kanske som en anpassning till (varmblodiga) predatorer (Heggenes 1994, Valdimarsson et al. 1997, Valdimarsson & Metcalfe 1998, Bremset 2000). Parallellt sker tydligen en förändring i nät-hinnan vid låga temperaturer som ger ökat mörkerseende (Allen et al. 1982). Visserligen kan varmblodiga predatorer vara allvarliga vintertid, men kanske kan också det faktum att laken skiftar från nattaktivitet till dagaktivitet vin-tertid (Müller 1973) spela roll i våra vattendrag.

Lindroth (1955a) menade att öringungar i strömakvariet i Hölle tenderade att vara mer aktiva än laxungar vintertid, vilket kan vara rimligt med öringens bättre anpassning till låga temperaturer (se avsnitt 3.8). Troligt är också att individer som skall smoltifiera påföljande vår har en högre aktivitet.

Även efter att isen försvunnit står laxfiskungarna och trycker eftersom det egentligen sällan är isen som är problemet utan kylan i kombination med vattenhastigheten. Arne Johlander (pers. komm.) har vid elfisken tidigt på våren i Mörrumsån noterat hur öring- och laxungar står mer skyddat och dolt än under sommaren, och ofta på något andra ställen.

3.6 Miljöns påverkan på populationen

Vi har i avsnitt 3.3 diskuterat valet av ståndplats som en direkt funktion av mikro- och makrohabitat, men dessa nivåer styrs självfallet av metahabitatet, dvs avrinningsområdets egenskaper.

Man kan grovt särskilja på vattendrag som har dominerande laxpopulationer från dem som är mer typiska öringvattendrag utgående från avrinningsområdets storlek och vattendragets lutning. Dessa två variabler tillsammans bestämmer ju vattenhastigheten. För vattendrag på svenska västkusten har man funnit att (Degerman et al. 2000a):

$$\text{Nödvändig lutning för lax} = \text{Medel } Q^{-0.5795} * 0.4468$$

($r^2=0.96$, $p<0.001$)

För ostkusten kan man räkna med att högre lutning krävs pga lägre avrinning. Här saknar vi dock elfiskedata för många laxälvar och kan inte upprätta motsvarande samband.

Man kan grovt säga att öring i svenska vattendrag förekommer vid en lutning av 0.2-5% (Markusson et al. 1997). För lax har man på motsvarande sätt funnit en medellutning på 0.1-0.6% för årsungar och 0.1-1.0% för äldre ungar (Degerman et al. 1998), vilket överensstämmer med 0.2-1.2% som anges av Elson (1975).

Lutningen ger inte bara en viss vattenhastighet (Ingle-Smith & Stopp 1978), den förändrar också vattendragets utseende på andra sätt. Till exempel förändras bottensubstratet, mängden djuphålör ökar med ökad lutning och vattenvegetationen förändras (Markusson et al. 1997). Det är därför inte konstigt att just lutning har använts som ett sätt att dela in vattendrag i olika typer.

Andra faktorer i avrinningsområdet som påverkar öringens utbredning är självfallet andelen och avståndet till sjöar. Generellt kan man säga att sjöar stabiliserar vattenföringen (Degerman et al. 1985, 1986), utgör en sedimentationsbassäng och minskar sedimentpålagringen i vattendrag (Nyberg & Eriksson 2001), utgör en värmebuffert och förser nedströms vattendrag med extra näring (Degerman et al. 1996). En nackdel med sjöar för öring är dock att

sjöarna innebär en ständig kolonisation av predatorer som gädda och lake till vattendragen (Degerman & Sers 1993b, 1994). Tätheten av laxfiskar är därför ofta reducerad i närheten av sjöar (op.cit), men kan vid bra för-hållanden (god vattenhastighet och ståndplatser) vara mycket rika med god tillväxt, speciellt i utlopp (avsnitt 3.9).

Viktiga är de komponenter i miljön som varierar, antingen naturligt eller så genom påverkan av människan. I en instabil miljö finns många yttre faktorer som kan reglera populationstätheten. Stränga vintrar, torka, försurning, sedimentdeposition, högflöden osv kan vara avgörande i havsöringvattendrag.

Liksom så mycket annat i naturen följer öringbestånden **klimatets** fluktuationer. Elliott et al. (2000) fann att datum för uppkrypning av öringyngel i en engelsk bäck under 30 år följde de storskaliga variationerna i den s.k. Nordatlantiska oscillationen. **Torka** medför en förändrad vattenkvalitet (ofta reducerade syrehalter), högre vattentemperatur, ett reducerat habitat, reducerad tillförsel av föda och ökad risk för predation, speciellt från häger och mink. Samtidigt kan torka förhindra migrationer inom vattendraget, till och med smoltutvandringen hos havsöring kan försenas (Cross & Piggins 1982). Thörnelöf (1983a) och Degerman et al. (1990) rapporterade om omfattande fiskdöd som en följd av torka sommaren 1982 i små kustvattendrag med havsöring i Bohuslän. Titus (1991) menade att havsöring i Tullviksbäcken, Uppland, hade utvecklat så kort bäckliv som möjligt (tidig smoltifiering och smoltutvandring redan vid 1 år och 8 cm (Titus & Mosegaard 1989)) som ett svar på återkommande torka. Liknande anpassningar till liv i små vattendrag som torkar ut antas förekomma även i Norge (Borgström & Heggenes 1988).

Elliott et al. (1997) har i en 30 årig studie av havsöring i en engelsk bäck funnit att torka påverkat beståndet påtagligt under sju somrar. Ibland var effekten mest negativ på 0+ ibland på 1+, utan att man riktigt kunnat förklara skillnaden. Noterbart var hur djupa pooler (höljor) var viktiga för öringens överlevnad genom att hålla ett kallare vatten (Elliott 2000). Degerman et al. (1997) studerade effekten av den återkommande torkan på västkusten somrarna åren 1983, 1989, 1992, 1993 och 1994 genom att studera inrapporterade data till Svenskt Elfiskeregister. Generellt missgynnades lax i relation till havsöring. I mindre vattendrag med havsöring som dominerande art missgynnades årsgångar relativt äldre ungar. **Resultaten tydde således på att den dominant arten resp åldersgruppen klarade sig bäst.** Detta är ju anslutande med den noterade tidiga utvandringen av öringungar (ej smoltifierade) från gotländska bäckar när sommarvattenföringen var låg. De individer som migrerade var de med sämst kondition (Järvi et al. 1996).

Öring har relativt höga krav på sin miljö och anses därför vara en viktig miljöindikator (Nielsen 1997). **Försurningens** inverkan på havsöring har beskrivits i ett flertal arbeten. Eftersom öring leker i små vattendrag, som är känsliga för försurning, har öring drabbats av försurning i väldigt stor utsträckning (Bergquist 1991). Vi tänker inte här gå in på allt det som skrivits om detta utan hänvisar till den sammanställning av svenska erfarenheter av försurning och kalkning som finns i Henrikson & Brodin (1995). Det kan konstateras att när pH når 5.5-5.6 störs öringens reproduktion och bara hälften av ynglen kan kläcka (Norrgrén & Degerman 1993). Öring anses dock faktiskt relativt försurningstålig och brukar inte saknas helt i vattendrag förrän pH understiger 5.0 (Degerman & Lingdell 1993). Lax störs redan vid pH under 6.3 och är en av de känsligaste organismerna vi känner till (Kroglund & Staurnes 1993, Degerman 1998). Lågt pH i sig innebär en stress för fisken, som förvärras betydligt på grund av de förhöjda halter av aluminium som uppträder samtidigt (Rosseland & Skogheim 1984, Skogheim & Rosseland 1984, Fivelstad & Leivestad 1984, Norrgrén & Degerman 1993, Herrman et al. 1993).

Flera studier har visat att kalkning direkt innebär återupptagen reproduktion, ökade tätheter och återkolonisation av tidigare försurade vatten (ex. Lund 1981, Andersson et al. 1984, Stibe et al. 1993, Höglind 1993, Degerman et al. 1990, Degerman & Appelberg 1992, Alenäs et al. 1995, Schibli 1999a,b).

Eutrofiering, tillförsel av närsalter, av vattendrag kan påverka öring negativt genom minskade syrehalter (Eklöv et al. 1997a), som uppstår när den extra växtproduktion som uppkommer skall brytas ned (ruttna). **Syre-förhållandena** i strömmande vatten är ofta goda, men i jordbrukspåverkade åar kan halterna vara låga. Elliott (1994) angav att öring tål ned till 5.0-5.5 mg O₂/l, men att syremättnadsgraden samtidigt måste vara minst 80%. Eklöv et al. (1997a) visade också att värdet 5.0 mg O₂/l var den lägsta halt där öring påträffades i Skånska åar.

Kopplat till eutrofiering är höga kvävehalter. I åar kan deposition av fint sediment ge syrebrist i bottarna. Om vattnet har höga nitrathalter kan nitrit och ammoniak bildas i bottarna, vilket är starkt toxiskt för laxfiskar. Indikationer finns från franska försök att dödlighet hos yngel kan bli betydande (Massa et al. 2000).

Binns & Eiserman (1979) visade för vattendrag i Wisconsin att biomassan av laxfiskar var högst vid en fosforhalt av 51-96 µg/l. För förhållandena på svenska västkusten verkar detta vara höga nivåer. Det fanns en tendens att laxungar minskade vid fosforhalter överstigande 65 µg/l (Degerman et al. 2000a), lax är ju också erkänt känslig. Bidragande orsaker kan också vara lägre lutning än i vattendragen i Wisconsin. Alternativt var besöksgrunden lägre vilket ger mer växtproduktion i bäcken och därmed försämrade syre-förhållanden (Zalewski et al. 1998). Vill man hårdra kan man säga att fosforberikning i sig inte är så allvarligt. Det är när det kombineras med ljusinflöde som problemen accentueras.

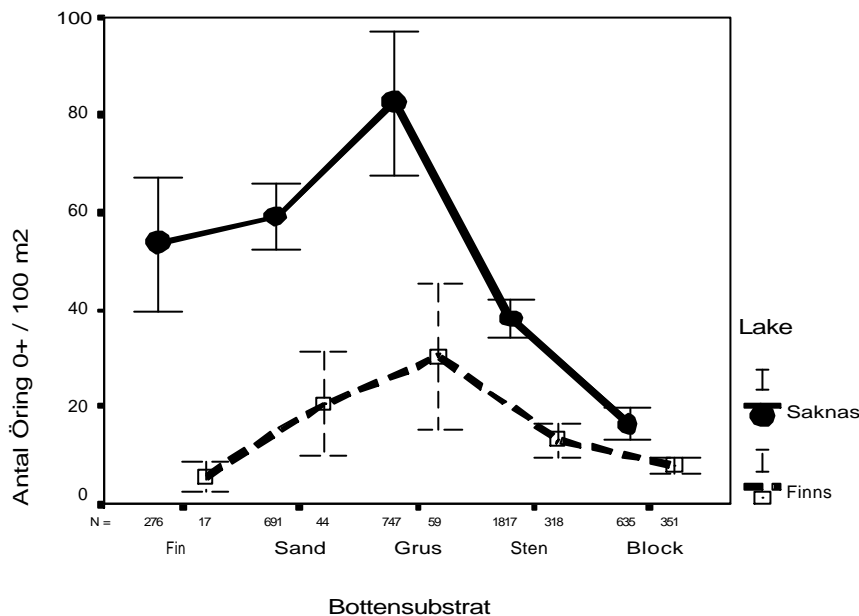
3.7 Biologisk påverkan på populationen

Ju stabilare miljö desto större effekt får biologisk reglering på population och produktion genom konkurrens och/eller predation (Mann & Penczak 1986, Zalewski et al. 1986). Populationstätheten kan regleras av konkurrens och predation inom arten (intraaktion) resp mellan arter (interaktion). Förekomst och täthet av öring minskar generellt med ökad förekomst av andra arter (Degerman & Sers 1992, Eklöv et al. 1997b). När man jämfört öring med närstående salmonidarter har man i regel funnit starka interaktioner mellan arterna; öring och lax (Kennedy & Strange 1986); öring och regnbåge (Koick & Taylor 1994, Landergren 1999, Scott & Irvine 2000); öring och harr (Degerman et al. 2000b, Mäki-Petäys et al. 2000). Denna interaktion mildras ofta genom att arter och åldersgrupper byter habitat (op.cit., Nilsson & Northcote 1981).

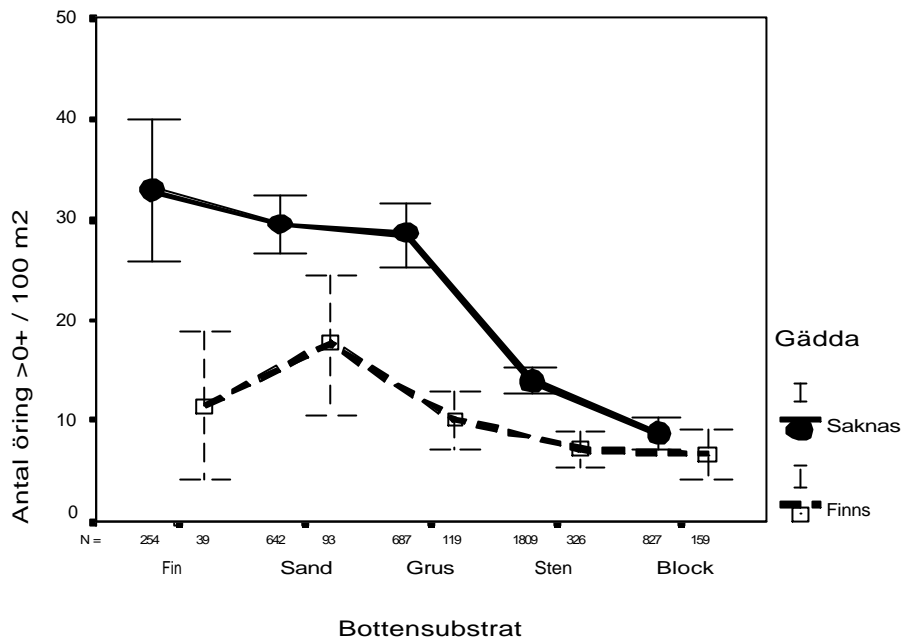
Öring är mycket känslig för predation, även från fåglar. Skarv har visat sig äta öringungar, men nyttjade harr mer (Sjöberg 1975). Amerikansk häger visade sig äta mycket av äldre öringungar, medan kungsfiskare föredrog yngre stadiet (Alexander 1979). Björn Tengelin har gjort en opublicerad studie av kungsfiskares effekt på några havsöringbestånd i Östergötland och ansåg att mängden 0+ var decimerad där fågeln uppehöll sig. Andra försök har visat att laxungar tillbringade betydligt mer tid i skydd om de utsätts för en luft-buren (attrapp av kungsfiskare) än en vattenlevande predator (attrapp av stor bäckröding) (Gotceitas & Godin 1993). Självklart tillhör mink predatorerna och påverkan i små bäckar med öring (<15 cm) kan vara mycket stor (Heggenes & Borgström 1988).

Gädda fångad vid elfiske har ofta rester av öringungar i magen även när inte smoltvandring sker (Arne Johlander pers. komm.). Förekomst av gädda får öring att ändra habitatutnyttjande och födointag (Greenberg et al. 1997). Gädda kan också ha stor effekt på smoltöverlevnaden (se avsnitt 4.2.). Lake anses också äta öring (Larsson & Larsson 1975, Jonsson & Sandlund 1979), men elfiskefångade lakar har endast öring i magen i mindre utsträckning (<10% av öppnade magar, pers. obs.). Både för lake och gädda kan man se en tydlig påverkan på tätheten av havsöringungar i vattendrag. I frånvaro av predatorer utnyttjas, som nämnts, även lugnflytande habitat (Figur 14, 15).

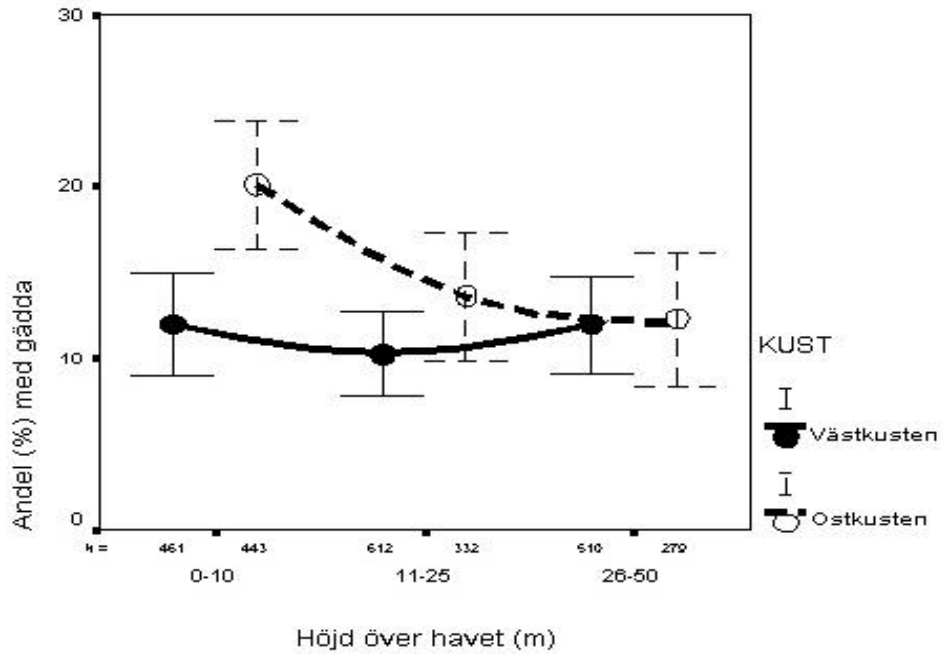
Det var låg förekomst av rovfiskarna lake och gädda i västkustens vattendrag jämfört med de vattendrag som mynnar i Östersjön (Figur 16, 17). Det kan vara möjligt att detta är en bidragande orsak till de högre tätheterna av öring i västkustens vattendrag jämfört med norra ostkusten. I havsöringvattendraget Tjöstelserödsån, 8,3 km², har elfisken utförts sedan 1971 på 1-7 lokaler årligen och bara en gädda fångats (Höglind 1993). Likaså har omfattande el-fisken i andra små västkustvattendrag genomförts utan fångst av gädda (Thörnelöf 1983a).



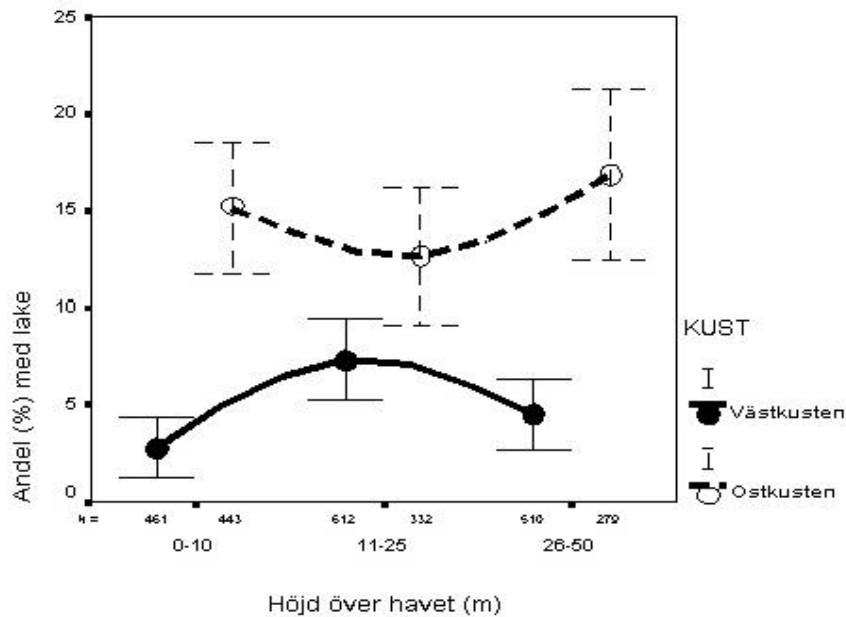
Figur 14. Tätheten av årsungar av havsöring (0+) skilde betydligt beroende på om lake förekom eller ej på lokalen. Efter Degerman & Sers (1993a).



Figur 15. Tätheten av äldre öringungar (>0+) skilde betydligt mellan lokaler med resp utan gäddförekost. Efter Degerman & Sers (1993a).



Figur 16. Andel vattendrag smalare än 10 m där gädda fångades vid elfiske efter öring på väst- resp östkusten (Svenskt Elfiskeregister).



Figur 17. Andel vattendrag smalare än 10 m där lake fångades vid elfiske efter öring på väst- resp ostkusten (Svenskt Elfiskeregister).

Ål pekats ibland ut som en allvarlig predator på öring (Zalewski et al. 1986). Undersökningar i Halland visade att mycket höga tätheter av ål medförde minskade tätheter av öring i några laxvattendrag (Hans Schibli pers. komm.), men någon generell påverkan från ål på tätheten av öringungar går ej att påvisa med de data som finns i Elfiskeregistret.

Troligt är att öring själv kan vara en viktig predator på öringungar (ex. Schmidt-Nielsen 1939, McCormack 1962) och yngel (Alm 1950). Fisk kan ingå i dieten redan hos stora fjolårsungar (1+) av öring (Zalewski et al. 1986). En predationskänslig art är småspigg som försvann i takt med att öring ökade i Skånska åar (Eklöv 1996). Småspigg är ytterst känslig för pre-dation och förekommer egentligen bara i störda eller mycket udda miljöer; ex jordbruksdiken, extremt ytligt i stora sjöar, på stora djup i stora sjöar där rovfisk saknas.

Simpor förekommer i flera av de större havsöringvattendragen och ofta diskuteras deras eventuella inverkan på havsöringungar och -yngel. Andreasson (1980) visade att stensimpas predation på öringyngel var ringa, medan Gaudin & Caillere (2000) ansåg predationen vara hög. Undersökningar i Wales visade dock att det inte skilde på produktionen av öring i vatten med resp utan simpor (Williams & Harcup 1986). Inte heller i Svenskt Elfiske-register går det att påvisa någon skillnad i täthet av havsöring 0+ resp >0+ ut-gående från täthet av simpor (Anova, indelat i simpgrupperna 0, 1-10, resp >10/100 m², där vattendragsbredd och latitud var signifikanta covariat). Där-emot går det att påvisa en tydlig effekt av öring på simpnyngel, men det är en annan historia.

3.8 Födottillgång och -val

Man anser att öringungars födoval inte följer den förhärskande teorin om optimal foragering (födointag) (ex Fausch 1984) och som en följd är tillväxten lägre än förväntat (Elliott 1994). Orsaken torde främst vara att öringarna inte kan leva i lugnvatten på grund av predatorer och då måste de lägga energi på att leva i strömmen under "ständig kamp" om ståndplatsen. Dessutom är inte födotillgången obegränsad i naturen som i experiment, speciellt kanske födoobjekten inte är av den optimala storleken utan öring-ungar tvingas hantera väldigt små byten (Frankiewicz & Zalewski 1990).

I förlängningen av skrivbordsteorin om optimal foragering finns andra modeller som utvecklats för att förklara hur öringen optimerar behovet av skydd och föda, och varför olika byten föredras. "Optimala diet modellen" säger till exempel att ungen väljer det födoobjekt som ger största nettotillskottet av energi (MacArthur & Pianka 1966). Det finns en snårskog av likartade modeller och teorier för den intresserade. Vi lämnar dock detta för denna sammanställning.

Födötillgången varierar över säsongen och är självfallet en avgörande faktor för öringens existens och beståndets storlek. Mer föda resulterar hos fiskbestånd oftast i fler individer på grund av ökad överlevnad, mer sällan i påvisbar ökad enskild tillväxt (ex. Henricson 1985). Det finns flera som lyckats visa ett direkt samband mellan födötillgången och täthet av laxfiskungar (Egglishaw 1967), speciellt genom att artificiellt öka näringstillgången (Henricson 1985, Johnston et al. 1990, Deegan & Peterson 1992), men också vid direkta jämförelser av biomassan av bottendjur och fiskbiomassan (Zalewski et al. 1998).

Undantaget de utpräglade predatorerna så äter de flesta fiskar i rinnande vatten av de förbidrivande godbitarna och flera arter har pekats ut som direkt konkurrenter till öring om födan; lax (Frost 1950, Arnekleiv et al. 1989), stensimpa (McCormack 1962, Andreasson 1971, Frankiewicz & Zalewski 1990, Arne Johlander pers. komm.), harr (Müller 1957, Degerman et al. 2000b), bäckrödning (Cunjak & Power 1987) och ål (McCormack 1962).

Yngel och årsungar av både havsöring och lax lever främst av driftande insektslarver (dag- och nattsländor), knottlarver, fjädermyggor och märkräftor (Gammarus) om sådana finns (Dahl 1913, 1943, Alm 1929, 1939, McCormack 1962, Svärdsen & Nilsson 1985). Svärmande insekter kan finnas i sådan mångfald att vattenytan blir täckt och då kan både lax- och öringungar lämna sina ståndplatser för att äta av det dukade bordet (Kalleberg 1958). Medan äldre laxungar förblir strikt på drift-diet övergår äldre öringungar alltmer till att äta sådana ytinsekter (op.cit., Hessle 1935, Alm 1950, Arnekleiv et al. 1989), vilket också är en effekt av deras habitatval, strandnära i lugnare pooler. Hos de allra yngsta stadierna kan man vid sjöutlopp också finna planktiska kräftdjur i dieten (Alm 1929, Dahl 1943).

Eftersom inbördes aktioner mellan öringar och respons gentemot predatorer styr habitatvalet (se avsnitt 3.3), påverkas också födoval och födointag. I experiment påvisades att intaget av Gammarus, som förekom i pooler, minskade för 1+ öring vid närvaro av gädda, som också förekom i poolerna (Greenberg et al. 1997).

I bäckar i Storbritannien och Irland visade sig födoval hos öringungar (0+ resp 1+) skilja ganska lite mellan sommar och vinter (McCormack 1962, Bridcut & Giller 1993), vilket dels torde vara en effekt av de milda vintrarna i området, dels en effekt av att något annat födoutbud egentligen inte fanns. Flera studier visade också att öring åt även vid låga vattentemperaturer (0-2.5 °C) (Cunjak & Power 1987, Koskela et al. 1997, Bremset 2000). Cunjak & Power (1987) fann i en bäck att den strömlevande öringen åt detritus (botenslam och mikrofau-na), troligen på grund av låg förekomst av bytesdjur. Man ansåg att öringen inte tillgodojorde sig detritusen, vilket däremot Ark-tisk harr anses göra och på så sätt klara en lång vinter (Northcote 1995).

3.9 Längdfördelning och tillväxt

Tillväxt, och därmed längdfördelning, skiljer betydligt mellan populationer, vattendrag och inom vattendraget (Tabell 2 & 3; ex. Zalewski et al. 1985, Lo-bon-Cervia 2000). När det gäller de yngsta stadierna är det ett intimt förhållande mellan initial rom/ungel-storlek och vattentemperatur för tillväxten (Elliott 1994). Elliott (op.cit.) anger att öring tillväxer i intervallet 4-19,5 °C, medan laxens intervall är 6-7 till 22.5 (även Jensen 1996), regnbåges 9-19 och bäckrödings 7-20 °C.

Tabell 2. Medelstorlek (mm) på havsöringungar i olika vattendrag. Övre del redovisar mätning av fångst sent på hösten (0+ osv) medan nedre del redovisar tillbakaräknad slutlängd efter 1 år, 2 år resp 3 år. I stort motsvarar 0+ i detta fall 1 år eftersom tillväxten är försumbar under vintern (Milner et al. 1978).

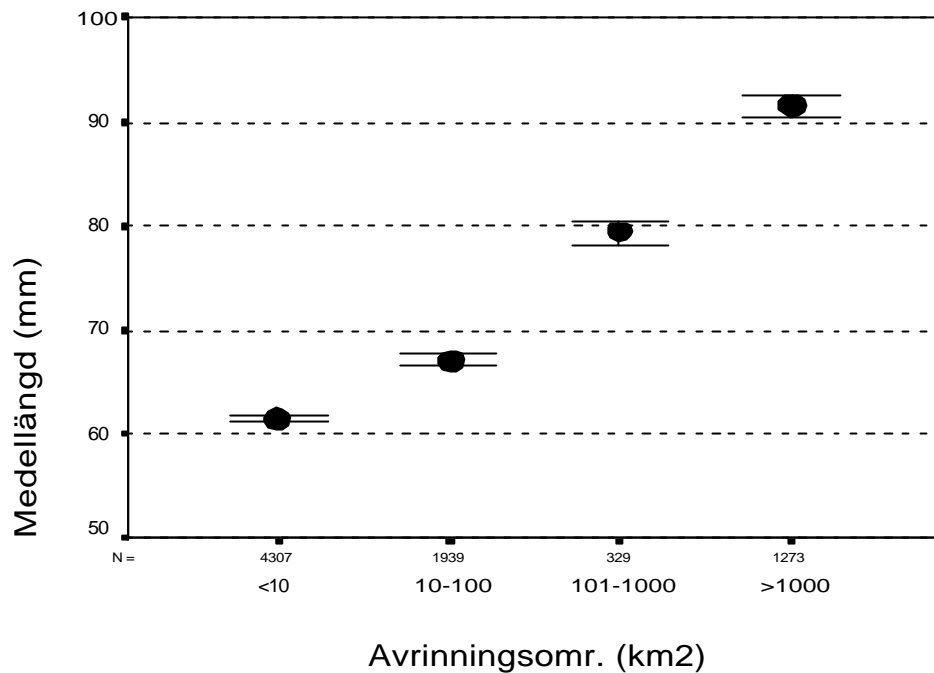
Vatten	Station	0+	1+	2+	Referens
Gotland	Ihre å	75	125	(132)	Hessle 1935
Verkeån	Nära mynning	71-72	124-126	-	Svärdson & Anheden 1963a
Verkeån	Hallamölla	91-98	153-158	-	- " -

Vatten	Land	1 år	2 år	3 år	Referens
Owendohar	Irland	77	131	175	Kelly-Quinn & Bracken 1988
Wye, Tees, Tweed	Wales	78	138	194	Milner et al. 1978

Tabell 3. Medelstorlek (mm) på hösten resp tillbakaräknad längd (*) för strömlevande öringungar i olika vattendrag.

Vatten	Plats	0+	1+	2+	3+	4+	Referens
Bjuråsbäcken	AC-län	41	87	124	161	212	Näslund et al. 1998
Storbäcken	AC-län	55	110	146	176	223	''-
Låktabäcken	AC-län	61	111	154	189	208	''-
Motala ström*	E-län	64	135	204	271	324	Alm 1929
Munkån	O-län	62	112	164	222	256	Douglas & Litzén 1999
Viskan, övre	O-län	63	112	164	220		''-
Vistula	Polen	94	172	232	275		Bartel 1988
Lukta	Polen	105	240	320			''-
Zylica	Polen	96	156	190	245	288	''-
Tweed, Gala	Skottland	67	140	166	210	260	Mills & Tomlinson 1985

I medeltal var den längsta årsungen av havsöring 78 mm i september för vattendrag mynnande i Bottenviken-Bottenhavet, 88 mm för vatten mynnande i Östersjön och 82 mm för vattendrag mynnande på västkusten (Svenskt Elfiskeregister). Man måste dock noggrant hålla isär storleken på vattendrag när man jämför tillväxten. **I princip är tillväxten bättre ju större vattendraget är** (Figur 18). Den stabila miljön ger således bäst tillväxt. Vid polska utsättningar av strömlevande öring har man observerat en förbättrad tillväxt nedströms i vattendraget i takt med att öringarna blev större. Detta tolkades som att i en stabilare miljö kunde öringen tillgodogöra sig mer av födan (Frankiewicz & Zalewski 1990). LeCren (1969) har visat liknande resultat för engelska bäckar.



Figur 18. Medellängd på årsungar (0+) av havsöring vid elfiske i oktober runt Sveriges kust fördelat på olika stora vattendrag (avrinningsområden). I medeltal var bredden på vattendragen i de fyra resp klasserna 2.3, 4.3, 11.4 resp 40.9 m. Data Svenskt Elfiskeregister.

På grund av att matsmältningen är så långsam vintertid, men kostnaden för födointag och att behålla sin ståndplats är hög, gör öring en energiförlust under denna årstid (Cunjak & Power 1987). Troligen föreligger det dock vis-sa geografiska skillnader på grund av genetiskt urval (ex Jensen et al. 2000). Koskela et al. (1997) fann till exempel födointag och tillväxt hos finsk öring ned till nästan 0 °C. Som vi nämnt i förordet går vi inte djupare in på den omfattande litteraturen om örings tillväxt i relation till temperaturen. Stam-skillnaderna i tillväxt är generellt små (Elliott 2000). Öring tycks ha bäst till-växt i intervallet 11-15 °C. Elliott (1994) har föreslagit 13 °C som optimum för öring, men det är då med full tillgång på föda (laboratorie-experiment). När öring blir fiskätande förskjuts temperaturoptimum uppåt (17 °C; Elliott & Hurley 2000). I fall med reducerad födotillgång förskjuts optimum nedåt (Brett et al. 1969), medan norska studier antyder att optimum ligger högre än 13 °C (L'Abèe-Lund et al. 1989).

Det finns ett direkt samband mellan fiskens längd och vikt. Oftast uttrycks detta med formeln:

$$\text{Vikt (g)} = a * \text{Längd (mm)}^b$$

eller

$$\text{Log}_{10}\text{Vikt} = \text{Log}_{10}(a) + b * \text{Log}_{10}\text{Längd}.$$

Tabell 4. Om man använder sig av den 10-logartimerade formeln för sambandet längd-vikt kan följande värden för *a* resp *b* gälla för öring av olika storlekar och populationer av öring. I de fall det finns angivet anges även antal fiskar (*n*). Determinations-koefficienten (r^2) har genomgående angetts vara över 0.9.

Vattendrag	a	b	n	Referens
Havsöringungar, Jörlandaån	-5.14	3.072		Bohlin 1979
Havsöring, vuxna, Jylland	-5.13	3.07		Frier 1994
Havsöringsmolt, vilda, Jylland	-2.02	3.0024		Larsen & Carl 1994
Havsöringsmolt, odlade, Jylland	-1.59	2.7236		Larsen & Carl 1994
0+ <40 mm, havsöring-England	-5.630	3.488	1127	Elliott 1994
0+ >40 mm, havsöring-England	-4.419	2.733	434	Elliott 1994
1+, havsöring-England	-4.425	2.736	234	Elliott 1994
2+, havsöring-England	-4.435	2.741	175	Elliott 1994
Hane (2 år i vattendrag, en sommar i havet)	-4.332	2.748	76	Elliott 1994
Hane (2 år i vattendrag, 1,5 år i havet)	-4.292	2.733	61	Elliott 1994
Hona (2 år i vattendrag, 1,5 år i havet)	-4.416	2.796	78	Elliott 1994
Wales, 39-229 mm	-1.948	3.0675	152	Milner et al. 1978
Havsöring, Polen	-4.60	2.8875		Bartel & Debowski 1996
Havsöring, Skottland	-4.93	3.00		Campbell 1979
Havsöring, Edenbergaån, Halland	-5.34	3.117	104	Reimer & Schibli 2001
Strömlevande, Lärjeån	-4.77	2.972	150	Bogelius 1983
Insjööring, Siljan, >20 cm	-5.3	3.1078		Thorfve 1994
Insjööring, nätfiske, 8-60 cm	-5.3	3.0746	1098	Sötvattenslab.
Insjööring, N. Jämtland, >20 cm	-4.9	2.9642	750	Sötvattenslab.
Insjööring, Nordamerika	-5.422	3.194	49 sjöar	Hyatt & Hubert 2001

Den enskilda individens tillväxt styrs av temperaturen och fiskens initiala storlek, men självfallet inverkar faktorer som påverkar födotillgången eller möjligheten att inta föda. I laxvattendraget Matamek River fann Gibson (1993) att ett reducerat antal lekfisk åtföljdes av lägre täthet av laxungar, vil-ka i sin tur växte bättre och en större andel hanar könsmodnade tidigt i vat-tendraget (se avsnitt 4.1). Smoltproduktionen ökade på grund av lägre smolt-ålder.

Nedströms sjöar får öringungar (mindre uttalat lax, pers. obs.) en klart förbättrad tillväxt (Jonsson & Sandlund 1979, Degerman et al. 1996). Orsaken är troligen en kombination av gynnsam och stabil temperatur med ett ökat födoutbud genom utströmning av djurplankton. Eftersom tillväxten ökar kan havsöring nedströms större sjöar på västkusten smoltifiera redan efter 1 år (Degerman et al. 1996).

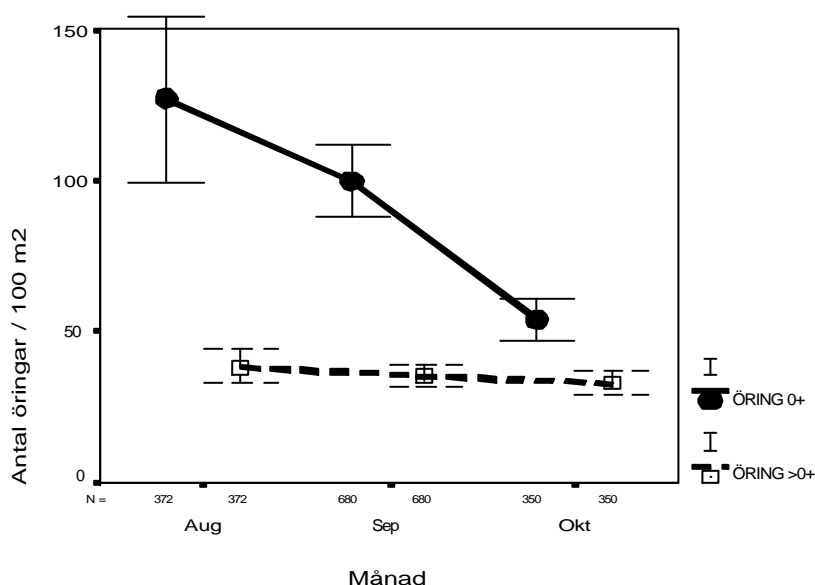
Mortensen (1977a) kunde visa att individtillväxten hos yngel var negativt korrelerad till tätheten av andra öringyngel i en dansk havsöringbäck, men menade i ett senare arbete att det fanns indikationer på att tillväxten var oberoende av tätheten av öring (Mortensen 1982). Tanken stöds av Elliott (1994) och Bachman (1984). Den senare ser tillväxten som en effekt av stånd-platsen; skillnaden i energi som kommer med strömmen mot den energi det kostar att stå på platsen – oavsett andra öringar. Eklöv (1996) fann inte heller något samband mellan tätheten av 0+ öring och deras storlek (tillväxt), men konstaterade senare att det fanns en effekt av täthet på tillväxt hos 0+ (Eklöv et al. 1997b).

