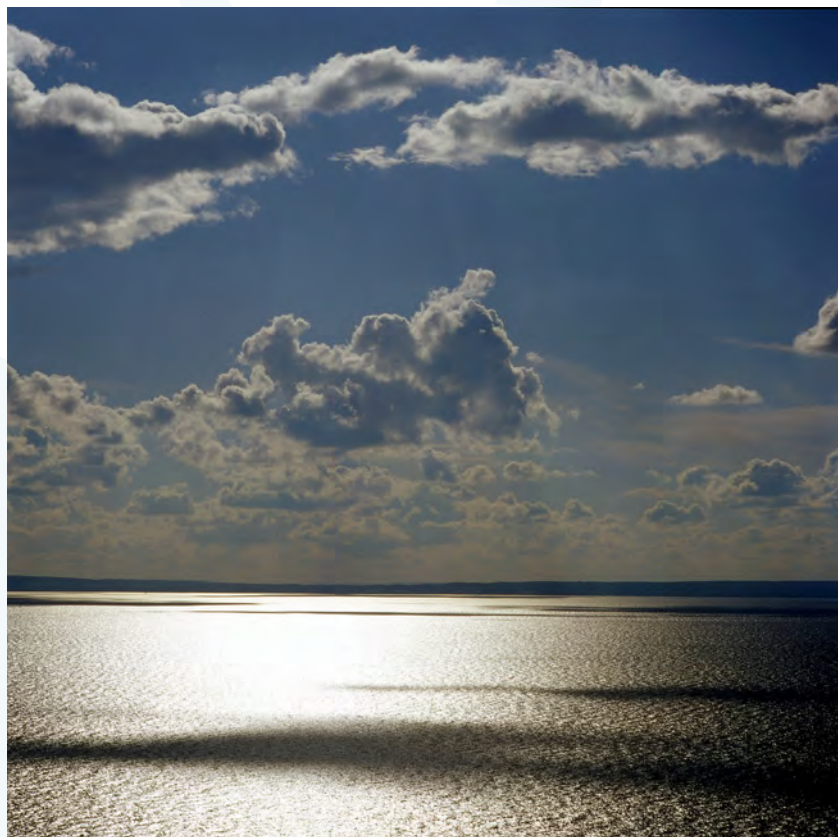


En främmande art i Vättern – ekologiska effekter av utsättningar av Gullspångslax

An alien species in Lake Vättern –
ecological effects of stocking
of Gullspång salmon



ULRIKA BEIER, ERIK DEGERMAN, JOHAN HAMMAR,
ALFRED SANDSTRÖM, THOMAS AXENROT,
EVA BERGSTRAND, OLOF FILIPSSON & PER NYBERG

Ansvarig utgivare: Björn Risinger

Redaktionskommitté: Ingemar Berglund, Joep de Leeuw,
Ulrika Beier, Erik Degerman, Johan Hammar, Alfred Sandström,
Thomas Axenrot, Eva Bergstrand, Olof Filipsson, Teresa Soler & Per Nyberg

Omslagsbild: Vättern sedd från Omberg.

Foto: Johan Hammar.

Illustrationer av öring och lax: Wilhelm von Wright, 1895.

För beställning kontakta:

Fiskeriverket, Sötvattenslaboratoriet

Stångholmsvägen 2, 178 93 Drottningholm

Telefon: 08-699 06 00

eva.sers@fiskeriverket.se

Kostnad 100 kr, inklusive moms. Porto tillkommer.

Rapporten kan också laddas ned från Fiskeriverkets hemsida:
www.fiskeriverket.se

ISSN 1404-8590

En främmande art i Vättern – ekologiska effekter av utsättningar av Gullspångslax

An alien species in Lake Vättern –
ecological effects of stocking
of Gullspång salmon

ULRIKA BEIER
ulrika.beier@fiskeriverket.se

ERIK DEGERMAN¹⁾
erik.degerman@fiskeriverket.se

JOHAN HAMMAR
johan.hammar@fiskeriverket.se

ALFRED SANDSTRÖM
alfred.sandstrom@fiskeriverket.se

THOMAS AXENROT
thomas.axenrot@fiskeriverket.se

EVA BERGSTRAND
eva.bergstrand@fiskeriverket.se

OLOF FILIPSSON
olof.filipsson@fiskeriverket.se

PER NYBERG
per.nyberg@fiskeriverket.se

Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium
Stångholmsvägen 2, 178 93 Drottningholm

¹⁾ Pappersbruksallén 22, 702 15 Örebro

Förord

Situationen för rödingen i Vättern har sedan länge varit dålig. Fiskeriverket, berörda länsstyrelser och Vätterns fiskare insåg i början av 2000-talet att beståndssituationen för rödingen i Vättern var alarmerande och en rad åtgärder vidtogs. Effekterna av dessa åtgärder följs i ett omfattande övervakningsprogram och det finns nu tecken på att rödingbeståndet i Vättern har börjat återhämta sig, men det befinner sig fortfarande på en historiskt låg nivå.

Sedan 1971 har årliga och relativt omfattande utsättningar av Gullspångslax gjorts i Vättern. Syftet har varit att ersätta en stam av storvuxen öring som försvann på grund av utbyggnaden av Motala ström. Laxen är en främmande art i Vättern och en snabbväxande konkurrent till rödingen. Utsättningarna av lax har tidigare pekats ut som en faktor som troligen är negativ för rödingbeståndet. I beaktande av det gällande regelverket och Fiskeriverkets riktlinjer för utsättning av fisk samt de svenska miljömålen är det viktigt att effekterna av laxutsättningarna på Vätterns ekosystem utvärderas.

På Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium har man under ett par år arbetat med att sammanställa och analysera information om utsättningarna av Gullspångslax i Vättern. Denna rapport, som är slutprodukten av detta arbete, belyser utifrån tillgängliga data utsättningarnas effekt på fram för allt rödingen och dess bytesfiskar.

Jag tackar författarna för ett grundligt arbete som kommer att bidra till att utveckla förvaltningen av Vätterns naturliga fiskbestånd.



Ingemar Berglund

Avdelningschef

Innehåll

FÖRORD	5
INNEHÅLL	6
SUMMARY	8
SAMMANFATTNING	9
1. INLEDNING	10
2. BESTÄMMELSER OM FRÄMMANDE ARTER OCH STAMMAR I NATURVATTEN	13
3. BAKGRUND	15
Vätterns fiskar och fiske.	15
<i>Fiskfaunan.</i>	15
<i>Fiske och fångster efter 1914.</i>	15
Näringsämnen i Vättern.	19
Vätterns glacialrelikter	20
Fiskarters djupfördelning i Vättern	21
4. ÖRING ELLER LAX	24
Vad skiljer lax från öring i stora sjöar?	24
<i>Storlek och ålder vid utvandring till sjön</i>	24
<i>Habitatval</i>	24
<i>Födoval.</i>	26
<i>Tillväxt</i>	27
<i>Lek</i>	27
<i>Vad skapar stora insjööringar?</i>	27
<i>Kan laxen ersätta en storöringstam?</i>	29
Storöringen i Motala ström	29
5. FÖRUTSÄTTNINGAR FÖR UTPLANTERING AV LAX	32
Det pelagiska fisksamhället	32
<i>Pelagisk fisk som bytesfisk åt lax</i>	35
Varför lax istället för öring?.	35
Kan laxen reproducera sig i Vättern?	37

6. UTSÄTTNINGSMÄNGDER OCH BYTESKONSUMTION	39
Utsättningsmängder och utbyte	39
Jämförelse av utsättningsmängder	42
Förväntad avkastning utifrån näringsnivå	43
Hur mycket lax finns det i Vättern?	43
Laxens konsumtion med bioenergetisk modellering	46
<i>Scenarion, bakgrundsdata och antaganden</i>	<i>48</i>
<i>Resultat.</i>	<i>50</i>
<i>Skattad biomassa av siklöja</i>	<i>50</i>
7. RÖDINGEN I VÄTTERN – BESTÅNDSUTVECKLING OCH KONKURRENSSITUATION	52
Sydsvensk röding	52
Storrödingen i Vättern.	53
Förändringar hos Vätterns storröding över tid	55
<i>Förändrat födoval.</i>	<i>55</i>
<i>Försämrad tillväxt.</i>	<i>57</i>
<i>Försämrad kondition.</i>	<i>59</i>
<i>Tänkbara orsaker till förändringar i rödingbeståndet</i>	<i>62</i>
Kombinationen röding och lax i andra sjöar.	62
8. DISKUSSION	64
Möjligheter för framtida förvaltning	66
<i>Alternativa åtgärder</i>	<i>66</i>
Bevarande av naturlig fiskfauna	67
TACK.	68
APPENDIX 1	78
Underlag och antaganden för bioenergetisk modellering	78

Summary

This report gives a summary of the background history and ecological effects observed related to stocking of landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar*) annually since 1971 in Lake Vättern, southern Sweden. The lake has no reproductive areas for salmon. The original reason for stocking salmon was to compensate for the loss of the local stock of large-sized downstream spawning brown trout (*Salmo trutta*), which went extinct following a dam construction for hydro-power production in the outlet of Lake Vättern in the early 1920s. The deep Lake Vättern is known for its large diversity of glacial relicts, of which the large-sized, piscivorous Arctic char (*Salvelinus salvelinus* / *S. umbla*) has been the focus of a commercial fishery since the 1400s.

The salmon stock used for stocking originates from River Gullspångsälven, Lake Vänern, shows extremely fast growth, and has initially created an attractive trolling fishery for large-sized salmon, feeding on mainly smelt (*Osmerus eperlanus*) and vendace (*Coregonus albula*) – the two most important prey fish species in Lake Vättern. The stocking program has, however, caused a conflict between conservation interests for especially the red-listed and critically endangered Arctic char in Lake Vättern, and the recreational fishery with increasing economical interest.

Catches of Arctic char have shown a significant decline during the last 60 years, mainly explained by overfishing. The commercial fishery has successively changed its focus towards another introduced species which has been expanding in the lake – the signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) – during the last 10-15 years. Following new management measures in 2007, the char stock abundance shows a positive trend, although the potential recovery is expected to take several decades due to the long generation time of the Arctic char.

Individual stomach analyses show a large diet overlap of piscivorous salmon and char larger than 40 cm (maximum total length) indicating competition for both prey and habitat. The char's dietary niche demonstrates shifts to less profitable prey and habitat choice over time, which can explain the downgrade in individual growth and condition of young char. These ecological effects are expected to confine the recovery of the char population. Additionally, periods of exceptional stocking numbers revealed slower growth and reduced yields of salmon, thus supporting signs of stocking quantities exceeding the carrying capacity of large piscivores depending on smelt and vendace. Estimates of the standing salmon stock suggest approximately 58 metric tonnes, based on the normal yearly stocking amounts. These salmon were calculated to consume 30 % and 20 % of the smelt and vendace standing stock biomass, respectively, apart from a few other fish species.

In addition, the water quality of Lake Vättern has improved since the 1950s, and the present productivity levels, measured as total phosphorous levels, now show conditions known for the lake in the early 1900s. The present catches of fish are close to or exceed those recommended for a sustainable use in similar ultra-oligotrophic lake systems.

We conclude that introduced salmon affects the availability of prey fish for char, causing a negative impact on vital life history parameters. In order to improve conditions for the recovery of Arctic char in Lake Vättern, we suggest stopping, or significantly reducing the amount of stocking and thereby the feeding competition from salmon. In the latter case, we further suggest to reduce the minimum size limit for salmon, which according to the bioenergetic models applied here would lead to less consumption of vendace, while at the same time allowing catches of a larger number of salmon.

Sammanfattning

Denna rapport summerar bakgrunden kring utsättningar av lax (*Salmo salar*) i Vättern, södra Sverige, samt ekologiska effekter på det övriga fisksamhället. Sedan 1971 har Gullspångslax, en "land-locked" laxstam ursprungligen från Gullspångsälven i Väneren, satts ut i Vättern. I Vättern finns inga naturliga lekområden för lax. Till en början sattes lax ut för att kompensera försvinnandet av en lokal, sturvuxen stam av öring (*Salmo trutta*). Denna nedströmslekande öringstam dog ut efter vattenkraftsutbyggnad i Motala ström i Vätterns utlopp på 1920-talet. Den djupa sjön Vättern är känd för sin fauna av glacialrelikter, bland vilka den sydsvenska storrödingen (*Salvelinus salvelinus* / *S. umbla*) har fiskats kommersiellt sedan 1400-talet.

Gullspångslax växer extremt fort i Vättern vilket har bidragit till ett attraktivt trollingfiske på fiskätande lax, vars föda huvudsakligen är nors (*Osmerus eperlanus*) och siklöja (*Coregonus albula*) – de två viktigaste arterna av bytesfisk i Vättern. Laxutsättningarna har orsakat en konflikt mellan å ena sidan intresset att bevara den rödlistade och starkt hotade storrödingen, å andra sidan fritidsfisket med en allt större ekonomisk betydelse.

De kommersiella fångsterna av röding har minskat under de senaste 60 åren, vilket till stor del kan förklaras med överfiske. Efter nya förvaltningsåtgärder införda mellan 2005 och 2007 kan en positiv utveckling i rödingbeståndet skönjas. Trots detta kan beståndets återhämtning antas ta åtminstone ett par decennier, beroende på rödingens långa generationstid. Det kommersiella fisket har under de senaste 10-15 åren successivt övergått till den införda signalkräftan (*Pacifastacus leniusculus*) vars bestånd expanderat i Vättern.