Degerman et al. (1997) fann signifikanta samband mellan tätheterna av lax resp havsöring och tillväxten hos årsungarna. Noterbart var att tillväxten hos de minsta årsungarna av havsöring mest påverkades negativt av populationstätheten av årsungar (jämför Figur 6), medan de största årsungarnas tillväxt också påverkades av äldre öring. Med andra ord kunde man se att de minsta årsungarna påverkades negativt av alla större i årskullen, medan de årsungar som växte snabbt råkade i konkurrens gentemot den äldre årsklassen. Rasmussen (1986) fann också att tätheten av 0+ havsöringar påverkade tätheten av äldre öring.

Nordwall & Näslund (2000) samt Nordwall et al. (2001) bekräftade med material från enskilda bäckar och Svenskt Elfiskeregister att det definitivt fanns en täthetsberoende påverkan på tillväxten hos öringungar. Närvaro av predatorer ledde också till minskad tillväxt eftersom mer tid tillbringades i skydd och ofta ökade inomartkonkurrensen (Näslund et al. 1998).

3.10 Överlevnad

Många gör ett fundamentalt fel när de talar om hur många öringungar som överlever till nästa år. De tittar nämligen bara på en enskild lokal och anser att öringen står kvar där hela livet. Så är inte fallet (avsnitt 3.4-3.5). Alltså kan man inte ur förhållandet 100 stycken 0+ öringar och 50 stycken 1+ öringar på en elfiskelokal anta att överlevnaden är 50% från 0+ till 1+. Skall man uttala sig om överlevnad genom att elfiska populationen måste man ha ett stort urval lokaler med olika habitat för att få en rättvisande bild (Bohlin 1981). Vad som ytterligare komplicerar det hela är att vid elfiskeundersökningar i Sverige utförs i regel ej åldersbestämning av öringen. De indelas bara i årsungar (0+) resp äldre ungar utgående från längdfördelningen (däri-genom kan man återutsätta fisken oskadd – utan provtagning). Därför saknas ofta data för överlevnad mellan äldre åldersgrupper.



Figur 19. Täthet av öring vid elfiske i havsöringvattendrag smalare än 10 m utan lax från Skåne till Bohuslän. Den första kritiska perioden varar in på första hösten. Data Svenskt Elfiskeregister.

Generellt är som nämnts ovan överlevnaden lägst för yngel (**den kritiska perioden**; Elliott 1994) och sedan för 0+, för att sedan vara ganska konstant (Rasmussen 1986, Maisse & Baglinière 1990). Att årsungar har en relativt hög

dödlighet relativt äldre stadier framgår också av svenska elfiskeresultat (Figur 19). Elliott (ex 1994) har starkt betonat den allra första tiden som kri-tisk, vilket troligen beror på att han studerat en mycket liten homogen sträcka i sin bäck. När man studerar populationen på det lite större habitat som en el-fiskelokal utgör medför den mer variabla miljön att underlägsna individer kan hitta en sämre ståndplats och ändå överleva. Dödligheten sträcks därvid ut på en längre period, t ex hela första halvåret.

Vid utsättning av startutfordrade öringyngel i juni i Finnsjöån, Jämtland, erhöles en överlevnad på 30% över första sommaren. Vinteröverlevnaden var sedan 58% (Näslund 1998), vilket är högre än det värde som modellerats fram för norrländska strömlevande öringbestånd; 38% (Nordwall & Lundberg 2000). I Finnsjöån fanns dock inga konkurrerande arter.

Karlström (1977) delade in öringpopulationerna i Mörrumsån och Örekilsälven i åldersgrupper (Tabell 5). Eftersom en del av öringen utvandrade som 1 år, speciellt i Mörrumsån, kan data inte direkt användas för att spegla överlevnad från 0+ till 1+. Bohlin et al. (1985) angav som ett medelvärde 44% överlevnad från 0+ till 1+ för havsöring i mindre vattendrag i mellersta Bohuslän, medan Rasmussen (1986) angav 38% för ett danskt havsöringvattendrag. Näslund (1992) redovisade en överlevnad från 0+ till 1+ på 16-26% för höstutsatta årsungar av strömlevande öring i Låktabäcken, Västerbotten. Sjöstrand (2001) studerade tätheten av laxungar på ett flertal lokaler i Fylleån och fann att överlevnaden från 0+ till 1+ var 20% när års-ungarna hade en medelstorlek runt 53 mm i slutet av augusti och 45% vid en medelstorlek på 62 mm. Vinteröverlevnaden var således starkt storleks-beroende (och därmed täthetsberoende – jämför figur 19).

Eftersom havsöring på väst- och sydkusten i regel går till havs som 2-årig är det svårare att studera överlevnaden från 1+ till 2+. Dellefors & Faremo (1982) studerade de övre delarna av Jörlandaån där endast en mindre del av öring-ungarna smoltutvandrade. De fann där hög överlevnad från 1+ till 2+ (46-59%) och Bogelius (1983) erhöles 47% för det strömlevande öring-beståndet i Lärjeån, vid Göteborg. Liknande överlevnad från 1+ till 2+ erhöles Näslund (1992) för sin utsatta strömlevande öring i Låktabäcken; 25-55%. Bohlin et al. (1985) beräknade överlevnaden från 1+ på hösten till 2-årig smolt på våren till 47.2% för havsöring från mellersta Bohuslän. Douglas & Litzén (1999) fann en åldersstruktur för det strömlevande öringbeståndet i Munkån (Västergötland) som antydde att överlevnaden från 1+ till 2+ var 68%, från 2+ till 3+ 53% och från 3+ till 4+ 23%.

Tabell 5. Åldersstruktur hos havsöringbestånd vid elfiskeundersökningar på flera olika lokaler i ett vattendrag där dominerande smoltålder var 2 år.

Vattendrag	Andel 0+	Andel 1+	>1+	År	Referens
Mörrumsån	73%	26%	1%	1966-68	Karlström 1977
Örekilsälven	77%	23%	-	1966-68	Karlström 1977
Danska vtndrag	76.3%	20.2%	3.4%	1948-54?	Larsen 1955
Jörlandaån	67.8%	23.9%	8.2%	1974-1983	Bohlin et al. 1985
Norumsån	66.1%	31.6%	2.3%	1977-1983	- ” -
Ödsmålsån	55.4%	42.6%	2.0%	1981-1983	- ” -
Arödsån	75.5%	22.3%	2.2%	1981-1983	- ” -
Vävrabäcken	80.2%	17.1%	2.7%	1981-1983	- ” -
Medel	70.7%	26.5%	2.6%		

3.11 Årlig produktion

Produktionen av öring i ett vattendrag är självfallet en funktion av flera av de saker som nämnts ovan. Det bör påpekas att även om öring är aggressivare/dominantare än lax så minskar självfallet produktionen av öring om lax finns i vattendraget (Kennedy & Strange 1986, Bergheim & Hesthagen 1990), men den totala laxfiskproduktionen brukar öka (Egglisshaw & Schack-ley 1977, Gibson 1993, se även Figur 13).

Mann & Penczak (1986) menade att ca 30 g fisk/m² (300 kg/hektar) och år var den övre produktionsgränsen för strömlevande salmonider (laxfiskar), men de redovisade undersökningar som gav ett intervall av 0.14-54.7 g/m² och år. Waters (1992) ansåg också 30 g fisk/m² som en rimlig övre gräns för salmonidproduktion i vattendrag. Lägst värde i närområdet torde nog vara Powers (1973) undersökningar i Nordnorge, ex Komagelva med en medelproduktion av öring på 0.5 g/m² och år. Högst värde i närområdet uppnåddes i en dansk bäck med hela 33.1 g/m² och år (Mortensen 1982) (Tabell 6). Bohlin (1979) studerade produktionen under tre år i Jörlandaån och fick en medelproduktion på 7.4 g öring per m² och år. Lägst produktion erhöles i en långsamflytande djup sektion (1.5-4.1 g) och högst i en grund strömsträcka, s.k. 'riffle' (9.8-12.5 g), självfallet för att andelen årsungar var störst på den senare typen av habitat. Generellt är ju energiomsättningen störst hos de yngsta stadierna.

Den årliga produktionen av öringbiomassa i en sektion av ett vattendrag brukar vara påfallande konstant mellan åren (Hunt 1966). Troligen är detta en effekt av de utjämnande effekterna av inomartskonkurrensen hos öring (Bohlin 1979, Bohlin et al. 1994), eller om man så vill, det fasta antalet lämpliga ståndplatser inom en sträcka (Bachman 1984).

Tabell 6. Uppmätt årlig produktion av havsöring (alla storlekar) i gram/m².

Vattendrag	Produktion	Referens
Owendopher, Irland	11.2	Kelly-Quinn & Bracken 1988
Upper Wye, Wales	2.9-19.7	Milner et al. 1978
Sheligan Burn, Skottl.	6.7-12.7	Egglisshaw & Shackley 1977
Jörlandaån, Sverige	7.4	Bohlin 1979
Örredbaek, Danmark	10-18.6	Mortensen 1977a
Örredbaek, Danmark	33.1	Mortensen 1982
Lillebaekken, Danmark	4.7	Mortensen 1977d
Mausing Möllbaek	22.3	Mortensen 1977d
Bisballe baek, Danmark	18.8	Mortensen 1977d
Brandstrup bekk	16.9-26.4	Rasmussen 1986

Förhållandet mellan årets produktion och biomassa (årsmedelvärde) kallas P/B-kvoten. För strömlevande öringbestånd hamnar denna kvot ofta i närheten av 1 (Milner et al. 1978, Kelly-Quinn & Bracken 1988, Kwak & Waters 1997). Nordwall & Lundberg (2000) modellerade t ex fram en P/B-kvot på 1.08 för ett typiskt norrländskt strömlevande öringbestånd. I havs-vandrande bestånd ökar P/B-kvoten på grund av att de yngres produktion, som är större än äldre åldrars, inte hämmas av äldre fisk (Waters 1992). Därför kan man räkna med en P/B-kvot runt 2 för havsöring, regnbåge och stilla-havslax (op.cit.).

Uppenbarligen är det stora skillnader i havsöringproduktion i vattendrag mellan olika regioner i landet. Tätheterna (och därmed produktionen) av öring var högst i vattendrag i Östersjöregionen, därefter på västkusten och sedan i Bottenhavet. Vattendrag mynnande i Bottenviken hade radikalt lägre täthet (och därmed produktion) (Tabell 7).

Tätheterna kan jämföras med vad som rapporteras från andra områden runt Östersjön. Vattendrag som mynnar i Finska Viken uppges ha öringtätheter av 6.7 0+ och 6.2 1+ per 100 m² i genomsnitt för estländska vattendrag (Baltic Salmon and trout assessment working group 1999, Kangur & Wahlberg 2001), dvs i paritet med Bottniska viken. Något högre tätheter rapporterades från Lettland, Rigabukten, med 17.4 0+ och 1.7 >0+ per 100 m² (op.cit.). Eftersom det var stora vattendrag som undersökts var tätheterna i paritet med dem i vattendrag på svenska östersjökusten (Tabell 7).

Tabell 7. Medeltäthet av havsöringungar (antal/100 m²) i svenska vattendrag mynnande i olika havsområden. Data Svenskt Elfiskeregister.

Område	Avromr (km ²)	Öring 0+	Öring>0+	Antal värden
Bottenviken	<10			Data saknas
	11-100	2	3,8	45
	101-100	1,1	1,4	103
	>1000	5,9	1,3	169
Bottenhavet	<10	33,9	24,5	176
	11-100	21,3	11,7	394
	101-100	9,4	2,9	152
	>1000	6,1	3,5	232
Östersjön	<10	240,4	50,8	130
	11-100	99,2	28,2	336
	101-100	36,4	8,6	282
	>1000	12,9	2,1	302
Västerhavet	<10	83,3	41,2	781
	11-100	50,1	26,8	1061
	101-100	9,3	5,5	670
	>1000	3,5	0,6	265

SAMMANFATTNING

Initialt har öringynglet ett försvarat territorium, men senare i livet talar man mer om prefererade ståndplatser. I den något större skalan använder vi uttrycket habitat om den miljö flera öringar lever.

Den **FÖRSTA KRITISKA PERIODEN** inträffar från det att ynglen skall etablera egna territorier och dödligheten är hög, ibland över hela första sommaren in på hösten.

Yngeln är aggressiva och de dominanta tar de bästa territorierna. De som inte lyckas ta en ståndplats tvingas att migrera nedströms för att där hitta en plats eller dö. I extremfall kan de etablera sig nedströms i insjön eller i brackvatten.

Dödligheten är täthetsberoende och varje vattendrag har en viss bärförmåga som varierar ganska lite mellan år. Normalt överlever i storleksordningen 40% av 0+ till 1+.

Individernas tillväxt är täthetsberoende. Tillväxten är bäst i intervallet 11-15 °C. Tillväxten är störst i stora vatten, speciellt nära sel- eller sjöutlopp.

Det finns en optimal täthet som ger mest överlevande ungar.

Sommarståndplatsen är en optimering av skydd (mot vattenström och predatorer) samt närhet till vattenstråk som för med sig mycket föda.

Närvaro av predatorer påverkar starkt valet av ståndplats. I avsaknad av predatorer utnyttjas även lugnvatten. Besvärliga predatorer är vissa fåglar, men främst gädda, lake och möjligen ål.

Successivt flyttar årsungarna till djupare vatten, gärna pooler, när de blir äldre.

Öring är dominantare än lax (harr och bäckröding) och tar de ståndplatser den föredrar, dvs utmed vattendragens kanter eller i pooler där vattenhastigheten är lägre. I högre vattenhastigheter hittar lax ett habitat öring inte klarar av och etablerar sig.

Migrationer förekommer ständigt under året, dels till viloplats för natten, dels flyktmigrationer vid ojämliga förhållanden. Vintermigration sker ofta till lugnare vatten, gärna där det går att "krypa ned" i bottensubstratet. På vintern byter de aktivitetsmönster och blir nattaktiva, troligen som ett skydd mot predatorer.

Medeltätheter av havsöringungar i vattendrag runt Sveriges kuster framgår av Tabell 7.

4. Smoltstadiet

4.1 Vilka smoltutvandrar?

Fiskar migrerar när födotillgången begränsar deras tillväxt (Thorpe 1994), dvs smoltifieringen är kopplad till tillväxthastigheten, och därmed indirekt till storleken. (Som framgått av avsnitt 3.4-3.5 finns det även andra skäl för migration; flykt, övervintring, viloplats etc.) Ibland har man observerat att laxungar har fått en bimodal längdfördelning, dvs istället för en vanlig normalfördelad längd för åldersklassen ser man två tydliga grupper under hösten. Påföljande vår kommer fisk från den större gruppen att smoltutvandra (Simpson & Thorpe 1976, Heggenes & Metcalfe 1991, Yamamoto & Nakano 1996), medan den mindre gruppen kan köns mogna redan i vattendraget utan att utvandra (Thorpe & Morgan 1980) eller utvandra ytterligare något år senare (Huntingford et al. 1988). Någon bimodal längdfördelning har inte observerats hos havsöring (Tanguy et al. 1994).

Smoltifiering är således något som inleds året före utvandring, troligen efter att laxfiskungen nått en viss kritisk storlek (Wedemeyer et al. 1980, Folmar & Dickhoff 1980, Saunders et al. 1994), en viss tillväxthastighet (Thorpe 1990) eller fetthalt (Rowe et al. 1991).

Att ung öring näringsvandrar från uppväxtområdet till andra delar av vattnet där tillväxten är bättre förekommer även hos rent strömlevande bestånd där vandringarna ofta går mellan biflöden och huvudfåra (Jonsson & Sandlund 1979, Bembo et al. 1993) eller till uppströms tjärnar, ett s.k. vårbete (Sömme 1931). I allopatriiska bestånd, dvs där öring lever ensam utan andra arter, sker migrationen från strömsträcka till pooler (höljor) (Näslund et al. 1998). I sympatriiska bestånd, dvs där öring lever ihop med en eller flera arter, tvingas de snabbväxande individerna att utvandra längre eftersom höljorna är upp-tagna av andra arter (op.cit.). Sker utvandringen (näringsvandringen) till hav eller sjö kallar vi det smoltutvandring, ty en smoltifieringsprocess sker även hos insjö-öring.

Hos öringbestånd har man en skev könsfördelning hos fisk som vandrar ut i hav eller sjö (Tabell 8). Det mest extrema exemplet kommer från den 2.5 km långa Vallsjöbäcken (Vallsbäcken) som mynnar i Ansjön vid Kälarne (Jämtland). I denna bäck uppgavs enbart honor ha smoltvandrat till sjön (Svärdson 1966). Vid elfisken i bäcken har det noterats mycket höga tätheter av lake (2.0/100 m²) och gädda (0.6/100 m²), vilket möjligen kan vara en bidragande förklaring till hanarnas ovilja att vandra. Troligen bidrar även gäddföremkomsten i sjön till detta.

En hona får en oerhörd fördel av att utvandra på grund av att äggmängden och äggstorleken är så direkt relaterad till kroppsstorleken (Jonsson 1985, se avsnitt 2.4). Däremot kan även en liten hane få ihop sperma så det räcker, även om han stannar i den skyddade ån. En kubikcentimeter sperma är ju hela 10 miljarder sädesceller (Sömme 1954), medan samma volym bara skulle kunna hålla 5-10 romkorn (Alm 1939).

Tabell 8. Könsfördelning på utvandrande smolt eller återvändande lekfisk (havs- resp *insjööring). Odlad fisk=⁺⁺

Vatten	Läge	Typ	Hanar	Honor	Referens
* Vallsjöbäcken	Jämtland	Smolt	0%	100%	Svärdson 1966
Kilaån, övre del	Sörmland	Lekfisk	14%	86%	Birgegård&Brunell 1997
Nyamunas	Litauen	Lekfisk	17%	83%	Gaigalas 1991
* Motala ström	Vättern	Lekfisk	21%	79%	Alm 1950
Vindelälven	Ume älv	Lekfisk	21%	79%	BSATAG 1999
Vistula	Polen	Lekfisk	24%	76%	Svärdson 1966
Jylland	Flera vtn	Smolt	25%	75%	Nielsen 1994
Verkeån	Skåne	Lekfisk	27%	73%	Svärdson 1966
* Dammån	Jämtland	Lekfisk	29%	71%	Fiskeriverket
* Klarälven	Vänern	Lekfisk	30%	70%	Nyberg 1998a
* Österdalälven	Säs, Siljan	Lekfisk	33%	67%	Steffner 1987
Gotland	Ihre å	Lekfisk	36%	64%	Hessle 1935
Åvaån	Stockholm	Lekfisk	37%	63%	Alm 1950
Nybroån	Skåne	Smolt	39%	61%	Dellefors 1996
Istra	V. Norge	Smolt	39%	61%	Jensen 1968
Dalälven	Gävle	Lekfisk ⁺⁺	41%	59%	B. Andersson pers.komm.
Ume älv	Umeå	Lekfisk ⁺⁺	45%	55%	BSATAG 1999

Noterbart vr att odlade bestånd hade betydligt jämnare könsfördelning. I Ume älv hade den odlade havsöringen 45% hanar, medan den vilda öringen från Vindelälven längre upp i systemet bara hade 21% hanar (Baltic Salmon and trout assessment working group 1999). Även Dalälvens odlade öring hade stor andel hanar (Tabell 8). Detta visar troligen två saker, dels att odlade bestånd inte har ett naturligt beteende, dels att ju högre migrationskostnad (Vindelälven) desto lägre andel hanar. Detta syns också på havsöringbeståndet i Kilaån där vandringen från lekplatserna till havet är över 3 mil i ett lugnt slingrande och gäddrikt jordbruksvattendrag (Tabell 8).

Att vara bäckhane blir också vanligare med ett minskat lekbestånd, samtidigt som andelen grilse (egentligen jacks) hos stillahavslax också ökar (Thorpe 1990). När konkurrensen om lekplatser och –möjligheter minskar är det således inte lika viktigt att vara stor.

För lax har man sett att de små bäckhanarna faktiskt har högre rörlighet och livslängd hos sperman (Fleming 1996). Ty bäckhanens problem är att komma åt de stora honorna i strid med större hanar. Detta löser han genom att smyga sig med (sneaker) vid parningen mellan en stor hane och en hona. För att kunna göra detta är det viktigt att vara liten så man enkelt kan gömma sig (Bohlin et al. 1986) och ha bra kvalitet på sperman (Fleming 1996).

På västkusten har studier av tidigt könsmogna bäckhanar (precocious males) genomförts i två bäckar vid Stenungsund (Norumsån och Arödsån) under 2-4 år. Man fann därvid att andelen könsmogna hanar varierade mellan 18 och 59% av alla öringhanar av åldern 1+ (Dellefors & Faremo 1988). Ett stick-prov i Jörlandaån i november 1974 gav 18% bäckhanar av alla öringar av 100-200 mm längd (Bohlin 1975). Norska studier har gett en andel bäckhanar på 6-60% av de strömlevande öringungarna (0+ resp 1+) (L'Abée-Lund et al. 1989, 1990). Det var en tendens till att ju sämre tillväxt det var i vattendraget desto större andel av ungarna vandrade till havs för att tillväxa, dvs det blev få bäckhanar (L'Abée-Lund et al. 1990).

Vid odlingsförsök med sex stammar av insjööring (Arjeplog, Arevattnet, Bergnäs, Båthälla, Granbo och Gullspång) från romkorn till 2+ var andelen bäckhanar 4-42%, mest i Gullspångsstammen (Näslund & Henricson 1996), som ju har mest predatorer på väg ut till och i sjön och högst tillväxt i vattendraget! Andelen bäckhanar som var 1+ var dock generellt låg för dessa sötvattenlevande öringstammar.

De könsmogna hanarna av både öring resp lax var obetydligt (men signifikant) större än övriga öringhanar eller laxhanar i åldersklassen (op. cit., Dellefors & Faremo 1988, L'Abée-Lund et al. 1989, Järvi et al. 1991, Berglund 1991). Det mest intressanta i Norumsån och Arödsån var kanske att de hanar som var tidigt könsmogna hade ytterst ringa utvandringstendens (Bohlin et al. 1986) och hade sämre osmoregleringsförmåga (förmåga att reglera salthalten i kroppen, se mer i avsnitt 4.4) än icke-könsmogna öringhanar av samma åldersklass (Dellefors & Faremo 1988). De flesta bäckhanar verkar aldrig vandra till havs (op.cit., Thorpe 1987), vilket också observerats för tidigt könsmogna laxhanar (Österdahl 1969). Titus (1991) fann däremot att bäckhanar av öring migrerade från Tullviksbäcken, Uppland. Kanske inte så konstigt med den ringa salthalten i havet, 6 promille, och det begränsade utrymmet i bäcken. Analogt med Thorpe (1990) och L'Abée-Lund et al. (1990) menade Titus (op.cit.) att andelen könsmogna hanar berodde av tillväxthastigheten. År med bra tillväxt blev det fler bäckhanar.

Naturligtvis får det inte vara för enkelt. Det finns också könsmogna **bäckhonor** i havsöringbestånd. Här har vi dock liten kunskap, men vet att de är från samma population som de havsvandrande honorna (Pettersson et al. 2001). Det är troligt att bäckhonor också utvecklas i en miljö som ger god tillväxt, till exempel efter måttlig eutrofiering (Bagliniere & Maisse 1985).

Håkan Carlstrand, Sportfiskarna, studerade lekfisk 821013 i Krogabäcken omedelbart söder Göteborg. Av havsvandrande lekfisk (30-45 cm) var 6 honor och 4 hanar. Av de strömlevande lekfiskarna var 15 hanar och 2 honor, dvs 12% bäckhonor. Vid elfisken som genomförts av Key Höglind, Länsstyrelsen, under oktober i Broälven 1984-90 har könsmogna öringar köns-bestämts. Där så varit möjligt har fisken subjektivt indelats i strömlevande resp havsvandrande utgående från om de varit silvriga eller haft den kropps-färg som är vanlig i vattendrag. Totalt fångades 278 lekfiskar av vilka 216 var hanar och 52 honor. Hos hanar var strömliv och havsvandring ungefär lika vanligt, medan honor till stor del (85%) klassats vara havsvandrande (Tabell 9). Könskvoten på havsvandrande fisk var vid elfisket 62% hanar:38% honor, medan könskvoten på strömlevande var 93% hanar:7% honor. Observera att dessa könskvoter inte representerade det lekande be-ståndet utan bara fisken som fångades vid elfisket. Här var det säkert en obalans på grund av att hanarna uppehåller sig längre tid i lekområdet. Norska studier i 17 kustvattendrag gav en genomsnittlig andel på 3.7% bäckhonor (Jonsson et al. 2001).

Tabell 9. Fördelning på kön och livsstrategi hos de fångade lekfiskarna i Broälven, mellersta Bohuslän. Data Key Höglind.

Livstyp	Kön			Totalt
	?	Hane	Hona	
Okänd	5	54	3	62
Havsvandrande	0	71	42	113
Strömlevande	5	91	7	103
Total	10	216	52	278

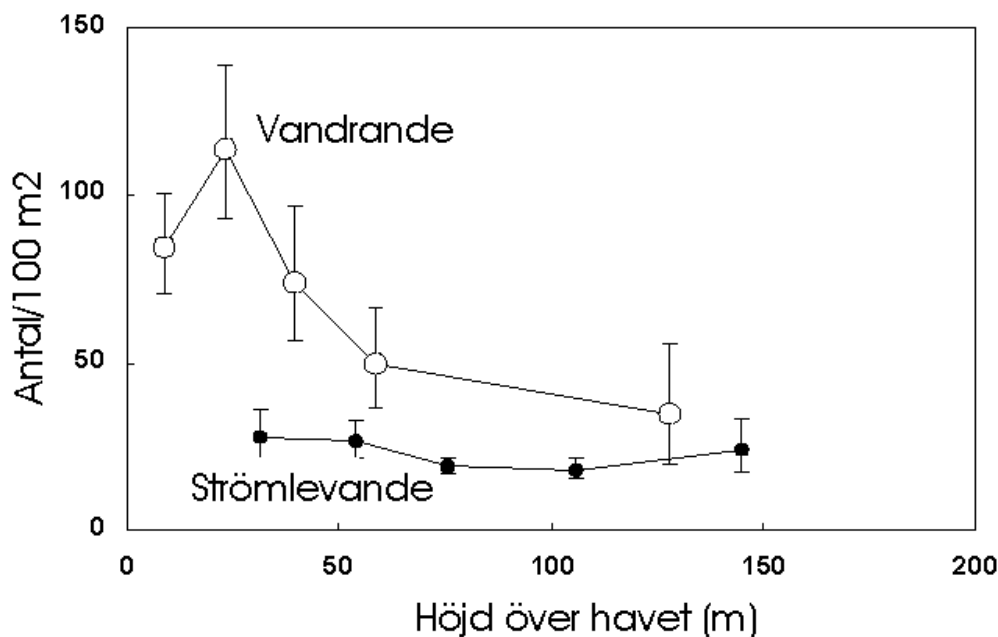
Sammanfattningsvis kan konstateras att det anses vara ett generellt drag hos ungar av laxfisk att när tillväxtförhållandena är goda så inträffar sexuell mognad tidigt, på bekostnad av tillväxt (Thorpe 1990, Maise & Baglinière 1990, Berglund 1991), alternativt så sker en tidig migration (Näslund et al. 1998, Økland et al. 1993). För öring gäller det förra ju mest hanarna, och det senare mest honorna.

4.2 Migrationskostnader

Det bör poängteras att bestånd ovanför permanenta vandringshinder, ex vattenfall, inte har någon utvandringstendens (Svärdson & Fagerström 1982). De individer som utvandrat har aldrig kunnat bidra till populationen och beteendet har dött ut. Här var alltså könsförhållandet hos lekmogen fisk i bäcken 1:1 (dock med förbehåll för att det kan vara skillnader i livslängd mellan hanar och honor). Sådana exempel är dock inte så vanliga, men Svärdson (1966) har visat att förhållandet gällde i Verkeån. Bogelius (1983) fann en tendens till samma förhållande för den del av Lärjeån, Göteborg, som låg ovanför det artificiella vandringshindret. Det var dock en övervikt av hanar hos äldre öring, vilket kanske tyder på att beståndet fortfarande hade den genetiska komponenten att vandra kvar. Idag är hindret sedan länge borta och man borde undersöka hur det gått...

Nu behöver det inte vara definitivt stopp för att ut- och återvandringstendensen skall minska. Självfallet minskar andelen smoltutvandrade öringar med avståndet i vattendraget till havet, ty ju längre vandring desto större risk att ätas upp och ju större energiåtgång för vandringen. Polska utsättningar av havsöringsmolt visade att återfångsten avtog med avståndet från havet som utsättningen skedde i vattendraget (Debowski & Bartel 1996). Smoltifiering är ju en omställning för att vandra från den skyddade uppväxtbäcken till ha-vet (eller till insjön) för att där få en god tillväxt. Det är en avvägning mellan risken att bli uppäten och fördelen att växa snabbt och bli stor. Dellefors & Faremo (1982) fann därför att bara 1.2 smolt/100 m² utvandrade från Jörlandaåns övre delar, medan Bohlin (1979) angett medelvärdet för hela ån till 7.5 smolt/100 m². Bohlin et al. (2001) studerade data från Svenskt Elfiskeregister och såg en gradvis minskning av tätheterna av havsöring med ökad höjd över havet (Figur 20). Detta tolkades som att allt mindre andel av populationen företog smoltvandring eller lyckades återkomma som lekfisk.

Till de mer kända predatorerna på öringsmolt vid utvandring hör gädda. Wolf (1950) undersökte 62 gäddor från Kävlingeån, västra Skåne, fångade under smoltutvandringen. Exakt hälften hade rester av öring i magen. Olsson (1999) spöfiskade gädda i Habo dammar, Skåne, vid smoltutvandringen och fann att 30% av gäddorna (totalt 13 st) ätit havsöringsmolt. En gädda (660 mm) hade 14 st smolt i magen. I svenska Östersjälvar fann Larsson (1985) att minst 50% av utsatta odlade "smolt" äts bort av lake, och i viss mån gädda. Den senare arten hade lekt under utvandringen ur Lule älv och åt kan-ske därför ej så mycket av smolten. Längre söderut i Östersjön kommer dock utvandringen efter gäddleken, dvs när gäddorna är speciellt hungriga (Sandell 1995).



Figur 20. Tätheten av havsöringungar i vattendrag utan definitiva vandringshinder sjönk successivt med ökande höjd över havet (längre migration), medan tätheten av öring i strömlevande bestånd ovan definitiva vandringshinder var konstant (Bohlin et al. 2001).

Gädda (Larsen & Carl 1994, Olsson 1999, Olsson & Greenberg 2001) och gös (Larsen & Carl 1994, Jepsen et al. 2000) är besvärliga predatorer om sjöar måste passeras på vägen till havet. Båda arterna åt smolt upp till ca 40% av sin egen längd (Larsen & Carl 1994). Tätheten av gädda i vatten kan vara hög; Sandell (1995) angav för sjöar, vattendrag och magasin i Norden att antalet gäddor per ha kan vara ca 7-500. Data från Svenskt Elfiskeregister visade för elfiskelokaler där gädda fångades tätheter på 190 gäddor per hek-tar (min 10, max 4360, n=772) för havsöringvattendrag i Sverige.

Predationen på utvandrande öringsmolt är mycket hög i dammar och andra större lugnvatten (Sandell 1995, Larsen & Carl 1994, Jepsen et al. 2000), men relativt ringa i strömmande partier (Sandell 1995, Jan Nielsen pers. komm.). Hammarlunds (1976, 1978, 1979) studier i Svartån antydde att 80-94% av vilda öringsmolt försvann vid passage av Skönadalssjön, tydligen genom predation från gädda och gös. Sandell (1995) menade att dessa siffror bör tas med försiktighet på grund av att hanteringens effekt inte beaktats. Vid en mycket noggrann pitting-studie av utvandrande öringsmolt i Önnerupsbäcken via de nyanlagda våtmarkerna Habo dammar kom dock Olsson (1999) fram till en dödlighet på 81.5% vid passage av våtmarken. Således är det ställt utom tvekan att det sker en mycket hög smoltförlust i eutrofa sjöar/dammar. Den höga dödligheten i sjöar kan bero på att smolten har svårt att hitta ut om inte ett tillräckligt strömdrag finns (Sandell 1995). Detta styrks också av det faktum att utvandringen ur Habo dammar (2.9 ha) skedde spritt över dygnet och huvudsakligen dagtid (Olsson 1999, Olsson & Greenberg 2001). Dess-utom uppehöll sig öringsmolten i medeltal hela 52 timmar i dessa små dammar och lyckades ofta hitta ut endast i samband med högflöden (op.cit).

I ett norddryskt vattendrag noterades att gädda på en sträcka av 50 m gjorde 5-37 dagliga utfall ("attacker") mot förbivandrande laxsmolt (Bakshtansky et al. 1982). Detta motsvarade 0.06-0.36 utfall per smolt! Larsson (1985) redo-visade

att antalet utvandrande laxsmolt reducerades med ca 2.3% per km i Emån och 4.4% per km i Mörrumsån. Han angav vidare att gädda i Lule älv åt i genomsnitt en smolt per dag under utvandringen. Nielsen (1994, citerad genom Sandell (1995)) skattade i en å (Bygeholm) på Jylland dödligheten hos öringsmolt till 0-0.5% per kilometer i vattendraget och 13-19% per kilo-meter i sjöar. Olsson (1999) fann 18.3% dödlighet hos havsöringsmolt per km i Önnerupsbäck. Eftersom predatorerna har den största framgången i stilla vatten verkar dödligheten vara omvänt proportionell mot vatten-föringen.

När man decimerade gädda minskade medelstorleken hos gädda och utsättningar av stor strömlevande öring (större än vad gäddan kunde äta) lyckades bättre (Mann 1985). I havsöringvattendraget Anråse å, Stenungsund, höll man under flera år på 1980-talet på med att elfiska bort gädda från de nedre delarna innan smoltutvandringen startade på våren. Svaga minnesbilder finns om årsfångster av 50-100 gäddor. Stark är dock minnebilderna hur Hans Hult-berg slängde sig i vattnet från en båt mitt bland elfiskestaverna för att slita upp en 7 kg gädda på land – inga mer smolt där!

Huruvida detta hade effekt är okänt, men det borde det ha haft – om än tillfälligt. Dock antyder Mann (1985) att ettåriga gäddor kan stå för en mycket stor del av predationen på öring. I och med att man tar bort stora gäddor kan de små etablera bättre födorevir. Därför är det svårt att långsiktigt göra något åt gäddas predation genom utfiskning (op.cit., Svärdson 1964, Larsen 1966). Det gäller att istället bygga bort de konstgjorda dammar och andra artificiella lugnvatten som skapats. I sämsta fall kan man bygga en djup mittfåra där vattenströmmen blir bra och gädda saknar bra ståndplatser.

Även fåglar har visats stå för en avsevärd predation av utvandrande smolt i vattendraget eller i estuariet (flodmynningsområdet i havet). Lindroth (1955b) visade en stor påverkan av skrak i Indalsälven och fann även indikationer på effekt av skrak i Mörrumsån (Lindroth 1977). Danska försök antyder att silvertärna kan vara en stor predator (Dieperink 1994) och hos skräntärnkolonin utanför Dalälven återfannas många Carlinmärken efter märkning av öringsmolt. Huruvida fågel-predation på utvandrande smolt verkligen påverkar beståndet är dock tveksamt (Kålås et al. 1993).

4.3 Smoltifiering

Smoltifiering initieras av den ökade dagslängden (fotoperioden) på våren (Wedemeyer et al. 1980, Eriksson & Lundqvist 1982, Lundqvist 1983). Från hösten fram till våren sker nu en mängd förändringar hos öringungarna (Hoar 1976, Folmar & Dickhoff 1980, Wedemeyer et al. 1980, Tanguy et al. 1994), vars hastighetsförlopp regleras av vattentemperaturen (Jonsson & Finstad 1995):

Yttre tecken:

- kroppen blir silvrig med svart rygg (bättre kamouflage i det öppna havet)
- fenspetsarna svartnar (främst stjärt- och bröstfenor)
- tillväxten ökar och kroppen smalnar (fetthalten minskar)

Inre tecken:

- den osmoregulatoriska förmågan ökar (salthaltsreglering krävs)
 - genom större/ fler kloridceller
 - genom ökad ATPase-aktivitet (Na^+ resp K^+ aktiviserat)
- simblåsan fylls med mer luft och smolten "lättar" (densiteten minskar)
- ökade halter av flera hormoner (ex cortisol, tyroxin, prolaktin)

Beteende:

- hävdande av ståndplats upphör (aggressiviteten upphör)
- smolten tenderar att bilda "stim" vid nedströmsvandring
- förmågan/tendensen att simma mot strömmen minskar

Den silvriga färgen kommer sig av att kvävehaltiga avfallsprodukter (puriner, speciellt guanin och hypoxanthin) täcker över de naturliga färgerna på strömlevande öring. Tanguy et al. (1994) använde yttre tecken för att skilja på ungar, pre-smolt och smolt av havsöring (Tabell 10). Pre-smolt stadiet är svårt att urskilja från smolt.