Födovalsanalyser uppvisar stort överlapp i diet hos fiskätande lax och röding större än 40 cm, vilket indikerar konkurrens om föda och habitat. Rödingens födo-

nisch har förändrats mot energimässigt mindre energirika byten på större djup under de senaste decennierna, vilken skulle kunna förklara minskningen i individuell tillväxt och kondition hos ung röding. Dessa ekologiska effekter kan förväntas begränsa rödingbeståndets återhämtning. Under perioder då ovanligt stora utsättningsmängder användes hade laxen dessutom en sämre individtillväxt som i sin tur ledde till en lägre avkastning. Detta stödjer antagandet att utsättningsmängderna då bidrog till att öka predationen på siklöja och nors till en nivå som överskrider ekosystemets bärkraft. Uppskattningar av laxbeståndets storlek anger att den genomsnittliga biomassan av lax i Vättern är 58 ton, baserat på normala utsättningsmängder. Med hjälp av bioenergetiska modeller beräknades denna mängd lax årligen konsumera 30 % respektive 20 % av norsens och siklöjans genomsnittliga biomassa, samt en del andra arter.

Vätterns vattenkvalitet har förbättrats sedan 1950-talet och den nuvarande produktionsnivån mätt som halten av totalfosfor är åter jämförbar med situationen i början av 1900-talet. De nuvarande fångsterna av fisk är likstora med eller till och med något högre än vad som rekommenderas för liknande ultra-oligotrofa sjösystem.

Vi drar slutsatserna att inplanterad lax påverkar tillgången på bytesfisk för röding, vilket påverkar viktiga parametrar i rödingens livshistoria negativt. För att förbättra möjligheterna till rödingbeståndets återhämtning i Vättern föreslår vi stoppade, eller i betydande omfattning minskade utsättningsmängder, vilket skulle minska födokonkurrens från lax. Om utsättningar ändå görs i framtiden föreslår vi att minimimåttet för lax minskas. Det skulle enligt bioenergetiska beräkningar leda till mindre konsumtion av siklöja och samtidigt tillåta fångst av ett större antal laxar.

1. Inledning

Föreliggande rapport är en syntes av befintlig kunskap om utsättningarna av Gullspångslax i Vättern med särskilt fokus på utsättningarnas potentiella ekologiska effekter på övriga delar av fiskesamhället. Arbetet har finansierats av Fiskeriverket, Naturvårdsverket, SJFR och Länsstyrelsen i Västra Götalands län. Under 2008-2009 har en referensgrupp med representanter från Länsstyrelserna runt sjön samt Vätternvårdsförbundet bidragit med synpunkter om faktaunderlaget och arbetets inriktning.

När Vättern reglerades år 1919 försvann lek- och uppväxtområdena för "Vätternlaxen", en storvuxen stam av öring (*Salmo trutta*) i Motala ström. Från 1950-talet till 1970-talet genomfördes omfattande utsättningsförsök med ett antal olika fiskarter i Vättern för att ersätta den storvuxna öringen. Stödutsättning av naturligt förekommande arter i Vättern, främst sydsvensk storröding (*Salvelinus salvelinus* / *S. umbla*), i denna rapport även kallad röding, samt öring, skedde i relativt stor skala. Även för Vättern främmande arter som regnbåge (*Oncorhynchus mykiss*), splejk (*Salvelinus namaycush* x *Salvelinus fontinalis*), indianlax (*Oncorhynchus nerka*) samt atlantlax (*Salmo salar*) med ursprung från Östersjön respektive Gullspångsälven vid Väneren, så kallad Gullspångslax, sattes ut (Degerman m.fl. 2001a).

Utbytet i fisket från de olika utsättningsprogrammen bedömdes överlag vara varierande och svårbedömt vilket gjorde att de kostsamma utsättningarna alltmer kom att ifrågasättas. Det fanns dock ett undantag; de utplanterade Gullspångslaxarna visade sig ha en god tillväxt och uppvisade relativt höga återfångster. Utsättningen av Gullspångslax kom därför att fortsätta, och det har sedan 1971 skett årliga och relativt omfattande utsättningar av Gullspångslax i Vättern (Essvik 1977, Westerberg 1993, Sers m.fl. 2009). En motivering till att sätta ut lax har varit att arten inte kan reprodu-

cera sig i Vätterns små tilllopp och därmed inte kan utgöra något genetiskt hot mot någon lokalt anpassad stam.

Utsättningarna skulle möjliggöras genom finansiering via de årliga avgifter till fiskevården som tillkom i samband med utbyggnaden av Motala ström. Vattendomen avsågs kompensera fisket för såväl förluster som uppstod i samband med att den nedströmslekande öringen i Motala ström kom att slås ut av utbyggnaden, som att vandringen av ål till Vättern kraftigt försvårades. Initialt avsåg domen att kompensera med utsättningar av Motala strömöring. År 1967 ändrades dock domen så att kraftbolaget istället ålades att årligen avsätta en viss avgift "till fiskets främjande i Vättern vad beträffar laxartade fiskar", en summa som kom att höjas i en senare dom 1980. Utsättningarna har, förutom avgifterna från vattendomen, finansierats via vattenavgiftsmedel, prisregleringsmedel, det statliga fiskevårdsanslaget, bygdemedel samt sedan 2003 med bidrag från privatpersoner, banker, kommuner och företag till den privata stiftelsen "Mera lax i Vättern".

Situationen för rödingen i Vättern har sedan länge ansetts vara kritisk. Fiskeriverket, berörda län och fiskarena i Vättern insåg i början av 2000-talet att beståndssituationen för rödingen i Vättern var prekär och att åtgärder måste vidtas. Då hade rödingfångsterna i yrkesfisket minskat med 94 % under en 60-årsperiod (se avsnitt 3). Om fångsterna i yrkesfisket verkligen speglade beståndssituationen för Vätternrödingen är osäkert, men att beståndet minskat styrks av andra oberoende observationer. Rödingen i Vättern utgjorde tidigare den ekonomiskt viktigaste fisken, och det kommersiella fisket var därför i hög grad riktat mot rödingen under stora delar av året, vilket innebär att fångsterna bör ha speglat tillgången. Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium genomförde omfattande provfisken i sjön, bland annat vid Vista kulle. Fångsterna av röding var då relativt sparsamma och

äldre (större) rödingar saknades i fångsten (Filipsson 1983). Provfiskeserien vid Vista Kulle har sedan återupptagits av Fiskeriverkets utredningskontor i Jönköping (Essvik 1993) och på senare tid av Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium. Fångsterna visar på ett allt svagare rödingbestånd från 1970-talet till mitten av 2000-talet (Sandström m.fl. 2009).

Huruvida det var fisket som orsakat beståndsnedgången har varit omdiskuterat sedan 1930-talet. En åsikt var att svirvel- och lodutterfisket överbeskattade rödingen. Tideman (1933) instämde i detta och pekade på att fisket ökat de senaste 30 åren samtidigt som rödingen minskat i medelstorlek. Successivt med att billiga maskintillverkade nät tillkom och det gamla lodutterfisket gav sämre utbyte, började en övergång till det effektivare nätfisket i sjön under 1930-talet. Rödingfångsten fortsatte att minska vilket tolkades som en effekt av för hård exploatering (Alm 1934).

Gunnar Alm (1934) föreslog att ett minimimått skulle införas. Så skedde till slut, men fångsten fortsatte ändå att minska. Under perioden 1925-1959 var 84 % av fångad röding under 50 cm. Många av dessa individer var inte köns mogna. Vid insamling av röding från yrkesfisket i slutet av 1990-talet och in i 2000-talet hade andelen stora rödingar ytterligare minskat (Hammar & Filipsson 2007). På grundval av minskade fångster har minimimåttet successivt höjts från 36 cm till 38 cm år 1975, 40 cm år 1984, 45 cm år 2005 till 50 cm år 2007.

Tidigare studier har visat att fiskestrycket på röding varit stort och orsakat ett stort uttag av icke köns mogna röding. Få rödingar har därmed nått lekmogen storlek, vilket resulterat i en successivt minskad lekbiomassa. De fortsatta åtgärder som satts in under 2000-talet omfattar förutom höjningar av minimimåttet inrättande av stora fredningsområden (ca 15 % av sjöarealen), restriktioner för nätanvändning på djup över 30 m för att minska bifångster av röding vid sikfiske samt restriktioner för fritidsfisket. Effekterna av dessa åtgärder följs i ett omfattande övervakningsprogram (Sandström m.fl. 2009).

Den sydsvenska storrödingen är uppsatt på den svenska rödlistan som en akut hotad

art (Gärdenfors 2010, Hammar 2007). Det finns tecken på att rödingbeståndet i Vättern de senaste åren har börjat återhämta sig, men det befinner sig fortfarande på en historiskt låg nivå. Under den senaste femårsperioden har fångsterna av röding i Fiskeriverkets provfisken ökat. Sannolikt finns ett samband med de nya fiskereglerna och att yrkesfisket numera riktas nästan helt mot signalkräfta (*Pacifastacus leniusculus*) där lönsamheten är hög (Sandström m.fl. 2009). Det är viktigt att notera att man på grund av rödingens generations-tid kan förvänta att en återhämtning av rödingbeståndet kommer att ta flera decennier.

I förvaltningsplanen för fisk och fiske i Vättern nämns klimatförändringar, expansion av signalkräfta och sik (*Coregonus* sp.), samt militära skjutövningar som faktorer vilka kan påverka rödingen negativt (Lindell 2008). Där påpekas även behovet av att utreda effekter av laxutplanteringar för röding. Lax utgör en för Vättern främmande art, och är en snabbväxande konkurrent till rödingen. Laxutsättningarna i Vättern har tidigare pekats ut som en faktor som kan förmodas vara negativ för rödingbeståndet (Filipsson 1983, Svärdson m.fl. 1988, Degerman m.fl. 2001a, Hammar 2006a, 2008).

Föreliggande rapport försöker utreda effekter av laxutplanteringar huvudsakligen utifrån ett konkurrensperspektiv. Man kan till att börja med fråga sig vad som innefattas i konkurrensbegreppet. En arts nisch eller ekologiska utrymme kan definieras utifrån ekologiska och fysiska faktorer. Föda, habitat innefattande temperatur utgör viktiga resurser som fiskar konkurrerar om. Enligt nischbegreppet (Hutchinson 1957) varierar nischens storlek för en art eller en population. Den "fundamentala" nischen hos ensamma (allopatrisk) arter begränsas enbart av fysiska och kemiska faktorer. Omfattningen av den "realiserade nischen" hos samexisterande (sympatriska) arter bestäms därutöver av intensiteten i arternas interaktioner, ju mer konkurrens desto större tryck på att exempelvis byta födoresurs. En arts fysiologi tillåter alltså ett större geografiskt och ekologiskt spelrum än vad som blir utfallet då arten samexisterar med andra arter som är konkurrenter eller predatorer (Hammar 1998a). Ekolo-

giskt närstående fiskarter kan samexistera om resurser eller andra omgivningsfaktorer av betydelse varierar i tid eller rum (Enderlein 1981, Hammar 1988, Northcote 1995). Om även tillväxt, kroppstorlek och livshistoria ingår i det nischbegrepp som tillåts variera ökar möjligheterna för arters samexistens (Rastetter & Ågren 2002, Moll & Brown 2008). När två ekologiskt närstående fiskarter sammanförts genom till exempel utplanteringar har den art som visat sig vara dominant, till exempel genom att fånga byten mer effektivt, konkurrerat ut den andra arten, som då antingen förändrar sitt resursutnyttjande, byter nisch, eller försvinner (Svårdson 1976, Nilsson 1985).

Rödingen är ett exempel på en art där förändringar i nischutnyttjande beroende på andra arter märks tydligt, då den är känslig för både predation och konkurrens. Rödingens utbredning begränsas norrut av fysiska faktorer och i söder av interaktioner med andra arter (Hammar 1998a). Rödingens nisch förändras och minskar för varje art som tillkommer genom exempelvis kolonisation. I närvaro av konkurrerande fiskarter övergår rödingen till att leva mer pelagiskt och utnyttjar djurplankton som huvudsaklig näring sommartid (Hammar 1998a). Sådana rödingbestånd får med tiden en mindre genomsnittstorlek. Infektionsfrekvensen av parasiter som har djurplankton som mellanvärdar ökar också i dessa bestånd. Efter att sik, siklöja och/eller gädda naturligt eller genom utplantering koloniserat sjöar som tidigare enbart innehåft röding försvinner rödingen ofta relativt snabbt på grund av näringskonkurrens, predation eller en kombination av dessa. Längre norrut har rödingen en fördel i och med en anpassning till låga temperaturer. I djupa, sydliga rödingsjöar med både nors och siklöja fyller djuplevande nors en viktig funktion som alternativ föda för mindre röding som då kan övergå till fiskdiet.

År 2000 uppskattades att fritidsfisket fångade 24 ton lax i Vättern, det vill säga 75 % av all lax som landades detta år (Hjalte m.fl. 2003). Kring laxfisket, som i huvudsak bedrivs som trolling eller fiske från land i vissa avgränsade områden, har en viss charterverksamhet byggts upp. Trollingfisket efter lax drar till sig fiskare från

hela Sverige, liksom från våra grannländer, vilket camping- och stugvärdar har märkt av. Laxutsättningarna i Vättern har således haft och har positiva ekonomiska effekter.

I beaktande av det gällande regelverket för utsättning av fisk samt de svenska miljömålen (avsnitt 2) är det viktigt att effekterna av laxutsättningarna på Vätterns ekosystem utvärderas. Föreliggande rapport belyser utifrån tillgängliga data dessa effekter, mot bakgrund av historiken bakom laxutsättningarna och fokus på biologiska förutsättningar, beståndssituation för de viktigaste fiskarterna, samt effekter av laxutsättningar för bytesfisk och den konkurrerande arten storröding. Som bakgrundsinformation beskrivs historik kring Vätterns fiskar och fiske samt näringsstatus och dess utveckling under 1900-talet.