Tabell 10. Yttre karaktärer som kan användas för att skilja på ungar, pre-smolt och smolt av havsöring (Tanguy et al. 1994).

	Kroppsfärg	Sidolinje	Röda fläckar	Stjärtfena
Unge	Mörk rygg, Gul mage	Vag	Flertal stirrfläckar	Röd kant dominerar
Presmolt	Silvrig	Tydlig	Få	Nästan färglös
Smolt	Silvrig	Tydlig	Inga	Färglös

Smoltifieringen har visat sig vara mycket känslig för yttre stress (Redding & Schreck 1983), speciellt höga halter tungmetaller (Wedemeyer et al. 1980). Med tanke på den ökade mängden metaller, fr a aluminium, vid försurning inger detta oro.

4.4 Osmoreglering

Laxrom kan kläckas normalt upp till en salthalt av 4 promille (Groot et al. 1995). Även yngel och ungar av laxfiskar kan tolerera salthalt relativt väl en kortare tid (se avsnitt 3.4). Landergren (2001) visade att havsöringungar (0+) under ett experiment på 63 dagar växte lika bra i sötvatten som i brackvatten (6.7 promille). Speciellt när öringungar nått en storlek av 40-50 g klarar de ofta att leva i rent havsvatten (>30 promille), åtminstone en tid (Jonsson & Finstad 1995). Hos alla salmonider ökar salthaltstoleransen med ökad fisk-storlek (Tanguy et al. 1994). Förmågan att upprätthålla rätt saltbalans behö-ver dock skärpas när fisken permanent skall vandra ut i ett medium som är saltare än fisken själv.

Fiskens inre salthalt är 9 promille (0,9%). I sötvatten är laxfiskar hyperosmotiska, dvs de har högre salthalt i kroppen än vattnet utanför. Då strävar vatten att diffundera (vandra genom cellmembran) in i fisken och joner (salter) ut. Detta motverkar fisken genom att (Groot et al. 1995, Finstad et al. 1996):

- aktivt ta upp envärda (monovalenta) joner som Na⁺ och Cl⁻ via gälarna
- ha ett reducerat upptag av vätska i inälvorna
- ha stor urinvolym (där monovalenta joner återabsorberats av fisken).

I saltvatten är laxfiskar hypoosmotiska och nu strömmar vatten ur dem och salter in. Därför dricker fisken havsvatten och:

- överskottet av monovalenta joner filtreras ut via gälarna,
- medan tvåvärda joner (Mg²⁺ och Ca²⁺) filtreras ut via njurarna.
- inälvorna tar upp så mycket vatten de kan
- urinvolymen är liten.

I havet gäller det att ha stora och effektiva kloridceller på gälfilamenten. Kloridcellerna ser till att ombesörja jontransporten över membranerna. Dessa celler har mycket mitokondrier. Vid smoltifiering ökar dessa celler i storlek och antal (Folmar & Dickhoff 1980).

Öring anses ha lägre saltvattentolerans än lax (Finstad et al. 1996) och regnbåge (Gjedrem & Gunnes 1978), men i alla fall bättre än amerikansk bäckröding (Boeuf & Harache 1984) och röding (Gjedrem & Gunnes 1978). Till och med laxsmolt får dock problem med osmoregleringen i havsvatten (>30 promilles salthalt) vid temperaturer under 6-7 °C (Sigholdt & Finstad 1990).

Ibland har smoltifieringen hos havsöring ansetts bidra föga till ökad salttålerans hos arten (Tanguy et al. 1994). Det går ju faktiskt att sätta ut osmoltifierade ungar i havsvatten (Jonsson et al. 1994), men troligen blir tillväxten låg (Gjedrem & Gunnes 1978, jämför även Woo et al. 1978). Man har till och med visat att saltrik kost kan aktivera gälenszym (Na-K-ATPase) så att salttåleransen ökar hos laxfiskungar i odling (Staurnes & Finstad 1993). Hos den mer marint anpassade arten lax är smoltifieringsprocessen avgörande för salttåleransen (Saunders et al. 1985).

Perioden omedelbart efter att smolten kommit ut i havsvatten kallas **'krisperioden'** (eller adjustive phase; Folmar & Dickhoff 1980) och varar upp till 10 timmar varvid flera fysiologiska förlopp sker i fisken (Jonsson & Finstad 1995). Därpå följer en stabiliseringsperiod på 8-10 dagar. Efter detta är salthalten i kroppsvätskorna balanserade.

Man använder sig ibland av ett s k "Sea water challenge test" där ungarna/smolten utsätts för 33 promilles saltvatten i 24 timmar (Wedemeyer et al. 1980). Sedan mäts salthalten i blodet. När fisken har som bäst osmoregleringsförmåga är salthalten i blodet som lägst. Man har sett vid tester att efterhand under säsongen så avtar osmoregleringsförmågan igen, dvs det är ett smalt "fönster" där smoltet är väl anpassat till havsliv (Groot et al. 1995). Smolt som inte når havsvatten i tid kommer att efter en tid bli av med sina smoltkaraktistiska och åter anpassas för sötvatten (Woo et al. 1978).

Ett annat sätt att se om smolten är mogna att utvandra kan vara att ge akt på deras beteende. Skilbrei et al. (1994) visade att laxsmolt i kassar i havet uppvisade tydligt stimbeteende (alla individer riktade åt samma håll) när de var som mest smoltifierade.

4.5 Smoltålder och -storlek

Smoltåldern är aldrig fix i ett vattendrag utan spänner ofta över 2-4 år. I den Irländska floden Foyle kunde Went (1968) fastställa att öring utvandrande som smolt vid en ålder av ett år (0.2% av smolten), 2 år (74,7%), 3 år (24,6%) eller 4 år (0.5%).

Medelsmoltåldern i norska bestånd av havsöring ökade signifikant med latituden (norrut), älvens storlek, med kallare vatten i älv och hav samt kortare tillväxtsäsong (L'Abée-Lund et al. 1989, Jonsson et al. 2001). På havsöringens sydgräns (Biscayabuktens vattendrag) är smolten vanligen 1 år vid utvandring. Smoltutvandringen tycks ske som 1- 3-årig på svenska västkusten. Längre norrut kan smoltåldern vara högre (Tabell 11). I Tana älv kan havsöringsmolten vara 7 år (Niemelä & McComas 1986). För lax har en smoltålder ända upp till 8 år konstaterats i nordliga bestånd (Gibson 1993). Metcalfe & Thorpe (1990) kunde förklara den geografiska variationen i smoltålder till 82% med enbart sommartemperatur och dagsljuslängd. Detta med senare smoltutvandring ju längre norrut man kommer gäller även stilla-havslaxarna (Groot & Marcolis 1991). De nordliga bestånden kompenserar dock de lägre vattentemperaturerna med en längre period för födointag sommartid och ett lägre temperaturoptimum för tillväxt (op.cit., Conover 1990).

Generellt kan man konstatera att smoltvandring hos insjööring sker vid en större storlek (och högre ålder) än hos havsöring, troligen på grund av alla predatorer (Aass 1993). I norrländska sjöar med få predatorer kan det där-emot vara fördelaktigt att lämna vattendraget vid en mindre egen storlek och övergå till en diet av ytinsekter och bottendjur något år innan öringen kan gå över till fiskdiet. Så är fallet t ex i Storsjön (Jämtland) och Lulejaure (Norr-botten) (Näslund 1991, Nyberg 1998b), samt Lossen-magasinet i Härjedalen (Jan Salomonsson pers. komm.). Betydliga variationer mellan närliggande vattendrag finns dock. För insjööringen i Mjösa har man observerat att det skilde så mycket som 2 år i genomsnittlig utvandring ålder mellan smolt från bivattendraget Gausa (2,1 år-13,1 cm) resp huvudtillflödet Lågen (4,1 år-25 cm) (Taugböl 1995).

I den lilla Norumsån utvandrade de flesta öringar som 2-åriga och endast 1.4% som 3-åriga (Bohlin et al. 1986). Bohlin et al. (1985) redovisade som medelvärden för fångade smolt 1983-84 att 12.6-17% var 1-åriga i Norums-ån. Studier under en säsong i Jörlandaåns övre del gav bara 87 fångade smolt som var 95% 2-åriga och 5% 3-åriga (Dellefors & Faremo 1982). L'Abée-Lund et al. (1989) angav smoltåldern för havsöring i Enningdalsälven till i genomsnitt 2.1 år (inga utvandrade som 1 år). Andelen smolt av olika ålder varierar dock med klimatet. I ett irländskt flodsystem var smoltåldern på havsöring i medeltal 2.13-2.46 år under perioden 1980-86 (Fahy 1990).

Lindroth (1977) skattade andelen 1-åriga havsöringsmolt i Mörrumsån till 39%. I skånska åar var frekvensen 1-åriga smolt hög och på södra delen av ostkusten tycks 1-åriga smolt förekomma, men vara ovanliga (Titus & Mosegaard 1989, Tabell 11).

Tabell 11. Andel (%) av utvandrande smolt som var av olika ålder. Det är ringa skillnad på att bestämma på utvandrande smolt eller uppvandrande lekfisk (Jensen 1968).

Vtn	1 år	2 år	3 år	4 år	5 år	6 år	Totalt	Referens
Kemi älv			39,9	54,7	5,4		203	Järvi 1940
Norrbotten			25,5	42,6	21,3	10,6	47	Rosén 1918
Finska viken			47,5	47,5	5,0		40	Järvi 1940
Västerbotten			52,6	42,1	5,3		19	Rosén 1918
Åvaån	1,6	68,6	27,1	2,5	0,3		771	Alm 1936
Emån	13,6	84,7	1,7					Svärdson 1967
Mörrumsån	39,0	61,0	?					Lindroth 1977
Önnerupsbäcken	90,0	ca 10	?				690	Olsson 1999
Gotland	11,2	87,7	1,1				98	Hessle 1935
Norumsån	14,8	83,8	1,4					Dellefors 1996
Jörlandaån		95	5					Bohlin 1979
"Bohuslän"	13,8	52,8	28,3	5,1			585	Lindquist 1958
Gudenån	19,5	78,7	1,7				287	Poulsen 1935
Simested å, Jylland	24,6	71,5	3,9				666	Frier 1994
Istra, V. Norge	0,3	1,6	51,2	44,7	2,1			Jensen 1968

Smoltstorleken är relaterad till smoltåldern i ett och samma vattendrag, ju äldre smolt desto större. Detta var speciellt tydligt i Emån där 1-åriga smolt var 14 cm, 2-åriga 18 cm och 3-åriga 21 cm (Tabell 12).

Tabell 12. Smoltstorlek (mm) hos havs- resp insjööring.

Vattendrag	Läge	Medellängd	Period	Referens
Foyle	Irland	196 (2-år)	1954-67	Went 1968
		229 (3-år)	1954-67	Went 1968
Simested å	Jylland	148 (1-år)	8 år	Frier 1994
		223 (2-år)	8 år	Frier 1994
		318 (3-år)	8 år	Frier 1994
Norumsån	Bohuslän	133-152	1984-90	Dellefors 1996
Anråseån	Bohuslän	147-166	1965-71	Berntss.&Joha.1977
Norrån	S. Halland	151-177	1977-2000	Reimer&Sch. 2001
Svarteån	Skåne	140-180		Hammarlund 1978
Kävlingeån	V. Skåne	105-280	1998-99	Eklöv 2000
Verkeån	Skåne	152-163	1960-64	Svärdson 1966
Emån	Kalmar län	144 (1-år)	1963-1965	Svärdson 1967
		183 (2-år)	1963-1965	Svärdson 1967
		215 (3 år)	1963-1965	Svärdson 1967
Åvaån	Stockholm	163 (2-år)	1927-1935	Alm 1936
		202 (3-år)	1927-1935	Alm 1936
Gotland		120-150(1-2 år)		Hessle 1935
"Norrbotten"		239	1910-talet	Rosén 1918
"Västerbotten"		234	1910-talet	Rosén 1918
Kemi älv	N. Finland	166 (3-år)	1909-1938	Järvi 1940
		200 (4-år)	1909-1938	Järvi 1940
		217 (5-år)	1909-1938	Järvi 1940
Svartån	Sommen	232 (151-302)	1996	Eklöv&Fjäll. 1997
Klarälven	Vänern	235 (4 år)		Ros 1981
Gullspångsä.	Vänern	271 (2 år)		Runnström 1940
Motala ström	Vättern	102 (1 år)		Alm 1929
		198 (2år)		Alm 1929
		275 (3 år)		Alm 1929
		348 (4 år)		Alm 1929

God tillväxt i vattendraget ger tidig smoltmognad, vilket medför en hög ålder/storlek på återvändande lekfisk, om inte något villkor i havet mot-verkar detta (Rosén 1918, Alm 1950, Jensen 1968, Petersson et al. 1996, Jonsson et al. 2001). **Som vi har sett är tillväxten störst i de större vatten dragen (Figur 18), vilket innebär att smoltåldern är lägst där och där-med återvändande lekfiskar större.** I Åvaån stannade öring-smolt som var 2 år i medeltal ute 3.5 år och de 3-åriga smolten 2.8 år (Alm 1950).

Samma förhållande gäller för lax (Gardner 1976, Christensen & Larsson 1979). På västkusten har lax en tidsrymd på ca fyra år till första lek. Lyckas ungarna smoltutvandra redan som 1 år så har de möjlighet till tre års havsliv innan lek. Sker inte utvandringen förrän som 3 årig smolt så blir smoltet en grilse, dvs återvänder inom ett år. För havsöring tycks cykeln vara mer variabel, men för hanar närmast 2.5 år och honor 3.5 år på västkusten.

4.6 Utvandring

Genom att ha en smoltfälla i Norumsån, Stenungsund, har man kunnat konstatera att de största smolten utvandrade först under säsongen, troligen för att de mindre individerna stannade för att tillväxa ytterligare något på våren (Bohlin et al. 1993a, 1996). I irländska vattendrag har man sett att denna tillväxt på våren kan ge ytterligare 19% längd (36 mm) på smolten (Fahy 1990).

I Norrån, ett mindre biflöde till Smedjeån i Lagans nedre del, har en öring-smoltfälla i form av en enkel ryssja varit i bruk 1990-2000 (Schibli 1999a,b, 2001b). Vattendraget har bara ett avrinningsområde på 19 km² och vattentillgången varierar. Under perioden 1990-2000 har största smoltutvandringen varierat rejält mellan åren (Tabell 13) men huvuddelen skedde 26/4 till 17/5 (Tabell 14).

Tabell 13. Datum för största smoltutvandringen i Norrån, Halland (Reimer & Schibli 2001).

År	Datum	Antal öring-smolt	% av tot. utvand.
1990	21 april	83	21%
1991	30 mars	142	24%
1993	2 maj	170	11 %
1994	14 april	179	23 %
1996	25 april	187	17%
1997	25 april	1162	53%
1999	7 april	1634	48%
2000	14 april	805	46 %

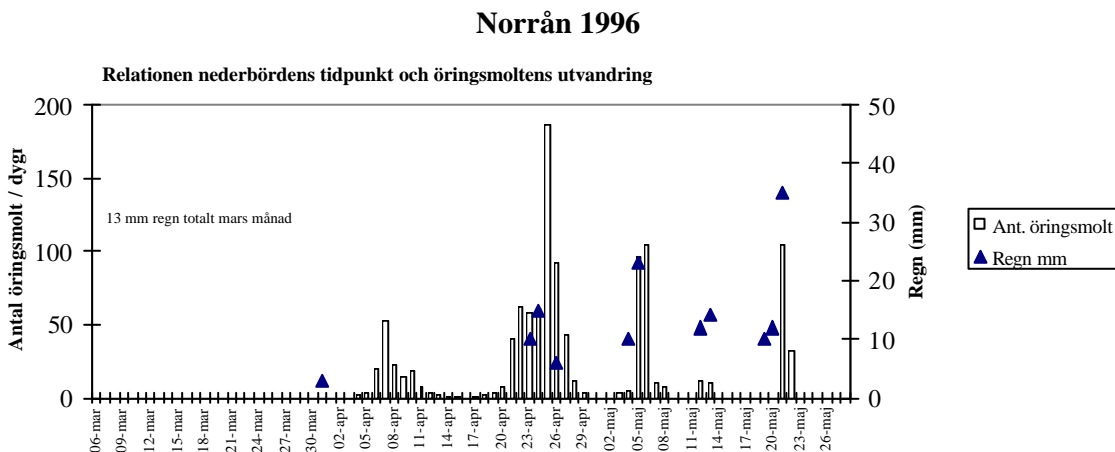
Tabell 14. Utvandringstidpunkt för havsöringsmolt.

Vattendrag	Läge	Period	Kulmen	Referens
Norumsån	Bohuslän	26/4-17/5		Dellefors 1996
Anråseån	- ” -	14/4-1/6	5-15 maj	Berntsson&Joh.1977
Norrån	S. Halland	24/2-28/5	30/3-2/5	Reimer&Schi.2001
Kävlingeån	V. Skåne	1/4-11/6	ca 6 maj	Wolf 1950
-”-	-”-	2/4-2/6	25/4-15/5	Eklöv 2000
Önnerupsbä.	V. Skåne	19/4-25/4		Olsson 1999
Verkeån	Ö. Skåne	27/3-3/7	8 maj	Svärdson 1966
Mörrumsån	V. Blekinge	18/4-19/6	ca 20 maj	Lindroth 1977

Vid studier av smoltutvandringen ur Mörrumsån 1963-66 kunde Lindroth (1977) med hjälp av en smoltfälla vid Marieberg se att det var variationer i utvandringstidpunkt mellan åren. Smoltutvandringen började dock 18-19 april under tre av åren och den 6 maj ett av åren. Jämfört med den lilla Norr-ån antyder detta en mindre variation i detta större vattendrag.

Flera faktorer kan utlösa själva utvandringen. Bjornn (1971) studerade smoltutvandring hos stillhavslaxar och -öringar och konstaterade uppgivet att visst förstod han att det var något som utlöste smoltutvandringen, men exakt vad kunde han inte peka ut. Hvidsten et al. (1998) som arbetade med smoltutvandring hos norsk lax menade att det var olika saker i resp vattensystem som fungerade som "trigger" för utvandringen och att det därmed var genetiskt nedärvt i resp stam. I Norumsån fann man att förändringar i vårens ankomst, vattennivån, temperaturförändringar och fiskens storlek spelade in (Bohlin et al. 1993b). En varm vår utvandrade smolten i Norumsån tidigare, speciellt om smolten var stora på grund av god tillväxt föregående år (op.cit.).

Under smoltutvandringsperioden förekommer alltid fler utvandrare i samband med högvatten (Svärdson 1966, Solomon 1975, 1978, Jonsson 1991, Bohlin et al. 1993b, Olsson 1999, Olsson & Greenberg 2001, Eklöv 2000, Hembre et al. 2001). I den lilla Norrån gick hela 70% av smoltmängden 1997 i samband med en natts höglöde (Figur 21; Schibli 1999b). Även andra undersökningar har visat att huvuddelen av öringsmolt kan utvandra under en enda natt (Solomon 1975). Orsaken kan tänkas bero på att högvatten gör det lättare att vandra förbi hinder, men också att högvatten ger ett grumligt vatten som skyddar mot predation (Solomon 1975). Viktigt är säkert också den extra hastighet utvandringen får i och med den ökade vattenhastigheten. Dessutom är det möjligt att hög vattenföring för smolten längre ut från kusten och därmed minskar predationen i havet (Hansen 1994), samtidigt skapas ett utsötat vattenlager i estuariet som kanske ger ett visst skydd mot marina predatorer.



Figur 21. Relationen mellan nederbörd och smoltutvandring i Norrån, Halland, 1996 (Reimer & Schibli 2001).

I början av smoltutvandringen tycks utvandring nattetid vara vanligast för laxsmolt för att successivt bli mer utspridd över dygnet (Laevastu 1953, Österdahl 1969, Bakshtansky et al. 1982, Fångstam 1993). Utvandring på dagen förekom främst om det var mulet och mörkt (Österdahl 1969). Öring-smolt verkar huvudsakligen vandra nattetid till morgon (Lindroth 1977, Solomon 1975, 1978, Jonsson 1991, Schibli 1999a,b, 2001b). Olsson (1999) fann att 75% av smolten passerade i Önnerupsbäcken mellan kl 21-04, men enstaka smolt

var på vandring dygnet runt. I Norrån vandrade öringsmolt dagtid bara i samband med regn (Reimer & Schibli 2001). I nordnorska bestånd sker utvandringen nästan alltid i dagsljus på grund av midnattssolen (Jonsson & Finstad 1995).

Ofta vandrar (lax)smolten med huvudet först, eller åtminstone snett sidledes med huvudet nedströms (Bakshantansky et al. 1982), annars uppges ofta att de driver. De vandrade också där strömmen var starkast och ytligt (op. cit.), eller som man säger i Nordamerika – ”Fish go with the flow”.

Det är naturligtvis missvisande att använda en specifik vattentemperatur som ett mått på när smolten vandrar eftersom utvandringen kan vara utdragen. Eklöv (2000) visade att havsöringsmolten i Kävlingeån hade en utvandringstopp vid högflöden vid låg temp (ca 8 april, 5 °C), och sedan kom en topp vid ca 8-11 °C. Det kan väl tolkas som att de färdiga smolten stack vid första lämpliga högflöde, medan de som skulle tillväxa ytterligare något till slut också utvandrade och då styrdes mer av temperaturen. I flera vattendrag ser man dock bara en topp. Runt 7 °C var vad man fann i Norumsån (Bohlin et al. 1993b), medan Svärdson (1966) angav 8 °C för Verkeån i Skåne, Berntsson & Johansson (1977) 9-10 °C för Anråseån på västkusten. Österdal (1969) redovisade över 10 °C för Rickleån (laxsmolt). För Sømmens insjö-öring i Svartån var vattentemperaturen 8 °C när smoltvandringen startade 1996-05-21 (Eklöv & Fjälling 1997). Intressant nog anses just 8 °C vara den temperatur i havet som laxsmolt i Norge avvaktar innan de utvandrar (Hvid-sten et al. 1998). Troligen därför att laxsmolt får problem med osmo-regleringen i havsvattnet (>30 promilles salthalt) vid temperaturer under 6-7 °C (Sigholdt & Finstad 1990).

Utvandringshastigheten för öringsmolt är dåligt känd, men generellt håller smolten det utströmmande vårvattnets hastighet, även om observationer av aktivt simmande nedströms föreligger (Kalleberg 1958, Solomon 1978, Folmar & Dickhoff 1980), troligen då främst i lugna partier och sjöar (Baker 1978). Fångstam (1993, 1994) fann för laxsmolt i Umeälven att utvandringen till största delen var ett passivt drivande med strömmen och endast till 10% var ett aktivt simmande. Hastigheten modifierar smolten något genom att byta vattendjup (Folmar & Dickhoff 1980). I den lilla Önnerupsbäcken var utvandringshastigheten 0.3 km per timme (Olsson 1999). Förutsatt att smolten vandrar 7 timmar per dygn skulle detta bli ca 2 km per dygn. För insjööring i Norge (Mjösa) har man uppmätt en medelhastighet på 1.3 km/dygn vid utvandring, men vissa individer vandrade betydligt snabbare (Arnekleiv & Kraaböl 1999). Hastigheten vid utvandringen hos laxsmolt har uppmätts till ca 0.5-2 km/dygn (Baker 1978, Tytler et al. 1978, Thorpe & Morgan 1978). För laxsmolt gick det betydligt snabbare att vandra ut i stim än som ensam fisk, främst beroende på att responsen gentemot predatorer (avbrytande av vandring) var större hos ensamma fiskar (Bakshantansky et al. 1982).

Genom sjöar tar det dock betydligt längre tid att vandra. Hammarlund (1979) angav medelhastigheten för öringsmolt till 0.2 km/dygn i Skönadalssjön, Skåne. Olsson (1999) erhöll samma hastighet för passage av Habo dammar i Önnerupsbäcken.

4.7 Uppmätt smoltproduktion

För lax i Östersjön brukar som en tumregel smoltproduktionen skattas till 1-3% av deponerad mängd rom (Christensen & Larsson 1979). För Irländsk lax har överlevnaden i två vattendrag varit av storleksordningen 0.39-2.13% från rom till smolt (Kennedy & Crozier 1993). I runda slängar anges smoltproduktionen till 2% av antalet utsatta yngel i danska vattendrag (Nielsen 1994). För äldre

stadier är självfallet överlevnaden högre. Berg & Jörgensen (1991) rapporterade att utsättningar av 0+ öring resulterade i en smoltproduktion av 3-7% för en dansk å. Baltic Salmon and trout assessment working group (1999) presenterade riktlinjer för förväntad överlevnad från olika stadier fram till smolt för havsöring i Östersjöns vattendrag (Tabell 15).

Tabell 15. Ungefärlig överlevnad för olika stadier av havsöring i Östersjöns vattendrag till färdig smolt (Baltic Salmon and trout assessment working group 1999).

Stadie	→	Smolt	Överlevnad
Ägg	→	Smolt	1%
Yngel	→	Smolt	3%
Unge 0+	→	Smolt	6% (2 årig smolt)
Unge 1+	→	Smolt	12%(2 årig smolt)

Vid studier i Jörlandaån skattade Bohlin (1979) att smoltproduktionen var i storleksordningen 7.5 smolt/100 m² för hela vattendraget. Beräkningen gjordes genom att kvantifiera mängden 1+ som inte återfångades som 2+ i vattendrag med hänsyn till naturlig dödlighet (se avsnitt 4.8). Eftersom 95% av smolten var 2-åriga torde skattningen vara adekvat. Jörlandaån ansågs ha något låg smoltproduktion pga hög andel stationäritet (Bohlin et al. 1985), speciellt i de övre delarna (Dellefors & Faremo 1982). Som ett medelvärde för små havsöringvattendrag i mellersta Bohuslän angav Bohlin et al. (1985) 10 smolt/100 m² vattendragsyta. Detta var nära vad man funnit i Norrån, men där kunde enstaka år ända upp till 28.3 smolt/100 m² utvandra, dvs väl i paritet med danska uppgifter (Tabell 16). Danska studier i biflöden till Gudenån har gett smoltproduktionssiffror på 18-20 smolt per 100 m² vattendragsbotten (Nielsen 1994). Eftersom man mätt produktionen med hjälp av smoltfällor är siffrorna troligen korrekta.

Tabell 16. Smoltproduktion (antal smolt/100 m²) hos havsöring med en dominerande smoltålder av 2 år. Beräknat på hela vattendragsytan.

Vattendrag	Läge	Metod	Smoltprod.	Referens
Anråsån	Bohuslän	Smoltfälla	ca 6	Berntsson&Joh.1977
Jörlandaån	Bohuslän	Elfiske	7.5	Bohlin 1979
Norrån	Halland	Smoltfälla	9.0 (4.4-28.3)	Reimer&Sch. 2001
Gudeåns bifl.	Jylland	Smoltfälla	18-20	Nielsen 1994
Brandstrup b. Danmark		Smoltfälla	14.6	Rasmussen 1986

Det är rimligt att anta att smoltproduktionen för västkustens vattendrag ligger runt 10 per 100 m² vattendragsyta och år för vattendrag där smolten övervägande är 2-åriga. Sedan kan man förvänta sig successivt högre smoltproduktion ju större andel av smolten som är 1-åriga. Tyvärr är det inte känt om överlevnaden i havet skiljer mellan 1- resp 2- eller 3-åriga smolt. Jensen (1968) fann dock mycket liten skillnad i åldersfördelning bedömd utifrån utvandrande smolts ålder och eller uppstigande lekfisks ålder för smolt-vandring i Istra, Västra Norge, vilket indikerar liten skillnad i mortalitet.

Smoltproduktionen av havsöring för Östersjöbestånden är dåligt känd. Utifrån tabell 7 kan man dock anta att värdena för västkusten äger relevans för egentliga Östersjöns kustvattendrag. På samma sätt verkar storleksordningen 0.5-5 smolt/ 100 m² och år vara realistiskt för Bottenhavet-Bottenviken.

Observera att smoltproduktionen ovan har räknats för hela vattendragets bottenarea. Nu är ju inte all botten i våra kustvattendrag lämpliga uppväxtområden. När lutningen understiger 0.2% brukar de mindre kustvattendragen helt sakna uppväxtområden för öring (ex Thörnelöf 1983b).

4.8 Att skatta smoltproduktion

Smoltproduktionen skall naturligtvis mätas på plats om man vill ha tillförlitliga uppgifter. Detta är dock kostsamt och ofta vill man bara ha en ungefärlig storleksordning på smoltproduktionen. Inom fiskeriförvaltningen har man länge förlitat sig på ungefärliga skattningar utgående från framför allt arbeten från 1950-70-talen. För södra Sveriges havsöringbestånd har länge använts den schablon som skissades av Karlström (1976) för Emån. Där satte han relationen 1-årig till 2-årig smolt till 30:70. Sedan antogs 30% dödlighet från 0+ till 1 år, och 20% dödlighet från 1 årig till 1+ och 1+ till 2-årig. Detta resulterade i en smoltandel av ca 40% av 0+, vilket verkar högt, men till stor del betingas av att 30% av smolten var 1-åriga. Nedan pre-senteras två grova tumregler (A resp B) som kan appliceras på befintliga data för västkusten, samt en mer generell modell C som kräver kompletterande elfiske och åldersprov på utvandrande smolt.

A. Enkel tumregel utgående från sambandet 1+ och smolt

Utgående från studierna som bedrevs i Jörlandaån (Bohlin et al. 1985) och Norumsån (Dellefors 1996) kan man sätta upp följande grovt förenklade modell utgående från att smolten är 2 år:

$$1. \text{ Smoltproduktionen} = S = (0.30 * (\text{hösttätethet av } 1+)).$$

Andel av 1+ elfiskade på hösten som blev smolt på våren var 0.34 i Norumsån och 0.24 i Jörlandaån, därav det antagna 0.30 i formeln ovan.

Eftersom vi ofta inte känner till andelen av öring >0+ som är 1+ kan vi använda oss av tidigare studier. Från avsnitt 3.10 (Tabell 5) framgår att vi kan räkna med att 90% av öring äldre än 0+ är 1+ i västkustens havsöringåar. Således bör formeln anpassas för att passa till normala elfiskeresultat:

$$2. \text{ Smoltproduktionen} = S = (0.30 * 0.90 (\text{hösttätethet av } >0+)) = 0.27 * \text{”}>0+”}.$$

B. Tumregel utgående från förväntad överlevnad för 0+

Från (Bohlin et al. 1985, avsnitt 2.12) erhöles följande överlevnad mellan de olika stadierna av havsöring:

0+ till 1+ på	44%
1+ till 2-årig	47%

Sedan antar vi att 5% av smolten går som 1-åriga, 93% som 2-åriga och 2% som 3-åriga, men betraktar ändå smolten som 2-årig. Endast hälften av hanarna kommer att utvandra, dvs 75% av 2-åringarna blir smolt.

$$S = \text{”}0+” * ((0.44 * 0.47) * 0.75) = 0.15 * \text{”}0+”$$

Att 15% av 0+ skulle kunna bli utvandrande smolt verkar dock högt jämfört med de danska uppgifter på 3-7% för utplanterade 0+ (Berg & Jörgensen 1991). Kanske har utsatt fisk så avsevärt mycket sämre överlevnad än vildfisk? Den föreslagna beräkningen från >0+ (A) ger ett lägre värde, mer konservativt, och bör nog användas.

C. Modell baserad på elfisken på hösten två påföljande år

Bohlin et al. (1985) föreslog följande formel för att beräkna smoltproduktionen utgående från elfiske:

$$T = A(N_t - N_{t+1})/p_t$$

(T=Smoltproduktionen, t=dominerande smoltålder, p_t =denna klass andel bland smolt, N=populationsstorleken sent på hösten bestämd genom elfiske.)

A antar värden mellan 0.4-0.5, $t=2$, och p_t ca 0.9.

Observera att samtliga modeller (A-C) kräver ingångsdata som speglar hela vattendraget, flera provtagna lokaler i olika habitat. Läs mer om detta i Bohlin (1981).

Samtliga modeller ovan ger ett oprecist svar på smoltproduktionen och osäkerheten kan ej skattas. Bohlin (1981) har därför presenterat tre mer anpassade modeller som också ger osäkerhetsintervall för skattningen. Dessa modeller har dock inte verifierats mot fälldata. Därför förefaller det nödvändigt med fler smoltfällor i havsöringvattendrag. I

Danmark sker sedan mitten av 1990-talet omfattande undersökningar med smoltfällor. I regel är det små åar och mycket enkla konstruktioner som årligen sätts ut i vattendragen på våren (Figur 22), men mer avancerade konstruktioner finns (Figur 23) (Wolf 1951, Eklöv 2000, Reimer & Schibli 2001). Oavsett fälla och var den utplaceras tycks dock aldrig alla utvandrande smolt fångas. Ofta ligger effektiviteten under 50% (Lindroth 1977, Seelbach et al. 1985). Detta gör att man alltid skall skatta fällans effektivitet vid olika flöden. Enklarest genom att märka (fenklippa) fångade smolt och återutsätta dem omedelbart uppströms och se hur många som anländer till fällan.



Figur 22. Enkel temporär smoltfälla i Voers å, Vejle, Jylland.



Figur 23. Den nyanlagda fasta smoltfällan vid Lunnagård, Norrån (foto Hans Schibli).

SAMMANFATTNING

Individer med god tillväxt kan smoltutvandra för att tillväxa ytterligare inför lek. Viktigast är detta för honor, medan en betydande andel hanar könsmognar redan som små i vattendraget (bäckhanar). Även honor kan köns mogna i vattendraget, men det är endast en liten proportion.

Utav utvandrande smolt brukar andelen hanar vara ca 15-40%, lägre andel ju kostsammare vandringen är.

Inför smoltutvandringen sker flera förändringar för att anpassa öringungen till havsliv, bland annat ökar salthaltsregleringsförmågan och kroppen blir silvrig med mörk rygg.

Smoltutvandringen sker vanligen vid 2-4 års ålder. På sydkusten kan andelen 1-åriga smolt vara relativt stor. Smolten är vanligen 12-18 cm.

Den **ANDRA KRITISKA PERIODEN** med hög dödlighet inträffar vid smoltutvandringen till havet och under den första tiden i havet. Orsaken är främst predatorer, speciellt vid passage av dammar och sjöar och i estuariet.

Utvandringen sker på våren (mars-juni) med stora regionala skillnader och skillnader mellan år pga temperatur och vattenföring. Ibland förekommer en tidig utvandring av storvuxna smolt, medan några individer tillväxer ytterligare någon månad på våren innan de utvandrar.

God vattenföring vid smoltutvandringen är viktigt för överlevnaden och troligen är en varm vår bra för tillväxten och därmed överlevnaden i havet.

Ju yngre smolten är vid utvandring är desto längre tid tillbringas i havet före lekåtvandring. Eftersom tillväxten är bättre i större vatten så är smolten genomsnittligt yngre och lekfisken genomsnittligt större.

5. Havsliv

5.1 Postsmolt

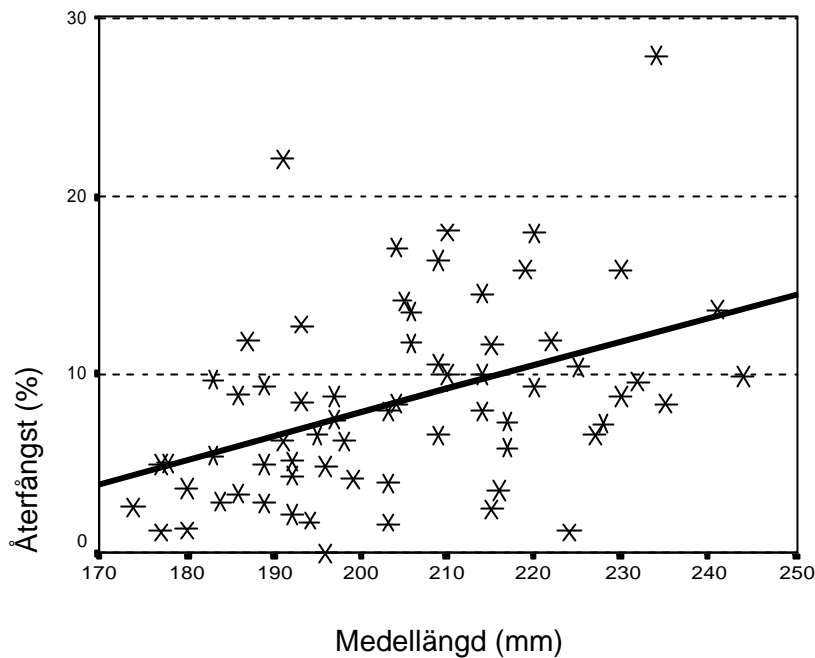
Postsmolt kan man kalla öringen under hela dess första sommar i havet. Engelska studier har visat att postsmolten troligen vandrar ihop i havet den första tiden (Potter 1985, citerad i Elliott (1994)), även lax anses vandra i **förband** (dvs mycket löst sammanhållna "flockar"; Christensen & Johansson 1975), liksom flertalet av stillahavslaxarnas postsmolt (Groot & Marcolis 1991).

Postsmolten kan alltså färdas i förband, inga territorier eller ståndplatser behöver försvaras. Den viktigaste faktorn för populationsregleringen torde istället vara predation och tiden som smolt och postsmolt är den **andra kritiska perioden** i öringens liv.