Som en bakgrund till förståelse av olika nischer, konkurrens och predation i fisk-samhället görs en beskrivning av Vätterns glacialrelikter samt de dominerande fiskarternas rumsliga fördelning (avsnitt 3). För att ge perspektiv till beaktandet av laxutsättningar i Vättern jämförs livshistoria och födoval för öring och lax i stora sjöar samt beskrivs den storvuxna, nedströmslekande öringen som tidigare fanns i Motala ström (avsnitt 4). Grundläggande förutsättningar för utplantering av fiskätande fisk beskrivs genom information om det pelagiska fisksamhället samt en redogörelse för de resonemang som använts för motivering till utsättning av lax (avsnitt 5).

Som underlag till en utvärdering av förvaltningen jämförs andra sjöar och Vättern, där utsättningsmängder av laxfisk varierat. Därutöver presenteras beräkningar av mängden lax som förekommer och produceras i Vättern. Beståndsskattningen utgör underlag till en bioenergetisk modellering av laxens konsumtion av bytesfisk (avsnitt 6). Rödingens beståndsutveckling och konkurrenssituation behandlas och jämförelser görs med andra ekosystem där lax och röding samexisterar (avsnitt 7). Avsnitt 8 sammanfattar slutsatser baserade på tillgänglig information. Slutligen diskuteras hur laxutsättning som förvaltningsåtgärd, inklusive förslag på en justerad förvaltning, kan bidra till förvaltningen av hela fisksamhället i Vättern.

2. Bestämmelser om främmande arter och stammar i naturvatten

En rad nationella och internationella bestämmelser och riktlinjer reglerar tillståndsgivning och hantering när det gäller utsättning av fisk. I detta avsnitt redogörs för nu gällande lagar och riktlinjer. Länsstyrelsen är tillståndsgivande myndighet och nuvarande Fiskeriverket bestämmer föreskrifterna för tillståndsgivning. Enligt 2 kap 16 § i förordningen (SFS 1994:1716) om fisket, vattenbruket och fiskerinäringen får tillstånd inte ges för sådana fiskarter eller fiskstammar som är olämpliga med hänsyn till vattenområdets särart. I 4 § i Fiskeriverkets föreskrifter (FIFS 2001:3) Om odling, utplantering och flyttning av fisk föreskrivs att tillstånd inte får ges till utsättning av för landet främmande arter och stammar.

Direktivet om djurhälsa (2006/88/EG) reglerar genom Jordbruksverkets föreskrifter (SJVFS 2008:25) användning och hantering av främmande och lokalt frånvarande arter inom vattenbruket. Syftet är att förhindra av spridning av sjukdomar. Så länge EU-direktivet följs beträffande rapportering om odling och utplantering, kontroll av odlingar, samt försiktighet beträffande smittospridning, reglerar de nationella tillståndsgivande myndigheterna utplantering av arter som redan förekommer i landet. Rådets förordning (EG) nr 708/2007, syftar till att med en gemensam lagstiftning för användningen av främmande arter förhindra genetiska och ekologiska risker. Förordningen föreskriver hur man får flytta fisk och andra vattenorganismer som utgör en främmande art eller underart och som används inom vattenbruket. Där finns även regler för riskanalys och tillståndsgivning vid introduktion.

För skydd av ekosystem följer EU konventionen om biologisk mångfald ("The Convention on Biological Diversity" – CBD) genom Art- och habitatdirektivet (92/43/EEG) och fågeldirektivet (79/409/EEG). Dessa två direktiv har inneburit en på-

taglig förstärkning av naturvårdsarbetet inte minst i akvatiska naturtyper samt för många hotade arter. Fiskarterna stensimpa och nissöga förekommer naturligt i Vättern eller dess tillrinnande vattendrag och pekas direkt ut i Art- och habitatdirektivet som skyddsvärda i ett europeiskt perspektiv. EU:s Natura 2000-arbete är ett led i implementeringen av fågeldirektivet samt Art- och habitatdirektivet (EU 1992). Natura 2000 syftar till att skapa ett ekologiskt nätverk för värdefull natur inom Europa (Naturvårdsverket 2003, NFS 2003:17).

I linje med internationella överenskommelser och EU-regleringar styrs miljöarbetet i svensk lagstiftning genom miljöbalken (1998:808) och 16 miljö kvalitetsmål som riksdagen antagit (Regeringen 2005). Miljömålet "Levande sjöar och vattendrag" innefattar att bevara naturlig produktionsförmåga, biologisk mångfald, kulturmiljövärden samt landskapets ekologiska och vattenhushållande funktion, och samtidigt värna friluftslivet. I delmål 4 anges: "Senast år 2005 skall utsättning av djur och växter som lever i vatten ske på sådant sätt att biologisk mångfald inte påverkas negativt." Levande sjöar och vattendrag bör i ett generationsperspektiv enligt regeringens bedömning bland annat innebära att: "främmande arter och genetiskt modifierade organismer som kan hota biologisk mångfald inte introduceras; fiskar och andra arter som lever i eller är direkt beroende av sjöar och vattendrag kan fortleva i livskraftiga bestånd; gynnsam bevarandestatus upprätthålls för livsmiljöer för hotade, sällsynta eller hänsynskrävande arter samt för naturligt förekommande biotoper med bevarandevärden; och biologisk mångfald återskapas och bevaras i sjöar och vattendrag" (Regeringen 2005). Delmål 2 i miljömålet "Ett rikt växt- och djurliv" lyder: "År 2015 skall bevarandestatusen för hotade arter i landet ha förbättrats så att an-

delen bedömda arter som klassificerats som hotade har minskat med minst 30 procent jämfört med år 2000, och utan att andelen försvunna arter har ökat.” Fiskarter på den nationella rödlistan vilka förekommer naturligt i Vättern eller dess tillrinnande vatten är ål (*Anguilla anguilla*) och sydsvensk storröding, båda klassificerade som akut hotade, samt lake (*Lota lota*) vilken är klassad som nära hotad (Gärdenfors 2010).

Vidare har EU ett fiskevattendirektiv (78/659/EEG) som handlar om att skydda eller förbättra sötvatten för att upprätthålla naturliga fiskbestånd i Europa. Riktvärden eller miljö kvalitetsnormer för vattenkvaliteten i dessa områden har definierats och ska övervakas (SFS 2001:554, SFS 2006:1140, NFS 2002:6). Till områdena som ska skyddas hör Vättern. Även i Miljöbalken listas Vättern såsom ett område med riksintresse ur kultur- och natursynpunkt, där även turismens och friluftslivets intressen särskilt ska beaktas vid tillståndsgivning för ingrepp i miljön.

Ovanstående regelverk har lett till en utformning av styrdokument för ett långsiktigt skydd av Vättern. I dessa dokument dokumenteras bland annat länsstyrelsernas åtaganden och arbete. För det första konkretiseras de nationella miljömålen i Vattenvårdsplan för Vättern (Lindell 2006), där delmål och förslag på åtgärder beskrivs. Vattenvårdsplanen understryker behovet av omfattande miljökonsekvensbeskrivningar för att utvärdera ekologiska effekter av utplantering av lax, såväl som effekter av signalkräfta. Det andra styrdokumentet är Bevarandeplan för Natura 2000 i Vättern (Lindell 2008). Vättern har delats in i fyra Natura 2000-områden. I bevarandeplanen pekas utplantering av lax ut som ett av flera möjliga hot mot beståndet av röding i Vättern. Bevarandeplanen nämner också att en miljökonsekvensbeskrivning av laxutsättningar håller på att tas fram. Det tredje dokumentet, Förvaltningsplan för fisk och fiske i Vättern (Norrgård 2009), listar ett antal policyriktningar, däribland beträffande främmande arter: ”Lax och signalkräfta bedöms idag inte uppenbart påverka Vätterns bevarandestatus (Natura 2000) och/eller ekologiska status. ... Om nytt kunskapsunderlag tillkommer kan denna bedömning förändras varvid även förvaltningen måste ses över.”

Vätternvårdsförbundet driver övervakningsprogram och bevakar olika intressen i och runt Vättern. År 2005 startade ”Samförvaltning Vättern”, ett samförvaltningsinitiativ för fisket i sjön. ”Samförvaltning Fiske” är sedan 2007 ett arbetsutskott direkt ställt under Vätternvårdsförbundets styrelse och fungerar idag som ett forum för samtal om frågor som rör förvaltningen av fisk och fiske i Vättern. Genom engagemang och ökat ansvarstagande av berörda aktörer inom fiskesektorn ökar möjligheterna för att skapa ett långsiktigt hållbart fiske i Vättern. ”Samförvaltning fiske” utgörs av representanter för Insjöfiskarna, Vätterns Fritidsfiske och Fiskevårdsförbundet, Fiskevattenägareförbundet, Sportfiskarna, Sveriges Fisketurism Företagare, kommunerna, Fiskeriverket, Länsstyrelserna och Vätternvårdsförbundet. Styrdokument som tas fram av Vätternvårdsförbundet är inte juridiskt bindande, men är avsedda att fungera som riktgivande i arbetet rörande vatten och fiskefrågor i Vättern. Eftersom medlemsbasen i Vätternvårdsförbundet innefattar i stort sett alla som nyttjar sjön implementeras de producerade styrdokument i regional och lokal förvaltning.

Fiskeriverket har sedan 1998 ett särskilt sektorsansvar för miljömålsarbetet. I Fiskeriverkets riktlinjer och strategi för utsättning av fisk (Sparrevik 2001) anför att Fiskeriverket skall med föreskrifter, råd och riktlinjer förebygga och förhindra negativa effekter av utsättningar. Denna strategi har inneburit vissa framsteg i begränsandet av negativa effekter (Pakkasmaa & Petersson 2005, Fiskeriverket 2007a, b).

Det har påpekats att fiskeverksamheter som kan påverka miljön på ett betydande sätt i ett Natura 2000 område borde kunna vara en tillståndspliktig verksamhet enligt 7 kap 28 a § miljöbalken (Naturvårdsverket 2011). Enligt övergångsbestämmelserna krävs dock inte tillstånd enligt 7 kap 28 a § miljöbalken för verksamheter som påbörjats före den 1 juli 2001. Inget fall är ännu prövat i svensk domstol (Naturvårdsverket 2011). Denna rapport utgör inte i sig en MKB (SFS 1998:905) utan en sammanställning av tillgänglig information och data om ekologiska samband och fiskbeståndens utveckling. Rapporten kan fungera som ett kunskapsunderlag exempelvis för en MKB eller i framtida förvaltning.

3. Bakgrund

Vätterns fiskar och fiske

Fiskfaunan

Vättern är unik, den har till och med kallats vår ”mest unika sjö” (Svårdson m.fl. 1988), på grund av sin blandning av kall- och varmvattensarter. Här möts norra och södra Sveriges arter. Här finns Sveriges sydligaste bestånd av harr tillsammans med sju glacialrelikta kräftdjur och ishavsrelikten hornsimpa (*Triglopsis quadricornis*). Sjön hyser också vårt viktigaste bestånd av sydsvensk storröding och här fanns förr en exceptionellt storvuxen öringstam som dock försvunnit på grund av vattenkraftsutbyggnaden. Älen minskar för varje år på grund av dammar som hindrar dess vandring. De arter som introducerats i sjön är gös (*Sander lucioperca*) som sattes in första gången 1925, signalkräfta (år 1969) och lax. De två förra har självreproducerande bestånd, medan laxbeståndet helt beror på utsättning av odlad lax. Lax sätts årligen ut i sjön sedan 1971, men även tidigare försök har genomförts.

Cirka 30 fiskarter uppträder regelbundet i sjön (Degerman m.fl. 2001a). Ute i pelagialzonen, i det fria vattnet, dominerar siklöja (*Coregonus albula*), nors (*Osmerus eperlanus*) och storspigg (*Gasterosteus aculeatus*). De rovfiskar som jagar i dessa vatten är röding, lax, öring, sik, gädda (*Esox lucius*) och abborre (*Perca fluviatilis*). Strandnära och på grunt vatten förekommer abborre, mört (*Rutilus rutilus*), gädda och andra arter med högre krav på varmt vatten, även harr (*Thymallus thymallus*) finns grunt och strandnära. Bottennära och på intermediära djup förekommer sik, lake och gers (*Gymnocephalus cernuus*), medan de stora djupbottnarna är förbehållna hornsimpa och röding. Trots Vätterns storlek menade Svårdson m.fl. (1988) att den bentiska fiskproduktionen dominerade,

och att den pelagiska fiskproduktionen begränsades av låg täthet av djurplankton. I provfiskena 1973-1981 dominerade gers antalsmässigt och mört viktmässigt i bottenfiskarna (Filipsson 1983). I de senare provfisken med översiktsnät som genomförts har gersen också dominerat, både antals- som viktmässigt. Andra dominerande arter, särskilt på grundare områden, är abborre och mört (Sandström m.fl. 2009).

Fiske och fångster efter 1914

Yrkesfisket i Vättern var länge inriktat på sik och röding med bifångster av öring och lite harr. Andra arter som varit föremål för ett riktat fiske är främst lake, företrädesvis vintertid men även sommartid under en kort period på 1950-talet, samt till ringa del abborre och gädda. Tidigare förekom ett omfattande fiske av siklöja med finmaskiga storryssjor, samt nät och not under augusti-september. Signalkräftan planterades in i sjön år 1969 men beståndet utvecklades till en början långsamt. Först år 2000 översteg yrkesfiskets fångster två ton. Därefter har fångsterna ökat kraftigt och 2008 landades 145 ton. Laxfångsten i yrkesfisket ökade från mitten av 1960-talet till mitten av 1990-talet (Figur 1). Under 2000-talet har laxfångsten i yrkesfisket dock sjunkit till förmån för det riktade fisket efter kräftor (Nyberg & Sers 2003).

Åren 1970-1993, då även fritidsfiskets årliga fångster registrerades av Vätterlänens Fiskenämnader, fångades under den nämnda perioden i medeltal 1,9 ton öring och 5,3 ton lax av denna kategori fiskare. Sedan dess har trollingfisket ökat på Vättern. Intervjuundersökningar av trollingfiskare runt Vättern genomförda av

länsstyrelserna i Jönköpings och Östergötlands län samt av Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium visade att fritidsfisket år 2000 fångade 75 % av den totala fångsten av lax i Vättern (Hjälte m.fl. 2003). Den uppgick i fritidsfisket till 24,5 ton, varav 60 % utgjordes av trolldingfisket. På grund av det låga priset på odlad lax finns ett ringa intresse för riktat laxfiske från yrkesfiskare idag, och laxen har således blivit en angelägenhet främst för fritidsfisket.

Röding fångades länge nästan enbart i yrkes- och binäringsfisket. Den offentliga statistiken från 1914-2007 (undantaget 1924 då uppgifter saknas) visar på en nedgång i fångsten de senaste 60 åren (Figur 2). Andelen röding i den officiella totalfångsten av laxfisk (röding, öring och lax) har sjunkit drastiskt (Figur 3). Under perioden 1920-1970 utgjorde röding 87 % av fångsten av laxfisk, för att under perioden 1971-2000 utgöra 71 %. Perioden 2001-2007 var andelen i medeltal endast 47 %. Det bör åter poängteras att Figur 3 endast visar den officiella statistiken från förvärvsfisket. Under 2000-talet har lax- och rödingfångsten troligen minst till hälften utgjorts av fångster i fritidsfisket (se Hjälte m.fl. 2003).

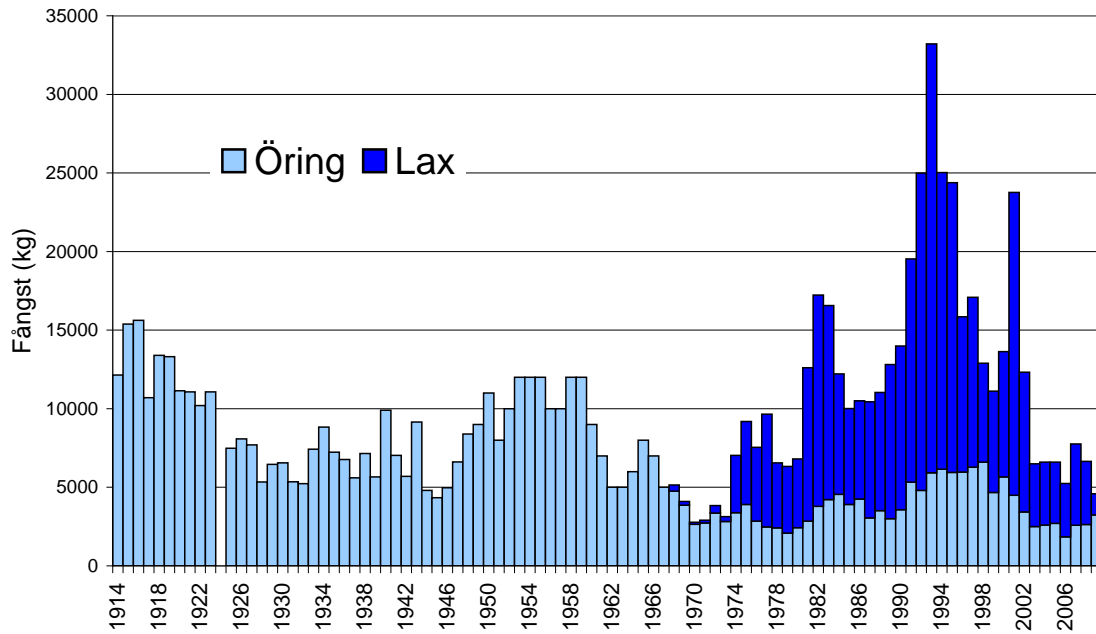
Som påpekats ovan så kan vi anta att då fisket varit likartat, så har förvärvsfiskets fångster speglat röding-, lax- och

öringbeståndens storlek. Med tiden har dock sambandet mellan fiskbestånden och fångsterna för dessa arter i förvärvsfisket minskat, dels på grund av införd fiskereglering under 2000-talet, dels på grund av ett ökat kräftfiske relativt nätfiske efter laxfisk sedan 2005. Fiskets fångster av röding fortsatte att minska efter 2005. I provfisket 2008-2009 var antalet rödingar däremot fler per nätansträngning jämfört med åren innan, vilket indikerar en begynnande ökning av beståndet (Sandström m.fl. 2009).

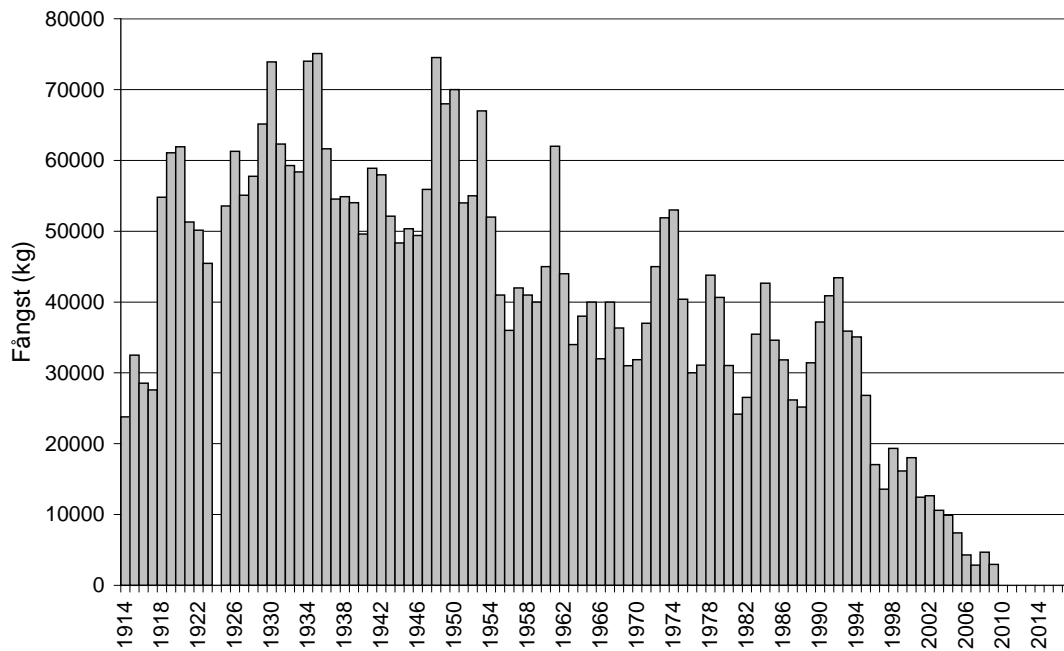
Fångsten av sik i yrkesfisket var under första hälften av 1900-talet knappt 50 ton per år (Lindell & Halldén 2003). Under 1950-1970-talet var fångsterna varierande men i genomsnitt drygt 100 ton per år, beroende på effektivare nylonnät och sannolikt en högre näringsnivå. Från mitten av 1970-talet sjönk sikfångsterna ned till dagens nivåer på ca 30 ton per år. Minskningen av sikfångsterna beror sannolikt på ändrade bestämmelser för fisket, bland annat större tillåtna maskstorlekar, i kombination med ett minskat kommersiellt intresse för arten och på en mindre medelstorlek hos sik (Lindell & Halldén 2003). Generellt visar utförda provfisken i Vättern att antalet sikar inte minskat sedan 1970-talet medan medelstorleken däremot förefaller ha minskat (Figur 4).



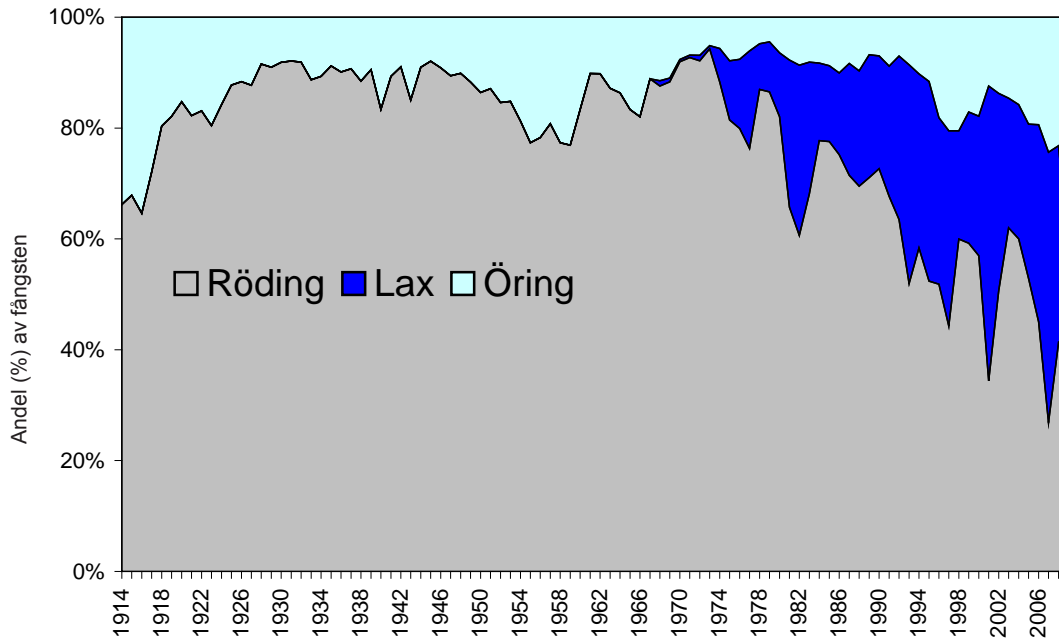
Vätternröding. Foto: Johan Hammar.



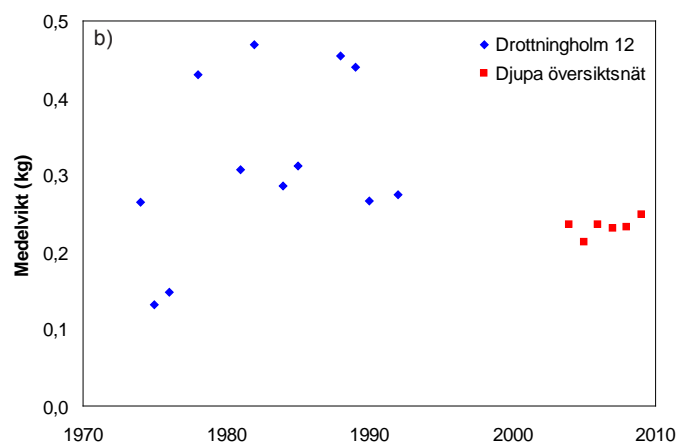
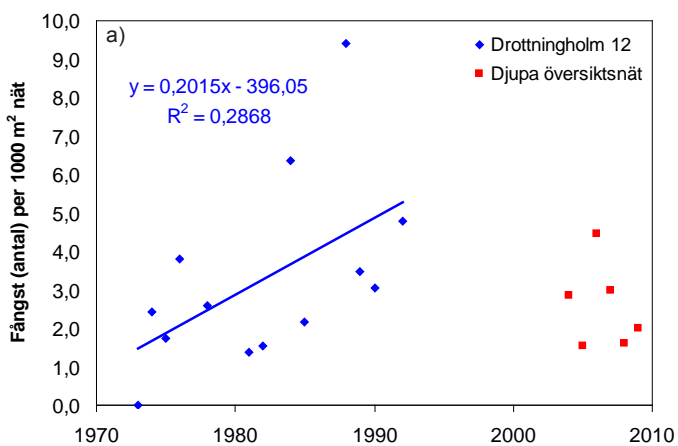
Figur 1. Fångsten av öring (ljusblå) och lax (grå) i förvärvsfisket i Vättern 1914-2009.
Källa: Fiskenämden i Jönköping (nuvarande Länsstyrelsen i Jönköpings län) och Fiskeriverket.



Figur 2. Fångsten av röding i förvärvsfisket i Vättern 1914-2009.
Källa: Fiskenämden i Jönköping och Fiskeriverket.



Figur 3. Andel av fångsten i förvärvsfisket av röding+lax+öring som utgjorts av respektive arter de olika åren 1914-2009. Data för 1924 är interpolerade.



Figur 4. a) Antal sik (medel per m² bottennät) samt b) individuell medelvikt (uträknat som medelvikt delat med medelantal per nät) i provfisken från Vättern 1973-2009.