Svärdson (1966) ansåg att vattentemperaturen i havet den första tiden (maj-juni) efter att smolten utvandrat var avgörande för årsklassdimensioneringen. Orsaken är predationstrycket, som blir för högt om inte postsmolten snabbt kan tillväxa. Troligen är detta korrekt, men få verifierande studier finns (Hargreaves 1994). Storleksberoende dödlighet på grund av predation på postsmolt av stillahavslax är dock klart påvisat (Parker 1971). Att detta även stämmer för havsöring antyds av polska havsöringsmoltutsättningar (Bartel & Debowski 1996) och samvariationer mellan havsöringfångster (Elliott 1992) och laxfångster (Friedland et al. 1993) i olika älvsystem talar också för storskaliga klimatiska mönster. Eriksson (1994) kunde för utsättningar av laxsmolt visa att dödligheten var störst de första två veckorna (ca 28%) och sedan snabbt sjönk till ca 6% per vecka de följande 8-9 veckorna.

Vid märkningsförsök har man klart kunnat påvisa en ökad återfångstfrekvens med ökad smoltstorlek hos lax (Lindroth 1977, Christensen & Larsson 1979, Eriksson 1994) och samma tendens föreligger för havsöring (Figur 24) (Lindroth 1977, Debowski & Bartel 1996). Orsaken antas oftast vara minskad predation på större smolt, men även ökad saltvattentolerans med ökad storlek kan spela in. Eftersom mönstret med högre återfångst även återfinns hos insjööring (ex. Degerman et al. 1998) torde predation vara huvudsaken. Men salthaltstoleransen kan vara viktig för de "smolt" som inte lyckas utvandra i rätt tid. Märkningar av utvandrande vildlaxsmolt i Mörrumsån visade att återfångstfrekvensen var högst (40%) för de tidiga smolt-utvandrarerna och sedan snabbt sjönk ned till 0% efter 15 juni (Lindroth 1977). Orsaken torde främst vara att de större smolten utvandrade först, sedan kan en successivt sämre salthaltsregleringsförmåga också spela in (avsnitt 4.4, Groot et al. 1995).

Just vid utvandringen i saltvatten är smolt känsliga för ytterligare stress (Redding & Schreck 1983). Om smolten initialt sätts ut i saltvatten i kassar och får gå minst 4 veckor hinner de ställa om till saltvattnet och tillväxa något i lugn och ro. Därmed blir överlevnaden högre än vid direkt utsättning av odlad smolt (Jonsson et al. 1994). I experiment har Järvi (1989a,b) visat att kombinationen av salthaltstress och predatorer (torsk) kan leda till hög dödlighet hos laxsmolt. Norska märkningsförsök har visat att torsk kan vara en viktig predator på laxsmolt den första tiden i havet. Den totala dödligheten hos laxsmolt skattades till nästan 25% i älven Surnas absoluta mynnings-område (Hvidsten & Mökkelgjerd 1987). Det verkade som torsken ansamlades inför smoltutvandringen, vilket är vad Larsson (1985) funnit för lake (en annan torskfisk) i Lule älv inför smoltutsättningar.



Figur 24. Återfångst (%) av antalet utsatta odlade märkta havsöringsmolt i Östersjön avsatt mot medellängden på smolten vid utsättning. Data från Curt Insulander 2000 ($r^2=0.17$, $p<0.001$).

Intressant är att jämföra med stillahavslaxen sockeye som vandrar till havs vid ringa storlek. De uppehåller sig gärna den första månaden strandnära i skydd, gärna i grumliga vatten, trots att näringstillgången är betydligt bättre längre ut i havet (Groot & Marcolis 1991). Detta torde också vara ett skydd mot predatorer till dess postsmolten hunnit tillväxa.

Jonsson et al. (1998) visade att för norsk atlantlax förelåg det inget samband mellan överlevnad i havet och mängden utvandrande smolt. Med andra ord förelåg inte någon tendens till täthetsberoende dödlighet, som det kan göra i vattendrag. Eftersom havsmiljön generellt är näringsrik, och kanske viktigast, här finns successivt större byten, vilket är energetiskt fördelaktigt, innebär detta snabb tillväxt som inte längre beror av artfränder. Järvi (1948) menade dock för lax att han funnit en täthetsberoende minskad tillväxt under åren 1942-44 när medelstorleken för lekfisk av alla åldrar var lägre än normalt. Det förefaller mer rimligt att de omfattande isvintrarna 1938/39, 1939/40, 1940/41 orsakat den dåliga tillväxten, speciellt med tanke på att tillväxten hos smolt avtog redan 1939-40.

Tyvärr har på senare tid en ytterligare fara tillkommit för utvandrande postsmolt (Björn & Finstad 1997), nämligen att råka ut för laxlus som finns i stora mängder runt de norska kasseodlingarna. Sannolikheten är dock ringa för större angrepp på svensk havsöring, men öring från svenska västkusten återfångas dock ända upp till Bergen i Norge (Berntsson & Johansson 1977). Det kan vara roande att notera att Georg Martin i en skrift från 1774 menar att uppvandringen i sötvatten var till för att befria fisken från laxlus och inte för att leka!

5.2 Vandringsmönster

Havs- och insjööring är nästan alltid kustlevande och vandrar nära kusten (Hessle 1935, Sömme 1941, Christensen & Larsson 1979), speciellt nattetid

tycks de gå in grunt. Det enda kända undantaget är egentligen Gullspångsöringen. Gullspångsöringen har anpassat sig till ett högt predationstryck strandnära från gäddor samt gös och söker sig därför direkt ut i öppna Vätern (Svärdson & Fagerström 1982). Troligen kommer öringen inte in strandnära förrän en viss storlek uppnåtts.

Generellt kan man säga att öring, liksom lax (Tytler et al. 1978, Holm et al. 1982, Christensen et al. 1994), efter utvandring från vattendrag sprids med de förhärskande havsströmmarna, dvs på svenska och danska västkusten norrut, finska bestånd norrut upp till Torne-området och sedan söderut på svensk sida, på danska ostkusten söderut (Figur 25) (Johansen & Löfting 1919, Svärdson & Anheden 1963b, Svärdson & Fagerström 1982, Ikonen & Auvinen 1982, Kristiansen & Rasmussen 1993). Postsmolt av lax har visats vandra i det absoluta ytskiktet i vattnet (Hvidsten 1994). Vandringsmönstren hos havsöring (och lax) är alltså beroende av de rådande havsströmmarna och lokala genetiska anpassningar för att kunna återvända till hemvattendraget är påvisade (Svärdson & Fagerström 1982, Bartel et al. 1988). De senare (op. cit) menade att Finska Viken hade egna bestånd med anpassade vandringsmönster och de förra (op.cit.) att Öresund och Bälten fungerade som en barriär för Östersjöns öring. Det var ingen vinst att vandra ut i det salta Västerhavet. Däremot borde havsöring som vandrar ut från Jyllands ostkust kunna dra nytta av att transporteras söderut, till mindre salt vatten.

Flera undersökningar har visat att havsöring sällan vandrar längre än 50-100 km från hemvattendraget (utsättningsplatsen), speciellt om vattendraget mynnar i inneslagna fjord- eller skärgårdsområden (Jensen 1968, Berntsson & Johansson 1977, Kristiansen & Rasmussen 1993, Jonsson & Finstad 1995). Enligt uppgift vandrar havsöringstammarna i Bottenhavet-Bottenviken endast kortare sträckor (ca 20 km) i havet (Carlin 1965 som citeras av Bertmar 1979). Själv anger Bertmar (op.cit.) ca 50 km för Indalsälvens öring vid märkningsförsök med öring äldre än smolt. Liknande resultat erhöll Alm (1950) vid märkning av lekfisk. Troligen vandrar fisk som lekt inte lika långt som före första lek (op.cit.). Vid utsättning av odlade öringsmolt i Byske älv var återfångsten mycket lokal på grund av ett starkt fisketryck på nyligen ut-satta öringar (Tabell 17). Inom fredningsområdet bedrevs fiske efter sik med nät samt storrysjesfiske (Marklund 1983).

Tabell 17. Andel (%) återfångster i havet inom ett visst avstånd från Byskeälvens mynning (Marklund 1983). Utsättning skedde 1974-05-29. * indikerar att viss osäkerhet råder om den exakta fångstfördelningen inom resp utom fredningsområdet för ett fåtal fiskar.

Avstånd fr mynning	Andel	Anm:
0-4 km	*45%	Fredningsområdet
4-6 km	12%	Mynningsomr. utanför fredn. omr.
6-20 km	6%	
20-50 km	16%	
50-100 km	5%	
100-200 km	11%	
>200 km	5%	



Figur 25. Dominerande havsströmmar runt Sverige (pilar) samt ungefärlig salthalt i ytvattnet (linjer) (Från Svärdson & Fagerström 1982).

Mer än 25 mil vandrade endast några få procent av öring från danska havsöringstammar (Kristiansen & Rasmussen 1993). De långvandrande öringarna i södra Östersjön vandrade däremot längre. Öring från Mörrumsån, Verkeån eller Emån kunde vandra över 100 mil bort från vattendraget innan de återvände (Svärdson 1967, Svärdson & Fagerström 1982). Att vandringen blir längre för dessa bestånd beror på att de stannar ute fler år i havet än Bottenvikens och västkustens bestånd.

Det utförs, lyckligtvis, få utsättningar av havsöring på västkusten. Vid de utsättningar som sker genomförs ibland märkning med yttre märken, s k Carlinmärken. Under perioden 1985-1998 genomfördes 11 märkningsförsök med uselt resultat (Tabell 18). Som vanligt erhöles betydligt bättre återfångster när vild utvandrande havsöringsmolt märktes (7%; Berntsson & Johansson 1977). I Östersjön ger utsättningar av odlade öringsmolt 3-5 gånger högre återfångster än på västkusten (Tabell 19, Laxforskningsinstitutet 2000).

Utsättningarna av odlad havsöring”smolt” i Nissan vid Halmstad gav 34% av återfångsterna inom 20 km från utsättningsplatsen (Laxforskningsinstitutet 2000). Inom 50 km från denna plats gjordes 44% av återfångsterna, medan hela 27% gjordes över 200 km bort. Detta troligen på grund av en stark norddrift av öring på den öppna halländska kusten.

Tabell 18. Märkningsförsök med odlade havsöring "smolt" på svenska västkusten åren 1985-98 (Laxforskningsinstitutet 2000).

Vattendrag	Datum	Medel- längd (mm)	Kg	
			Åter-fångstater/1000 (%)	utsatta
Lagan, Laholm	910416	274	6,6	62
-"-	970428	212	0,2	2
Nissan, Halmstad	860000	233	6,2	64
-"-	900409	275	7,2	51
-"-	940419	247	5,7	61
Nissan, Sennan	870504	217	9,2	82
-"-	930427	223	2	20
Himleån, Varberg	850517	194	0,2	0,2
-"-	860000	213	0	0
Göta älv, Lilla Edet	880504	197	2	17
-"-	930514	228	1,6	10
Medel			3.7	33.6

Tabell 19. Resultat av märkningsförsök med odlade havsöring "smolt" runt Sveriges kust 1985-97 (Laxforskningsinstitutet 2000).

Havsområde	Återfångst (%)	Medelvikt (kg)	Kg öring per 1000 smolt	Antal märkningar
Bottenviken	6,4	1,2	81	14
Bottenhavet	9	1,6	151	41
Östersjön	8,9	3,3	294	11
Västkusten	3,7	0,85	34	11

Medelvikten på de återfångade öringarna vid utsättningarna på västkusten var 0.85 kg, vilket kan jämföras med 1.2-3.3 kg på ostkusten under samma period (Tabell 19). Huvuddelen, ca 60-80%, av återfångsterna av märkt havsöringsmolt har skett under det första ett och ett halvt året efter utsättning. Vid märkningar av utvandrande vildsmolt från Anråseån, Stenungsund, gjordes huvuddelen av återfångsterna inom fem månader (Berntsson & Johansson 1977)! Vid utsättningar i Polen återfångades 34.6-57.0% av smolten inom tre månader (Bartel et al. 1988). Oroväckande är att havsöringsmoltutsättningar i Östersjön tycks ge allt sämre utbyte (Debowski & Bartel 1996). De tidiga återfångsterna visar att en viktig orsak till det allt sämre utbytet är ett ökat fiske.

5.3 Födoval

Som ung postsmolt torde föda som pungräkor, havsborstmask, spigg och tobis vara viktig för havsöring (Johansen & Löfting 1919, Nilsson 1966, Svärdson & Nilsson 1985). För laxsmolt har man också visat att planktoniska kräftdjur (Sturlaugsson (1994) och adulta insekter (Levings 1994) är viktiga i början. Det senare kan möjligen vara en effekt av att lämpliga större födoobjekt uppehållit sig "oåtkomligt" i saltare, kallare och djupare vatten (Levings 1994). Hans Schibli (pers.komm.) har observerat att även öringens postsmolt äter av luftinsekter den första tiden i havet. Efterhand blir dock spigg, tobis, bultfiskar, skarpsill och sill viktig föda, liksom för lax (Dahl 1913, Johansen & Löfting 1919, Sömme 1941, Christensen et al. 1994, Christensen & Larsson 1979, Karlsson et al. 1999).

Johansen & Löfting (1919) studerade födoval hos ung öring i Randers fjord och fann att havsöringarna under 20 cm (n=3) ätit spigg och insekter. Vid 20

cm började sill (4-8 cm) ingå i födan. Postsmolt av finsk lax i Östersjön går över till övervägande fiskdiet vid en längd av 300 mm (Salminen et al. 1994).

Främst siklöja och ibland nors är viktig föda i de lägre belägna nordiska stora insjöarna (Alm 1929, Nilsson 1966, Aass 1993, Vehanen & Aspi 1996) och småvuxen sik i Vättern, samt de norrländska magasinerna och sjöarna (Alm 1929).

Utbredningen av dansk havsöring i havet anses följa utbredningen av vårlekande sill (Kristiansen & Rasmussen 1993) Öring är en frisimmande jägare i havet och följer sillstimmen (Dahl 1913, Sömme 1941, Nilsson 1966), men kustnära. Dahl (1913) anger att öringen nattetid går in grunt för att vila, gärna i någon tångruska. Troligen kan de även stå och vila dagtid i grunda ålgräsängar (pers.obs.).

Det finns naturligtvis en säsongsmässig variation i havsöringens födosök. Andersson (1998) menar att havsöringen i Östersjön vid vattentemperaturer över 10 °C finns ute i fjärdarna där den följer sillstimmen. Efterhand som vattenet blir kallare söker sig öringen närmare land till de eventuella fläckar av varmare vatten som kan finnas. Ibland kan öringen stå på bara decimeterdjupt vatten under den kalla årstiden. Det tycks som födan då domineras av grundområdenas djur såsom spigg, tångräka, märkräftor och sand-mask (Klippinge 1999). Vallin & Landergren (1998) menar att de vuxna öringarna som inte vandrat upp för lek vid denna tid uppträder ”i regelrätta stim”. Efterhand som temperaturen stiger upplöses grupperna.

I Skagerrak, Kattegatt och Östersjön dominerar vårlekande sill över den höstlekande formen (Petursson & Rosenberg 1982). De förra leker vid 4-6 °C och rommen kläcks inom en månad. Därpå växer sillen under ett år till ca 15 cm längd, varefter tillväxten avstannar (i och med att leken sker vid 2 års ålder) och de största sillarna når ca 30 cm efter 6 år (op.cit.). Östersjöns sillströmning är också vårlekare och blir köns mogen vid 2-3 år vid en längd av 16-17 cm. Tillväxten är således något långsammare än för västkustens bestånd, men ändå jämförelsevis snabb. Det är denna initialt snabbväxande sill som är viktig föda för lax och havsöring.

I Skagerrak sker leken i ytterskärgården, medan den sandiga Kattegattkusten inte erbjuder några bra lekområden. Leken sker där istället på bankar ute till havs (Rosenberg & Palmén 1982). I Östersjön finns flera bestånd som kallas ”grässill” då de leker inne på grund ängar av bandtång eller blåstång. Eftersom sill bildar många lokala populationer kan den lätt överbeskattas lokalt (op.cit.). Skarpsill däremot bildar inte lika tydliga lokala bestånd och leken sker till havs utanför kustzonen. De yngsta skarpsillarna övervintrar i skärgårdsområdena och finns därmed tillgängliga för havsöring, åtminstone sommartid när skarpsillarna vertikaltvandrar. **Det skall klart betonas att vi vet ytterst litet om den postsmolt-vuxna havsöringens föda i havet och det gäller runt hela Sveriges kust.**

5.4 Blänkare och isöring

Gisler skrev 1751 i Kungliga Vetenskapsakademins akademiska avhandlingar (sidan 98) om våruppvandring av havsöring (isfisk). Fenomenet med blank havsöring uppe i älvar och större åar under senvinter och tidig vår har sedan rapporterats av flera (ex Johansen & Löfting 1919, Larsen 1969, Aasestrup & Jensen 1998). Blänkare kallas dessa öringar för att de är silverblanka, med ”lösa” fjäll. Johansen & Löfting (1919) noterade för Gudenån, Jylland, att blänkare i regel hade mycket hög kondition, vilket visar att de ej lekt föregående höst. Man har spekulerat i om detta inte är ett exempel på att de söker var-

mare och mindre salt vatten under/efter vintern (Johnels 1993, Schibli 1998). Detta stämmer säkert eftersom blänkare, i Danmark kallade grön-ländare (Larsen 1969), är vanligare på Jyllands salta västkust än på den mindre salta ostkusten (Nielsen 1994). Andelen blänkare i vattendrag på svenska västkusten tycks också variera med hur sträng vintern är. Kalla vintrar är det fler och varma vintrar få blänkare. Kallt och salt vatten tole-reras alltså inte så bra. Den kalla och salta Atlanten utanför Nordnorge med-för att hela öringbeståndet övervintrar i vattendragens nedre delar (Berg & Berg 1989) och man säger generellt i Norge att havsöring övervintrar i vattendragen. Uppehållstiden i havet brukar bara vara 2-3 månader under som-maren (Jonsson & Finstad 1995). De isländska bestånden stannar i regel bara ute 2 månader. Det finns däremot inget som tyder på att våruppsteget av blänkare är en näringsvandring. Det fåtal maganalyser som finns tyder på ringa maginnehåll (Schibli 1998).

I Bohuslän kunde havsöring vintertid samlas i utsötade vikar i stora stim under isen. Detta var havsöring i god kondition som inte lekt föregående höst. Dessa öringar kallades **isöring** och fångades ofta genom notdragning (Lindquist 1958). Det berättas om ett notdrag i Jorefjorden som gav hela 300 öringar, varav 60 stycken över 35 cm. Troligen var vattendragen i regionen för små för att erbjuda bra övervintrings-möjligheter.

I små vattendrag verkar blänkare vara ovanligare än i större (Alm 1950). Möjligt är också att andelen blänkare är högre i Bottenviken än i Östersjön (Rosén 1918).

Blänkare brukar inte vandra långt upp i vattendragen (Schibli 1998, Aasestrup & Jensen 1998), de är ju inte där för att leka utan bara "avsalta" lite i värmen och sötvattnet. De passerar därför ej besvärliga hinder. Den ryske fiskeribologen Berg (1959) menar att just detta beteende med vårutflykter upp i vattendragen är typiskt för öring och inte förekommer hos andra sal-monider. Det verkar också som om öringen inte är hemortstrogen vid denna uppvandring utan söker sig till första bästa stora sötvattenflöde (Stibe et al. 1993, Aasestrup & Jensen 1998). Märkningsförsök av odlad öring i Ljungan visade att av de som återfångades under sin första tillväxtsång var 95% fångade i "fel älv", i detta fall Indalsälven (Marklund 1983), som har 3.5 gånger större flöde än Ljungan. I förlängningen innebär detta att vårfisket på blänkare i älvarna sker på ett blandat bestånd. När vattentemperaturen på våren når ca 4-8 °C i västkustvattendragen utvandrar blänkarna igen (Schibli 1998, Figur 1).

Det kan noteras att man vid märkning av havsöringsmolt har sett att även de under kalla vårar kan vandra upp i varmare vattendrag tills temperaturen stiger (Svärdson & Anheden 1963a). I Lönningdalselven i västra Norge observerades också postsmolt av havsöring söka sig upp i vattendraget i juni och i medeltal stanna i vattendraget 38 dagar (Birkeland 1996). Orsaken var troligen att de var kraftigt infekterade med laxlus, som inte klarar av söt-vatten någon längre tid.

5.5 Finnock

Svärdson & Anheden (1963a,b) rapporterade om förekomsten av finnock i Verkeån. Det är postsmolt som bara stannar ute i havet några månader (2-6) och sedan vandrar upp i ån igen för lek vid en längd av 25-35 cm. Finnock är det irländska namnet på tidiga återvändare (i Skottland heter de herling). Detta liknar laxens grilse (börling), men dessa brukar ju vara ute ett år, dvs uppleva en havsvinter. Vissa av stillahavslaxarna har dock så kallade "jacks" som bara är till havs ca 6 månader. Detta korta havsliv kan vara gynnsamt om dessa finnocks lyckas smyga sig med vid leken mellan större havsöringar, eller rent av kan erövra en hona själv. I regel får andelen jacks eller finnocks inte bli för stor i populationen, då minskar fördelen.

Det verkar som finnocks eller jacks rekryteras från de största ungarna (Groots & Margolis 1991). Andelen finnock varierar betydligt mellan älvar och mellan år, möjligen beroende på utvandringmöjligheterna (Cross & Pig-gins 1982). Länsstyrelsens fiskeenhet i det forna Bohuslän har under många år undersökt det lilla havsöringvattendraget Tjöstelserödsån vid Ljungskile (Lundh 1981, Höglind 1993). Elfiske har skett i oktober för att även studera lekfisk. På de nedre två lokalerna har 20-32 cm lekande öring utgjorts av 2+-3+ fisk som bara varit i havet över sommaren, dvs de var blanka vid fångst i oktober (Höglind 1993). Andelen finnock varierade mellan år. Under perioden 1983-92 var det flest 1992 då nästan 50% av lekfisken var finnock. I Irland är salthalten i havet hög och andelen finnock hög bland lekfisk och var åren 1980-1986 för River Cumberagh 33.6-93.9% av uppvandrande lekfisk (Fahy 1990). I Åvaån, på Södertörn, var andelen finnock mycket ringa, ca 1.7% av förstagångslekarna (Alm 1950).

Den höga andel finnock som förelåg i Tjöstelserödsån kan vara naturlig. En så kort vandring i vattendraget (någon km) och få predatorer borde gynna en livshistoria som finnock. Andelen finnock kan dock också ha ökat artificiellt genom den lägre sommarvattenföringen på grund av utdikning och vattenreglering, vilket missgynnar stor lekfisk. Eutrofiering av vattendragen gynnar också en livshistoria som finnock på grund av den ökade tillväxten i ån. Självklart kommer ett intensivt fiske med ett minimimått ovanför finnocks storlek också att snabbt gynna denna livshistoriestrategi (Gross 1991). Problemet förtjänar större uppmärksamhet.

Det är mestadels öringhanar som tar denna korta havstur. I Åvaån utgjordes finnock endast till 15% av honor (Alm 1950). Det verkar sällsynt med finnocks i sötvatten (Alm 1929). **Det föreslås här att öring, som tycks vara dåligt anpassad till saltvatten, har utvecklat denna form av marint kort liv som en anpassning till salt vatten i kallt klimat i kombination med låg predationsrisk vid vandring i vattendraget. Detta innebär dock att det finns minst fem livshistoriestrategier för havsöringhanar; bäckhane, finnock eller stor havsöring (med 1-3 havsvintrar).** Hur bäckhanen klarar reproduktionen är klart, genom att smyga sig med (sneaker). Den stora öringhanen kan alltid erövra en hona i kraft av sin storlek. Egentligen verkar den halvstora hanen (finnock) ha valt en strategi som knappast gör honom lämpad att slåss med större öring som lätt ser honom. Det saknas bra lit-teraturreferenser om detta men vissa antyder att finnock fungerar som stora sneakers. Eller kan det vara så att finnock hittat en nisch där han slipper stora havsöringhanar vid leken? Kanske genom att andelen stora havsöringhanar är så låg bland återvändande lekfisk att finnock har en möjlighet att ensam erövra en stor hona? I så fall är finnock en balans mellan bäckhanar och stor havsöring som uppkommer när andelen bäckhanar tenderar att bli för hög i relation till stora öringhanar. Finnock skulle då vara en konsekvens av bra tillväxtförhållanden i vattendragen (ger bäckhanar), men dålig överlevnad i havet (pga salthalt, kyla och fiske) samtidigt som predationen vid vandring måste vara liten.

5.6 Tillväxt

I havet accelererar tillväxten betydligt (Figur 26) och kan vara 6-30 cm på en sommar (Tabell 20), jämfört med ca 4-8 cm för samma åldrar i vattendrag (Tabell 1 & 2). Ju varmare havet är och ju längre söderut (dvs ju längre tillväxtsåsång) desto bättre är tillväxten för postsmolten (L'Abée-Lund et al. 1989). För Kattegatt angav Frier (1994) ca 200 mm längdökning per år som medelvärde för havsöring från det att de lämnade vattendraget till första lek, sedan sjönk tillväxten ca 33% pga lek. Faktum är att havsöringen aldrig återhämtar sig helt från energiförlusten vid sin första lek (Berg et al. 1998). I Bohuslän är tillväxten i havet inte mer än ca 5 cm per år efter första leken (Lindquist 1958). I det salta havet utanför Norge var tillväxten reducerad jämfört med värden från sött och bräckt vatten (Jensen 1968). Det verkar även som Bohusläns öring har en något lägre tillväxt än sydligare bestånd (Tabell 20).

Tabell 20. Storlek (mm) på havs- eller insjööring under havs/sjölivet. (1=Svärdson 1967, 2=Svärdson 1966, 3=Titus 1991, 4=Järvi 1940, 5=Rosén 1918, 6=Alm 1950, 7=Schibli 1998, 8=Johansen & Löfting 1919, 9=Jensen 1968, 10=Berntsson & Johansson 1977, 11=Lindquist 1958, 12=Hessle 1935, 13=Bartel 1988, 14=Alm 1929).

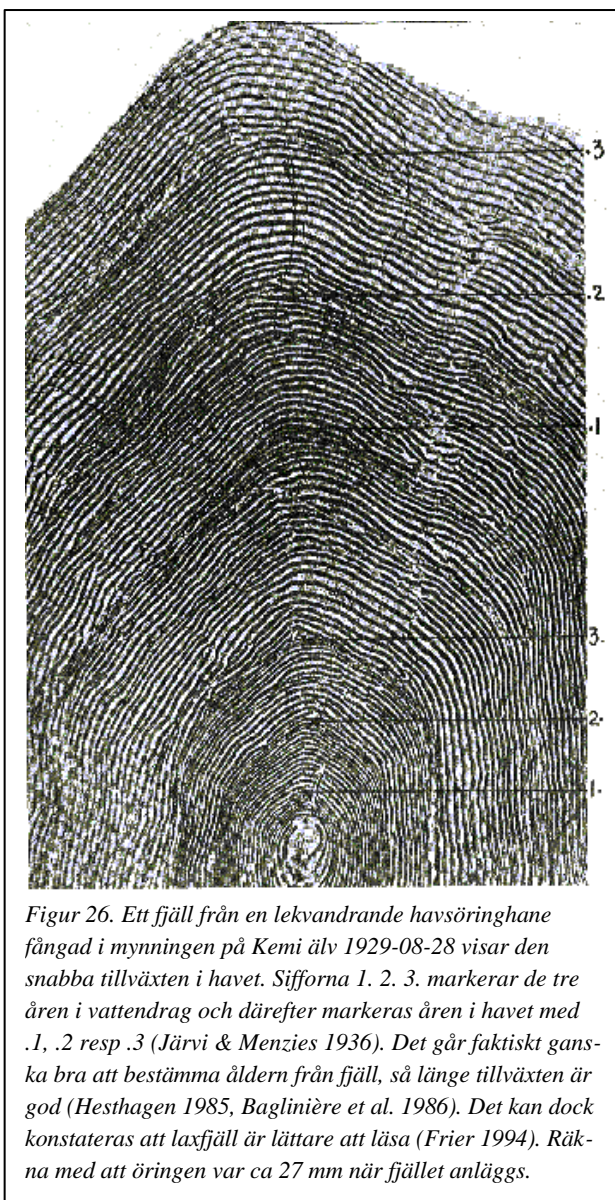
Vatten	Utvandring	Första hösten	Andra	Tredje	Fjärde	Femte	Sjätte
Kemi älv ⁴	160-220	319	405	537	630	755	
”Norrbottn” ⁵	239	370	490	610			
”Västerbottn” ⁵	234	360	470	570	660	720	770
Emån ¹	144-215	370-410	560-610	710-720			
Verkeån ²	Ca 160	280-400	450-600	600-800			
Tullviksbäcken ³	70-160	280-300					
Gotland ¹²	120-150	365-397	454-517	510-598			
Åvaån ⁶	163-202	364	460	519	584	620	672
Vistula ¹³	186	?	500	629	766	982	1030
Nissan ⁷	150	300	420	550			
Anråseån ¹⁰	147-166	260	370	420	530		
”Bohuslän” ¹¹	ca 150	210-400	230-470	240-560	280-570		
Gudenå ⁸		396	544	645	766	794	810
Istra, V. Norge ⁹		270-300	386-409	463-499	511-581	554-622	
Motala ström ¹⁴	180	306	451	571	661	715	759

Efter höstens lek och den sämre födotillgången under vintern är öringen i dålig kondition när våren kommer. Successivt byggs konditionen upp igen (Figur 27). Med förbehåll för dåliga viktsuppgifter kan man av figuren ana att vissa individer (ca 5%) med hög kondition på våren knappast lekt föregående höst (de har nog uppträtt som blänkare istället).

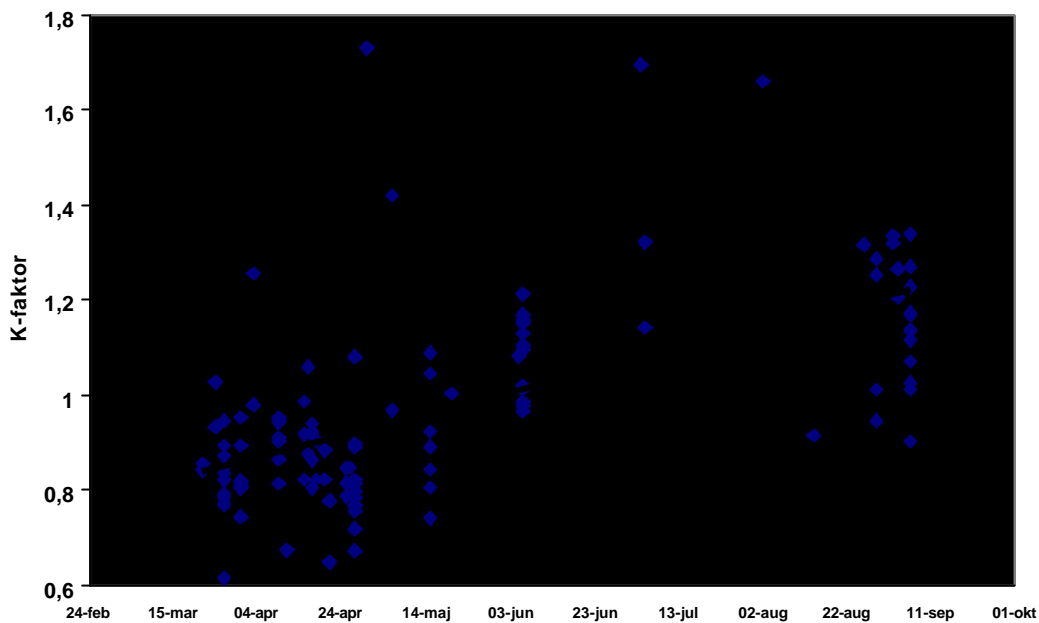
5.7 Ålder och storlek på lekfisk

Åldern vid könsmodnad har genom det naturliga urvalet blivit en maximering av överlevnad/dödlighet och den åldersspecifika fekunditeten (Jonsson 1977), eller om man så vill tillväxtchans mot dödsrisk. Hur bra oddsden är kan kallas en individs 'fitness'. Det kan finnas flera alternativ som ger högst fitness och andelen individer som 'väljer' ett alternativ (en livshistoria) påverkar fitness för andra alternativ (Fleming 1996). Det är ju en fördel för honor att vara stora eftersom antalet ägg och äggens storlek ökar (Jonsson 1985), samtidigt ökar den ackumulerade risken för att omkomma ju längre tid man uppehåller sig i havet.

Generellt stannar honorna ute längre än hanarna gör (Hessle 1935, Alm 1950, Gibson 1993). Ålder för könsmodnad hos havsöring beror av tillväxten till havs och generellt är åldern högre för nordliga norska bestånd jämfört med sydliga (L'Abée-Lund et al. 1989). Frier (1994) angav att havsöring från ett jylländskt vattendrag stannade 1-4 år i havet innan de återvände för första lek. Berntsson & Johansson (1977) fann att lekåldern på havsöring i Anråseån i medeltal var så låg som 3.5 år. Eftersom de generellt var 2 år vid utvandring innebar detta att de endast spenderade 1.5 år till havs (en havsvinter). Alm (1950) redovisade att öring från Åvaån generellt spenderade längre tid till havs innan de uppvandrade första gången (Figur 28). Det verkar också vara ett generellt drag för södra Östersjöns havsöring (se även Hessle 1935). Även den storvuxna öring som lekte i Vätterns utlopp stannade länge till "sjöss" efter att ha haft en exceptionellt god tillväxt som ung och sedan konfronterats med få predatorer i sjön (Alm 1929). Honorna återvände inte för lek första gången förrän efter 5-6 år och hanar efter 4-5 år.



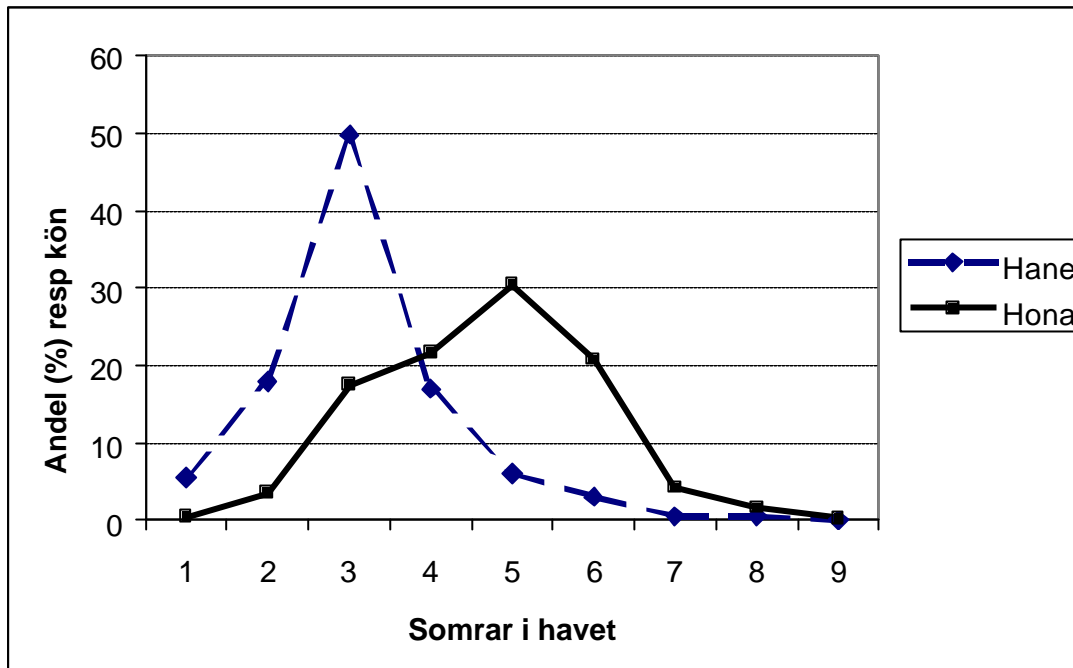
Figur 26. Ett fjäll från en lekvandrande havsöringhane fångad i mynningen på Kemi älv 1929-08-28 visar den snabba tillväxten i havet. Sifforna 1, 2, 3 markerar de tre åren i vattendrag och därefter markeras åren i havet med .1, .2 resp .3 (Järvi & Menzies 1936). Det går faktiskt ganska bra att bestämma åldern från fjäll, så länge tillväxten är god (Hesthagen 1985, Baglinière et al. 1986). Det kan dock konstateras att laxfjäll är lättare att läsa (Frier 1994). Räkna med att öringen var ca 27 mm när fjället anläggs.



Figur 27. Konditionsfaktor hos havsöring fångad vid garnfiske längs västkusten enligt provfisken och journalföring år 2000 (Thörnqvist 2000).

En fundamental skillnad mellan västkustens öring och de sydliga stammarna i Mörrumsån, Emån och Åvaån är alltså att de senare stannar borta så länge och därigenom blir storvuxna. De är dessutom långvandrande och stryker långväga runt Östersjöns kuster. De stora skillnader som finns mellan områdena är främst salthalten i havet. Notera att i södra Östersjön har omgivande medium en lämplig salthalt (6-10 promille), i stort sett identiskt med öringens egen salthalt 9 promille. Vattnet är alltså isoosmotiskt (av samma salthalt) och öringen behöver inte lägga energi på att upprätthålla salthalten. Detta är den ideala miljön för öring (Tabell 21). I saltare vatten kan upp till 30% av det samlade energiintaget åtgå för att upprätthålla saltbalansen (Kir-schner 1993 citerad genom Kristiansen & Rasmussen 1993). På västkusten är salthalten ofta stressande 15-30 promille där öring uppehåller sig (Figur 25). Det finns även hos lax en negativ effekt av hög salthalt på tillväxten (Wedemeyer et al. 1980).