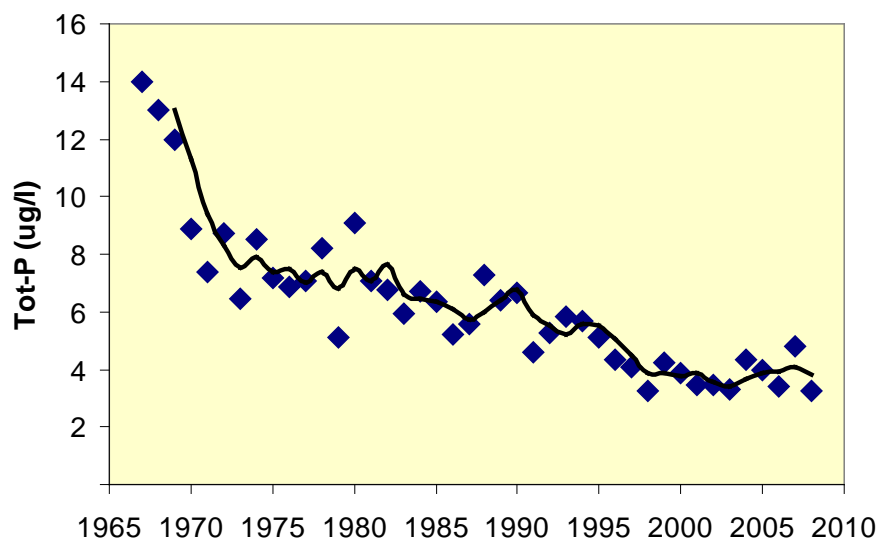
Näringsämnen i Vättern

Vättern är en lågproduktiv (oligotrof) sjö med låga halter av det för växtplanktonproduktionen begränsande näringsämnet fosfor. Variationen över tid i fosforhalt förändras vilket i sin tur påverkar hela näringskedjan. Halterna av fosfor var förhöjda i Vättern under 60- och 70-talet men i takt med att utsläppen av fosfor från avloppsreningsverk och industrier successivt minskat har också halten av fosfor sjunkit till en mer ursprunglig nivå på cirka 4-6 µg totalfosfor / liter (Figur 5). Vattenkemin i Vättern övervakas genom provtagning på

två mätstationer, en i södra delen av sjön (Edeskvarna) och en i norra delen av sjön (Jungfrun).

Den stora minskningen i fosforhalt skedde framförallt under 1990-talet. Halterna har sedan 1995 legat under miljömålet på 6 µg / liter (Lindell 2006). Samtidigt som fosforhalten sjunkit över tiden har kväve, det andra begränsande näringsämnet, långsamt ökat över tiden. Kvoten mellan kväve och fosfor är därför hög och ökande vilket innebär att fosfor begränsar primärproduktionen.

Faktaruta Vättern	
Yta	1 912 km ²
Största djup	128 m
Medeldjup	39,8 m
Max längd	135 km
Max bredd	31 km
Volym	74 km ³
Strandlinje	642 km
Höjd över havet	88 m
Största siktdjup	14 m
Vattnets utbytestid	60 år



Figur 5. Utvecklingen av totalfosfor i Vättern 1967-2008 (data från SLU, Uppsala). Värdena gäller ytvatten för hela Vättern. Trendlinjen är ett glidande medelvärde (3 år) (Källa: Vätternvårdförbundet).

Vätterns glacialrelikter

Under avsmältningsskedet av den senaste inlandsisen omgavs kusterna av arktiska hav och issjöar. En del av de djursamhällen som utvecklades då lever till vissa delar ännu kvar i Östersjön och många insjöar i östra, norra och västra Europa (Cederström 1859 (opubl. inform.), Lovén 1862, 1863, Jägerskiöld 1912, von Hofsten 1913, Ekman 1915, 1922, 1940, Lundblad 1918, Nybelin 1931). Diversiteten av dessa så kallade glacialrelikter gör Vättern till en unik insjö i norra Europa, och överträffas i antal relikter bara av sjön Ladoga i ryska Karelen. Wiederholm (1974) menade att Vätterns bottenfauna karakteriserades av arter med långtgående krav på sin miljö och Svärdson m.fl. (1988) beskrev Vättern som extra unik på grund av sina glacialrelikter.

Till en början ansågs att relikterna hade ett marint arktiskt ursprung och man använde då benämningen glacialmarina relikter. Sedan det fastställdes att kräftdjuren funnits i Baltiska Issjön, och att taggmärslan (*Pallasea quadrispinosa*) endast påträffats i sötvatten användes istället begreppet glacialrelikter. Den första upptäckten av dessa udda kräftdjur gjordes just i Vättern av Carl Gustav Cederström, Sveriges första lärare i fiskodling. Cederström var väl förtrogen med Östersjöns fauna. Han fann och kände igen en skorv (*Saduria entomon*) vid stranden nära Aspa i Norra Vättern 1859. Samma år påträffade Cederström också pungråkor vid Jönköping. Hans prover insända till Naturhistoriska Riksmuseet i Stockholm året innan visade sig också innehålla taggmärslor (Svärdson m.fl. 1988, Fürst 1991). Sedan dess har man funnit glacialrelikter i många kustnära sjöar, och antalet svenska fyndlokaler med glacialrelikta kräftdjur och antalet sjöar med glacialrelikter fortsätter att öka efterhand som potentiellt intressanta sjöar undersöks med relevant metodik. Flera av de arktiska och subarktiska arterna blev instängda i sjöar som idag finns under den högsta kustlinje dit Baltiska Issjön respektive Yoldiahavet nådde för ca 13 000 till 9 500 år sedan. Motsvarande marina och ursprungliga stamformer finns därför längs arktiska

kuster (Hofsten 1913, Nybelin 1931). Relikterna i sötvatten är genomgående mindre i storlek och vissa arter har genomgått vissa morfologiska förändringar. Glacialrelikter namngivna med samma namn förekommer i många isolerade insjöar runt omkring i norra Europa, Asien och Nordamerika.

Sven Ekman (1915, 1922, 1940) listade de relikta kräftdjuren *Limnocalanus macrurus* G.O. Sars, *Mysis relicta* (Lovén), *Monoporeia affinis* (Lindström), *Pallasea quadrispinosa* G.O. Sars, *Gammaracanthus lacustris* G.O. Sars och *Saduria entomon* (L.) för Vättern. Bland de relikta fiskarna nämndes hornsimpa och nors, och bland parasiterna hakmasken *Echinorhynchus salmonis* O.F. Müller, som utnyttjar *Monoporeia affinis* som mellanvärd och storröding som slutvärd. Till denna ursprungliga lista kan tillföras storröding, vår- och höstlekande siklöjor (*Coregonus trybomi* Svärdson, *Coregonus albula* L.), kräftdjuret *Eurytemora lacustris* (Poppe) samt den parasitiska nematoden *Cystidicola farionis* Fischer som utnyttjar bland annat *Pallasea quadrispinosa* som mellanvärd och nors och storröding som slutvärdar. Av de nämnda relikterna som kan antas ha koloniserat Vättern saknas den vårlekande siklöjan och den tidigast invandrade fjällrödningarten. Sannolikt finns ytterligare oupptäckta relikter från Vätterns förhistoria bland de lägre djur- och växtgrupperna i Vättern, och förvisso har många relikter försvunnit sedan Vättern blev en isolerad insjö. Av de glacialrelikter i Vättern som kan antas ha betydelse i en utvärdering av effekterna av lax i Vättern anges deras storleksförhållanden och ekologiska karaktärsdrag i Tabell 1.

Svärdson m.fl. (1988) sammanställde ett omfattande material av tidigare gjorda maganalyser från tio naturligt förekommande fiskarter samt lax, fångade i Vättern under 1970- och 1980-talet. De relikta kräftdjurens viktiga roll som bytesdjur för många fiskarter framhölls liksom betydelsen av nors och siklöja som bytesfiskar för större fiskätande fisk (Svärdson m. fl. 1988). Av de undersökta fiskarterna utgjorde *Mysis relicta*, *Pallasea quadrispinosa*, *Monoporeia*

affinis, *Gammaracanthus lacustris* och *Saduria entomon* betydande andelar i dieten hos hornsimpa, sik, nors, gers, abborre, lake och röding, medan nors och siklöja utgjorde viktiga inslag i dieten hos lake, röding, öring och inplanterad lax (Tabell 2).

Födovalsanalyser från röding, öring och inplanterad lax från 1970- och 1980-talen visar att andelen glacialrelikta kräftdjur, nors och siklöja i födan varierat i hög grad med storleken på fisken (Hammar 2008, 2010, Hammar & Degerman 2009). Till exempel utgjorde andelen glacialrelikta kräftdjur 67 % av maginnehållet i 10–20 cm stora och 23 % i 20–30 cm stora rödingar insamlade 1963–1984 i Vättern. Lax visade sig ha ätit bland annat *Mysis relicta*, *Pallasea quadrispinosa* och *Gammaracanthus lacustris*. Födans andel av glacialrelikta kräftdjur var störst i mindre individer, andelen nors störst i medelstora individer medan siklöja dominerande i födovalen hos röding, öring och lax större än 40 cm.

Ekman (1915) undersökningar under 1910–1914 i Vättern från strandzonen och neråt visade att de glacialrelikta kräftdjuren mestadels förekom från språngskiktet ned till maxdjupen nära 120 m. Språngskiktets djup i Vättern varierar normalt mellan 10 och 30 m. Arten *Pallasea quadrispinosa* förekom grundast, från ca 10 m, *Mysis relicta*, *Monoporeia affinis* och *Gammaracanthus lacustris* från ca 20 m och *Saduria entomon* från ca 30 m och

nedåt. I antal uppvisade *Pallasea quadrispinosa* täthetsstoppar på 10–30, 50–60 och 100–120 m, *Monoporeia affinis* en utdragen täthetsstopp på 30–110 m, medan *Mysis relicta* förekom som tätast på 20–40 och 100–120 m djup. Relativt sett så dominerades gruppen glacialrelikta kräftdjur av *Pallasea quadrispinosa* på 10–30 m, *Monoporeia affinis* på 50–80 m och *Mysis relicta* på djup större än 100 m.

Wiederholms (1974) undersökningar genomfördes på djup 22–37 m och 60–114 m. Således saknas prov från bottnar grundare än 22 m och mellan 37 och 60 m. *Monoporeia affinis* ökade i antal med djupet med en täthetsstopp på ca 2 200 individer/m² på 80–100 m. *Pallasea quadrispinosa* och *Mysis relicta* uppvisade täthetsstoppar på 20–40 m med ca 30 respektive 35 individer/m². *Gammaracanthus lacustris* och *Saduria entomon* uppvisade störst tätheter på 60–100 m med ca 5 individer/m². Den totala biomassan av större kräftdjur var som störst på 60–100 m med ca 5 g våtvikt per m². Under sommaren 2007 uppskattades tätheten av *Mysis relicta* i Vätterns pelagialzon till 76 mysider per 100 m³ med hydroakustik (Axenrot & Nyberg 2008). Med tanke på konkurrens om födoresurser i form av både glacialrelikta kräftdjur och fisk är täthet, djupfördelning och tillgänglighet av dessa viktiga i en utvärdering av effekterna av lax i Vättern.

Fiskarters djupfördelning i Vättern

Mätserier av vattentemperaturen på olika djup i Vättern visar att vattentemperaturen generellt når de högsta värdena under augusti med ca 17–18° C vid ytan och något över 4° C på 100 meters djup. Under kalla vintrar sjunker yttemperaturen till fryspunkten i januari-februari. Vätterns vattenmassa kan kylas ned än mer under isfria vintrar, vilket då märks på minskad aktivitet hos fisken och därmed lägre fångster i fisket. Under maj-oktober varierar vat-

tentemperaturen i Vättern mellan ca 3 och 10° C på 30 meters djup. På 50 meters djup är det som varmast ca 9° C i september, och på 70 meters djup som varmast ca 6° C i oktober (Figur 6). Vättern är således en sjö relativt långt söderut med kallt vatten på stora djup.

I Vättern finns även ett talrikt, småvuxet och djuplevande norsbestånd samt ett bestånd med relativt småvuxen siklöja. Samexistens mellan storröding och

Tabell 1. Vätterns glacialrelikta parasiter, kräftdjur och fiskar. Uppgifterna om kräftdjurens storlek är hämtade ur Sars (1903), Enckell (1980) och Svärdson m.fl. (1988), uppgifterna om maximala storlekar hos relikta fiskarter i Vättern ur Sötvattenslaboratoriets fjällarkiv.

Klass / Ordning	Svenskt namn	Vetenskapligt namn	Storlek (mm)	Födoval	Habitatval
Acantocephala	-	<i>Echinorhynchus salmonis</i>	10	Parasit i glacialrelikta kräftdjur och fiskar	Parasit i glacialrelikta kräftdjur och fiskar
Nematoda	-	<i>Cystidicola farionis</i>	<25	Parasit i glacialrelikta kräftdjur och fiskar	Parasit i glacialrelikta kräftdjur och fiskar
Calanoida	-	<i>Limnocalanus macrurus</i>	♀ 2,8	Predator	Pelagisk
Calanoida	-	<i>Eurytemora lacustris</i>	♀ 1,3	-	Pelagisk
Mysidaceae	Pungräka	<i>Mysis relicta</i>	15–20	Predator på pelagiska och bentiska evertebrater	Dygnsvandrar mellan bottenstrat och språngskikt
Isopoda	Skorv	<i>Saduria entomon</i>	ca 50	Predator på bentiska evertebrater	Bottenbunden
Amphipoda	Sjösyrsa	<i>Gammaracanthus lacustris</i>	20–30	Predator	Bottenbunden - semipelagisk
Amphipoda	Taggmärsla	<i>Pallasea quadrispinosa</i>	10–15	Predator på bentiska evertebrater	Bottenbunden
Amphipoda	Vitmärsla	<i>Monoporeia affinis</i>	8–10	Predator på bentiska evertebrater	Bottenbunden - semipelagisk
Scorpaeniformes	Hornsimpä	<i>Trigloporus quadricornis</i>	<240	Predator på glacialrelikta kräftdjur	Bottenbunden
Salmoniformes	Nors	<i>Osmerus eperlanus</i>	<240	Predator på glacialrelikta kräftdjur och fiskar	Semipelagisk-Pelagisk
Salmoniformes	Storröding	<i>Salvelinus salvelinus</i>	<900	Predator på glacialrelikta kräftdjur och fiskar	Semipelagisk - Pelagisk
Salmoniformes	Höstlekande siklöja	<i>Coregonus albula</i>	<240	Predator på djurplankton	Pelagisk

Tabell 2. Glacialrelikternas betydelse för Vätterns fiskarter samt inplanterad lax. Siffrorna anger relativ volym (%). (Källa Svärdson m.fl. 1988.)

Art	Hornsimpä	Gers	Abborre	Mört	Lake	Nors	Sik	Röding	Öring	Lax
Glacialrelikta kräftdjur	73	35	19	1	16	49	47	11	4	4
Nors			2		5	7		45	21	16
Siklöja					28			25	15	60

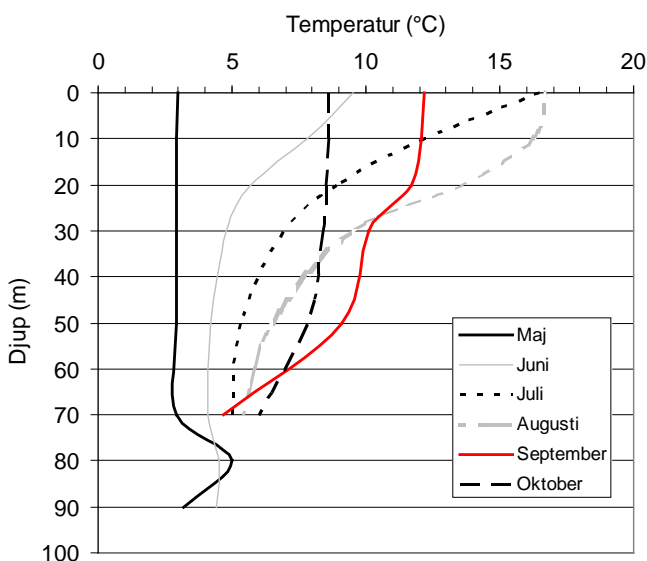
Tabell 3. Medeldjupet (m) samt djupintervallet mellan undre och övre kvartilen av fångsten av siklöja, nors, röding och hornsimpä i bottensatta översiktsnät under augusti i Vättern 1973-1988. (Data från Filipsson (1983), bearbetning från Sötvattenslaboratoriets fjällarkiv och Hammar (2008)).

År	Siklöja				Nors			
	n	Medel	Undre kvartil	Övre kvartil	n	Medel	Undre kvartil	Övre kvartil
1973-78	660	22	15	30	350	51	23	77
1981-88	462	18	15	15	55	60	38	82
År	Röding				Hornsimpä			
	n	Medel	Undre kvartil	Övre kvartil	n	Medel	Undre kvartil	Övre kvartil
1973-78	84	53	31	64	55	87	77	102
1981-88	62	53	44	64	63	72	62	80

andra fiskarter i Vättern har underlättats av förutsättningar med lämpliga byten i lämpliga habitat (Hammar 1994, 2010). År 2007 utgjorde nors över 88 % av pelagialzonens totala fiskmängd undersökt genom ekoräkning (Axenrot & Nyberg 2008). Nors dominerar således det pelagiska fisksamhället och dess täthet har varierat mellan 400 och 4 500 individer per hektar sommartid under perioden 1988-2009. Motsvarande siffror för siklöja är ca 30-680 individer per ha. Tätheten i antal av siklöja i Vättern är följaktligen 5-15 % av tätheten av nors. Den pelagiska biomassan av främst nors och siklöja uppskattades 2007 till ca 14 kg/ha i genomsnitt för hela sjön (se avsnitt 5). Höga tätheter av glacialrelikta kräftdjur på djupa bottenar kan vara ytterligare en orsak till att sik och röding kunnat samexistera i Vättern, till skillnad från i fjällsjöar där rödingen är svagare som konkurrent om födoresursen djurplankton (Filipsson & Svärdson 1976, Svärdson 1976, Nilsson 1978, Svärdson m.fl. 1988). Samexistensen av tre pelagiska djurplanktonspecialister; nors, siklöja och *Mysis relicta*, kan också underlättas genom tillgång på bottenbundna, glacialrelikta kräftdjur. Medelfångstjupen för siklöja, nors, röding och

hornsimpa i provfisken 1973-1988 utförda i Vättern visade att merparten av siklöja fångades på 18-22 m, merparten av nors på 50-60 m, merparten av röding på ca 53 m och merparten av hornsimpa på 72-87 meters djup (Tabell 3). Fångsterna av lax och öring i provfiskena 1973-1988 var för små för att kunna redovisas på motsvarande sätt. Senare års provfisken skiljer sig från tidigare provfisken dels genom att vissa provfiskade områden saknar större djup än 50 meter, dels genom att insatserna koncentrerats till djupzoner där sik och röding haft sin huvudsakliga utbredning. Därmed har provtagningsansträngningen varit relativt mindre i de allra grundaste och de allra djupaste områdena. Provfisken visar att hornsimpa förekommer som mest i de allra djupaste områdena. I provfiskena 2005-2008 fångades lax (n = 5) på medeldjupet 27,2 (± 9,8) m och öring (n = 98) på medeldjupet 19,6 (± 9,6) m. Dock fångades en öring i mitten av augusti 2008 så djupt som 65 m.

I avsnitt 4 jämförs levnadssätt hos öring och lax i stora sjöar som underlag till jämförelser av dessa arters potential som predatorer, födoval och respektive roller i Vätterns ekosystem.



Figur 6. Vattentemperaturen på olika djup och under olika månader under åren 1981-1985 mätt vid ön Jungfrun i Vättern mellan Vadstena och Karlsborg. (Källa: International Lake Environment Committee: <http://www.ilec.or.jp/database/eur/eur-15.html>)

4. Öring eller lax

Vad skiljer lax från öring i stora sjöar?

Generellt är insjölox, så kallad "landlocked salmon", sällsynt i insjöar. I Europa återstår i princip bara bestånden i Vänern, Ladoga och Onega, de två senare i Ryssland. Laxbeståndet i Saimen, Finland, upprätthålls med utsättningar. Härutöver finns ett bestånd av rent strömlevande lax i de mellersta delarna av det norska vattendraget Namsen. I Nordamerika finns ett antal sjöar med landlocked lax (se avsnitt 7). Därutöver finns både lax och ibland öring utsatta i ett stort antal sjöar, bland annat de stora sjöarna i Nordamerika och i flera halvstora sjöar i Sverige och Finland. Det finns inga kända riktade studier gjorda på samspelet lax och insjööring i sjöar. För att kunna diskutera generella skillnader och likheter mellan arterna görs i detta avsnitt jämförelser med havsvandrande bestånd.

Storlek och ålder vid utvandring till sjön

Naturligt utvandrande smolt av öring har ett storleksspann av 10–27 cm vid utvandring i insjöar, men huvuddelen av smolten, utvandringssjävar, tenderar att vara upp till 22 cm (Tabell 4). Tillväxten är snabbare för sydligare bestånd varför utvandringen som smolt där ofta sker vid 2 års ålder. Dagens Vätteröring utvandrar i huvudsak vid en ålder av 1–3 år, de flesta vid 2 års ålder. Laxen uppvisar en liknande storleks- och åldersfördelning för utvandrande ungar. Detta är rimligen en anpassning till en låg tillgång på energirik föda (fisk) i de strömmande habitat som lax- och öringungar lever i.

Habitatval

Öring är i havet en frimmande jägare och följer stimen av vårlekande sill (Dahl 1913, Sömme 1941, Nilsson 1966). Havs- och insjööring är dock nästan alltid kustlevande och vandrar nära kusten (Hessle 1935, Sömme 1941, Christensen & Larsson 1979, Kristiansen & Rasmussen 1993). Danska öringmärkningar i Östersjön har också tydligt visat att den storvuxna Mörrumsöringen i princip bara återfångas utefter kusterna, medan Mörrumslaxen går ut i centrala Östersjön (Christensen pers. komm.). Den övervägande delen av återfångster av öring märkt i Danmark gjordes på djup grundare än 10 m (Kristiansen & Rasmussen 1993). Vid trollingfisket i Vänern syns samma tydliga mönster med mer lax ju mer pelagiskt fisket sker; öringen går däremot på grundare och landnära vatten (Hammar & Degerman 2009). Finska märkningar av lax- och öringutsättningar i stora insjöar visade också att laxen uppehöll sig mer centralt och ytligt i sjön än öringen (Toivonen 1992).

Det enda kända undantaget när det gäller ett kust- eller strandnära liv är Gullspångsöringen. Möjligen som en anpassning för att undvika ett högt predationstryck från strandnära gäddor och gös söker den sig direkt ut i öppna Vänern (Svärdson & Fagerström 1982). Men även i märkningar som skett i Vänern har öringens mer kustnära beteende kunnat observeras, dock inte lika uttalat (Nyberg m.fl. 1997). Detta torde vara en skaleffekt; i den förhållandevis lilla Vänern är en större andel av sjöytan strandnära jämfört med Östersjön.

Tabell 4. Storlek på utvandrande smolt av öring och lax i insjöar.

Art	Sjö	Plats	Ålder	Storlek (cm)	Referens
Öring	Rensjön	Jämtland	3–4	17–22	Runnström 1957
Öring	Storsjön, Dammån	Jämtland	3–6	14–22	Näslund 1991
Öring	Vänern, Klarälven	Värmland	3–6	24	Ros 1981
Lax	Vänern, Klarälven	Värmland		18,4–18,8	Fiskeriverket & Länsstyrelsen 1998
Öring	Vänern, Gullspångsälven	Värmland	2 (–4)	27	Runnström 1940
Lax	Vänern, Gullspångsälven	Värmland		20,0–24,5	Fiskeriverket & Länsstyrelsen 1998
Öring	Vättern, Knipån	Jönköping	2-3	16-19	Nilsson 2008
Öring	Vättern, Rödån	Jönköping	1-3	15-17	Nilsson 2008
Öring	Mjøsa	Norge	3–4	18–22	Skurdal m.fl. 1992
Öring	Tyrifjorden	Norge	2–4	10–17	Skurdal m.fl. 1992
Öring	Lake Superior	USA	1–2	12–22	Scott & Crossman 1973

Att laxen är mer pelagisk och att öringen går mer kust- och bottennära visas också av fångststatistiken från yrkesmässigt fiske i Vänern (Tabell 5). Medan arterna utgjorde lika stor andel av fångsten i bottensatta nät så dominerade laxen helt i flytnät.

Säsongsmissig variation i laxfiskarnas uppehållsområden kan förklaras med födosök och lekvandring. Havsöringen i Östersjön finns vid vattentemperaturer över 10°C ute i fjärdarna där den följer sillstimmen. Efterhand som vattnet blir kallare söker sig öringen närmare land till de eventuella zoner 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 sandmask (Klippinge 1999). Vallin & Landergren (1998) menade att de vuxna öringarna som inte vandrat upp för lek vid denna tid uppträder ”i regelrätta stim”. Efterhand som temperaturen stiger upplöses grupperna. Men även under den varma perioden kan öring i Östersjön

Tabell 5. Andelen (%) av fångsten i vikt av lax+öring i yrkesmässigt fiske i Vänern år 2006 som utgjordes av lax respektive öring.

Redskap	Lax (%)	Öring (%)	Totalt (kg)
Bottennät	52	48	6 428
Flytnät	91	9	10 835

gå in grunt nattetid och då vila bland vegetation, till exempel ”en tångruska” (Dahl 1913) eller ålgräs (*Zostera marina*) (E. Degermans pers. obs.). Något liknande finns inte rapporterat för lax, även om de kan gå in nära kusten om vattendjupet är stort.

Eftersom lax är utpräglat pelagiskt levande konfronteras den troligen i mindre utsträckning med andra predatorer, som kan vara enstaka gäddor och andra större laxar. Insjööring har svårt att etablera sig i mindre sjöar med hög förekomst av predatorer, framför allt gädda. Bortsett från vattensystem med effekter av fiske, sjö- och

älvreglering, försurning med mera, så förekommer öring oftast och rikligast i de minsta och i de största sjöarna. I sydliga och små sjöar utan gädda och andra arter kan öring bilda täta bestånd (Degerman m.fl. 2008). Dessa öringar är normalt relativt småvuxna eftersom de sällan blir fiskätande. I större och artrikare sjöar har öringen svårt att etablera sig. Dock, om sjöar är riktigt stora och samtidigt näringsfattiga så finns inte alltför många konkurrenter ute i de fria vattenmassorna. Här kan öring därför finnas och bli en stor och ofta snabbväxande fiskpredator, det vill säga storöring. Den livnär sig på nors, siklöja, abborre och en del andra arter. Exempel på stora sjöar med öring är Vänern och Vättern.

Det finns alltså små öringsjöar, där det inte får finnas för många konkurrenter och rovfiskar, och stora öringsjöar som bör vara ganska näringsfattiga (<10 µg/l tot-P) och ha lämpliga bytesfiskar som nors, siklöja och abborre. Mellan dessa båda extremer finns huvuddelen av Sveriges insjöar nedanför fjällområdet, de som helt saknar öring eller endast ibland har förekomst av öring. Ofta har dessa mellansjöar dåliga förutsättningar för insjööringbestånd, men enstaka öringar förekommer och fångas.

Det bör även påpekas att de ekologiska och genetiska undersökningar som på senare år genomförts på så kallade ferox-öringar, det vill säga storvuxna och fiskätande öringar, i sjöar på Irland och i Skottland påvisat egenskaper som antyder att dessa storöringar är reproduktivt isolerade, genetiskt snarlika och sannolikt tillhörande en tidig invandringsvåg (Ferguson & Taggart 1991, Ferguson 2004, Duguid m.fl. 2006). Några motsvarande analyser har inte genomförts på svenska storöringar.