Det är sedan länge känt att de största lekfiskarna kommer från de största älvarna (Bartel 1988) (Tabell 21), vilket även framgår vid en enkel jämförelse av data för några vattendrag på västkusten (Tabell 22). Vid har konstaterat tidigare att stora vattendrag ger bättre tillväxt för ungarna, vilket ger lägre smoltålder, vilket i sin tur ger större lekfisk. Naturligtvis kan även andra faktorer spela in, troligen längden på vandringen som sker i resp älv (L'Abée-Lund 1991). Ju längre vandring desto större måste fisken vara. Kunskapen är inte ny. Vår förste fiskeritjänsteman Gerhard von Yhlen skrev 1873 "Man har observerat att ju längre en flod är och ju längre upp laxen kan komma ju större är fisken och ju tidigare börjar dess vandring om våren".



Figur 28. Antalet somrar som utvandrande smolt från Åvaån tillbringade i havet innan de uppvandrade för första lek (Alm 1950). De som tillbringade en sommar till havs uppvandrade alltså som finnock.

En annan sak som skiljer södra Östersjön och västkusten är mängden predatorer (rovdjur) i vattendragets nedre delar och i havet. Sydkustens öringar "vet" att om de lyckas utvandra som smolt så kan de tillväxa under lång tid i en miljö med relativt liten risk att bli uppäten. För västkustöringen är det lite predatorer i vattendragen (Figur 15, 16), men gott om dem ute i havet (i alla fall så länge torsken inte var utfiskad). I detta fall kan det vara lönsammare att stanna i vattendraget, och om man väl utvandrat är det säkrast att återvända relativt snabbt för att hinna leka, speciellt om tillväxten i havet inte är så hög på grund av stressande salthalt.

Så fort den vuxna öringen har börjat att leka så minskar tillväxten. Detta eftersom leken kräver så mycket energi att en stor del av nästa års tillväxtsång åtgår för att bygga upp kroppen igen. Tidig lek på västkusten gör det alltså omöjligt att få öringar av "södra Östersjö-klassen". En havsöring över 2 kg anses således stor på västkusten, men enstaka exemplar på 7-8 kg förekommer. Vid en kontroll i Hertings fisktrappa i Ätran under september-november 1983-84 var endast 9,8% av leköringarna över 60 cm, varav endast 0,5% över 70 cm. De största danska havsöringarna kan dock vara upp till 110 cm, men de kan då troligen ha växt upp i södra Östersjön. I Mörrumsån fångas årligen öring över 10 kg. I Emån finns rapporter om öring över 20 kg (Svärdson 1967), men något erkänt rekord är det inte.

Tabell 21. Medelstorlek (kg) på stigande lekfisk av havs- och insjööring fångade i fälla eller i älvfiske⁺ samt salthalt (promille) i havet/sjön utanför. *=stor del älvstationära ingår.

Vattendrag	Plats	Salthalt	Hane	Hona	Båda	Referens
Dammån	Storsjön	0			2,1	Fiskeriverket
Klarälven	Forshaga	0			2,2	Nyberg 1998a
Gullspångsälven		0			5,2	Nyberg 1998a
Vättern		0			4-5	Alm 1929
Byske älv*	Fällfors	3			0,76	Jan Marklund pers.komm.
Hörnån ⁺	Västerbotten	3			3,4	Karlsson 1998
Finland	Kymmene älv	3			3,5	www.kotka.fi
Rickleån ⁺	Västerbotten	4			2,1	Karlsson 1998
Umeälv	Stornorrfors	4			3,1	Laxforskningsinstitutet
Ljungan	Viforsen	4	4	3,3		Fiskeriverket, Härnösand
Testeboån	Gävle	5		ca 4		Norman et al. 1995
Dalälven ⁺	Gävle	5			2,2	Älvkarleby sportfiske
Aurajoki	SV Finland	5			3,4	Kääria 1999
Jägala	Estland	5			2,6	Kangur & Wahlberg 2001
Pirita	Estland	5			3,3	“-
Åvaån	Stockholm	6	1,7	2,3		Alm 1950
Kilaån	Södermanland	6			4	Birgegård & Brunell 1997
Emån	Kalmar län	6			6,2	Svärdson 1967
Nybroån	Skåne	7	2,2	2,5		Dellefors 1996
Pommern	Polen	8	2,6	3,3	2,74	Chelkowski 1969
Säveån ⁺	Göteborg	20			1,4	Sportfiskarna O-län
Göta älv ⁺	Lilla Edet	20			1,3	Arne Johlander muntl.
Skottland ⁺	Medelvärde	>30			1	Offic. Stat. 1997
Irland ⁺	Delphi	>30			0,6	Mantle 2001
Irland	Waterville	>30			1,9	Went & Barker 1943
Norge ⁺	Medelvärde	>30			0,9	Stat. Sentralbyrå 1997

Väldens största öring finns i Kaspiska havet och vandrar upp i floden Kura, som strömmar från Kaukasus. Salthalten i Kaspiska Havet är naturligtvis nästan isoosmotisk, ca 14 promille. Detta understryker återigen att öring trivs bäst i intervallet 0-15 promille. **Öring är ingen marin art.** Öringen i Kura stiger på vintern och vandrar över 50 mil i vattendraget innan den når lek-platserna påföljande höst (Berg 1959). För att växa sig så stor och fet att den orkar, tillbringar den 3-7 år i havet före lek. Medelstorleken på lekfisk sägs vissa år vara 15 kg och den största fångade lekfisken vägde över 51 kg (Svärdson 1966). Den likaså långvandrande (80-90 mil i vattendrag) forna öringstammen i Vistula (Polen) stannade vanligen tre år i havet och åter-vände vid en storlek av 80-90 cm (pers. komm. Ryzard Bartel). De som stannade fyra år var meterlånga. Förhållandet att lång vandring kräver stora fis-kar (L'Abée-Lund 1991) gäller även för lax (Fleming 1996). Alltså bidrar de korta vattendragen på västkusten, åtminstone de korta snuttar som är kvar, till att öringen inte behöver vara stor och välnärd för att orka återvandra.

Tabell 22. Medelstorlek (kg) på sportfiskefångad havsöring i Halland när minimimåttet var 35-40 cm åren 1980-99, samt maxvikt år 1999. Vattendragen är sorterade i storleksordning efter medelvattenföringen. Data Länsstyrelsen i Halland.

Vattendrag	Plats	Medelvikt	Maxvikt
Lagan	S. Halland	1	6,2
Ätran	M. Halland	1	3,7
Nissan	S. Halland	0,92	8,8
Viskan	N. Halland	0,9	8,8
Rönne å	V. Skåne	1,6	3,9
Rolfsån	N. Halland	0,89	2,5
Suseån	M. Halland	0,67	2,6
Fylleån	S. Halland	0,72	2,8
Löftaån	N. Halland	0,84	1,9
Kungsbackaån	N. Halland	0,82	5,7
Stensån	S. Halland	0,8	2,5
Genevadsån	S. Halland	0,9	
Himleån	M. Halland	0,9	1,9
Tvååkers kanal	M. Halland	1,1	1,8
Törlan	M. Halland	0,8	2,7

Slutligen skiljer naturligtvis klimatet rejält mellan de olika havsområdena i Sverige (Tabell 23). Bottenviken skiljer ut sig genom betydligt kallare vintrar och lång istäckt tid, vilket även visar sig i mängden öringungar i vattendragen (Tabell 7). Även andra organismer påverkas, t ex går blåstångens nordgräns omedelbart söder om Bottenviken (Dahlberg & Jansson 1997).

Tabell 23. Medelvärde för luft- och ytvattentemperatur (°C) samt isperiodens medellängd 1931-1960 för svenska havsområden (efter Christensen & Larsson 1979).

Område	Lufttemperatur		Vattentemperatur		Isperiod (dagar)
	januari	juli	januari	juli	
Bottenviken	-5	12.5-15	<0.5	11.5-14	100-190
Bottenhavet	-5 – 0	12.5-15	0.5-1.5	12.5-14	50-70
Östersjön	0 – 1.5	14-16	1-3	15-17	20-40
Västkusten	0 – 1	15-16	1-4	16-17	20-30

Västkustöringen blir inte stor:

- havets höga salthalt (klarar inte osmosen så bra)
- små vattendrag ger dålig tillväxt för ungarna
- ingen lång vandring i lekvattdraget eller havet krävs (ingen selektion på storlek)
- predatorer i havet gör att öringen leker så fort den kan (risk att vara ute för länge)
- övervägande smoltålder vid 2 år istället för 1 år (avsnitt 4.5, ju yngre smolt desto längre havsvistelse)

Bottenviksöringen blir inte stor:

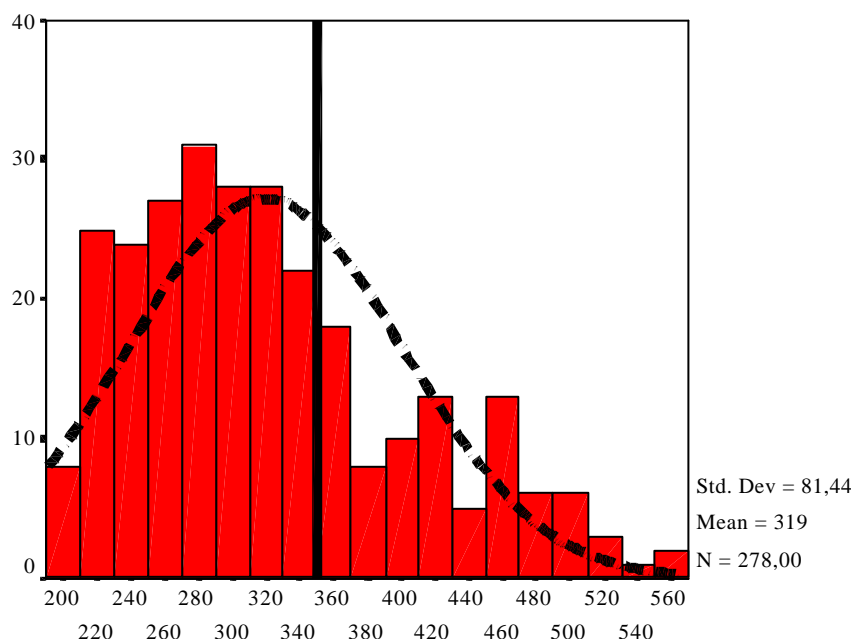
- hög smoltålder (dålig tillväxt i vattendraget)
- kort tillväxtsång i havet
- hårt fiske efter sik med bifångst av ung öring (Karlsson 1994)

- mycket predatorer i vattendragen motverkar utvandring
- kanske saknas lämpliga bytesfiskar (ex tobis förekommer ej)

I Anråseån, Stenungsund, dominerade havsöring på 40-44 cm bland lekfisk uppvandrad från havet (Berntsson & Johansson 1977). Länsstyrelsens fiskeenhet i Västra Götalands län har följt populationsutvecklingen hos havsöringbeståndet i Tjöstelserödsån, Ljungskile, sedan 1970-talet (Lund 1981, Höglind 1993). Under 1990-talet har lekande havsöringhonor på den nedersta lokalen (myningen) varit 335-650 mm, med ett medelvärde på 420 mm och ett medianvärde på 395 mm. För havsöringhanar var motsvarande värden 198-510 mm, med ett medelvärde på 320 mm (pers. komm. Key Höglind). Honor som lekte för första gången var i princip upp till 50 cm långa (Tabell 24). Honor var generellt större än hanarna och därigenom mer utsatta för fiske, vilket exemplifieras av motsvarande studier i Broälven, mellersta Bo-huslän (Figur 29, 30) och av studier i Sydkrafts avelsfiske i ett biflöde till Lagan (Figur 31).

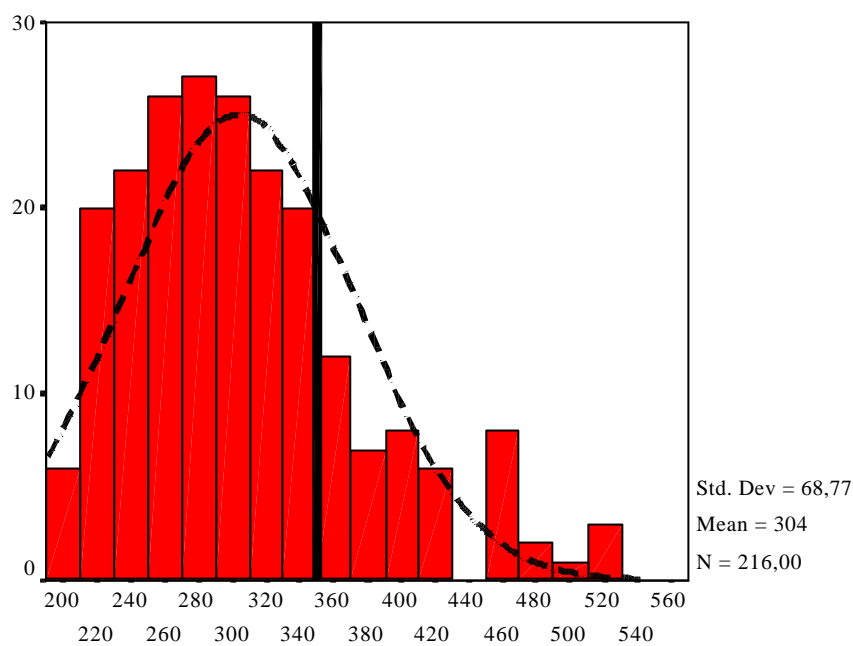
Tabell 24. Storleksintervall för havsvandrande (blank) lekfisk vid elfiske i mindre vattendrag på västkusten.

Vattendrag	Läge	Datum	Intervall (mm)	Elfiskare
Tjöstelserödsån	Ljungskile	1990-99	198-650	Key Höglind
Hagaån	Göteborg	741031	336-502	Inge Lundh
Krogabäcken	Göteborg	821013	300-450	Håkan Carlstrand
Veån	Göteborg	831011	277-458	Björn Tengelin
Edenbergaån	Laholm	1994-96	300-780	Johan Persson

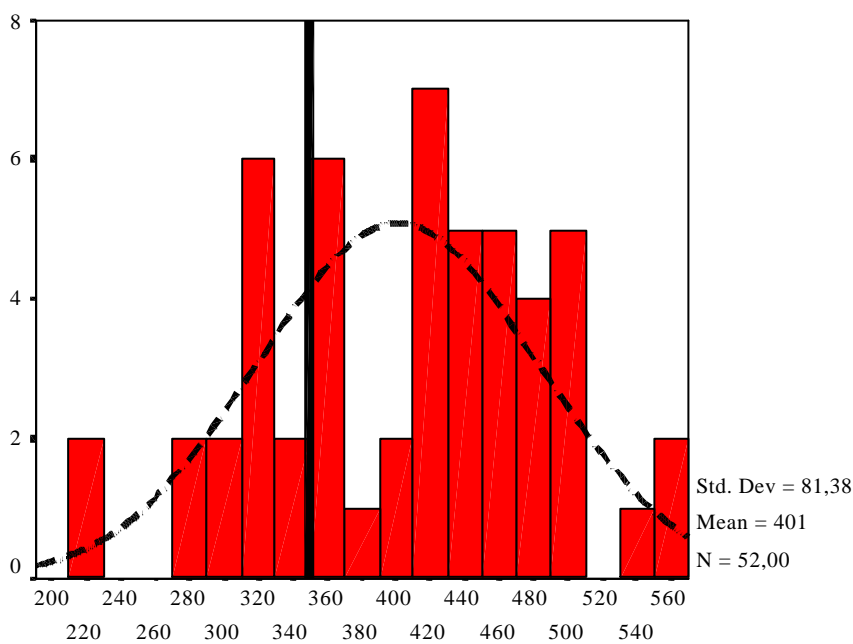


Längdfördelning (mm) alla fiskar

Figur 29. Längdfördelning för det samlade materialet av lekande öring (ström-levande + havsvandrande) från Broälven 1984-1990. Minimimåttet var vid denna period 350 mm, vilket markerats med en lodrät linje. Data Key Höglind.



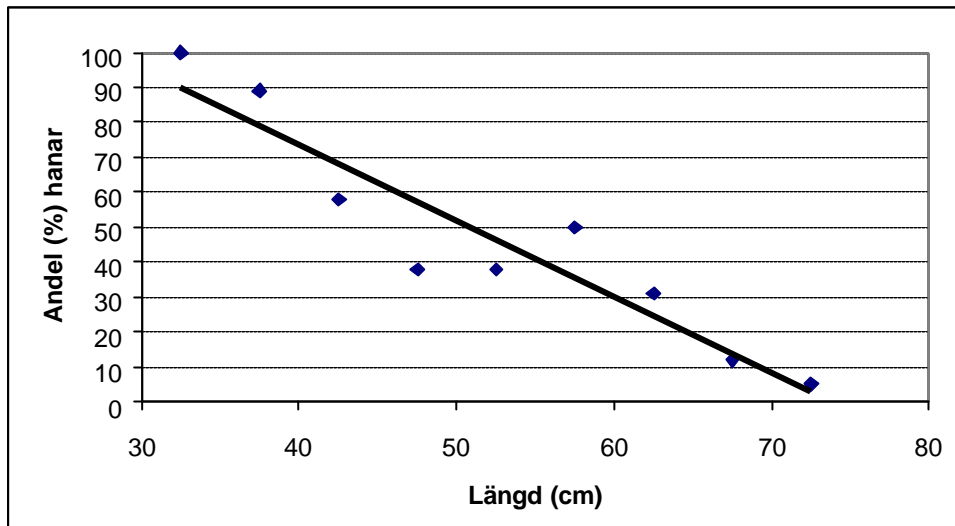
Bara hanar (mm)



Honor längd (mm)

Figur 30 a,b. Längdfördelning för samtliga lekfishar (även strömstationära) vid elfiske av havsöringvattendraget Broälven 1984-90. Övre figur hanar, nedre honor. Data Key Höglind.

Genom selektion har varje bestånd optimerats så att honorna är ute den tid som är bästa avvägningen mellan fekunditet och överlevnad, men genom miljöns variationer (klimat) finns en stor variation inom resp bestånd.



Figur 31. Andelen hanar (%) av blank havsöring inför lek fångade 1994-96 i Edenbergaån, Lagans vattensystem. Data Sydskraft.

5.8 Överlevnad

Från romkorn till återvändande lekfisk fann man i Åvaån att 0.006-0.23% överlevde (Alm 1936, 1950 – Figur 7). För lax i Östersjön har Alm (1950) ur Lindroths (1950) data beräknat motsvarande värden till 0.016-0.08%.

Norska studier har visat att vild öring har en överlevnad från smolt till första lek på 30-40% och sedan ca 50% överlevnad för förstagångslekare till nästa lek (Jensen 1968, Berg & Jonsson 1990). Dellefors (1996) ansåg att resultaten för Norumsån på västkusten indikerade liknande förhållanden. Bernts-son & Johansson (1977) märkte lekfisk i Anråseån och erhöll en återfångst på 37% (22-51%), vilket indikerade god överlevnad för vuxen havsöring trots att fisketrycket var högt.

5.9 Upprepad lek

Lax brukar endast leka en gång, medan öring kan leka flera gånger. De flesta öringar överlever leken (Nielsen 1994). I 27 undersökta norska älvar var andelen av lekfisk som lekt tidigare 5-69% och frekvensen återlekare var högre i större älvar jämfört med mindre (L'Abée-Lund et al. 1989). I ett irländskt flodsystem var andelen återlekare 3.8-16.4% av andelen uppvandrad lekfisk (Fahy 1990). I den irländska floden Foyle var andelen återlekare hela 33.8% (Went 1968). Utav dessa hade 16.2% lekt minst två gånger tidigare och några ända upp till fyra gånger tidigare. Frier (1994) rapporterade om 25% återlekare i ett vattendrag på Jylland. Järvi (1940) fann att andelen återlekare var 2.5% i Kemi älv, norra Finland. En av dessa öringar hade lekt fyra gånger. Återlekarna var generellt grova fiskar; 82-95 cm med en vikt av 8-10 kg.

Alm (1950) rapporterade från Åvaån att hela 36% av den lekvandrande öringen som kom upp i ån hade lekt förut. Det kan noteras att fisketrycket samtidigt skattades vara lågt, vilket naturligtvis berodde på att nylongarnen ej slagit igenom. Alm (op.cit.) visade att 50% av honorna lekte två år i följd och en del även ett tredje år. Andra individer kunde vänta några år mellan lektillfällena. I den polska regionen Pommern har havsöringen undersökts i fem flodsystem (Chelkowski 1969). 9.22% av stigande lekfisk hade lekt förut (hade lekmärken på fjällen). Utav dessa lekfiskar hade merparten även lekt föregående år, medan 22% hade gjort ett års uppehåll mellan lektillfällena.

Jensen (1968) menade att upprepad lek skedde årligen för havsöring i västra Norge. Insjööringen i Mjösa uppgavs leka vartannat år (Arnekleiv & Kraaböl 1999) och även i Vättern gjorde den storsvuxna öringen som lekte i utloppet uppehåll i lek vissa år (Alm 1929). I fjällnära vatten kan det vara flera år mellan honornas lek (Näslund 1991, pers. obs), vilket också är vad Järvi (1940) fann för norra Bottenviken. Således verkar det vara så att i varmare och produktivare vatten kan öringen leka årligen, medan detta beteende blir ovanligare norrut eftersom tillväxtsåsongen inte är lång nog.

5.10 Storlek på lekbestånd

Det finns ytterst få uppgifter om lekbeståndets storlek i olika vattendrag. Det verkar som i storleksordningen 5 lekfiskar per 100 m² kan förekomma i goda bestånd (Tabell 25). Enligt avsnitt 3.2 kan det vara möjligt att det skall vara 3 kg honor per 100 m² för optimal yngeltäthet. Eftersom medellängden på honorna är ca 45 cm i ett västkustvattendrag och vi kan räkna med att 70% av uppvandrande havsöring är honor skulle 5 öringar per 100 m² vara ca 2 kg honor. Med andra ord av rätt storleksordning, men troligen något för lite.

Tabell 25. Uppvandrande havsöring för lek (således ej strömlevande lekfiskar medräknade) i olika vattendrag.

Vattendrag	Lekareal (ha)	Avr.omr. (km ²)	Antal lekfisk	Lekfisk per 100 m ²	Referens
Tjöstelserödsån	0,27	8,6	ca 150	5,6	Höglind 1993
Anråse å	8,8	101	1000-4000	1,1-4,5	Berntsson & Johansson 1977

SAMMANFATTNING

I havet vandrar de unga smolten tillsammans i förband den första tiden. Vandringen styrs av vind och strömmar.

I regel vandrar havsöring sällan mer än 5-10 mil från sitt vattendrag, men de långvandrande bestånden i södra Östersjön stannar ute längre och kan vandra upp till 100 mil bort innan de återvänder för första lek.

Utbredningen av havsöring i havet anses till stor del följa utbredningen av den viktiga födan vårlekande sill.

Utlekt havsöring (kelt) stannar ofta över vintern i vattendrag med stabil vattenföring. På våren kan även havsöring i god kondition som ej lekt vandra upp. Eventuellt för att slippa kombinationen salthalt och kyla i havet.

Det skiljer mycket i hur länge havsöring stannar till havs. I kalla och salta vatten stannar alla individer bara ute 2 månader (ex Island), medan honor i regel stannar ute över minst en(-tre) vinter i Sverige. Hanar kan ibland återvända efter bara en sommar till havs (s k finnock).

Havsöringen är inte speciellt bra anpassad till saltvatten, men har i Östersjön mycket bra tillväxtbetingelser. På västkusten är vattnet något för salt och i Bottenviken är vintern något för sträng (lång).

Återvandringen till lekplatsen (homing) störs av flera faktorer och är **DEN TREDJE KRITISKA PERIODEN** i havsöringens liv. Därtill kommer beskattningen av öringen som bidrar till denna tredje stora populationsreglering.

6. Havsöringfiskevård

Nedanstående avsnitt är inte någon fullständig genomgång av tänkbara och nödvändiga åtgärder. Sådana återfinns till exempel i Alanära & Näslund 1995, Järvi 1997, Degerman et al. 1998 samt Gran 1999. Vi har istället valt att plocka fram vissa åtgärder som vi anser är en följd av havsöringens biologi och habitatkrav, som slutsatser av denna litteratursammanställning. Framst har vi fokuserat på de mindre havsöringvattendragen, dvs inte de stora älvarna där fiskevårdsåtgärder redan sker för att främja laxbestånd. Vi kan börja med att konstatera att det finns tre kritiska perioder då öringbeståndet dimensioneras;

1-Första sommaren

2-Som smolt-postsmolt

3-Lekfiskåtervandringen & Beskattningen

Förutom traditionell fiskevård bör vi se över vilka åtgärder som kan vara applicerbara i dessa tre kritiska perioder. För bestånd i Bottenviken kan möjligen också **vinteröverlevnaden** vara en kritisk period. Vinteröverlevnad och de krav på miljön som det ställer borde vara föremål för mer undersökningar.

Innan vi går in på de olika kritiska perioderna kan man konstatera att vattenkraftutvinningen inom en snar framtid måste förändras radikalt. Vattenenergin får inte längre utvinnas genom att utnyttja vattnets fallhöjd i konstlade dämmen som skapar vandringshinder. Det är idag möjligt att utvinna vattenenergi direkt i vattnet utan att dämna det. Vattenkraftutnyttjande går att förena med levande vattendrag, men inte med den inställning vissa av dagens aktörer visar, eller med rådande lagstiftning och tillämpning.

6.1 Den första kritiska perioden

Kalkning

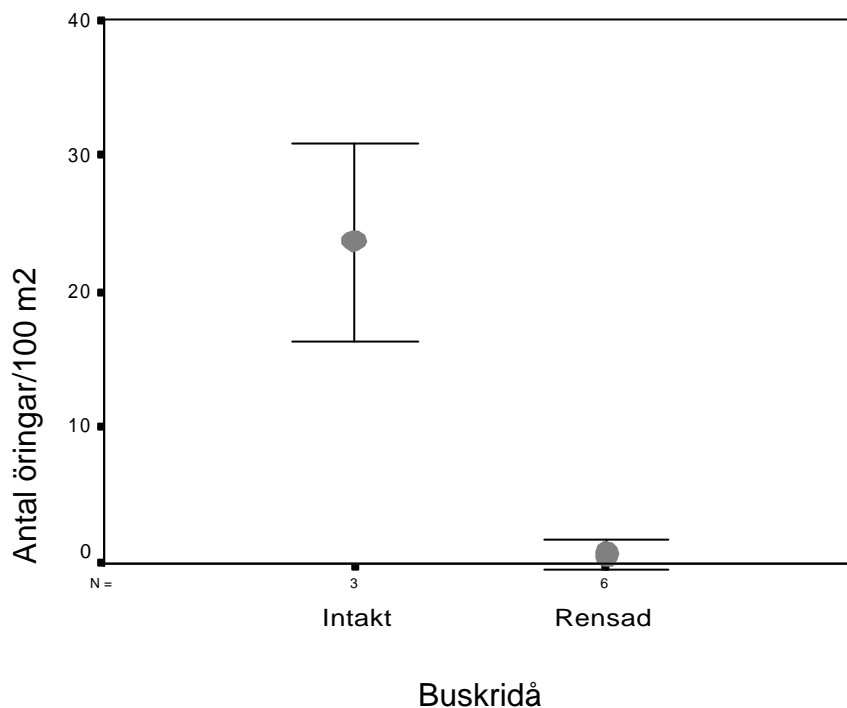
Vi tänker inte orda något om kalkning, men vill ändå understryka att det är grunden för havsöringvård i många vattendrag från Bohuslän till Västerbotten. Naturvårdsverket har i Allmänna Råd för kalkning och det parallellt löpande restaureringsarbetet lämnat goda instruktioner som bör följas.

Undvik ökad sedimenttransport och bevara beskuggning

Många studier har visat på ett negativt samband mellan ökade mängder av sediment i vattnet och kläckning av laxfiskars rom (Young et al. 1991, Nyberg & Eriksson 2001). Troligt är att stora arealer lekbottnar har förstörts pga ökad sedimenttransport från skogs- och jordbruksmark. Georg Martin skrev 1774 i "Anmärkning vid laxfisket i Halländska strömmarna 1774" i Kungliga Vetenskapsakademiens handlingar om att åarna borde rensas från sand som hamnat där. Det är mycket viktigt att eliminera dessa sedimenttransporter till vattendraget, främst genom väl tilltagna skyddsridåer utmed vattendraget och minimering av dikningar (Almer & Norell 1990, 1992, Bergquist 1999). I en nyligen genomförd studie i svensk barrskog visade det sig att avverkning närmare vattendraget än 20 m kunde ge effekter på sedimenttransport och därmed på vattenfaunan, speciellt vid lutande terräng och finkorniga jordar (Nyberg & Eriksson 2001).

Skyddande träd- och buskridåer utmed vattendrag skapar också bra ståndplatser för öring, sänker vattentemperaturen, förhindrar igenväxning samt minskar predation från landdjur och fågel. Det är därför inte förvånande att beskuggning i flera studier har visat sig vara en viktig faktor för små havsöringvattendrag. Den stridbare Fiskerikonsulenten Brodde Almer vid fiskeenhe-

ten på Länsstyrelsen i Hallands län genomförde den 26 mars 1984 elfisken i havsöringvattendraget Menlösabäcken (Våxtorp) för att visa effekten av vegetationsrensningar som genomförts av Laholms kommun. På de vegetationsrensade sträckorna (6 st, total areal 365 m²) var tätheten av havsöringungar drastiskt lägre än på motsvarande habitat (tre lokaler, 137 m²) som ej fått buskar och träd eliminerade (Figur 32). I Danmark har man infört en obligatorisk obrukad gräs- och buskbevuxen zon utmed alla vatten-drag. Eja, vore vi där....



Figur 32. Antal havsöringungar per 100 m² i Menlösabäcken den 26 mars 1984 vid jämförelse av stationer som vegetationsrensats med motsvarande stationer med intakt strandvegetation (Data Brodde Almer).

Undvik rensningar

Jordbrukets återkommande rensningar av småbäckar och biflöden gör att stora arealer uppväxtområden går förlorade för att avvattna åkermarken. Avvattningen skulle kunna ske enklare om skyddsridåer tilläts växa utmed vattendragen. De skulle då inte växa igen eller fyllas med sediment och skulle därmed inte behöva rensas!!!

I många fall är det dags att ompröva de gamla vattendomar som kräver ständiga rensningar av åarna för att upprätthålla vissa djup i bäckarna. Vem har sagt att havsöringbäckar skall ödeläggas för att vinna jordbruksmark i en tid när det finns för mycket jordbruksmark och för lite våtmarker och havsöring?

Habitatvård

Sammanställningen antyder att efter den första sommars höga dödlighet stabiliseras populationen. Det finns mycket som antyder att ståndplatser för större ungar kan vara beståndsdimensionerande. Det handlar därför i rika bestånd (god föryngring) om att öka sådana ståndplatser, medan det i svaga bestånd kanske snarare är lekplatser som skall förbättras/restaureras. Att se till att få en lagom vattenström över lekplatserna är viktigt för syresättning. Tänk också på att inte placera anlagda lekplatser för djupt, ty då kan predatorerna få för stort spelrum.

Vattenhållande åtgärder

Det har skett en storskalig förändring av landskapet som beskrivits av flera författare. Selander (1955) skrev i "Det levande landskapet i Sverige" att "Årligen ekar press och radio av klagorop över att vårfloden år för år blir mer katastrofal. Säkert har vi här att göra med resultatet av sjöurtappningar och utdikningar, inte minst skogsdikningar." Samtidigt visade han data på att våtmarkerna på Gotland minskat från 1/10 av ytan till mindre än 1/1000 sedan 1818. Wolf (1956) har visat att i Kävlingeåns avrinningsområde minskade ytvattnen med 88% under en 140 år lång period av skogs- och jordbruksdikning samt sänkning av sjöar. Denna minskning av våtmarker är legio i Sveriges kustnära region.

För att slippa de återkommande problemen med sommartorka måste vi därför återskapa avrinningsområdets naturliga vattenhållande förmåga. Det får då inte ske genom byggande av konstgjorda dammar i vattendragen, eftersom detta innebär oerhörda förluster av utvandrande smolt (Sandell 1995, Olsson 1999, Olsson & Greenberg 2001). Nej, åtgärderna skall koncentreras till att återskapa våtmarker utmed vattendraget och i avrinningsområdet.

Som en nödatgärd kan man tänka sig att ev reglera källsjöar för att säkra sommarvattenföringen. Sådana säkrade bestånd av havsöring förekommer i t ex Blekinge. I Norrån (Lagans vattensystem) pumpas årligen sommarvatten från Lagan för att möjliggöra konstbevattning av jordbruksmark (Reimer & Schibli 2001). I Tullviksbäcken (Stockholm) pumpar man vatten sommartid från en sjö till en gren som ofta torkar ut (Titus 1991). Detta har fortgått sedan 1982.

Vattenreglering

Vi kan konstatera att idag har vattenkraftföretagen generellt intagit en snålare attityd mot fiskevårdande åtgärder. Glädjande undantag finns dock, men generellt gäller det att hålla ögonen på vattenkraftföretagen och framför allt försöka med opinionsåtgärder eftersom lagvägen givit mycket lite genom åren.

Korttidsreglering får aldrig förekomma i ett havsöringvattendrag, speciellt inte under perioden för ynglens etablering. Under denna period bör även högflöden undvikas (Jensen & Johnsen 1999).

6.2 Den andra kritiska perioden

Reducera gäddas påverkan

Man har ibland försökt reducera gäddpopulationerna som prederar på smolten. I och med att man tar bort stora gäddor kan dock de små etablera bättre födorevir. Kanske ökar därmed smoltpredationen. Därför är det svårt att långsiktigt göra något åt gäddans predation genom utfiskning (Svärdson 1964, Larsen 1966). Det gäller att istället riva/bygga bort de konstgjorda dammar och andra artificiella lugnvatten som skapats. I sämsta fall kan man skapa en djup vegetationsfri mittfåra där vattenströmmen blir hög och gädda saknar bra ståndplatser (Sandell 1995). Röjning av vassar och bortgrävning av sediment och sand kan vara andra viktiga åtgärder.

Detta kan möjligen kombineras med utfiske där gäddor över 60 cm lämnas, dels för att predera på yngre gäddor dels för att de stora gäddorna i mindre utsträckning äter smolt (op.cit.). Det är dock okänt om detta kan öka dödligheten på uppvandrande lekfisk istället, möjligen kan finnock bli lidande. Den reella effekten av att decimera gädda borde testas i ett mindre vattendrag på västkusten där ju immigration av gädda från havet ej förekommer. Speciellt bör man välja vattendrag som har konstgjorda dammar, som inte får rivas. I

sådana fall kan det ju vara befogat med artificiella åtgärder. På ost-kusten bedöms utfiskning av gädda som helt meningslös, fränsett möjligen regioner med begränsad rekrytering av gädda, exempelvis Gotland.

Öka vattenföringen vid smoltutvandringen

Många studier antyder att ökad vattenföring vid smoltutvandring minskar predationen radikalt. Idag förekommer i vissa vatten att man "klunkar" vatten för att locka upp lekfisk till sportfisket. Väsentligare för beståndet vore kanske att "klunka ut" smolten.

Smoltgaller & -ledare

Varje kraftverk skall ha en smoltledare (helst ett fingaller) som leder undan smolt och utlekt fisk till en förbipassage. Gallerlösningar fungerar från de minsta till de största vattnen, men kan bli dyra – dock aldrig för dyra. De flesta alternativ är sämre. Ett alternativ är louversystem (se t ex Degerman et al. 1998) som kan skilja ifrån upp till 90% av utvandrande smolt efter justeringar (Kapotodis 1999). Vattenfall har i sitt "Fiskspärrsprojekt" även försökt med stroboskopiskt ljus, dock med mindre framgång (Larsson 1999). Det verkar som undervattensljusystem kan fungera bättre (70-80% från-skiljning) (Turnpeny 1999). Huvudsaken är att effekten av befintliga åtgärder provas och att bästa teknik krävs och används. Vattenkraftföretagen gör idag allt som går för att slippa undan dessa åtgärder – kräv dem och ha ett fingaller som baskrav!

6.3 Den tredje kritiska perioden

Minska på närsalter och miljögifter

Sveriges kustvatten är påtagligt påverkade av mänskliga aktiviteter. Östersjön är ett hav i obalans, både genom utsläpp av närsalter och gifter samt ett storskaligt fiske. Det kontaminerade vattnet från Östersjön sveper även förbi den svenska västkusten med den Baltiska strömmen som på grund av Corioliskraften håller sig till den svenska sidan av Kattegatt-Skagerrak. Nordligaste Bohuslän påverkas också av den stora utströmmen av sötvatten från Glomma i Norge, inte heller det av speciellt bra kvalitet, även om det blivit bättre.

I Östersjön är vattnet skiktat i djupled vid ca 70 m djup. Under detta djup finns ett saltare och syrefattigare vatten (Dahlberg & Jansson 1997). I Kattegatt ligger salthaltsprångskiktet på 15 m. Sedan 1980-talet har återkommande syrgasbrister drabbat bottnar från Nordsjön ned till Laholmsbukten och de danska Bälten (Pihl-Baden 1986), medan syrebrist är ett mer eller mindre permanent fenomen i Östersjöns djuphål (Dahlberg & Jansson 1997). Syrgashalten sjunker stadigt i Kattegatts bottenvatten som en följd av tillskott av näringsämnen från land (Olsson 1993). I samband med syrebrist har omfattande fiskdöd rapporterats, huvudsakligen då bottenlevande fisk. Detta är alltså inte direkt ett problem för havsöring, men indirekt. Ty en ytterligare effekt av eutrofieringen av kustvattnen är en ökning av exceptionella alg-blomningar samt obalans i växtplanktonpopulationerna (op. cit.). Den mest omfattande blomningen av *Chrysochromulina polylepis* år 1988 orsakade utbredd dödlighet bland lax och havsöring, såväl vildfisk som fisk i nät-kassar.