Födoval

Insjööring brukar gå över till fiskdiet vid en egen storlek av 20–30 cm, något varierande mellan bestånd och sjöar. De konsumerade fiskarna brukar vara i intervallet 2–10 cm. Det anses vara en flaskhals för ung öring och lax att övergå från en diet av olika djurplankton, bottendjur och vingade insekter till att äta fisk, då bytesstorleken ökar i vikt med en faktor 100–1 000. För att

postsmolten skall lyckas gå över till fiskdiet krävs troligen en god tillgång till små fiskar eller yngel. Det kan gå långt mellan chanserna att fånga bytesfiskar och andelen bottennätsfiskade öringar som påträffats med tomma magar kan vara 23–58 % (Skurdal m.fl. 1992). Detta kompenseras av det högre energiinnehållet i fisk relativt ryggradslösa djur.

Laxens och öringens diet varierar naturligtvis med förekommande fiskarter. Vehanen m.fl. (1998) menar att stor insjööring tenderar att huvudsakligen äta siklöja om tillgång finns, men i flera fall har nors varit huvudfödan (Skurdal m.fl. 1992). Detta är troligen en effekt av att öring och nors ofta förekommer tillsammans, att norsen ofta är rikligt förekommande och med god och relativt stabil rekrytering av ung fisk. Hammar & Degerman (2009) har visat med födovalsanalyser från 1970-2000-talet att lax och öring i Vänern har ett mycket likartat födoval, och som adulta konsumerar båda arterna mycket siklöja och nors.

Storspigg kan vara den helt dominerande födan på lokaler med god förekomst av arten (Sandlund & Naesje 1992). Även insjölox kan predera på storspigg och det till den grad att spiggens habitaval påverkas, från att uppträda pelagiskt utan lax till att uppträda mer bottennära när lax satts ut i sjön (Jacobsen m.fl. 1988).

Liksom för andra arter varierar födovallet hos öring och lax beroende på säsong, bytestillgänglighet och den egna storleken. Insjööring i sjön Mjösa fångad i bottensatta nät tenderade att ha vuxen nors i magen, medan 0+ nors utgjorde 70 % av antalet bytesfiskar hos öring fångad pelagiskt (Sandlund & Naesje 1992). I större svenska sjöar med nors och siklöja segregerar såväl arterna som åldersgrupperna nattetid. I provfiske med bottensatta nät fångas nors djupare än siklöja, och yngre individer grundare än äldre (Northcote & Rundberg 1970, Filipsson 1983, Hamrin 1986, Northcote & Hammar 2006, se även Tabell 2). Samma mönster erhålls i trålfångster i Vänern dagtid (Nilsson 1979), medan trålfångsterna nattetid i Vättern visar att norsen fångas på fler djup än siklöjan, se avsnitt 5. De nämnda undersökningarna betonar även siklöjans horisontella vandrings under olika delar av dygnet respektive året.

Tabell 6. Medelstorlek (kg) på stigande lekfisk av insjööring fångad i fälla eller i älvfiske.

Vattendrag	Plats	Vikt	Referens
Dammån	Storsjön	2,1	Fiskeriverket, Härnösand
Klarälven	Forshaga	2,2	Fiskeriverket & Länsstyrelsen 1998
Gullspångsälven		5,2	Fiskeriverket & Länsstyrelsen 1998
Vättern	Motala ström	4–5	Alm 1929

Födovalsanalyser kan därför påverkas av hur materialet insamlats (se även Hammar & Degerman 2009).

Tillväxt

I vattendrag är skillnaden i tillväxt mellan lax och öring ganska ringa vid jämförelse av vandrande bestånd. I havsvandrande populationer skiljer sig medellängden för årsungar bara med 2 mm i augusti i halländska vattendrag. Lax tillväxer däremot generellt betydligt snabbare än öring i insjöar. I den finska sjön Päijänne var storleken hos utsatt 2-årig smolt av lax efter 2 respektive 3 år i sjön 2,25 respektive 4,05 gånger tyngre än motsvarande öringar (Toivonen 1992). Motsvarande skillnad i tillväxt föreligger mellan utsatt lax i Vättern och den forna öringen från Motala ström. Den snabbare tillväxten gör att laxen ger högre avkastning per utsatt smolt än öring vid utsättningar (se avsnitt 6).

Lek

Medan lax ofta tenderar att i stor utsträckning bara leka en gång ("semelparity") så är andelen fiskar som leker flera gånger ("iteroparity") relativt hög hos sjö- eller havsvandrande öring.

För Motalaströmöringen i Vättern angav Arvidsson (1935) att 26 % lekte årligen, 48 % vartannat år och resterande med längre mellanrum. Jonsson & Jonsson (2006) anger att något färre än 50 % av norska havsöringar leker två gånger. Att lax sällan återvänder för en andra lek betingas nog till stor del av fisketrycket och de långa migrationer som många bestånd företar (Crespi & Teo 2007).

Generellt stannar öringhonorna ute i sjön eller havet längre än hanarna gör (Hessle 1935, Alm 1950, Gibson 1993). Ålder för könsmognad hos havsöring beror av tillväxten (L'Abée-Lund m.fl. 1989). När tillväxthastigheten avtar kommer individen att i första hand investera i gonadtillväxt. Den storvuxna öring som lekte i Vätterns utlopp stannade länge i sjön. Efter en exceptionellt god tillväxt som ung och undvikande av predatorer i sjön återvändande honorna inte för lek första gången förrän efter 5–6 år och hanarna efter 4–5 år (Alm 1929).

Det är sedan länge känt att de största lekfiskarna kommer från de största älvarna (Bartel 1988, Degerman m.fl. 2001). Stora vattendrag ger bättre tillväxt för ungarna, vilket ger lägre smoltålder, vilket i sin tur ger större lekfisk. Generellt tycks medelvikten på lekfisk av öring i större vattendrag och stora sjöar vara 2–5 kg (Tabell 6).

Vad skapar stora insjööringar?

Åldern och storlek vid könsmognad har genom det naturliga urvalet blivit en maximering av kvoten överlevnad/dödlighet och den storleksspecifika fekunditeten (Jonsson 1977), eller om man så vill tillväxtchans mot dödsrisk. Hur bra den reproduktiva framgången är kan kallas en individs "fitness". Det kan finnas flera alternativ som ger högst fitness och andelen individer som följer ett alternativ (en livshistoriestrategi) påverkar fitness för andra alternativ (Fleming 1996). Det är en fördel för honor att vara stora eftersom antalet ägg och äggens storlek ökar, gulesäcksynglen kläcker tidigt och blir ofta dominanta yngel, vilket

ger snabbare tillväxt och högre överlevnad (Liljeborg 1891, Andersson 1964, Mason & Chapman 1965, Islam m.fl. 1973, Jonsson 1985, Chandler & Bjornn 1988, Elliott 1984, 1994, Titus & Mosegaard 1991, Fleming 1996). Mot fördelen att vara stor vid lek måste vägas den ackumulerade risken för att omkomma ju längre tid man uppehåller sig i sjön.

Insjööring brukar oftast nå vikter på 1–7 kg, men med optimala förutsättningar kan öringar bli ännu större. Det handlar om en kombination av flera nyckelfaktorer:

Snabb tillväxt i vattendraget

Öringyngel som kläcks på våren får en snabb uppväxt i vattendraget om detta håller en stabil vattenföring, tillför mycket föda och vattnet är varmt långt in på hösten så att tillväxtsåsongen blir lång. Öringungar nedströms stora sjöar växer därför mycket fortare än öringungar i tillopp till samma sjö (Degerman m.fl. 1996). Tillväxten i nästa generation stärks också av att föräldrarna varit vandrande, det vill säga blivit stora fiskar, eftersom större fisk får större avkomma (se ovan).

Lax och öring som stannar kortare tid i uppväxtvattendraget tenderar att stanna längre tid ute i sjön/havet och når därmed större storlek vid första lek (Rosén 1918, Runnström 1940, Alm 1950, Jensen 1968, Jonsson 1985, Petersson m.fl. 1996, Jonsson m.fl. 2001, Jonsson & Jonsson 2006). De fiskar som har god tillväxt utnyttjar denna fördel genom att växa sig riktigt stora innan de återvänder för lek. God tillväxt som ung skapar alltså förutsättningar för stora fiskar vid lek.

Normalt tar det 2–4 år innan en öringunge av insjööringstam i södra Sverige blir så stor att den vågar sig ut i sjön, men i Motala ström med den jättelika Vättern uppströms växte öringungarna sig så stora att de tordes ta klivet över till sjöliv redan efter 1–2 år. Då var de stora i förhållande till annan öring. Alm (1929) uppger en storlek för 1-åringarna på 10 cm och 2-åringar på nästan 20 cm. I de data som finns i SERS (Svenskt ElfiskeRegiSter) från tilloppsbäckar till Vättern med insjövandrande öring är medelstorleken för 0+ i september ca 7 cm och för 1+ vid samma tid ca 14 cm.

Liten migrationskostnad

Om en individ skall vandra eller inte beror på en avvägning mellan risken med migrationen och dess nytta. För en öringunge med snabb tillväxt, och som därmed riskerar att växa ur sitt habitat innan den blir könsmogen, kan migration vara lönsam (Näslund m.fl. 1998, Hendry m.fl. 2004). Riskerna med att vandra är att energikostnaden är större än energivinsten, och att predationsrisken är för stor.

Ett mått på energikostnaden är höjdskillnaden mellan uppväxtområde och födoområde (Bohlin m.fl. 2001). Det kan antas att höjdskillnader i storleksordningen tiotals meter har liten effekt. Generellt tycks även längden strömmande vattendrag att vandra igenom ha liten betydelse i intervallet upp till 50 km (Degerman m.fl. 2009). Det är dock väl belagt hur sjöar och dammar ger stora förluster av utvandrande havsöringsmolt på grund av predation från gös och gädda (op. cit., Jepsen m.fl. 1998, 2000, Olsson m.fl. 2001, Aarestrup & Koed 2003).

Till migrationskostnaden kan även föras dödlighet för den unga fisken som så kallad postmolt. Dödligheten är starkt storleksberoende och predationen från andra öringar bör vara ringa när väl 30 cm storlek nåtts (jämför Sandlund & Naesje 1992). Det torde således vara viktigt att snabbt gå över till att bli fiskätande. Därför är det rimligt att anta att årsklasstyrkan av postmolt gynnas år med god rekrytering av bytesfiskar som nors och siklöja.

Hög tillväxt i sjön

Den troligen viktigaste faktorn för en god tillväxt i större oligotrofa sydsvenska sjöar, som oftast har ett bra temperaturklimat, är tillgång på lämplig bytesfisk. Insjööring – och lax – kan äta en mångfald arter, även litorala arter som abborre och mört, men de storvuxna bestånden verkar övervägande utnyttja siklöja och nors som bytesfiskar (Hammar & Degerman 2009). Generellt verkar därför storvuxna insjööringbestånd inte förekomma i sjöar under 500 hektar (Degerman m.fl. 2001).

Lång och krävande återvandring

Världens största öring finns i Kaspiska havet och vandrar upp i floden Kura, som strömmar från Kaukasus. Öringen i Kura stiger på vintern och vandrar över 50 mil i vattendraget innan den når lekplatserna påföljande höst (Berg 1959). För att växa sig stor och fet nog för att orka, 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 återvände vid en storlek av 80–90 cm (pers. komm. Ryzard Bartel). De som stannade fyra år var meterlånga. Sambandet med att lång vandring kräver stora fiskar (L'Abée-Lund 1991) gäller även för lax (Fleming 1996).

Lågt fisketryck

Lågt fisketryck medger att fisk kan återkomma för lek upprepade gånger, om fiskedödligheten medger en större chans

att överleva under flera år. Normalt avtar tillväxten i längd, men viktmässigt kan en betydande ökning ske med ålder.

Kan laxen ersätta en storöringstam?

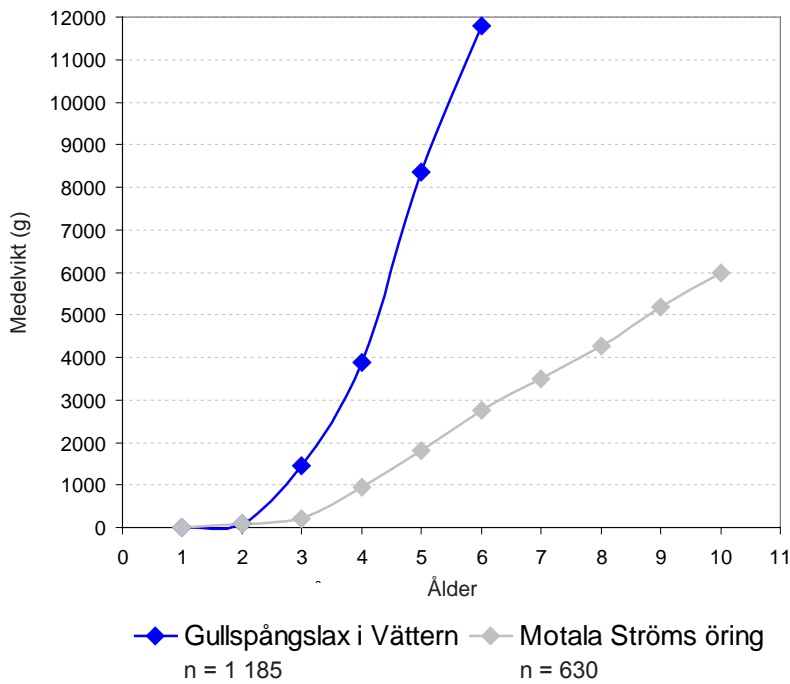
Om vi bortser från den förlust av biologisk mångfald som sker om en ursprunglig art går förlorad och ersätts med en främmande art, framgår det ovan att insjölox och storöring har flera likheter, från uppväxt i vattendrag, till smoltutvandring, födoval i både vattendrag och insjön, samt till en del i habitatutnyttjandet. Laxen uppträder dock i sjöar mer centralt och ytnära än öringen vilket innebär att laxen fyller en delvis annan roll i ekosystemet än öring. En skillnad ligger i att laxen har en betydligt högre tillväxt, kanske en effekt av att den äter pelagisk fisk i sjön medan öringen även äter olika bottendjur. Lika många smolt av lax och öring ger alltså en skillnad i den mängd födofisk som konsumeras och det utbyte man kan få av utsättningar.