Vattenmassorna och sediment runt Sveriges kust innehåller också förhöjda halter av miljögifter som koppar, kadmium och klorerade kolväten (Olsson 1993, Dahlberg & Jansson 1997). Följaktligen har man funnit förhöjda halter av organiska miljögifter som DDT, PCB och dioxin hos sill, torsk och platt-fisk (Bignert & Olsson 1998, 1999). Havsöring undersöks ej regelbundet. Regelbundna studier sker däremot av foderfisken sill/strömming. Ur diagram kan man utläsa att medelhalten av t ex PCB i sill/strömming är 0.9 µg/g fett i Bot-

tenviken, 1.4 i Bottenhavet, 1.4-1.7 i Egentliga Östersjön och 0.7 på västkusten. Halterna har varit sjunkande sedan 1970-talet men indikationer finns på att nya utsläppskällor tillkommit på senare tid (Bignert & Olsson 1998). Det går alltså inte att tro att problemet är löst.

Effekten av den samlade belastningen av alla miljögifter är okänd, men misstankar har ju länge funnits att reproduktionsstörningarna hos laxen i Östersjön (M74-syndromet) på något sätt är kopplat till dess föda och eventuellt till miljögifter (Bengtsson et al. 1999). Även hos fyra havsöringbestånd (Åvaån, Dalälven, Indalsälven, Umeälven) har förhöjd dödlighet hos gule-säcksyngel förekommit (Landergrén et al. 1999). Från Finland, Estland och Polen finns rapporter om förhöjd dödlighet hos havsöringyngel. Sammantaget innebär detta att en radikal minskning av miljögiftbelastningen krävs.

Kontroll av bifångster av postsmolt

För lax har det ofta diskuterats om inte bifångster av postsmolt vid sillfiske med flyttrål kan orsaka stor dödlighet i Norska havet. Öringens postsmolt rör sig troligen inte i lika stor utsträckning i vatten som fiskas med sådana redskap. På den tiden när man fick ljustra ål på västkusten kunde man se att postsmolt av öring anlockades av ljusskenet i nattmörkret (pers. obs.). Ålafiskets ljussken är borta, men snörpvadsfiske med ljus är vanligt för att fånga skarpsill på sträckan Kungsbacka-Strömstad. Studier av bifångster i detta fiske har genomförts i fjordarna innanför Tjörn-Orust. Visserligen var bifångsten av andra arter än sill och skarpsill bara 2%, men det rörde sig ändå om 15 ton årligen. Hur stor andel som var postsmolt undersöktes ej. En sådan analys känns angelägen. På samma sätt bör inslaget av postsmolt studeras även i områden med trålfiske i skärgården, där ju trålfiske knappast hör hemma.

Att undvika överfiske av havsöringens föda

Den största och mest lönsamma delen av det svenska yrkesfisket är idag inriktad på trålfiske av skrapfisk, oftast pelagiska arter som sill och skarpsill. I England har man noterat hur öringbeståndens utveckling skiljer radikalt mellan olika kuststräckor. Orsaken antas vara att utanför vissa kuster sker ett omfattande fiske efter tobis, vilket också är öringens huvudföda som post-smolt. Troligen har tobisen fiskats så hårt att öringen påverkats (pers. komm. Ian Cowx).

Eftersom sill/strömning är viktig föda för havsöring bör man vara orolig för utvecklingen, speciellt i Östersjön. Fisketrycket efter sill/strömning anses vara för hårt i området och lekbestånden har minskat sedan 1975 (Ådjers & Sandström 1999). Samtidigt blir sill/strömning bara magrare och magrare (Bignert & Olsson 1998). Andelen skrapfisk i det svenska yrkesfisket har samtidigt nått nya rekordnoteringar och var 1999 77% av de totala landningarna.

Eliminering av vandringshinder

Studier av lekvandrande dansk havsöring visade att en stor andel av de som steg i Gudenån dog utan att ha lekt på grund av svårigheter att passera vandringshinder (Aasestrup & Jensen 1998). När det gäller vandringsvägar finns mycket kunskap och projekt genomförda. Egentligen saknas bara medel så att denna verksamhet kan fortsätta.

Betänk att det ofta tar lång tid att trimma in en ny fiskväg. Många arbeten har också visat att det som är bra för lax inte behöver vara bra för havsöring (Laine 1999, Johlander 1999). Även vattentemperaturen inverkar. De hinder som kan passeras vid 15 °C (när laxen kommer) kan vara oöverkomliga vid 8 °C eller lägre temperatur (när havsöring kommer).

I många fall hindras havsöringen i kustvattendragen av gamla dämmen och kraftverk som borde rivs ut. Om det inte går är det ofta lämpligt att bygga omlöp istället för laxtrappor. Ett omlöp är en lång slingrande vandringsväg förbi hindret. Läs mer i Degerman et al. (1998).

Öka vattenföringen i reglerade vattendrag

Många höstar försvåras lekfiskuppsteget på grund av låg vattenföring. I reglerade vatten finns ibland en fastställd minimivattenföring. Ofta är denna för lågt fastställd och dessutom statisk. Därmed saknas den lockande effekten av stigande vattenföring på hösten. Detta kan man i viss mån avhjälpa genom kortvariga 'klunkar' (Westerberg 1977, Arnkleiv & Kraaböl 1994). Som vi nämnt ovan bör dessa klunkar vara till för beståndets överlevnad, inte för sportfisket.

6.4 Fiskereglering

Hur skall beskattning av havsöring ske?

Det är en ändlös debatt om huruvida fångst av fisk tar av ett "överskott", dvs uttaget sker på individer som ändå skulle ha dött och uttaget kompenseras med ökad överlevnad för kvarvarande, eller om uttaget är ytterligare en negativ faktor för populationsstorleken. I princip kan man säga att om fiskar delar på samma resurs och det finns en täthetsberoende tillväxt och överlevnad så handlar det mer om ett överskott, medan fångst av köns mogna äldre individer vars tillväxt inte är relaterad till varandra eller till ungfisken inverkar negativt. Den förra typen föreligger främst vid beskattning av strömlevande bestånd, medan fångst av vuxen havsöring hamnar i den senare kategorin. Speciellt som de två första kritiska perioderna där beståndstätheten regleras redan passerats. Fångst kommer alltså att innebära en minskning av lekpopulationen av havsöring. Vi skall inte räkna med en positiv effekt av "gallring". Dock skall det poängteras att ökad andel lekfisk/rom/yngel över en viss optimal nivå medför lägre rekrytering (Elson 1975, Elliott 1994, av-snitt 3.2). En reglerad beskattning kommer således att ge högst produktion.

Detta talar för att havsöring skall beskattas nära lekplatsen, helst i någon typ av fällor för att kunna avgöra lämpligt uttag, alternativt sker någon form av registrering av uppvandrad fisk och uttaget anpassas till detta. Vad som ytterligare talar för en beskattning invid eller i hemvattendraget är givetvis att de lokala stammarna är genetiskt skilda och dessutom kan tåla beskattning olika bra.

En god princip vid beskattning är att låta alla individer leka minst en gång och att tillåta en andel individer att leka flera gånger. Flera studier har visat att minimimått kan vara ett bra sätt att reglera fångstuttaget, speciellt om minimimåttet sätts högt så att honorna hinner nå reproduktiv ålder (Nordwall & Lundberg 2000, Nordwall et al. 2000).

Dimensionera uttaget

I insjöar, som torde vara generellt mindre produktiva än kustzonen, ligger det uthålliga uttaget på 0.2-0.4 kg/ha och år när rekryteringen inte är begränsande (Tabell 26). Degerman et al. (1998) angav generellt 0.2 kg/ha och år för insjöar över 500 ha.

Tabell 26. Uthålligt årligt fångstuttag av öring i några insjöar utan lax där utsättning av öringsmolt sker.

Vatten	Areal (ha)	Altitud (m.ö.h.)	Medel-djup (m)	Kg/ha öring	Referens
Mjösa, Norge	36300	123	153	0,27	Taugböl 1995
Enare träsk	110200	118	?	0,36	Aass 1993

Vi har inte kännedom om skattningar av fångstuttaget av öring för havsområden i Östersjön. Öring förekommer nästan inte alls i den inrapporterade fångsten från yrkesfisket på västkusten. Nätfiske efter öring sker nästan enbart som ett husbehovsfiske. Lagenfelt & Svedäng (1999) genomförde en enkät till fastighetsägare och båtplatsinnehavare i Fjällbacka och Vendelsöfjorden, Bohuslän. Skaldjur (krabba och hummer) var den dominerande fångsten och öring hamnade på fjärde plats viktsmässigt. Samtidigt uppvisade yrkesfisket i området inget fiske av öring (eller lax). Thörnqvist (2000) genomförde undersökningar av husbehovsfisket med garn efter öring på västkusten och drog slutsatsen att det generellt minskat i Bohuslän, men var lika stort som tidigare i Halland.

Fångstuttaget finns bara skattat i två undersökningar i Bohuslän, i det ena fallet genom linjetaxering under ett år (1981) och i det andra fallet genom en brett upplagd enkätundersökning (1997). Fångstuttaget tycks ha ökat på dessa 16 år (Tabell 27), tack vare att beståndet ökat genom fiskevårds-åtgärder och fiskereglering.

Tabell 27. Skattat fångstuttag av havsöring i havet (inkl mynningsområdet) och fångstens fördelning på olika kategorier fiskande (yrkesfiskare, husbehovsfiske med garn, sportfiske med spö).

Område	Antal del-områden	Fångst kg/ha	Andel (%) som var			År	Referens
			Yrkes-	Husbehovs-	Sportfiske		
Bohuslän	2	0.11-0.18	9	44	47	1981	Degerman 1983
Bohuslän	2	0.38-0.42	0	66	34	1997	Svedäng & Frohlund 2000

Dagens uttag på i storleksordningen 0.4 kg/ha och år verkar ligga ”i överkant” i jämförelse med insjöar (Tabell 26), men som framgått av resone-mangnet ovan har vi bara rudimentära kunskaper. Dessutom kan det skilja betydligt mellan olika vattendrag/regioner.

Hur skall beskattningen ske?

Man talar ofta om att man vill ha en **selektiv beskattning**, dvs en beskattning som bara är inriktad på de storlekar, raser och arter som får fångas. Inom denna del av beståndet skall beskattningen sedan vara **oselektiv**, dvs så att inte någon del av den fångstbara populationen fångas i större utsträckning än andra.

Öring är erkänt lätt att fiska ned vid garnfiske på grund av att den vandrar långa sträckor strandnära och ytligt (Sömme 1941, Näslund 1989, Degerman et al. 1998). Speciellt för bestånd i små vattendrag kan ett intensivt nätfiske innebära ett starkt selektivt tryck mot att allt färre hanar havsvandrar och att honorna stannar ute så kort tid som möjligt (Gibson 1993).

Fångstbarheten vid nätfiske beror av hur lång sträcka fisken tillryggalägger när näten är ute. Denna sträcka ökar generellt med fiskens egen storlek. Därigenom löper större individer större risk att fångas, vilket är den selektivitet

som eftersträvas. Men samtidigt selekterar nätfisket inom den population som bör fångas. Nätfisket fångar i större utsträckning aktiva och snabbväxande individer. Nätfiske leder därigenom till en minskad storlek på individerna, en effekt som är såväl direkt som genetiskt betingad (Lee Blankenship pers. komm.). Vissa specialiserade nätfiskare lägger dessutom näten på så grunt vatten att de mer fungerar som nätpåsar än egentliga nät. Därmed sätts det normala förhållandet mellan maskstorlek och storlek på fångad fisk ur spel.

Ett ytterligare problem vid garnfiske är att undermålig öring som fångas oftast är död redan vid vittjningen och annars har skadats så mycket av garnet (och strandkrabbor på västkusten) att den knappast överlever vid återutsättning. Garnmärken på en fisk brukar medföra en betydligt försämrad överlevnadschans.

Lax- och havsöringfisket på västkusten, Bottenhavet och Bottenviken sker idag nästan uteslutande med fasta redskap. De fasta redskapen är olika typer av fällor som har en lång ledarm som leder in fisken i ett fiskhus (en fälla). Tanken är att fisken inte skall snärjas utan simma "fritt" inne i fiskhuset. Därigenom kan rätt arter och storlekar selekteras fram. Övriga kan återutsättas med god överlevnad. Tyvärr förekommer dock på vissa kuststräckor "garnande" fällor, t ex södra Bottenhavskusten. Detta oskick bör regleras bort via fiskerilagstiftningen.

Enda nackdelen därefter är valet av plats för bottengarnen. Om de sätts för långt från åmynningen är risken stor att de fiskar på blandbestånd, dvs oselektivt. Därför bör bottengarnen helst sättas mycket nära åmynningarna, vilket kan bli ett pedagogiskt problem med tanke på att detta i regel är fredningsområden.

Spöfiske har den nackdelen att det ofta inte är speciellt selektivt, många individer under minimimåttet kan landas. Speciellt gäller detta vid mete eller flugfiske. Enkla åtgärder gör dock att man kan öka selektiviteten, t ex genom att välja större drag/flugor, fiska på andra ställen och tider. En annan fördel är att de undermåliga individerna kan återutsättas med mycket hög överlevnad, speciellt gäller detta flugfiskefångad fisk.

Möjlighet finns också att införa bestämmelser om enkelkrok och hullinglösa krokar för att öka överlevnaden vid återutsättning av undermålig fisk, utan att detta försvårar fisket.

Sammanfattningsvis är sportfiskeredskap och fasta redskap de lämpligaste redskapen för att beskatta öringbestånd. Nätfiske bör endast få bedrivas i ringa omfattning, och då av yrkesfiskare.

6.5 Smoltutsättning som en fiskevårdsåtgärd

Utsättningar av öringungar i naturvatten ger ofta dåligt resultat (Bachman 1984, Näslund 1992). Orsakerna kan vara flera, men generellt är den odlade fisken mindre kapabel att överleva i naturmiljön, främst på grund av svårigheter att ställa om till att inta naturlig föda, överdriven aggressivitet och mobilitet, sämre anpassning till predatorer, oförmåga till övervintring etc (se Näslund 1992, 1993a, 1998, Dellefors & Johansson 1995).

Den utsättningstyp man normalt tänker på för havsöring är dock utsättning av smoltstora öringungar som direkt skall vandra till havs. Utsättningar av odlad "smolt" av öring på svenska västkusten har givit ytterst dåliga resultat. Återfångsten av märkta individer är i storleksordningen 3-4% mot mer än det dubbla i Östersjön (avsnitt 5.2).

Dellefors (1996) jämförde resultatet av utsättning av vild och odlad öring i två små åar, Norumsån och Arödsån. Den odlade fisken var avkomma av vilda föräldrar av resp. stam som insamlats vid lek. Ingen av stammarna har odlats tidigare. Utsättning av 2-åriga odlade ungar skedde vid fyra tillfällen under säsongen (24/4-6/6) i resp. å. Det visade sig att endast en liten andel av de odlade öringarna utvandrade som tänkt. I medeltal utvandrade ca 13%, mot ca 60% för vild öring. En klar tendens fanns att med rätt utsättningsstidpunkt så ökade andelen som migrerade, dock var andelen fortfarande låg. Noterbart var att de odlade öringar som smoltutvandrade hade lika god osmoregulatorisk förmåga som vild smolt, men i gemen hade den odlade fisken betydligt sämre förmåga att reglera saltbalansen. Visuellt hade de också ett mindre utpräglat smoltutseende. Dellefors (1996) drog slutsatsen att de inte var smoltifierade i tillräckligt hög grad, vilket även rapporteras från omfattande sammanställningar (Wedemeyer et al. 1980).

Effekten av denna utsättning blev alltså att den odlade fisken i huvudsak stannade i vattendraget och konkurrerade om utrymme med vild fisk. Detta är inte speciellt ovanligt i vattendrag på syd- och västkusten (pers. obs.). En stor andel blev könsmogna hanar och skulle komma att delta i höstens lek (Dellefors 1996). Troligen saknas de rätta stimuli för att sätta igång smoltifieringen i odlingsmiljön. Speciellt allvarligt blir ju detta på västkusten, medan utsättningar i mindre salt vatten borde påverkas mindre.

Det är allmänt noterat att odlad fisk ger sämre återfångster (har sämre överlevnad). Österdahl (1969) märkte utvandrande vild laxsmolt och odlade utsatta laxsmolt i Rickleån 1961-64. Återfångsten av de odlade var 10% (5.9-13.2) och för de vilda 22.8% (19.5-25.6).

Man kan dock nå bättre återfångstresultat genom att aklimatisera öringen före utsättning (Jonsson et al. 1999). Danska försök med att hålla öringungar/smolt i nätkassar i havet har visat att fördröjd utsättning i fyra veckor gav en 36% högre överlevnad och en 10% ökning av mängden återvändande lekfisk (Pedersen & Rasmussen 2000). Fortfarande är dock öring-utsättningar ointressanta för västkusten.

Det visar sig även att odlade öringungar har ett beteende som är mindre anpassat till predatorer (Dellefors & Johansson 1995), speciellt accentuerat blir det i samband med smoltutvandringen (Järvi 1989a,b). **Nielsen (1997) kom också fram till att de bästa öringtätheterna nås i naturliga bäckar utan utsättningar av öringyngel eller -ungar. En frisk bäck producerar mer och vitalare öring än vad vi kan göra artificiellt. Liksom för människan är friskvård bättre än sjukvård när möjlighet finns!**

SAMMANFATTNING

Liksom alla andra arter gynnas havsöring av generell miljö- och naturvård. När det gäller åtgärder mer specifikt inriktade på havsöring bör man beakta de tre kritiska perioderna (första sommaren, smoltutvandring samt lekfiskåtervandring).

Kalkning, habitatvård och åtgärder som säkerställer naturlig vattenregim är viktigast den första kritiska perioden.

Att hålla öppet utvandring svägarna, leda smolt förbi artificiella hinder och säkerställa god vattenföring och minska predationen är viktigast för smoltutvandringen.

En selektiv beskattning med lämpliga redskap (spöfiske och fasta redskap) samt ett dimensionerat fångstuttag utgör tillsammans med eliminering av vandringshinder samt förhöjd vattenföring vid vandring viktiga åtgärder den tredje kritiska perioden.

7. Referenser

- Aarestrup, K. & N. Jensen 1998. Spawning migration of sea trout (*Salmo trutta* (L)) in a Danish river. *Hydrobiologia* 371/372:275-281.
- Aas, P. 1993. Stocking strategy for the rehabilitation of a regulated brown trout (*Salmo trutta* L.) river. *Regulated rivers: Research & Management*, vol 8:135-144.
- Alanärrä, A. & I. Näslund 1995. Modern fiskevård. Steg för steg. Sveriges Lantbruksuniversitet, kompendium 8, 70 s.
- Albrecht, M.-L. & F.W. Tesch, 1959. Standorttreue von Bachforellen (*Salmo trutta fario* L.) und Äsche (*Thymallus thymallus* L.). *Deutsche Fischereizeitung*:202-206.
- Alenäs, I., Degerman, E. & L. Henrikson, 1995. Liming strategies and effects: the River Högvadsån case study. In: L. Henrikson & Y.W. Brodin (eds). *Liming of acidified waters. A Swedish synthesis*:363-374. Springer Verlag.
- Alexander, G.R. 1979. Predators of fish in coldwater streams. pp:153-170. In: *Predator-prey systems in fisheries management*. Eds: H.R. Stroud & H. Clepper. Sport Fishing Institute, Washington DC.
- Allen, D.M., Loew, D.M. & W.N. McFarland 1982. Seasonal changes in the amount of visual pigment in the retinae of fish. *Can. J. Zool.* 60:281-287.
- Alm, G. 1929. Undersökningar över laxöringen i Vättern och övre Motala ström. *Meddelanden fr. Kungl. Lantbruksstyr.* Nr 276, 68 s.
- Alm, G. 1936. Havslaxöringen i Äfvaån. *Stockholms Sportfiskeklubb, Års-bok* pp: 7-33.
- Alm, G. 1939. Undersökningar över tillväxt m.m. hos olika laxöringformer. *Kungl. Lantbruksstyr. Medd. Fr. Statens undersöknings- och försöksanstalt för sötvattensfisket*, nr 15, 91 s.
- Alm, G. 1950. The sea-trout population in the Åva stream. *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 31:26-56.
- Almer, B. & P. Norell 1990. Buskar och träd behövs vid havsöring-attendragen. *Hallands Natur*, sid 33-34.
- Almer, B. & P. Norell 1992. Havsöringbäcken – viktig i jordbrukslandskapet. *Hallands Natur*, sid 44-45.
- Andersson, K.A., m.fl. 1964. *Fiskar och fiske i Norden. Band 2. Fiskar och fiske i sjöar och floder.*
- Andersson, B.I., Alenäs, I. & H. Hultberg 1984. Liming of a small acidified river (River Anråseån) in southwestern Sweden, Promoting successful re-production of sea trout (*Salmo trutta* L.). *Rep. Inst. Freshw. Res.* 61:16-27.
- Andersson, H.C. 1998. Havsörn och havsöring i Stockholms skärgård. *Sportfiske, Mars*: 24-27.
- Andreasson, S. 1971. Feeding habits of a sculpin (*Cottus gobio* L. Pisces) population. *Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm* 51:5-30.

Andreasson, S. 1980. Stensimpa som predator på öringyngel. Inf. fr. Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm, nr 4, 11 s.

Armstrong, J.D. 1997. Self-thinning in juvenile sea trout and other salmonid fishes revisited. *J. Anim. Ecol.* 66(4):519-526.

Arnekleiv, V. & M. Kraaböl 1994. Gytevandring hos innsjölevande aure i Gudbrandsdalslågen og Nea. Fiskesymposiet 1994, Enfo:99-118.

Arnekleiv, J.V. & M. Kraaböl 1999. Upstream and downstream migrations of brown trout at the Hundefossen power plant. pp:49-55. Proc. Nord. Conf. On Fish Passage, Oslo 9-11 september 1998. DN Notat 1999-1, 170 s.

Arnekleiv, J.V., L'Abée-Lund, J.H. & J.I. Koksvik, 1989. Biologi og habitatutnyttelse til laks og örret i Gaula. MVU-rapport B62, 53 p.

Bachman, R.A. 1984. Foraging behaviour of free-ranging and hatchery brown trout in a stream. *Trans. Am. Fish. Soc.* 113:1-32.

Baglinière, J.L. & G. Maise, 1985. Precocious maturation and smoltification in wild Atlantic salmon in the Armorican massif, France. *Aquaculture* 45:249-263.

Baglinière, J.L., Leclerc, G. & A. Richard 1986. Comparaison entre l'âge et la crissance determines par scalimétrie chez la truite de mer (*Salmo trutta* L.). *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 301:56-66.

Baglinière, J.L., Maise, G., Lebail, P.Y. & A. Nihouarn 1989. Population dynamics of brown trout *Salmo trutta* L., in a tributary in Brittany (France): spawning and juveniles. *J. Fish. Biol.* 34:97-110.

Baker, R.R. 1978. The evolutionary ecology of animal migration. Hodder & Stoughton, London, 1012 s.

Bakshantaky, E.L. & V.D. Netserov, 1982. Water current velocity at the parrs "starting point" and parrs activity rhythm during 24 hours. *ICES C.M./M:4,9s.*

Bakshantaky, E.L., Netserov, V.D. & M.N. Nekludov 1982. Change in behaviour of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts in the process of down-stream migration. *ICES C.M./M:5, 23 s.*

Balon, E.K. 1975. Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. *J. Fish. Res. Bd Canada* 32(6):821-864.

Baltic Salmon and Trout assessment working group, 1999. *ICES CM 1999/ACFM:16.*

Bardonnet, A. & M. Heland 1994. The influence of potential predators on the habitat preferenda of emerging brown trout. *J. Fish Biol.* 45:131-142.

Bardonnet, A., Gaudin, P. & J.E. Thorpe 1993. Diel rhythm of emergence and of first displacement downstream in trout (*Salmo trutta*), Atlantic salmon (*S. salar*) and grayling (*Thymalus thymallus*). *J. Fish Biol.* 43:755-762.

Bartel, R. 1988. Trouts in Poland. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 35(3-4):321-339.

Bartel, R., Auvinen, H. & E. Ikonen 1988. Results of transfer experiments with the Vistula and Isojoki Sea trout (*Salmo trutta*). *ICES C.M. M:9, 26 s.*

Bartel, R. & P. Debowski 1996. Stocking of Sea Trout (*Salmo trutta* m. *trutta*) smolts in Poland. Part I. Preliminary analysis of tagging experiments. Arch. Pol. Fish. 4(1):5-18.

Bembo, D.G., Beverton, R.J.H., Weightman, A.J. & R.C. Cresswell 1993. Distribution, growth and movement of River Usk brown trout (*Salmo trutta*). J. Fish Biol. 43:45-52.

Bengtsson, B.-E., Hill, C., Bergman, Å., Brandt, I., Johansson, N., Magnhagen, C., Södergren, A. & J. Thulin 1999. Reproductive disturbances in Baltic fish: A synopsis of the FIRE project. Ambio 28(1):2-8.

Berg, L.S. 1959. Vernal and hiemal races among anadromous fishes. J. Fish. Res. Bd Canada 16(4):515-537.

Berg, O.K. & M. Berg, 1989. The duration of sea and freshwater residence of the sea trout, *Salmo trutta*, from the Vardnes river in north Norway. Env. Biol. Fishes 24(1):22-32.

Berg, O.K. & B. Jonsson, 1990. Growth and survival rates of anadromous trout (*Salmo trutta* L.) from the Vardnes river, northern Norway. Env. Biol. Fish 29:145-154.

Berg, S. & J. Jörgensen, 1991. Stocking experiments with 0+ and 1+ trout parr, *Salmo trutta* L., of wild and hatchery origin: 1. Poststocking mortality and smolt yield. J. Fish Biol. 39:151-169.

Berg, O.K., Thronæs & G. Bremset 1998. Energetics and survival of virgin and repeat spawning brown trout (*Salmo trutta*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55:47-53.

Bergheim, A. & T. Hesthagen 1990. Production of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L., within different sections of a small enriched Norwegian river. J. Fish Biol. 36:545-562.

Berglund, I. 1991. Sexual maturation and smoltification in Baltic salmon (*Salmo salar*): alternative life-histories in male parr. Dissertation. Sveriges Lantbruksuniversitet, Vattenbruksinstitutionen, Umeå, 30 s + bil.

Bergquist, B.C. 1991. Extinction and natural recolonization of fish in acidified and limed lakes. Nord. J. Freshw. Res. 66:50-62.

Bergquist, B. 1999. Påverkan och skydds zoner vid vattendrag i skogs- och jordbrukslandskapet. Fiskeriverket Rapport nr 3, 118 s.

Berntsson, K.-E. & R. Johansson, 1977. Havsöringundersökningar i Anråseån. Medd. fr. Havsfiskelab., nr 230, 20 s.

Bertmar, G. 1979. Home range, migrations and orientation mechanisms of the River Indalsälven trout, *Salmo trutta* L. Rep. Int. Freshw. Res., Drottningholm 58:5-26.

Bignert, A. & M. Olsson 1998. Miljögifter – dåliga nyheter om östersjöströmming. Östersjö'98:38-41.

Bignert, A. & M. Olsson 1999. Miljögifter – kadmium ökar trots minskad användning. Östersjö'99:31-34.

Birgegård, T. & I. Brunell, 1997. beståndskartering av havsöring med fast fälla under hösten 1997. PM från Länsstyrelsen i Södermanlands län, 4 s.

Birkeland, K. 1996. Consequences of premature return by sea trout (*Salmo trutta*) infested with the salmon louse (*Lepephtheirus salmonis* Kröyer) – migration, growth and mortality. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53(12):2808-2813.

Binns, N.A. & F.M. Eiserman 1979. Quantification of fluvial trout habitat in Wyoming. Trans. Am. Fish. Soc. 108:215-228.

Bjornn, T.C. 1971. Trout and salmon movements in two Idaho streams as related to temperature, food, stream flow, cover, and population density. Trans. Am. Fish. Soc. 100(3):423-438.

Björn, P.A. & B. Finstad 1997. The physiological effects of salmon lice infections on sea trout post smolts. Nord. J. Freshw. Res. 73:60-72.

Boeuf, G. & Y. Harache 1984. Adaptation osmotique a l'eau de mer de diferentes especies (*Salmo trutta*, *Salmo gairdneri*, *Salvelinus fontinalis*) et hybride (*Salmo trutta* * *Salvelinus fontinalis*) de salmonides. Aquaculture 40:343-358.

Bogelius, A. 1983. Öringen i Lärjeån mellan Gunsered och Hjällbo. 20p-arbete i Ekologisk Zoologi, Göteborgs Universitet, 23 s.

Bohlin, T. 1975. A note on the aggressive behaviour of adult male sea trout towards precocious males during spawning. Rep. Inst. Freshw. Res. 54:118.

Bohlin, T. 1977. Habitat selection and intercohort competition of juvenile sea-trout *Salmo trutta*. Oikos 29:112-117.

Bohlin, T. 1979. Havsöringungar i Jörlandaån – en populationsstudie. Doktorsavhandling, Göteborgs Univ., 20 s + bil.

Bohlin, T. 1981. Methods of estimating total stock, smolt output and survival of salmonids using electrofishing. Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm, 59:5-14.

Bohlin, T., Dellefors, C. & U. Faremo, 1985. Relation between smolt output and juvenile population size of the sea trout *Salmo trutta*. Forskningsredogörelse till Naturvårdsverket, Göteborgs Universitet, 23 s.

Bohlin, T., Dellefors, C. & U. Faremo, 1986. Early sexual maturation of male sea trout and salmon – an evolutionary model and some practical implications. Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm, 63:17-25.

Bohlin, T., Dellefors, C. & U. Faremo, 1993a. 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. & U. Faremo, 1993b. Timing of sea-run brown trout (*Salmo trutta*) smolt migration: effects of climatic variation. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 50:1132-1136.

Bohlin, T., Dellefors, C., Faremo, U. & A. Johlander, 1994. The energetic hypothesis and the relation between population density and body size in stream-living salmonids. The American Naturalist, vol. 143(3):478-493.

- Bohlin, T., Dellefors, C. & U. Faremo, 1996. Date of smolt migration depends on body-size not age in wild sea-run brown trout (*Salmo trutta*). J. Fish. Biol.
- Bohlin, T., Pettersson, J. & E. Degerman, 2001. Population density of migratory and resident brown trout (*Salmo trutta*) in relation to altitude: evidence for a migration cost. J. Anim. Ecol. 70:112-121.
- Borgström, R. & J. Heggenes, 1988. Smoltification of sea trout (*Salmo trutta*) at short length as an adaptation to extremely low summer stream flow. Pol. Arch. Hydrobiol. 35:375-384.
- Bremset, G. 2000. Seasonal and diel changes in behaviour, microhabitat use and preferences by young pool-dwelling Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*. Environ. Biol. Fishes. 59(2):163-179.
- Brett, J.R., Shelbourn, J.E. & C.T. Shoop, 1969. Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to temperature and ration size. Can. J. Fish. Aquat. Sci. Bd 26:2363-2394.
- Breukelaar, A.W., Vaate, A. & K.T.W. Fockens 1998. Inland migration study of sea trout (*Salmo trutta*) into the rivers Rhine and Meuse (The Netherlands), based on inductive coupling radio telemetry. Hydrobiologia 371/372:29-33.
- Bridcut, E.E. & P.S. Giller, 1993. Diet variability in relation to season and habitat utilisation in Brown trout, *Salmo trutta* L., in a southern Irish stream. In: Production of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, in natural waters. Eds. R.J. Gibson & R.E. Cutting. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 118:17-24.
- Broberg, M.M., Nielsen, E.E. & C. Dieperink, 2000. Incidence of physical injury of mature male parr in a natural population of brown trout. J. Fish Biol. 57(6):1610-1612.
- Brown, R.S. & W.C. McKay 1995. Fall and winter movements of and habitat use by cutthroat trout in the Ram River, Alberta. Trans. Amer. Fish. Soc. 124:873-871.
- Campbell, R.N. 1979. Ferox trout, *Salmo trutta* L., and charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in Scottish lochs. J. Fish. Biol. 14:1-29.
- Chandler, G.L. & T.C. Bjornn, 1988. Abundance, growth, and interactions of juvenile steelhead relative to time of emergence. Trans. Am. Fish. Soc. 117:432-443.
- Chelkowski, Z. 1969. The sea trout of the Pomerian coastal rivers and their characteristics. Przegląd Zool. XIII, 1:72-91. (På polska).
- Christensen, O. & N. Johansson 1975. Reference report on Baltic salmon. ICES Coop. Res. Rep. 45.
- Christensen, O. & P.-O. Larsson 1979. Review of Baltic salmon research. ICES Coop. Res. Rep. 89, 124 s.
- Christensen, O., Eriksson, C. & E. Ikonen 1994. Östersjöns lax. Historisk utveckling, fiske och beståndsvård. Laxforskningsinstitutet Medd. 4, 20 s.
- Clevestam, P. 1993. Om laxfiskars lek, kläckning och gulesäcksresorption. PM från Sötvattenslaboratoriet, 18 s.

- Conover, D.O. 1990. The relation between capacity for growth and length of growing season: evidence for and implications of countergradient variation. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119:416-430.
- Crisp, D.T. 1991. Stream channel experiments on downstream movement of recently emerged trout, *Salmo trutta* L., and salmon, *S. salar* L. III. Effects of developmental stage and day and night upon dispersal. *J. Fish Biol.* 39:371-381.
- Cross, T.F. & D.J. Piggins, 1982. The effects of abnormal climatic conditions on the smolt run of 1980 and subsequent returns of Atlantic salmon and sea trout. *ICES CM, M:26*, 8 s.
- Cunjak, R.A. 1992. Competitive feeding, growth and movements of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr from riverine and estuarine environments. *Ecol. Freshw. Fish* 1:26-34.
- Cunjak, R.A. & G. Power 1987. The feeding and energetics of stream-resident trout in winter. *J. Fish Biol* 31:493-511.
- Cushing, D.H. 1975. *Marine ecology and fisheries*. Cambridge Univ. Press, 273 p.
- Dahl, K. 1913. *Laks og Örret*. Gyldendalske Bokhandel, Kristiania, 184 s.
- Dahl, K. 1943. *Örret og örretvann*. J.W. Cappelens forlag, Oslo, 183 s.
- Dahlberg, K. & B.-O. Jansson 1997. Östersjöns miljötillstånd på 40-talet, nu och i framtiden. *Inst. för Systemekologi, Stockh. Univ., Teknisk rapport, nr 24*, 25 s.
- Debowski, P. & R. Bartel 1996. Stocking of Sea Trout (*Salmo trutta m. trutta*) smolts in Poland. Part II. Factors influencing recaptures and verification of estimates. *Arch. Pol. Fish.* 4(1):19-36.
- Deegan, L.A. & E.J. Peterson 1992. Whole river fertilization stimulates fish production in an Arctic tundra river. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49:1890-1901.
- Degerman, E., 1983. *Kustfiskeutredningen. Rapport 2. Fiskeribiologiska försättningar. Rapport fr Länsstyrelsen i Bohuslän*, 136 p.
- Degerman, E. 1998. Mörrumsån – en hotad naturresurs. *Länsstyrelsen i Blekinge län*, 55 s.
- Degerman, E. & M. Appelberg. 1992. The response of stream-dwelling fish to liming. *Environmental Pollution* 78:149-155.
- Degerman, E. & P.-E. Lingdell, 1993. pHisces - fisk som indikator på lågt pH. *Inf. fr. Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm*, 3:37-54.
- Degerman, E. & B. Sers, 1992. Fish assemblages in swedish streams. *Nord. J. Freshw. Res., Drottningholm*, 67:61-71.
- Degerman, E. & B. Sers, 1993a. A study of interactions of fish species in streams using survey data and the PCA-Hyperspace technique. *Nord. J. Freshw. Res., Drottningholm*, 68:5-13.

Degerman, E. & B. Sers, 1993b. Vad betyder förekomsten av sjöar för fiskfaunan i rinnande vatten? Inf. fr. Sötvattenslaboratoriet, 3:25-35.

Degerman, E. & B. Sers, 1994. The effect of lakes on the stream fish fauna. Ecology of freshwater fish 3:116-122.

Degerman, E., Fogelgren, J.-E., Tengelin, B. & E. Thörnelöf, 1985. Förekomst och täthet av havsöring, lax och ål i försurade mindre vattendrag på svenska västkusten. Inf. fr. Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm, 1, 84 p.

Degerman, E., Fogelgren, J.-E., Tengelin, B. & E. Thörnelöf, 1986. Occurrence of salmonid parr and eel in relation to water quality in small streams on the west coast of Sweden. Water, Air, and Soil Pollution 30:665-671.

Degerman, E., Sjölander, E., Johlander, A., Sjöstrand, P., Höglind, K., Thorsson, L. & H. Carlstrand, 1990. Kalkning för att motverka försurningspåverkan på fisk i rinnande vatten. Inf. fr. Sötvattenslaboratoriet, 4:27-214.

Degerman, E., Johlander, A., Sers, B. & P. Sjöstrand, 1996. The effect of lakes on growth in yearling brown trout (*Salmo trutta* L.). Ecol. of Freshw. Fish (5):116-122.

Degerman, E., Niskakoski, K. & B. Sers. 1997. Betydelsen av minimivattenföring sommartid för lax (*Salmo salar*) och öring (*Salmo trutta*) på västkusten. English summary: The effects of summer drought on salmonid populations in streams on the Swedish west coast. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (1):41-54.

Degerman, E., Nyberg, P., Näslund, I. & D. Jonasson, 1998. Ekologisk fiskevård. Sportfiskeförbundet, 335 s.

Degerman, E., Johlander, A., Karlsson, L. & B. Sers, 2000a. A simple model to identify salmon streams from slope and discharge. Concerted action-salmodel, plenary meeting, 18-21 September 2000, Rennes, France, Working paper, 7 p.

Degerman, E., Näslund, I. & B. Sers, 2000b. Stream habitat use and diet of juvenile (0+) brown trout and grayling in sympatry. Ecol. of Freshw. Fish 9:191-201

Dellefors, C. 1996. Smoltification and sea migration in wild and hatchery-reared brown trout, *Salmo trutta*. Diss. Univ. of Göteborg, 18 s + bil.

Dellefors, C. & U. Faremo, 1982. Beståndsstorlek och rumslig fördelning hos öring i en västkustå. Examensarbete 20 poäng vid Göteborgs Univ., 25 s.

Dellefors, C. & U. Faremo, 1988. Early sexual maturation in males of wild sea trout, *Salmo trutta* L., inhibits smoltification. J. Fish Biol. 33:741-749.

Dellefors, C. & J. Johansson, 1995. Foraging under risk of predation in wild and hatchery-reared juvenile sea trout (*Salmo trutta* L.). Nord. J. Freshw. Res. 70:31-37.

DeWald, L. & M.A. Wilzbach, 1992. Interactions between native brook trout and hatchery brown trout; effects on habitat use, feeding and growth. Trans. Am. Fish. Soc. 121:287-296.

- Dieperink, C. 1994. Exposure of sea-trout smolt, *Salmo trutta* L., to avian predation, mediated by capture in commercial pound nets. Nord. J. Freshw. Res. 69:71-78.
- Dill, P.A. 1977. Development of behaviour in alevins of Atlantic salmon, *Salmo salar*, and rainbow trout, *S. gairdneri*. Anim. Behav. 25:116-121.
- Douglas, G. & A. Litzén 1999. Fiskevårdsplan för Munkån, Svensån och Viskan inom Öresjöes Fiskevårdsområdesförening. Examensarbete 20 poäng Ekologisk zoologi, Göteborgs Universitet, 80 s.
- Edmundson, E., Everest, F.E. & D.W. Chapman 1968. Permanence of station in juvenile Chinook salmon and Steelhead trout. J. Fish. Res. Bd Canada 25(7):1453-1464.
- Egglisshaw, H.J. 1967. The food, growth and population structure of salmon and trout in two streams in the Scottish Highlands. Freshw. Salm. Fish. Res. 38, 32 s.
- Egglisshaw, H.J. 1970. Production of salmon and trout in a stream in Scotland. J. Fish Biol. 2:117-136.
- Egglisshaw, H.J. & P.E. Shackley, 1977. Growth, survival and production of juvenile salmon and trout in a Scottish stream 1966-75. J. Fish Biol. 11:647-672.
- Egglisshaw, H.J. & P.E. Shackley, 1982. Influence of water depth on dispersion of juvenile salmonids, *Salmo salar* L. and *S. trutta* L., in a Scottish stream. J. Fish Biol. 21:141-155.
- Eklöv, A. 1996. Effects of habitat size and species richness on anadromous brown trout, *Salmo trutta* L., populations. Fish. Mgmt & Ecology 3:91-101.
- Eklöv, A. 2000. Fiskevårdsplan Kävlingeån. Kävlingeåns-Löddeåns fvo, 111 s.
- Eklöv, A. & A. Fjälling 1997. Försök med fiskfälla i Svartån, Laxberg. PM 1997-01-18, 12s.
- Eklöv, A. & L.A. Greenberg, 1998. Effects of artificial instream cover on the density of 0+ brown trout. Fish. Mgmt & Ecology, 5(1):45-53.
- Eklöv, A., Greenberg, L., Brönmark, C., Larsson, P. & O. Berglund. 1997a. Response of stream fishes to improved water quality: a comparison between the 1960s and 1990s. Freshwater Biology 40:771-778.
- Eklöv, A., Greenberg, L., Brönmark, C., Larsson, P. & O. Berglund. 1997b. Influence of water quality, habitat and species richness on brown trout, *Salmo trutta* L., populations. J. Fish Biol. 54:33-43.
- Elliott, J.M. 1967. The food of trout (*Salmo trutta*) in a Dartmoor stream. J. Appl. Ecol. 4:59-71.
- Elliott, J.M. 1984. Numerical changes and population regulation in young migratory trout *Salmo trutta* in a Lake District stream, 1966-83. J. Anim. Ecol. 53:327-350.
- Elliott, J.M. 1987. The distances travelled by down-stream-mowing trout fry, *Salmo trutta*, in a Lake District stream. Freshw. Biol. 17:491-499.

- Elliott, J.M. 1990. Mechanisms responsible for population regulation in young migratory trout, *Salmo trutta*. III. The role of territorial behaviour. *J. Anim. Ecol.* 59:803-818.
- Elliott, J.M. 1992. Variation in the population density of adult sea-trout, *Salmo trutta*, in 67 rivers in England and Wales. *Ecol. Freshw. Fish* 1:5-11.
- Elliott, J.M. 1994. Quantitative ecology and the brown trout. Oxford Univ. Press, 286 s.
- Elliott, J.M. 1995. Fecundity and egg density in the redd for sea trout. *J. Fish Biol.* 47(5):893-901.
- Elliott, J.M. 1997. Stomach contents of adult sea trout caught in six english rivers. *J. Fish Biol.* 50(5):1129-1132.
- Elliott, J.M. 2000. Pools as refugia for brown trout during two summer droughts: trout responses to thermal and oxygen stress. *J. Fish Biol.* 56(4):938-948.
- Elliott, J.M. (ed.), 2000. Predicting the effects of environmental change on freshwater fish production. Final report to European Commission FAIR, NERC Inst. Freshw. Ecol., Windermere, 169 s.
- Elliott, J.M. & M.A. Hurley 2000. Daily energy intake and growth of piscivorous brown trout, *Salmo trutta*. *Freshw. Biol.* 44(2):237-245.
- Elliott, J.M., Hurley, M.A. & J.A. Elliott, 1997. Variable effects of droughts on the density of a sea-trout *Salmo trutta* population over 30 years. *J. of Applied Ecology* 34:1229-1238.
- Elliott, J.M., Hurley, M.A. & S.C. Maberly, 2000. The emergence period of sea trout correlates with the North Atlantic Oscillation. *J. Fish. Biol.* 56(1):208-210.
- Elo, K., Erkinaro, J., Vuorinen, J.A. & E. Niemelä 1995. Hybridization between Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in the Teno and Näätämö systems, northernmost Europe. *Nord. J. Freshw. Res.* 70:56-61.
- Elso, J.I. & P.S. Giller, 2001. Physical characteristics influencing the utilization of pools by brown trout in an afforested catchment in Southern Ireland. *J. Fish Biol.* 58(1):201-221.
- Elson, P.F. 1975. Atlantic salmon rivers smolt production and optimal spawning. The International Atlantic Salmon Fund, Special Publ. No. 6:96-119.
- Engström, M. & H. Andersson, 1996. En miljon havsöringar – med bättre fiskevård. *Sportfiske* 1:30-33.
- Eriksson, L.-O. 1973. Spring inversion of the diel rhythm of locomotor activity in young sea-going brown trout, *Salmo trutta trutta* L., and Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquilo Ser. Zool.* 14:68-79.
- Eriksson, L.-O. & H. Lundqvist, 1982. Circannual rhythms and photoperiod regulation of growth and smolting in Baltic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 28:113-121.

- Eriksson, T. 1994. Mortality risks of Baltic salmon during downstream migration and early sea-phase: Effects of body size and season. Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm 69:100.
- Erkinaro, J. & R.J. Gibson 1997. Interhabitat migration of juvenile Atlantic salmon in a Newfoundland river system, Canada. J. Fish Biol. 51(2):373-388.
- Fahy, E. 1990. Spring growing period as a regulator of the size of the smolt run in trout (*Salmo trutta*). Arch. Hydrobiol. 119:325-330.
- Fausch, K.D. 1984. Profitable stream positions for salmonids: relating specific growth rate to net energy gain. Can. J. Zool. 62:441-451.
- Finstad, B., Iversen, M. & O. Ugedal 1996. Smoltifisering hos laks og sjöörret: Effekt av ulike produksjonsregimer og transport. Fiskesymposiet 1996. Enfo nr 128:61-76.
- Fiskeriverket & Laxforskningsinstituttet. 1998. RASKA - Resursövervakning av sötvattensfisk. English summary: The status of fish populations in inland waters and coastal rivers in Sweden. Fiskeriverket Information (9). 66 p.
- Fiskeriverket 1999. Väst kustens laxår. Fiskeriverket information 1999:9, 156 s.
- Fivelstad, S. & H. Leivestad 1984. Aluminium toxicity to Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and Brown trout (*Salmo trutta* L.): Mortality and physiological response. Rep. Inst. Freshw. Res. 61:69-77.
- Fleming, I.A. 1996. Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution. Reviews in Fish biology and Fisheries 6:379-416.
- Folmar, L.C. & W.W. Dickhoff 1980. The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids. Aquaculture 21:1-37.
- Frankiewicz, P. & M. Zalewski 1990. The shift in feeding strategy of brown trout (*Salmo trutta* m. *fario* (L.)) introduced to successive stream orders of an upland river. Pol. Arch. Hydrobiol. 37:109-117.
- Friedland, K.D., Reddin, D.G. & J.F. Kocik, 1993. The production of North American and European Atlantic salmon: Effects of post-smolt growth and ocean environment. ICES. C.M. M:13, 31 s.
- Frier, J.-O. 1994. Growth of anadromous and resident brown trout with different life histories in a Danish lowland stream. Nord. J. Freshw. Res. 69:58-70.
- Frost, W.E. 1950. The growth and food of young salmon (*Salmo salar*) and trout (*S. trutta*) in the River Forss, Caithness. J. Anim. Ecol. 19(2):147-158.
- Fängstam, H. 1993. Individual downstream swimming speed during the natural smolting period among young of Baltic salmon (*Salmo salar*). Can. J. Zool. 71:1782-1786.
- Fängstam, H. 1994. Individual swimming speed and time allocation during smolt migration in salmon. Nord. J. Freshw. Res. 69:99.
- Gaigalas, K.S. 1991. Ecology of Baltic salmon, *Salmo salar*, and Sea trout, *S. trutta*, in the Kurskii Zaliv Basin and the Nyamunas River. J. Ichthyol. 31(3):55-64.

Gardner, M.L.G. 1976. A review of factors which may influence the sea-age and maturation of Atlantic salmon *Salmo salar* L. J. Fish Biol. 9:289-327.

Gaudin, P., Heland, M. & J.C. Vignes, 1995. Habitat use strategies by post-emergent fry of brown trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*). Bull. Francais de la Peche et del la Pisciculture 337:199-205. (På franska)

Gaudin, P. & L. Caillere 2000. Experimental study of the influence of presence and predation by sculpin, *Cottus gobio* L., on the drift of emergent brown trout, *Salmo trutta* L. Arch. Hydrobiol. 147(3):257-271.

Gibson, R.J. 1993. The Atlantic salmon in fresh water: spawning, rearing and production. Reviews in Fish Biology and Fisheries 3:39-73.

Gjedrem, T. & K. Gunnes 1978. Comparison of growth rate in Atlantic salmon, Pink salmon, Arctic char, Sea trout and Rainbow trout under Norwegian farming conditions. Aquaculture 13:135-141.

Gotceitas, V. & J.-G.J. Godin 1993. Effect of aerial and in-stream threat of predation on foraging by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 118:35-41.

Gowan, C., Young, M.K. Fausch, K.D. & S.C. Riley 1994. Restricted movement in resident stream salmonids: a paradigm lost? Can. J. Fish. Aquat. Sci. 51:2626-2637.

Gowan, C. & K.D. Fausch 1996. Mobile brook trout in two high-elevation Colorado streams: re-evaluating the concept of restricted movement. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53:1370-1381.

Grahn, P. 2000. Laxingar. Fiskejournalen, 7:34-39.

Gran, B. 1999. Bevara öringen. Biotopvård i bäckar och älvar. Bente Gran Förlag, 152 s.

Grant, J.W.A. & D.L.G. Noakes 1987. A simple model of optimal territory size for drift-feeding fish. Can. J. Zool. 65:270-275.

Grant, J.W.A., Noakes, D.L.G. & K.M. Jonas, 1989. Spatial distribution of defence and foraging in young-of-the-year brook charr, *Salvelinus fontinalis*. J. Anim. Ecol. 58:773-784.

Greenberg, L.A. 1992. The effect of discharge and predation on habitat use by wild and hatchery brown trout (*Salmo trutta*). Regulated rivers: Research & Management 7:205-212.

Greenberg, L.A. 1994. Effects of predation, trout density and discharge on habitat use by brown trout, *Salmo trutta*, in artificial streams. Freshwater biology 32:1-11.

Greenberg, L.A. & J. Dahl, 1998. Effect of habitat type on growth and diet of brown trout, *Salmo trutta* L., in stream enclosures. Fish. Mgmt and Ecol. 5:331-348.

Greenberg, L.A. & P.S. Giller 2001. Individual variation in habitat use and growth of male and female brown trout. Ecography 24(2):212-224.

Greenberg, L.A., Bergman, E. & A.G. Eklöv, 1997. Effects of predation and intraspecific interactions on habitat use and foraging by brown trout in artificial streams. *Ecol. Freshw. Fish.* 6(1):16-26.

Groot, C. & L. Margolis 1991. Pacific salmon life histories. UBC press, Vancouver, 564 s.

Groot, C., Margolis, L. & W.C. Clarke 1995. Physiological ecology of Pacific salmon. UBC press, Vancouver, 510 s.

Gross, M.R. 1991. Salmon breeding behaviour and life history evolution in changing environments. *Ecology* 72(4):1180-1186.

Hargreaves, N.B. 1994. Processes controlling behaviour and mortality of salmonids during the early sea life period in the ocean. *Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm* 69:7.

Hammarlund, C.G. 1976. Gäddan tog smolten? *Svenskt Fiske* 1(11):27.

Hammarlund, C.G. 1978. Gäddan tog smolten. *Svenskt Fiske* 2(3):15.

Hammarlund, C.G. 1979. Gäddan fortsätter ta smolten. *Svenskt Fiske* 3:10.

Hansen, L.-P. 1994. Hva påvirker villaksens overlevelse i saltvann? *Fiske-symposiet 1994, Enfo*:5-14.

Hartman, G.F. 1963. Observations on behavior of juvenile brown trout in a stream aquarium during winter and spring. *J. Fish. Res. Bd, Canada.* 20(3):769-787.

Hartman, G.F. 1970. Nest digging behaviour of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Can. J. of Zoology* 48(6):1458-1462.

Hartman, G.F. & D.M. Galbraith 1970. The reproductive environment of the Gerrard stock Rainbow trout. Fisheries Management Publication no 15, British Columbia Fish and Wildlife Branch, 51 s.

Hedenskog, M., Petersson, E., Järvi, T. & M. Khamis 1997. Morphological comparison of natural produced Atlantic salmon (*Salmo salar* L), anadromous Brown trout (*S. trutta* L) and their hybrids. *Nord. J. Freshw. Res.* 73:35-43.

Heggberget, T.G. 1985. Identification of spawning redds of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.) by egg size. *Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm* 62:60-64.

Heggberget, T.G. 1988. Timing of spawning in Norwegian Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45:

Heggberget, T.G., Haukebø, T. & B. Veie-Rosvoll 1986. An aerial method of assessing spawning activity of of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L., in Norwegian streams. *J. Fish Biol.* 28:335-342.

Heggberget, T.G., Haukebø, T., Mork, J. & G. Ståhl 1988. Temporal and spatial segregation of spawning in sympatric populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L. *J. Fish Biol.* 33:347-356.

Heggenes, J. 1988a. Physical habitat selection by brown trout (*Salmo trutta*) in riverine systems. *Nord. J. Freshw. Res.* 64:74-90.

Heggenes, J. 1988b. Effect of experimentally increased intraspecific competition on sedentary adult brown trout (*Salmo trutta*) movement and stream habitat choice. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45:1163-1172.

Heggenes, J. 1994. Landskapsökologi i rinnande vann: Habitatvalg og atferd hos örret (*Salmo trutta*) og laks (*S. salar*). Fiskesymposiet 1994. Enfo:129-156.

Heggenes, J. & N.B. Metcalfe 1991. Bimodal size distribution in wild juvenile Atlantic salmon populations and their relationship with age at smolt migration. J. Fish Biol. 39:905-907.

Heggenes, J. & S.J. Saltveit, 1990. Seasonal and spatial microhabitat selection and segregation in young Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L., in a Norwegian river. J. Fish Biol. 36:707-720.

Heggenes, J. & R. Borgström 1988. Effect of mink, *Mustela vison* Schreiber, predation on cohorts of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *S. trutta* L., in three small streams. J. Fish Biol. 33:885-894.

Heggenes, J., Bagliniere, J.L. R. Cunjak 1995. Synthetic note on spatial niche selection and competition in young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in lotic environments. Bull. Francais de la Peche et del la Pisciculture 337:231-239.

Heland, M., Gaudin, P. & A. Bardonnat 1995. First behavioural adjustments in relation to habitat use after emergence in running waters salmonids. Bull. Francais de la Peche et de la Pisciculture 337:191-197.

Hembre, B., Arnekleiv, J.V. & J.H. Lábee-Lund 2001. Effects of water discharge and temperature on the seaward migration of anadromous brown trout, *Salmo trutta*, smolts. Ecol. Freshw. Fish 10(19):61-64.

Herrmann, J., Degerman, E., Gerhardt, A., Johansson, C., Lingdell, P.-E & I.P. Muniz, 1993. Acid stress effects on stream biology. Ambio 22(5):298-307.

Henricson, J. 1985. Effekten av tillfört växtmaterial på öringproduktionen i en bäck. Inf. från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm, nr 10, 50 s.

Henrikson, L. & Y.W. Brodin 1995. Liming of acidified surface waters. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 458 s.

Hessle, C. 1935. Gotlands havslaxöring. Medd. Statens anstalt för Sötvattensfiske, nr 7, 11 s.

Hesthagen, T. 1985. Validity of the age determination from scales of brown trout (*Salmo trutta* L.). Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm 62:65-70.

Hesthagen, T. 1988. Movements of brown trout, *Salmo trutta*, and juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, in a coastal stream in northern Norway. J. Fish Biol. 32:639-653.

Hoar, W.S. 1976. The physiology of smelting salmonids. J. Fish. Res. Bd Canada 33:1233-1252.

Hogstrand, C. & C. Haux 1986. Evaluation of the seawater challenge test on sea trout (*Salmo trutta* L.). Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm, 63:110.

- Holm, M., Huse, I., Waatevik, E., Doving, K.B. & J. Aure 1982. Behaviour of Atlantic salmon smolts during seaward migration. I: Preliminary report on ultrasonic tracking in a Norwegian fjord system. ICES C.M./M:7, 17 s.
- Hult, J. 1950. Försök med laxlek i Bråån. Svenska Lax- och laxöring-föreningen u.p.a, Malmö, 18 s.
- Hunt, R.L. 1966. Production and angler harvest of wild brook trout in Lawrence Creek, Wisconsin. Wis. Cons. Dept. Tech. Bull. 35, 52 p.
- Huntingford, F.A., Metcalfe, N.B. & J.E. Thorpe, 1988. Choice of feeding station in Atlantic salmon, *Salmo salar*, parr: effects of predation risk, season and life history. J. Fish Biol. X:917-923.
- Hutchings, J.A. 1986. Lakeward migration by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43:732-741.
- Hvidsten, N.A. 1994. Migration and nutrition in wild and hatchery reared salmon postsmolt. Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm 69:100.
- Hvidsten, N.A. & P.I. Mökkelgjerd 1987. Predation on salmon smolts, *Salmo salar* L., in the estuary of the River Surna, Norway. J. Fish Biol. 30:273-280.
- Hvidsten, N.A., Heggberget, T.G. & A.J. Jensen 1998. Sea water temperatures at Atlantic salmon smolt entrance. Nord. J. Freshw. Res. 74:79-86.
- Hyatt, M.W. & W.A. Hubert, 2001. Proposed standard-weight (W-S) equation and length-categorization standards for brown trout (*Salmo trutta*) in lentic habitats. J. Freshw. Ecol. 16(1):53-56.
- Höglind, K. 1993. Studier av havsöringbeståndet i den kalkade Tjöstelse-rödsbäcken – elfisken och vattenkemi. Information fr. Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm, 3:1-24.
- Ikonen, E. & H. Auvinen, 1982. Results of Finnish stocking with sea trout (*Salmo trutta m trutta*) in the Baltic sea in 1971-1980. ICES C.M. 1982/M:39.
- Ingendahl, D. 2001. Dissolved oxygen concentration and emergence of sea trout fry from natural redd in tributaries of the River Rhine. J. Fish Biol. 58(2):325-341.
- Ingle-Smith, D. & P. Stopp 1978. The river basin. Cambridge Univ. Press., 120 s.
- Islam, A., Nose, Y. & F. Yasuda 1973. Egg characteristics and spawning season of rainbow trout. Bull. of Japanese Soc. of Scientific Fisheries 39(7):741-751.
- Jacobsson, S. & T. Järvi 1976. Antipredator beteende hos tvåårig lax *Salmo salar*. Zool. Revy 38(3):57-70.
- Jansson, H. & T. Öst 1996. Analys av mitokondriellt DNA hos hybrider mellan lax och öring. Rapport till Vattenfall 960419, Laxforskningsinstitutet, 7 s.
- Jarrams, P. 1979. Egg, fry and smolt production from salmon (*Salmo salar* L.) and sea trout (*Salmo trutta* L.) reared entirely in fresh water. J. Fish Biol. 15:607-611.

- Jensen, K.W. 1968. Sea trout (*Salmo trutta* L.) of the river Istra, western Norway. Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm, 48:187-213.
- Jensen, A.J. 1996. Temperaturavhengig vekst hos ungfisk av laks og örret. Fiskesymposiet 1996. Enfo nr 128:35-45.
- Jensen, A.J. 1999. Upstream migration of salmonids in relation to water temperature. pp: 83-86. Proc. Nord. Conf. On Fish Passage, Oslo 9-11 september 1998. DN Notat 1999-1, 170 s.
- Jensen, A.J. & B.O. Johnsen 1999. The functional relationship between peak spring floods and survival and growth of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*). Functional Ecology 13(6):778-785.
- Jensen, A.J., Johnsen, B.O. & L. Saksgård, 1989. Temperature requirements in Atlantic salmon (*Salmo salar*), Brown trout (*Salmo trutta*), and Arctic char (*Salvelinus alpinus*) from hatching to initial feeding compared with geographic distribution. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46:786-789.
- Jensen, A.J., Forseth, T. & B.O. Johnsen 2000. Latitudinal variation in growth of young brown trout *Salmo trutta*. J. Anim. Ecol. 69(6):1010-1020.
- Jepsen, N., Pedersen, S. & E. Thorstad, 2000. Behavioural interactions between prey (trout smolts) and predators (pike and pikeperch) in an impounded river. Regulated Rivers-Research & Management 16(2):189-198.
- Johansen, A.C. & J.C. Löfting, 1919. Om fiskebestanden og fiskeriet i Gudenaens nedre løb og Randers fjord. Skrifter udgivne af Komm. for Havsundersøgelser, nr 9, 167 s + kartor.
- Johlander, A. 1999. Counting Atlantic salmon and Sea trout in fishways in southern Sweden – results and observations. pp: 98-104. Proc. Nord. Conf. On Fish Passage, Oslo 9-11 september 1998. DN Notat 1999-1, 170 s.
- Johlander, A. & J. Tielman, 1999. Mörrumsån hösten 1999. Undersökning av möjligheter för laxfiskuppvandring vid Hemsjö nedre. PM 12 s.
- Johnels, A. 1947. Befruktningsprocent och dödlighet i en lekrop av havslaxöring. Sv. Fiskeritidskrift 56(11):211-214.
- Johnels, A.G. 1993. Var är havsöringen på vintern? Exempel från Emån. Flugfiske i Norden, nr 5/6.
- Johnsson, J.I., Carlsson, M. & L.F. Sundström 2000. Habitat preference increases territorial defence in brown trout (*Salmo trutta*). Behav. Ecol. Sociobiol. 48(5): 373-377.
- Johnston, N.T., Perrin, C.J. Slaney, P.A. & B.R. Ward 1990. Increased juvenile salmon growth by whole-river fertilization. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47:862-872.
- Jones, A.N. 1975. A preliminary study of fish segregation in salmon spawning areas. J. Fish Biol. 7:95-104.
- Jones, J.W. & Ball, 1954. The spawning behaviour of the brown trout and salmon. Brit. J. Anim. Behav. 2(3):103-114.
- Jonsson, B. 1977. Demographic strategy in a brown trout population in western Norway. Zool. Scr. 6:255-263.

- Jonsson, B. 1985. Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *Trans. Am. Fish. Soc.* 114:182-194.
- Jonsson, B. & O.T. Sandlund 1979. Environmental factors and life histories of isolated river stocks of brown trout (*Salmo trutta* m. *fario*) in Söre Osa river system, Norway. *Env. Biol. Fish.* 4(1):43-54.
- Jonsson, B., Jonsson, N., Brodtkorb, E. & P.J. Ingebritsen, 2001. Life-history traits of brown trout vary with the size of small streams. *Functional Ecology* 15(3):310-317.
- Jonsson, N. 1991. Influence of water flow, water temperature and light on fish migration in rivers. *Nord. J. Freshw. Res.* 66:20-35.
- Jonsson, N. & B. Finstad 1995. Sjöörret: ökologi, fysiologi og atferd. NINA Fagrappport 006, 32 s.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & L.P. Hansen, 1991. Energetic cost of spawning in male and female Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *J. Fish Biol.* 39:739-744.
- Jonsson, N., Jonsson, B., Hansen, L.P. & P. Aass, 1994. Effects of seawater-acclimatization and release sites on survival of hatchery-reared brown trout *Salmo trutta*. *J. Fish Biol.* 44:973-981.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & L.P. Hansen, 1998. The relative role of density-dependent and density-independent survival in the life cycle of Atlantic salmon *Salmo salar*. *J. Anim. Ecol.* 67:751-762.
- Jonsson, S., Brannäs, E. & H. Lundqvist 1999. Stocking of brown trout, *Salmo trutta* L.: effects of acclimatization. *Fisheries Manag. Ecol.* 6(6):459-473.
- Järvi, T.H. 1940. Sea-trout in the Bothnian bay. *Finlands fiskerier* 15, 28 p.
- Järvi, T.H. 1948. On the periodicity of salmon reproduction in the northern Baltic area and its causes. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* 119, 131 s.
- Järvi, T.H. & W.J.M. Menzies 1936. The interpretation of the zones on scales of salmon, sea trout and brown trout. *Conseil Perm. International pour L'Exploration de la Mer. Vol XCVII.* 63 s.
- Järvi, T. 1989a. Synergistic effect on mortality in Atlantic salmon, *Salmo salar*, smolt caused by osmotic stress and presence of predators. *Env. Biol. Fishes* 2:149-152.
- Järvi, T. 1989b. The effect of osmotic stress on the anti-predatory behaviour of Atlantic salmon smolts: a test of the 'maladaptive anti-predator behaviour' hypothesis. *Nord. J. Freshw. Res.* 65:71-79.
- Järvi, T. (red.) 1997. Fiskevård i rinnande vatten. Råd och anvisningar från Fiskeriverket. Egget Förlag, Arvika, 208 s.
- Järvi, T., Lofthus, R. & T. Sigholt 1991. On growth and smoltification in Atlantic salmon parr – the effect of sexual maturation and competition. *Nord. J. Freshw. Res.* 66:72-88.

Järvi, T., Holmgren, K., Rubin, J.-F., Petersson, E., Lundberg, S. & C. Glimsäter 1996. Newly-emerged *Salmo trutta* fry that migrate to the sea – an alternative choice of feeding habitat? Nord. J. Freshw. Res. 72:52-62.

Kalleberg, H. 1958. Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *S. trutta* L.). Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm 32:55-98.

Kangur, M. & B. Wahlberg, 2001. Present and potential production of salmon in Estonian rivers. PM 2001-02-08, Laxforskningsinstitutet.

Karlsson, A. 1998. Lax- och havsöringfisket i Västerbotten våren och sommaren 1997. Lax- & Fjällfiske, 4 s.

Karlsson, L. 1994. Status of anadromous brown trout in Sweden. Working Paper, Study Group on Anadromous Trout, ICES.

Karlsson, L., Ikonen, E., Mitans, A. & S. Hansson 1999. The diet of salmon (*Salmo salar*) in the Baltic Sea and connections with the M74 syndrome. Ambio 28(1):37-42.

Karlström, Ö. 1976. Kompensationsåtgärder för lax- och havsöringbestånden pga skador orsakade av vissa kraftsstationer i Emån. PM från Fiskerintendenten i Övre Norra Distriktet, 760701, 7 s.

Karlström, Ö. 1977. Biotopval och besättningstäthet hos lax- och öringungar i svenska vattendrag. Inf. fr. Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm, nr 6, 72 s.

Katapodis, C. 1999. Sustaining fish migrations: swimming performance and fish passage/exclusion methods. pp:23-30. Proc. Nord. Conf. On Fish Passage, Oslo 9-11 September 1998. DN Notat 1999-1, 170 s.

Kazakov, R.V. & A.N. Lyashenko, 1987. Effect of duration of riverine and marine periods of life on the size of females and their eggs of Atlantic salmon, *Salmo salar*, and Sea trout, *S. trutta*. J. Ichthyol. 27(4):124-134.

Keenleyside, M.H.A. & F.T. Yamamoto 1962. Territorial behaviour of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). Behaviour 17:139-169.

Kelly-Quinn, M. & J.J. Bracken 1988. Brown trout, *Salmo trutta* L., production in an Irish coastal stream. Aquaculture and Fisheries Management 19:69-95.

Kennedy, G.J.A. & C.D. Strange, 1986. The effects of intra- and interspecific competition on the distribution of stocked juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in relation to depth and gradient in an upland trout, *Salmo trutta* L., stream. J. Fish Biol. 29:199-214.

Klippinge, P. 1999. Ta tempen på kustöringen. Sportfiske, 9:12-18.

Koick, J.F. & W.W. Taylor, 1994. Summer survival and growth of Brown trout with and without Steelhead under equal total salmonine densities in an artificial stream. Trans. Am. Fish. Soc. 123:931-938.

Koskela, J., Pirhonen, J. & M. Jobling, 1997. Growth and feeding responses of a hatchery population of brown trout (*Salmo trutta* L.) at low temperatures. Ecol. Freshw. Fish. 6(2):116-121.

Kristiansen, H. & G. Rasmussen, 1993. Havørredens vandringsruter. IFF rapport, nr 23, 64 s.

Kroglund, F. & M. Staurnes 1993. Vannkvalitetskriterier for laks etter kalking av Vikedalselva. FoU-virksomheten, kalkingsprosjektene, DN-notat.

Kwak, T.J. & T.F. Waters, 1997. Trout production dynamics and water quality in Minnesota streams. Trans. Am. Fish. Soc. 126(1):35-48.

Kålås, J.A., Heggberget, T.G., Björn, P.A. & O. Reitan 1993. Feeding behaviour and diet of goosanders (*Merganser merganser*) in relation to salmonid seaward migration. Aquat. Living Resour. 6:31-38.

Kääriä, J. 1999. Fishway in Halistenkoski rapids on the Aurajoki river, SW Finland. pp:64-66. Proc. Nord. Conf. On Fish Passage, Oslo 9-11 september 1998. DN Notat 1999-1, 170 s.

L'Abée-Lund, J.H., 1991. Variation within and between rivers in adult size and sea age at maturity of anadromous brown trout, *Salmo trutta*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48:1015-1021.

L'Abée-Lund, J.H., Jonsson, B., Jensen, A.J., Sættem, L.M., Heggberget, T.G., Johnsen, B.O. & T.F. Naesje, 1989. Latitudinal variation in life-history characteristics of sea-run migrant brown trout (*Salmo trutta*) in Norway. J. Anim. Ecol. 58:525-542.

L'Abée-Lund, J.H., Jensen, A.J. & B.O. Johnsen, 1990. Interpopulation variation in male parr maturation of andromous brown trout (*Salmo trutta*) in Norway. Can. J. Zool. 68:1983-1987.

Laevastu, T. 1953. Under vilken tid av dygnet utvandrar smolt? Laxforskningsinstituttet Meddelande 23, 1 s.

Laine, A. 1999. Salmon and trout passage in the Isohaara fishway, northern Finland. pp: 60-60. Proc. Nord. Conf. On Fish Passage, Oslo 9-11 September 1998. DN Notat 1999-1, 170 s.

Landergren, P. 1999. Spawning of anadromous rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum): a threat to sea trout, *Salmo trutta* (L.), populations? Fisheries Research 40:55-63.

Landergren, P. 2001. Survival and growth of sea trout parr in fresh and brackish water. J. Fish Biol. 58(2):591-593.

Landergren, P., Vallin, L., Westin, L., Amcoff, A., Börjesoon, H. & B. Ragnarsson 1999. Reproductive failure in Baltic sea trout (*Salmo trutta*) compared with the M-74 syndrome in Baltic salmon (*Salmo salar*). Ambio 28(1):87-91.

Larsen, K. 1955. Fish population analyses in some small Danish trout streams by means of D.C. electro-fishing. Medd. Fr. Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser. Ny serie, Bind 1, 70 s.

Larsen, K. 1966. Studies on the biology of danish stream fishes. II. The food of pike (*Esox lucius* L.) in trout streams. Medd. fr. Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser. No. 4:271-326.

Larsen, K. 1969. Fiskene i de rindende vande. pp:119-162. Ur: De ferske vande. Band 5 av Danmarks Natur. Särutgåva, Gleerups, Lund, 495 s.

Larsen, M. & J. Carl. 1994. The diet of pike (*Esox lucius* L.) and zander (*Stizostedion lucioperca* (L.)) in Bygholm stream and reservoir with special emphasis on sea trout (*Salmo trutta* L.) smolts. Manus 941115. 14 s.

Larsson, P.-O. 1985. Predation on migrating smolts as a regulating factor in Baltic salmon, *Salmo salar*, populations. J. Fish Biol. 26:391-397.

Larsson, H.-O. & P.-O. Larsson 1975. Predation på nyutsatt odlad smolt i Luleälven 1974. Laxforskningsinstitutet Meddelande 9, 7 s.

Larsson, M. 1999. Guiding downstream migrating fish at waterpower plants. pp: 111-118. Proc. Nord. Conf. on Fish Passage, Oslo 9-11 September 1998. DN Notat 1999-1, 170 s.

Latta, W.C. 1965. Relationship of young-of-the-year trout to mature trout and groundwater. Trans. Am. Fish. Soc. 94(1):32-39.

Laxforskningsinstitutet 2000. Tabell B. Sammanställning över märkningsförsök med havsöringungar. Årgång 1985-98.

LeCren, E.D. 1969. Estimates of fish populations and production in small streams in England. In: Northcote, T.G. (ed). Symposium on salmon and trout in stream. Univ. of British Columbia, pp:269-280.

Levings, C.D. 1994. Feeding behaviour of juvenile salmon and significance of habitat during estuary and early sea phase. Nord. J. Freshw. Res. 69:7-16.

Liljeborg, W. 1891. Sveriges och Norges Fiskar. Del 1-3, W. Schultz Uppsala. 2400 s.

Lindroth, A. 1950. Laxbeståndets fluktuationer i de norrländska älvarna. Sv. Vattenkraftför. Publ. 415, 5:98-224.

Lindroth, A. 1955a. Distribution, territorial behaviour and movements of sea trout fry in the River Indalsälven. Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm, 36:104-119.

Lindroth, A. 1955b. Mergensers as salmon and trout predators in the River Indalsälven. Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm, 36:126-132.

Lindroth, A. 1965. The Baltic salmon stock. Its natural and artificial regulation. Mitt. Internat. Verein. Limnol. 13:163-192.

Lindroth, A. 1977. The smolt migration in the river Mörrumsån (Sweden) 1963-1966. ICES C.M./M:8, 11 s.

Lindquist, A. 1958. Fischereribiologische Untersuchungen and der Meerforelle in der Provinz Bohuslän (Schweden). Inst. Mar. Res. Biology Report 9, 23 s.

Lobon-Cervia, J. 2000. Determinants of parr size variations within a population of brown trout *Salmo trutta* L. Ecol. Freshw. Fish. 9:92-102.

Lundberg, R. 1896. Hur mycket af den i fria naturen lagda forell- eller öringrommen blifver befrukad? Svensk Fiskeritidskrift: 42-43.

Lundh, I. 1981. Kalkningseffekter på öringbestånd i Tjöstelrödsån. Inf. fr. Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm, nr 7, 24 s.

Lundqvist, H. 1983. Precocious sexual maturation and smolting in Baltic salmon (*Salmo salar* L.): Photoperiodic synchronization and adaptive significance of annual biological cycles. Doktorsavhandling. Ekol. Zool. Umeå Univ., 75 s.

MacArthur, R.H. & E.R. Pianka 1966. On optimal use of a patchy environment. Am. Naturalist 100:603-609.

Maciolek, J.A. & P. R. Needham, 1952. Ecological effects of winter on trout and trout foods in Convict Creek, California. Trans. Am. Fish. Soc. 81:202-217.

Maisse, G. & J.L. Baglinière, 1990. The biology of brown trout, *Salmo trutta* L., in the River Scorff, Brittany: a synthesis of studies from 1973 to 1984. Aquaculture and Fisheries Management 21:95-106.

Mann, R.H.K. 1985. A pike management strategy for a trout fishery. J. Fish Biol. (Suppl. A):227-234.

Mann, R.H.K. & T. Penczak 1986. Fish production in rivers: a review. Pol. Arch. Hydrobiol. 33:233-247.

Mantle, P. 2001. www.delphilodge.ie.

Maret, T.R., Burton, T.A., Harvey, G.W. & W.H. Clark 2000. Field testing of new monitoring protocols to assess Brown trout spawning habitat in an Idaho stream. U.S. Geological Survey, Idaho, 20 s. (www.idaho.wr.usgs.gov/nawqa/journals/fieldtest.html).

Marklund, J. 1983. Utvärdering angående återfångst av utsatt havsöring i Byskeälven och en del andra Norrlandsälvar. PM 1983-01-10, 11 s.

Markusson, K., Niskakoski, K., Degerman, E., Nyberg, P. & B. Sers. 1997. Vattendragets lutning som en indikator på förekommande fiskarter. English summary: Stream gradient and stream fish fauna. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (1):55-73.

Mason, J.C. & D.W. Chapman, 1965. Significance of early emergence, environmental rearing capacity, and behavioural ecology of juvenile coho salmon in stream channels. J. Fish. Res. Bd Canada 22:173-190.

Massa, F., Baliniere, J.L., Prunet, P. & C. Grimaldi 2000. Egg-to-fry survival of brown trout (*Salmo trutta*) and chemical environment in the redd. Cybium 24(3):129-140. (På franska)

Matthews, M.A., Poole, W.R., Thompson, C.E., McKillen, J., Ferguson, A., Hindar, K. & K.F. Wheelan 2000. Incidence of hybridization between Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L., in Ireland. Fisheries Manag. Ecol. 7(4):337-347.

McCormack, J.C. 1962. The food of young trout (*Salmo trutta*) in two different becks. J. Anim. Ecol. 31:305-316.

McFadden, J.T., Cooper, E.L. & J.K. Andersen 1965. Some effects of environment on egg production in brown trout (*Salmo trutta*). Limnology and Oceanography 10(1):88-95.

- McNicol, R.E. & D.L. Noakes, 1981. Territories and territorial defence in juvenile brook charr, *Salvelinus fontinalis* (Pisces, Salmonidae). *Can. J. Zoology* 59:22-28.
- McNiel, W.J. 1969. Survival of pink and chum salmon eggs and alevins. pp:101-117. In: Symposium on Salmon and trout in streams. Univ. of British Columbia, 388 s.
- Metcalf, N.B. & J.E. Thorpe 1990. Determinants of geographical variation in the age of seaward-migrating salmon (*Salmo salar* L.). *Can. J. Zool.* 64:2439-2446.
- Milner, N.J., Gee, A.S. & R.J. Hemsworth, 1978. The production of brown trout, *Salmo trutta* in tributaries of the Upper Wye, Wales. *J. Fish Biol.* 13:599-612.
- Mills, D. 1971. Salmon and trout: a resource, its ecology, conservation and management. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Mills, D.H. & A. Tomlinson, 1985. A survey of the salmon and trout stocks of the Tweed basin. Dep. of Natural Resources, Univ. of Edinburgh, Tweed foundation, 39 s.
- Mortensen, E. 1977a. The population dynamics of young trout (*Salmo trutta* L.) in a Danish brook. *J. Fish Biol.* 10:23-33.
- Mortensen, E. 1977b. Density dependent mortality of trout fry (*Salmo trutta* L.) and its relationship to the management of small streams. *J. Fish Biol.* 11:613-617.
- Mortensen, E. 1977c. Population, survival, growth and production of trout (*Salmo trutta* L.) in a small Danish stream. *Oikos* 28:9-15.
- Mortensen, E. 1977d. Fish production in small Danish streams. *Folia Limnologica Scandinavica*, 17:21-26.
- Mortensen, E. 1982. Production of trout, *Salmo trutta*, in a Danish stream. *Env. Biol Fishes* 7:349-356.
- Müller, K. 1957. Harrens och laxöringens tillväxt och föda i Luleälv-området. *Norrbottens Lantmannablad* nr 4:3-11.
- Müller, K. 1973. Seasonal phase shift and the duration of activity time in the burbot, *Lota lota* (L.) (Pisces, Gadidae). *J. Comp. Physiol.* 84:357-359.
- Mäki-Petäys, A., Muotka, T., Huusko, A., Tikkanen, P. & P. Kreivi, 1997. Seasonal changes in habitat use and preference by juvenile brown trout, *Salmo trutta*, in a northern boreal river. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54(3):520-530.
- Mäki-Petäys, A., Vehanen, T. & T. Muotka 2000. Microhabitat use by age-0 brown trout and grayling: Seasonal responses to streambed restoration under different flows. *Trans. Am. Fish. Soc.* 129(3):771-781.
- Needham, P.R., Moffett, J.W. & D.W. Slater, 1945. Fluctuations in wild brown trout populations in Convict creek, California. *J. Wildlife Mgmt*, 9(1):9-25.

- Niemelä, E. & R.L. McComas 1985. Preliminary sea trout (*Salmo trutta* L.) investigations in the Teno river. ICES C.M./M:24.
- Nielsen, J. 1994. Vandlöbsfiskenes verden – med biologen på arbejde. Gad förlag, Köpenhamn, 202 s.
- Nielsen, J. 1997. Örreden som miljöindikator. 10 års utveckling i danske vandløb. Miljönyt nr 24, 53 s.
- Nilsson, N.-A. 1966. Öringens näringsvanor. Fiske 66:3-14.
- Nilsson, N.-A. & T.G. Northcote 1981. Rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and cutthroat trout (*S. clarki*) interactions in coastal British Columbia lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38(10):1228-1246.
- Nordwall, F. & I. Näslund, 2000. Effects of reduced intercohort competition on the survival, movements and growth of brown trout (*Salmo trutta*). Paper III. In: Nordwall, F. 2000. Stream fish population response to harvesting. Doctoral dissertation, Silvestria 133, Sveriges Lantbruksuniversitet, Umeå.
- Nordwall, F. & P. Lundberg, 2000. Simulated harvesting of stream salmonids with a seasonal life history. Paper IV In: Nordwall, F. 2000. Stream fish population response to harvesting. Doctoral dissertation, Silvestria 133, Sveriges Lantbruksuniversitet, Umeå.
- Nordwall, F., Lundberg, P. & T. Eriksson 2000. Comparing size limit strategies for exploitation of a self-thinned stream fish population. Fisheries Manag. Ecol. 7(5):413-424.
- Nordwall, F., Näslund, I. & E. Degerman 2001. Intercohort competition effects on survival, movements and growth of brown trout (*Salmo trutta*) in Swedish streams. Can. J. Fish. Aquat. Sci. (in press).
- Norman, L., Eriksson, B., Härdig, L., Jonsson, B. & M. Melin 1995. Testeboån som genbank för Dalälvens havsöring. Laxforskningsinstitutet Meddelande 2, 6 s.
- Norrgrén, L. & E. Degerman, 1993. Effect of different water qualities on the early development of Atlantic salmon and brown trout exposed in situ. Ambio 22(4):213-218.
- Northcote, T.G. 1992. Migration and residency in stream salmonids – some ecological considerations and evolutionary consequences. Nord. J. Freshw. Res. 67:5-17.
- Northcote, T.G. 1995. Comparative biology of Arctic and European grayling (Salmonidae, Thymallus). Reviews in Fish Biology and fisheries. 5:141-194.
- Nyberg, P. 1998a. Lax- och öringfisket i Vänern. Fiskeriverket Information 8, 62 s.
- Nyberg, P. 1998b. Öringen i naturen och odlingsmiljön. Föredrag vid KLOG-möte, PM, 12 s.
- Nyberg, P., Bergstrand, E., Degerman, E. & O. Enderlein, 2001. Recruitment in an unstable climate – lifehistories of three pelagic species. Ambio (in press).

- Nyberg, P. & T. Eriksson 2001. Silva-skyddsridåer längs vattendrag. Slutrapport. FINFO, Fiskeriverket, 6, 76 s. Tillgänglig på www.fiskeriverket.se.
- Nyman, L. & L. Westin, 1978. Havsöringen på Gotland – en inventering. Inf. från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm, 10, 21 s.
- Näslund, I. 1989. Sportfisket i Ånnsjön och Landverksströmmen. Inf. fr. Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm, 1:10-20.
- Näslund, I. 1991. Utvandring av öringungar från Dammån och Kaltisjokk. Inf. från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm 2:31-48.
- Näslund, I. 1992. Öring i rinnande vatten – En litteraturöversikt av habitatkrav, täthetsbegränsande faktorer och utsättningar. Inf. fr. Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm, 3:43-82
- Näslund, I. 1993a. Låktaprojektet 10 år – erfarenheter från ett försök att etablera en vandrande öringstam. Inf. fr. Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm, nr 1:43-54.
- Näslund, I. 1993b. Överlevnad och spridning hos öring utsatt i små vattendrag. Inf. fr. Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm, nr 1:17-41.
- Näslund, I. 1998. Survival and dispersal of hatchery-reared brown trout, *Salmo trutta*, released in small streams. pp:59-76. In: I.G. Cowx.
- Näslund, I. & J. Henricson, 1996. Growth and sexual maturation of six stocks of brown trout *Salmo trutta* L. in culture. Aquaculture Research 27:815-822.
- Näslund, I., Degerman, E. & F. Nordwall, 1998. Brown trout (*Salmo trutta*) habitat use and life history in Swedish streams: possible effects of biotic interactions. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55:1034-1042.
- Ojanguren, A.F. & F. Brana 2000. Thermal dependence of swimming endurance in juvenile brown trout. J. Fish Biol. 56(6):1342-1347.
- Olsén, K.H., Järvi, J.T., Mayer, I., Petersson, E. & F. Kroon, 1998. Spawning behaviour and sex hormone levels in adult and precocious brown trout (*Salmo trutta* L.) males and the effect of anosmia. Chemoecology 8:9-17.
- Olsén, K.H., Bjerselius, R., Petersson, E., Järvi, J.T., Mayer, I., & M. Hedenkog, 2000. Lack of species-specific primer effects of odours from female Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*. OIKOS 88:213-220.
- Olsson, I. 1993. Miljö och fisk i Skagerrak, Kattegatt, Öresund och Bälten. Nord 1993:21, 154 s.
- Olsson, I. 1999. En våtmarks effekt på havsöringsmolt (*Salmo trutta* L.). Fiskeriverket Rapport 5:33-50.
- Olsson, I. & L. Greenberg 2001. Effect of an artificial pond on migrating brown trout smolts. North. Am. J. Fisheries Management, in press.
- Ottaway, E.M., Carling, P.A., Clarke, A. & N.A. Reader 1981. Observations on the structure of brown trout, *Salmo trutta* Linnaeus, redds. J. Fish Biol. 19:593-607.

Ottaway, E.M. & D.R. Forrest 1983. The influence of water velocity on the downstream movement of alevins and fry of brown trout, *Salmo trutta* L. J. Fish Biol. 23:221-227.

Økland, F., Jonsson, B., Jensen, A.J. & L.P. Hansen, 1993. Is there a threshold size regulating seaward migration of brown trout and Atlantic salmon? J. Fish Biol. 42:541-550.

Pakkasmaa, S. & J. Piironen 2001. Morphological differentiation among local trout (*Salmo trutta*) populations. Biological Journal of the Linnean Society 72(2):231-239.

Parker, R.R. 1971. Size selective predation among juvenile salmonid fishes in a British Columbia inlet. J. Fish. Res. Bd. Canada 28:1503-1510.

Pedersen, S.S. & G.H. Rasmussen, 2000. Survival of sea-water-adapted trout, *Salmo trutta* L. reared in a Danish fjord. Fisheries Manag. & Ecol. 7(4):295-303.

Pettersson, E., Järvi, T., Steffner, N.G. & B. Ragnarsson 1996. The effect of domestication on some life history traits of sea trout and Atlantic salmon. J. Fish Biol. 48:776-791.

Pettersson, E. & T. Järvi 1997. Reproductive behaviour of sea trout (*Salmo trutta*) – the consequences of sea-ranching. Behaviour 134:1-22.

Pettersson, E., Järvi, T., Olsén, H., Mayer, I., & M. Hedenskog 1999. Male-male competition and female choice in brown trout. Animal behaviour 57:777-783.

Peterson, R.H., Spinney, H.C.E. & A. Sreedharan, 1977. Development of Atlantic salmon (*Salmo salar*) eggs and alevins under varied temperature regimes. J. Fish Res. Bd Canada 34:31-43.

Pettersson, J.C.E., Hansen, M.M. & T. Bohlin 2001. Does dispersal from land-locked trout explain the coexistence of resident and migratory trout females in a small stream? J. Fish Biol. 58:487-495.

Pettersson, P.M. & R. Rosenberg 1982. Maturity and growth of the spring spawning herring in the Kattegatt-Skagerrak. Ophelia 21(2):195-204.

Pihl-Baden, S. 1986. Recent changes in the Kattegatt and Skagerrak ecosystem and their possible interdependence. Naturvårdsverket Rapport 3157.

Poulsen, E.M. 1935. Recent investigations into the stock of salmon and sea trout in the River Gudena. Rep. Danish. Biol. Station, XL.

Power, G. 1973. Estimates of age, growth, standing crop and production of salmonids in some North Norwegian rivers and streams. Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm 53:78-111.

Rasmussen, G. 1986. The population dynamics of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to year-class size. Pol. Arch. Hydrobiol. 33:489-508.

Reimer, E. & H. Schibli, H. 2001. Norråns öringmolnfälla 1990-2000. Information fr Länsstyrelsen i Hallands län, nr 17, 22 s.

Redding, J.M. & C.B. Schreck 1983. Influence of ambient salinity in osmo-regulation and cortisol in yearling coho salmon during stress. *Trans. Am. Fish. Soc.* 112:800-807.

Ros, T. 1981. Salmonids in the lake Vänern area. pp:21-31. In: Ryman, N. (ed). *Fish gene pools. Ecol. Bull. (Stockholm)* 34, 111 s.

Rosén, N. 1918. Om havslaxöringen i övre Norrland. *Medd. Kungl. Lantbruksstyr.* No 212, 23 s.

Rosenberg, R. & L.-E. Palmén 1982. Composition of herring stocks in the Skagerrak-Kattegatt and the relation of these stocks with those of the North Sea and adjacent waters. *Fish. Res.* 1:83-104.

Rosseland, B.O. & O.K. Skogheim 1984. A comparative study on salmonid fishes in acid aluminium-rich water. II. Physiological stress and mortality of one- and two-year-old fish. *Rep. Inst. Freshw. Res.* 61:186-194.

Rowe, D.K., Thorpe, J.E. & M. Shanks 1991. Role of fat stores in the maturation of male Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48:405-413.

Rubin, J.F. & C. Glimsäter, 1996. Egg-to-fry survival of the sea trout in some streams of Gotland. *J. Fish Biol.* 48(4):585-606.

Runnström, S. 1940. Vänerlaxens ålder och tillväxt. *Medd. Undersökn. Anst. Sötvattensfisk.* 18.

Rydevik, M. 1988. Epidermis thickness and secondary sexual characters in mature male and immature Baltic salmon, *Salmo salar* L., parr: season variations and effects of castration and androgen treatment. *J. Fish Biol.* 33:941-944.

Salminen, M., Kuikka, S. & E. Erkamo 1994. Divergence in the feeding migration of Baltic salmon (*Salmo salar* L.); the significance of smolt size. *Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm* 69:32-42.

Sandell, G. 1995. Anlagda dammar och våtmarker – hot mot utvandrande smolt? En litteraturstudie. Terra-Limno Gruppen AB, Rapport, 23 s.

Saunders, R.L. & J.H. Gee 1964. Movements of young Atlantic salmon in a small stream. *J. Fish. Res. Bd Canada* 2(1):27-36.

Saunders, R.L. & C.B. Schom, 1985. Importance of the variation in life history parameters of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42:615-618.

Saunders, R.L., Henderson, E.B. & P.R. Harmon, 1985. Effects of photoperiod on juvenile growth and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45:60-64.

Saunders, R.L., Duston, J. & T.J. Benfey 1994. Environmental and biological factors affecting growth dynamics in relation to smolting of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquacult. Fish. Manage.* Vol. 25(1):9-20.

Schibli, H. 1998. Väst kustöringen felförvaltd? *Fiskejournalen*.

- Schibli, H. 1999a. Biologisk effektuppföljning i kalkade vattendrag inom Hallands län. 1997. Länsstyrelsen Medelände 1999:14, 105 s.
- Schibli, H. 1999b. Biologisk effektuppföljning i kalkade vattendrag inom Hallands län. 1998. Länsstyrelsen Medelände 2000:2, 141 s.
- Schibli, H. 2001a. Sportfiske i Nissan 1990-2000. Under bearbetning.
- Schibli, H. 2001b. Biologisk effektuppföljning i kalkade vattendrag inom Hallands län. 1999. Länsstyrelsen Medelände 2001, 115 s.
- Schiemenz, F. 1952. Der forelle standorttreue bis zum Tode. Die Fischwald, heft 7.
- Schmidt-Nielsen, K. 1939. Kannibalisme hos örret. Saertrykk av N.J. & F.F. tidskrift 1939, 1 s.
- Scott, D. & J.R. Irvine 2000. Competitive exclusion of brown trout *Salmo trutta* L., by rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* Walbaum, in lake tributaries, New Zealand. Fisheries Manag. Ecol. 7(3):225-237.
- Seelbach, P.W., Lockwood, R.N. & G.R. Alexander, 1985. A modified inclined-screen trap for catching salmonid smolts in large rivers. North Am. J. Fish. Mgmt 5:494-498.
- Selander, S. 1955. Det levande landskapet Sverige. Albert Bonniers Förlag, Stockholm, 485 s.
- Shirvell, C.S. & R.G. Dungey 1983. Microhabitat chosen by brown trout for feeding and spawning in rivers. Trans. Amer. Fish. Soc. 112:355-367.
- Sigholdt, T. & B. Finstad 1990. Effect of low temperature on seawater tolerance in Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. Aquaculture 84:167-172.
- Simpkins, D.G., Hubert, W.A. & T.A. Wesche 2000. Effects of fall-to-winter changes in habitat and frazil ice on the movements and habitat use of juvenile rainbow trout in a Wyoming tailwater. Trans. Am. Fish. Soc. 129(1):101-118.
- Simpson, T.H. & J.E. Thorpe, 1976. Growth bimodality in the Atlantic salmon. ICES C.M. M:22.
- Sjöberg, K. 1975. Bytesval och predationseffektivitet hos skrakar i laboratorie-försök. Fauna & Flora 6:241-246.
- Sjöstrand, P. 2001. Sammanställning av uppföljande elfiske 2000 inom Fylleåns kalkningsprojekt. Länsstyrelsen i Hallands län, Medd 5, 16 s.
- Skilbrei, O.T., Jörstad, K.E., Holm, M., Farestveit, E., Grimnaes, A. & L. Aardal 1994. A new release system for coastal ranching of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and behavioural patterns of released smolts. Nord. J. Freshw. Res. 69:84-94.
- Skogheim, O.K. & B.O. Rosseland 1984. A comparative study on salmonid fishes in acid aluminium-rich water. I. Moratlity of eggs and alevins. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm, 61:177-193.

Slaney, P.A. & T.G. Northcote, 1974. Effects of prey abundance on density and territorial behaviour of young rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in laboratory stream channels. J. Fish. Res. Bd Canada 31:1201-1209.

Smith, A.K. 1973. Development and application of spawning velocity and depth criteria for Oregon salmonids. Trans. Am. Fish. Soc. 2:312-316.

Solomon, D.J. 1975. Observations on some factors influencing the migration of smolts of salmon (*Salmo salar* L.) and sea trout (*Salmo trutta* L.) in a chalkstream. ICES C.M./M:11, 10 s.

Solomon, D.J. 1978. Migration of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and sea trout (*Salmo trutta* L.) in a chalkstream. Env. Biol. Fish. 3(2):223-229.

Solomon, D.J. & R.G. Templeton, 1976. Movements of brown trout *Salmo trutta* L. in a chalk stream. J. Fish Biol. 9:411-423.

Staurnes, M. & B. Finstad 1993. Saltanriket smoltför öker sjövanstoleransen hos röyesmolt. Akvanomen 1:10-11.

Steffner, N. 1987. Redovisning av försök med norsmärkning på Siljansöring och förslag till bestämning av kompensationsåtgärder till skydd för Öringbeståndet i Siljan och Österdalälven. PM 1987-03-01, Fiskeriverket, 9 s + bil.

Stibe, L., Alenäs, I., Edman, G., Fritz, Ö. & H. Schibli 1993. Mostorpsån 1985-90. Vattenkemiska och biologiska effekter av kalkning. Falkenbergs kommun och Länsstyrelsen i Hallands län. Meddelande 1993:13.

Stuart, T.A. 1953. Spawning migration, reproduction and young stages of loch trout. Freshwater and Salmon fisheries research 5, 39 p.

Sturlaugsson, J. 1994. Food of ranched Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) postsmolts in coastal waters, west Iceland. Nord. J. Freshw. Res. 69:43-57.

Sundbaum, K. & I. Näslund 1998. Effects of woody debris on the growth and behaviour of brown trout in experimental stream channels. Can. J. Zool. 76:56-61.

Svedäng, H. & K. Frohnlund, 2000. Pilotstudie av informella journalföringar av kustfiske i Skagerak och Kattegatt. Delrapport 2 inom projektet Torskprojektet steg I. Fiskeriverket, Havsfiskelaboratoriet. Opubl. rapport.

Svärdson, G. 1964. Gäddan. Särtryck ur Fiske 64, 32 s.

Svärdson, G. 1966. Öringen. Särtryck ur Fiske 66, 31 s.

Svärdson, G. 1967. Lax och öring i Em. Inf. fr. Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm. Nr 7, 47 s.

Svärdson, G. & H. Anheden, 1963a. Könskvot och utvandring hos Verkeåns öring. Svensk Fiskeritidskrift 12:165-169.

Svärdson, G. & H. Anheden, 1963b. Långvandrande skånsk havsöring. Svensk Fiskeritidskrift 8/9:109-113.

Svärdson, G. & Å. Fagerström, 1982. Adaptive differences in long-distance migration of some trout (*Salmo trutta* L.) stocks. Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm, 60:51-80.

- Svärdson, G. & N.-A. Nilsson 1985. Fiskebiologi. LT's förlag, 310 s.
- Sømme, J.D. 1931. Naeringsvandring og gytevandring hos örret på Harangervidda. Norsk Jaeger- og Fisker-Forenings Fiskeriutvalg, Medd. 1:3-24.
- Sømme, J.D. 1941. Örretboka. Jacob Dybwad Forlag, Oslo, 591 s.
- Sømme, S. 1954. Undersökelse over laksens og sjöörretens gyting i Eira. Jeger og Fisker, nr 6,7 och 10 (särtryck), 19 s.
- Tait, J.S. 1960. The first filling of the swim bladder in salmonids. Can. J. Zool. Vol. 38:179-187.
- Tanguy, J.M., Ombredane, D., Baglinière, J.L. & P. Prunet, 1994. Aspects of parr-smolt transformation in anadromous and resident forms of brown trout (*Salmo trutta*) in comparison with Atlantic salmon (*Salmo salar*). Aquaculture 121:51-63.
- Taugböl, T. 1995. Operasjon Mjösaörret. Slutrapport. Fylkesmannen i Oppland, Rapport 9, 55 p.
- Thorfve, S. 1994. Resultat av undersökningar i Siljan-Orsasjön-Insjön och Österdalälven. PM Fiskeriverket. Utredningskontoret, Härnösand, 39 s.
- Thorpe, J.E. 1987. Smolting versus residency: developmental conflicts in salmonids. Am. Fish. Soc. Symp. 1:244-252.
- Thorpe, J.E. 1990. Variation in life-history strategy in salmonids. Pol. Arch. Hydro. 37:3-12.
- Thorpe, J.E. 1994. An alternative view of smelting in salmonids. Aquaculture 121:105-113.
- Thorpe, J.E. & R.I.G. Morgan 1978. Periodicity in Atlantic salmon *Salmo salar* L. smolt migration. J. Fish Biol. 12:541-548.
- Thorpe, J.E. & R.I.G. Morgan, 1980. Growth-rate and smolting-rate of progeny of male Atlantic salmon parr. J. Fish Biol. 17:451-460.
- Thörnclöf, E. 1983a. Elfiske i fyra vattendrag i Gullmarsfjordens tillrinningsområde. Rapport Fiskeriintendenten i Västra distriktet, 831010, 23 s.
- Thörnclöf, E. 1983b. Fiskeribiologisk kartering av tre vattendrag i Gullmarsfjordens tillrinningsområde. Rapport Fiskeriintendenten i Västra distriktet, 831010, 19 s.
- Thörnqvist, S. 2000. Nätfiske med öringgarn i grundområden längs västkusten år 2000. Rapport Kustlaboratoriet, 17 s.
- Titus, R.G. 1990. Territorial behaviour and its role in population regulation of young brown trout (*Salmo trutta*): new perspectives. Ann. Zool. Fennici 27:119-130.
- Titus, R.G. 1991. Population regulation in migratory brown trout (*Salmo trutta*). Doktorsavhandling, Uppsala Universitet, nr 328, 24 s + bil.

Titus, R.G. & H. Mosegaard, 1989. Smolting at age 1 and its adaptive significance for migratory trout, *Salmo trutta* L., in a small Baltic-coast stream. J. Fish Biol. 35:351-353.

Titus, R.G. & H. Mosegaard, 1991. Selection for growth potential among migratory brown trout (*Salmo trutta*) fry competing for territories: evidence from otoliths. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48:19-27.

Tschaplinski, P.J. & G.F. Hartman 1983. Winter distribution of juvenile Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) before and after logging in Carnation Creek, British Columbia, and some implications for overwinter survival. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40:452-461.

Turnpenny, A.W.H. 1999. The use of acoustic sources in Britain for guidance of downstream migrants. pp: 119-122. Proc. Nord. Conf. on Fish Passage, Oslo 9-11 September 1998. DN Notat 1999-1, 170 s.

Tytler, P., Thorpe, J.E. & W.M. Shearer 1978. Ultrasonic tracking of the movements of Atlantic salmon smolts (*Salmo salar* L) in the estuaries of two Scottish rivers. J. Fish Biol. 12:575-586.

Valdimarsson, S.K., Metcalfe, N.B., Thorpe, J.E. & F.A. Huntingford 1997. Seasonal changes in sheltering – effect of light and temperature on diel activity in juvenile salmon. Animal Behaviour 54:1405-1412.

Valdimarsson, S.K. & N.B. Metcalfe 1998. Shelter selection in juvenile Atlantic salmon or why do salmon seek shelter in winter? J. Fish Biol. 52(1):42-49.

Vallin, L. & P. Landergren 1998. Vinteröring på Gotland. Sportfiske, nr 12:64-66.

Vehanen, T. & J. Aspi, 1996. Classification of northern Finnish lakes and the suitability for the stocking of Brown trout (*Salmo trutta* (L) m *lacustris*). Fisheries Research 27:37-49.

Vladic, T. & T. Järvi 1997. Sperm motility and fertilization time span in Atlantic salmon and brown trout – the effect of water temperature. J. Fish Biol. 50:1088-1093.

Waters, T.F. 1992. Annual production, production/biomass ratio, and the ecotrophic coefficient for management of trout in streams. Trans. Am. Fish. Soc. 12:34-39.

Webster, D.A. & G. Eiríksdóttir, 1976. Upwelling water as a factor influencing choice of spawning sites by brook trout (*Salvelinus fontinalis*). Trans. Am. Fish. Soc. 105(3):416-421.

Wedemeyer, G.A., Saunders, R.L. & W.C. Clarke 1980. Environmental factors affecting smoltification and early marine survival of anadromous salmonids. Marine Fisheries Review. Vol. 42(6):1-14.

Went, A.E.J. 1968. A review of the investigations on the sea trout of the River Foyle. 16th Report of the Foyle Fisheries Commission, Ireland. 8 s.

Went, A.E.J. & T.S. Barker, 1943. Salmon and sea trout of the Waterville (Curran) River. Sci. Proc. Royal Dublin Society, vol. 23, no. 9, 102 s.

Westerberg, H. 1977. Telemetriförsök med lax och laxöring i Mörrumsån 1976. Laxforskningsinstitutet Information nr 4, 16 s.

Williams, R. & M.F. Harcup 1986. Fish production in some River Ebbw tributaries. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 33(3-4):319-332.

Witzel, L.D. & H.R. MacCrimmon 1983. Redd-site selection by brook trout and brown trout in southwestern Ontario streams. *Trans. Am. Fish. Soc.* 112:760-771.

Wolf, Ph. 1950. Fiskeribiologiska undersökningar i Kävlingeån. C.W.K. Gleerup, Lund. 72 s.

Wolf, Ph. 1951. A trap for the capture of fish and other organisms moving downstream. *Trans. Am. Fish. Soc.* 80:41-45.

Wolf, Ph. 1956. Utdikad civilisation. Svenska Lax- och laxöringföreningen, nr 7, Gleerups, Malmö.

Woo, N.Y.S., Bern, H.A. & R.S. Nishioka 1978. Changes in body composition associated with smoltification and premature transfer to seawater in Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and King salmon (*O. tshawytscha*). *J. Fish Biol.* 13:421-428.

Yamamoto, S. & S. Nakano 1996. Growth and development of bimodal length-frequency distribution during smolting in a wild population of white-spotted char in northern Japan. *J. Fish Biol.* 48:68-79.

Young, M.K., Hubert, W.A. & T.A. Wesche 1991. Selection of measures of substrate composition to estimate survival to emergence of salmonids and to detect changes in stream substrates. *North Am. J. Fish. Mgmt* 11:339-346.

Zalewski, M., Frankiewicz, P. & B. Brewinska 1985. The factors limiting growth of brown trout, *Salmo trutta m fario* L. introduced to different types of streams. *J. Fish Biol.* 27:59-73 (Suppl A).

Zalewski, M., Frankiewicz, P. & B. Brewinska-Zaras 1986. The production of brown trout (*Salmo trutta* L.) introduced to streams of various orders in an upland watershed. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 33:411-422.

Zalewski, M., Bis, B., Nowak, M., Frankiewicz, P. & W. Puchalski 1998. The importance of the riparian ecotone and hydraulics for stream restoration. pp: 70-77. In: *River restoration '96 – session lecture proceedings* (Eds. H.O. Hansen & B.L. Madsen). Ministry of Environment and Energy, Denmark.

Ådjers, K. & O. Sandström, 1999. Fisk och fiske – fisketrycket för hårt. *Östersjö '99*: 35-36.

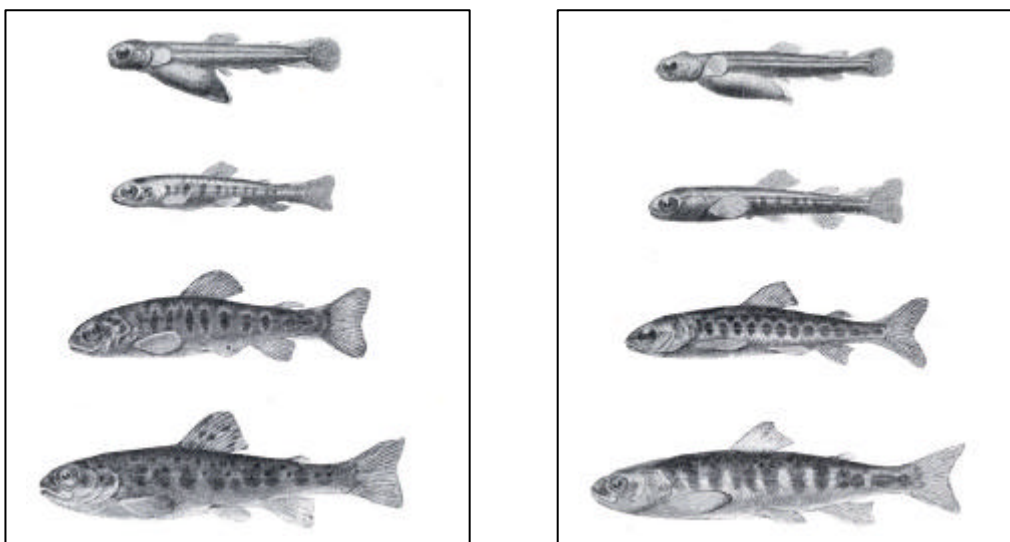
Österdahl, L. 1969. The smolt run of a small Swedish river. *Laxforskningsinstitutet Meddelande* 8, 10 s.

Bilaga 1. Att skilja öring från lax

Det kan ofta vara svårt för den otränade att skilja öring från lax, både som ung och som vuxen. Hos unga fiskar tittar man främst på fettfenans färg och bröstfenorna (Figur 33).

Karaktärer hos unga:

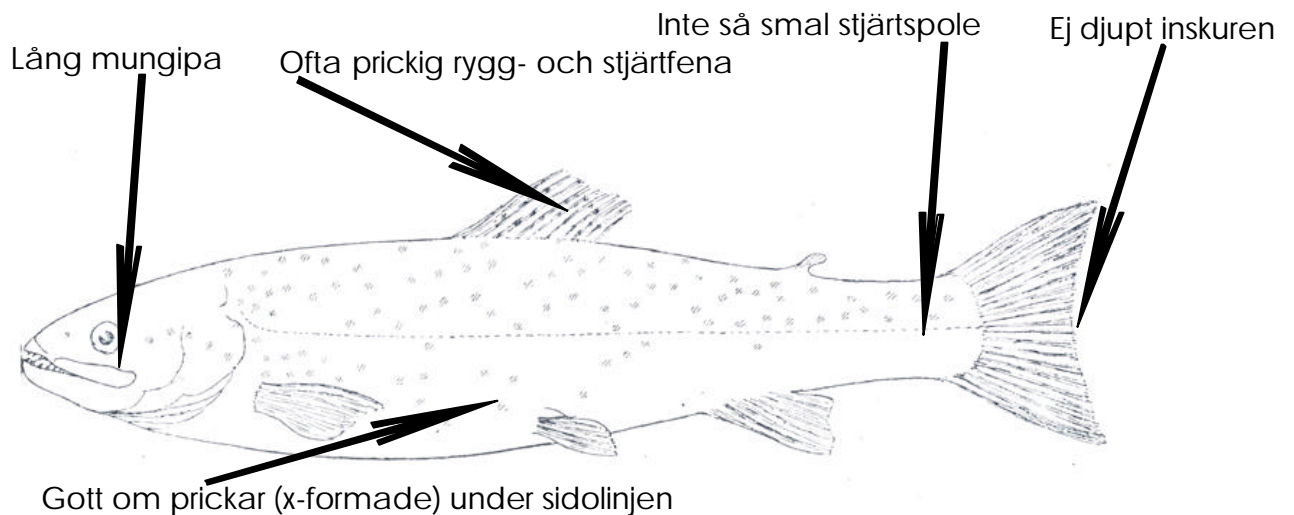
	Öring	Lax
Fettfena	Rödaktig	Grå-grön
Kropp	Ngt knubbig	Slank
Mun	Stor	Liten
Överkäksben (maxillar)	Långt, går minst förbi pupillen	Kort, når till ögats pupill
Stjärtfena	Ganska grunt urnupen	Djupare urnupen
Prickar	Röda, med ljus ring runt Svarta, tydliga i fenor	Röda Svarta, diffusa
Stirfläckar	Svaga-inga	Kraftiga
Gällock	Flera små fläckar	Ofta 1(-4) stora fläckar
Bröstfenor	Korta	Gracilt långa

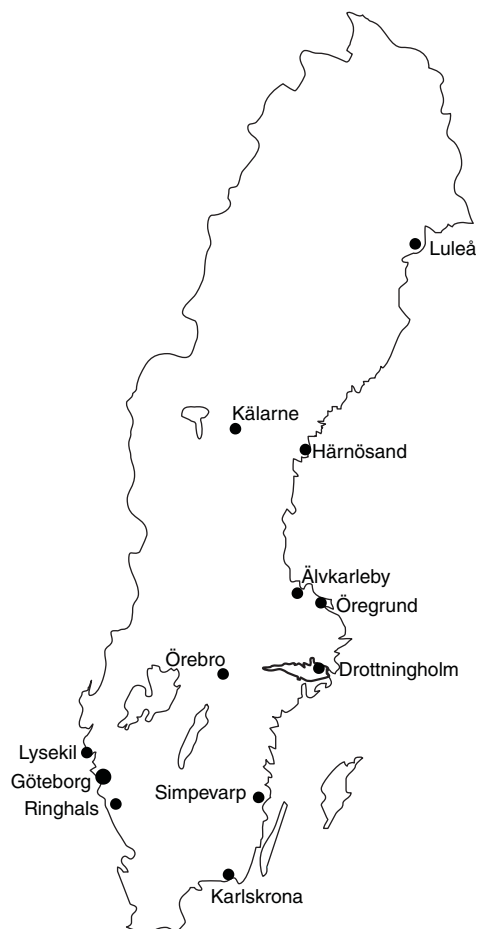


Figur 33. Den ena serien foton visar lax- och den andra öringungar. Nu får ni reda ut vilka som är vilka (från Johansen & Löfting 1919). Enklast syns det på nedersta ungen i resp serie.

Karaktärer hos vuxna:

	Öring	Lax
Stjärtspole	Bred, längden från analfenans bakkant till smalaste stället på stjärtspolen är kortare än höjden.	Smal
Överkäke (överläpp, mungipa)	Långt, går minst till ögats bakkant	Kort
Prickighet	Prickig nedanför sidolinjen Små prickar på gällock Ofta i rygg- o stjärtfena	Mkt lite under sidolinjen Stora fläckar på gällock Mycket svaga eller inga i fenor
Plogbenet (i munhålan)	Ben lansettlikt	Lansettlikt, men insnört efter 1/5 av längden
Gälrfäständer (första gälbågen)	Några tydliga, några knölar	Alla (15-22) taggiga och tydliga





FISKERIVERKET, som är den centrala statliga myndigheten för fiske, vattenbruk och fiskevård i Sverige, skall verka för en ansvarsfull hushållning med fisktillgångarna så att de långsiktigt kan utnyttjas i ett uthålligt fiske av olika slag.

Verket har också ett miljövårdsansvar och skall verka för en biologisk mångfald och för ett rikt och varierat fiskbestånd. I uppdraget att främja forskning och bedriva utvecklingsverksamhet på fiskets område organiserar Fiskeriverket *Havsfiskelaboratoriet* i Lysekil med lokalkontor i Karlskrona, *Sötvattenslaboratoriet* i Drottningholm med lokalkontor i Örebro, *Kustlaboratoriet* i Öregrund med lokalkontor i Simpevarp och fältstation i Ringhals, två *Fiskeriförsöksstationer* (Älvkarleby och Kälarne) och tre *Utredningskontor* (Luleå, Härnösand och Göteborg).