Storöringen i Motala ström

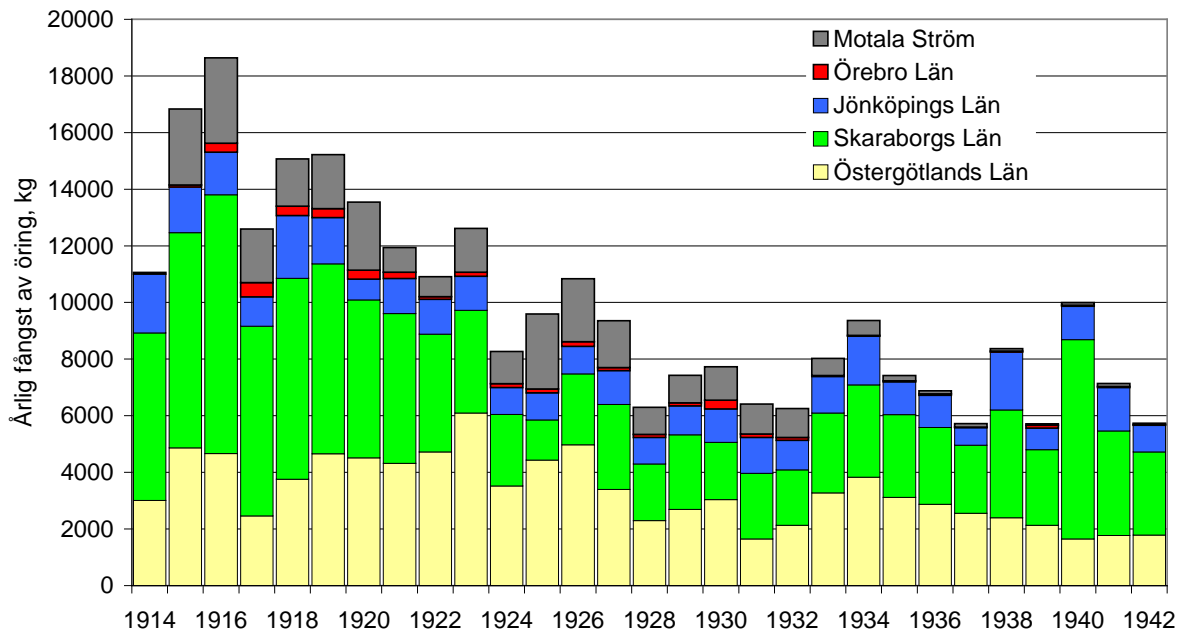
Motala ström och Vättern erbjöd alla de förutsättningar som krävs för att nå extremt storvuxna öringar. Snabb tillväxt för ungarna i Vätterns utlopp, låg migrationskostnad för smolt tack vare kort väg, goda syreförhållanden och få predatorer i sjön. Det finns många riktigt stora öringar fångade. Rekordet är ett exemplar på 23 kg (Osian Olofsson 1963). Den 12 september 1925 fångades i södra Motalaviken ett exemplar på 19 kg (Svensk Fiskeritidskrift nr 26, 1925). Medelvikten på leköringen pendlade mellan 2,7–4,5 kg (Arvidsson 1935). Detta talar för att de största fiskarna lekt flera gånger. Enligt Alms (1929) åldersanalyser och tillbakaräkning på fjäll nådde storöringen i Vättern efter 10 år en längd av 845 mm och en vikt på 6 000 gram (Figur 7). Data från Alms undersökningar (Motala-

strömöringen) samt Fiskeriverkets fiskmärkningsdatabas (Gullspångslax) visar tydligt att laxen växer betydligt snabbare i Vättern idag än vad öringen gjorde förr (Figur 7).

Beskattningen av öringen skedde under hundratals år i huvudsak i lekområdet (Degerman 2010). Successivt utvecklades ett sjöfiske från 1880-talet. Arvidsson (1935) menade att fisket efter öring varit intensivt i sjön sedan utterfisket börjat och speciellt efter det att motorbåtar introducerats. Av 101 återfångster av märkta öringar utsatta åren 1917-1932 hade 98 fångats vid utterfiske. Från dessa märkningar såg man också att unga öringar spred sig över hela sjön, medan större öringar som lekt uppehöll sig i den norra delen av Vättern. Arvidsson (1935) ansåg att detta var för att



Figur 7. Tillväxt i vikt per år för öringen från Motala ström (Alm 1929) och Gullspångslax utsatt som 2-årig smolt enligt Fiskeriverkets fiskmärkningsdatabas. Från Hammar & Degerman 2009.



Figur 8. Årliga rapporterade fångster av storöring i Vättern och Motala ström 1914-1942. Från Hammar & Degerman 2009.

det där förekom mer siklöja, nors och spigg.

Alm (1929) menade generellt att siklöja dominerade den vuxna storöringens födoval, men att även nors och sik förekom i magarna. Thorsten Ekman (1903) ansåg att siklöjan var huvudföda för både storöring och röding. Det saknas dock detaljerad dokumentation om den forna storöringens födoval som vuxen.

År 1919 kunde den utloppslekande vätteröringen inte längre nå alla sina lekplatser i Motala ström på grund av att Motala kraftverk stod färdigt. En vattendragssträcka med en fallhöjd på 15 m nedströms Sveriges näst största sjö byggdes

bort. Under åren 1915-1918 var fångsterna av denna öringstam i medeltal 15,6 ton (Alm 1929). Samtidigt fångades i medeltal 1 685 kg öring från Vätterns inloppsbäckar (perioden 1906-1923). Därefter sjönk fångsten av Motala ströms öring successivt och uppgick till 5 ton 1928 när sjön slutligt reglerades och alla lekområden försvann. Den stora öringen försvann dock endast sakta ur fisket (Figur 8). Det är dock rimligt att alla stora vätteröringar kallades Motalaströmöring och att vissa av dessa stora öringar var enstaka exemplar från andra vattendrag.



5. Förutsättningar för utplantering av lax

Det pelagiska fisksamhället

En förutsättning för laxens goda tillväxt i Vättern är tillgången på pelagisk bytesfisk. Det pelagiska fiskbeståndet har följts i Vättern med ekoräkning, trålning och åldersanalyser sedan 1988, årligen sedan 1992. Provtagningarna genomförs normalt i augusti-september. I pelagialzonen dominerar nors, siklöja, storspigg och i mindre omfattning småvuxna djurplanktonätande sikar.

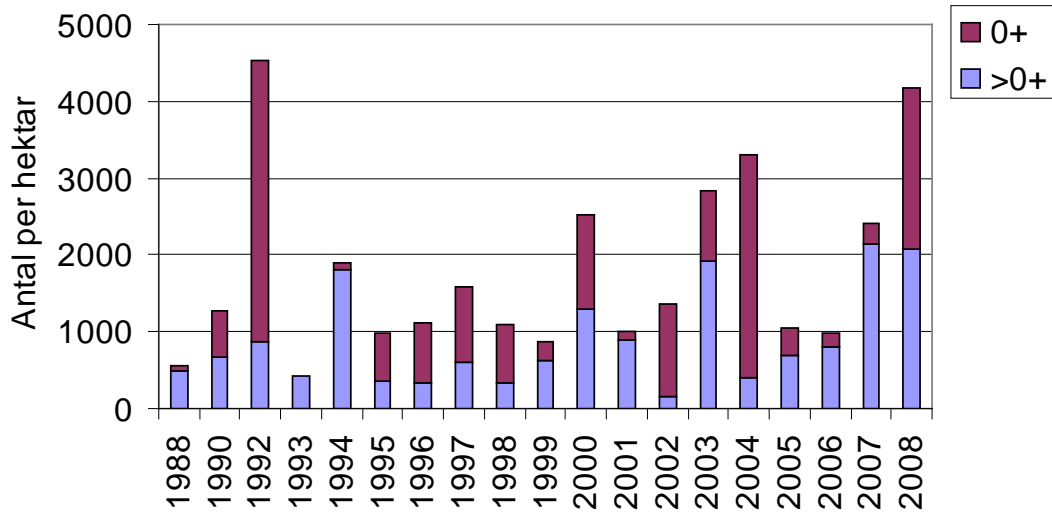
Tidigare fångades siklöja och sik i betydande omfattning i det kommersiella fisket, men sedan signalkräftan kommit att dominera nyttjas sik och siklöja endast till liten del i fisket. Framför allt siklöja, men även i viss mån nors uppvisar beståndsfuktuationer beroende på produktion av starka årsklasser vissa år. Åren 1992, 2000 och 2004 producerades starka årsklasser av siklöja, där 1992 var ett rekordår för såväl siklöja som nors. Det är värt att notera att tätheterna av både nors och siklöja var relativt låga 1988 och 1990 (information från 1989 och 1991 saknas). Även 1996 fanns det årsungar av siklöja i Vättern, men serien av siklöjerekrytering vart fjärde år i sjön sedan åtminstone 1992 bröts 2008, då ytterst få siklöjor fångades i trålprover. Den relativt stora mängden årsungar av siklöja i rödingmagar från 2008 antyder dock att det även 2008 föddes en rik årsklass av siklöja (J. Hammar opubl. inform.). Årsklasser av nors uppvisar inte något lika tydligt mönster. De är jämnare fördelade över tid även om särskilt starka årsklasser av nors producerades år 1992, 2004 och 2008 (Figur 9).

Mellan provtagningar kan variationen av fisk tyckas förvånansvärt stor. En förklaring är naturligt kraftiga fluktuationer i bestånden, vilka beror på popu-

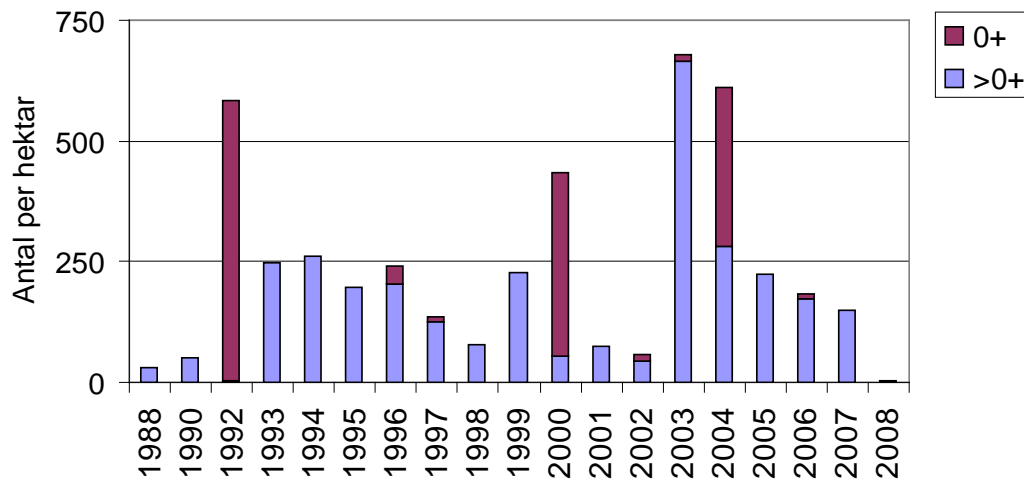
lationsdynamik. Kraftiga variationer hos siklöjepopulationer är bland annat en följd av att födoresursen till största delen består av djurplankton för alla storleksklasser (Hamrin & Persson 1986, Helminen m.fl. 1997). För siklöja beror storleken på årsklasser även på om isen ligger eller ej under vintern samt temperaturutveckling och därmed födoproduktion straxt efter kläckning (Karjalainen m. fl. 2000, Nyberg m.fl. 2001, Marjomäki m.fl. 2004). Nors har föreslagits ha en större möjlighet att anpassa rekrytering till varierande temperaturförhållanden eftersom den är vårlekande, till skillnad från den höstlekande siklöjan vars yngel kläcks tidigt på våren ungefär då norsen leker (Nyberg m.fl. 2001). Goda årsklasser av nors förefaller att sammanfalla med säsonger med varm vår och försommar (Krause & Palm 2008).

Ekoräkning och tråldata visar att nors förekommer ytligare och jämnare fördelat i djupled jämfört med siklöja, som mer återfinns på djupare vatten. Fångsterna varierade mellan år och mellan olika delar av sjön under 2006 och 2007 (Figur 10). Trålproverna från 2006 visade att de minsta siklöjorna var koncentrerade till norra delen av sjön. Nors var då tämligen jämt fördelad mellan olika djup och olika delar av sjön. År 2007 då tätheten av nors var hög, ansamlades stora mängder nors på djup >20 m. Storspigg var koncentrerad till ytan, framför allt i centrala Vättern, men i södra Vättern fångades en hel del spigg på större djup (Figur 10). Det finns emellertid en misstanke om att trålen på väg upp från större djup kan ha dragits genom ytliga spiggstim.

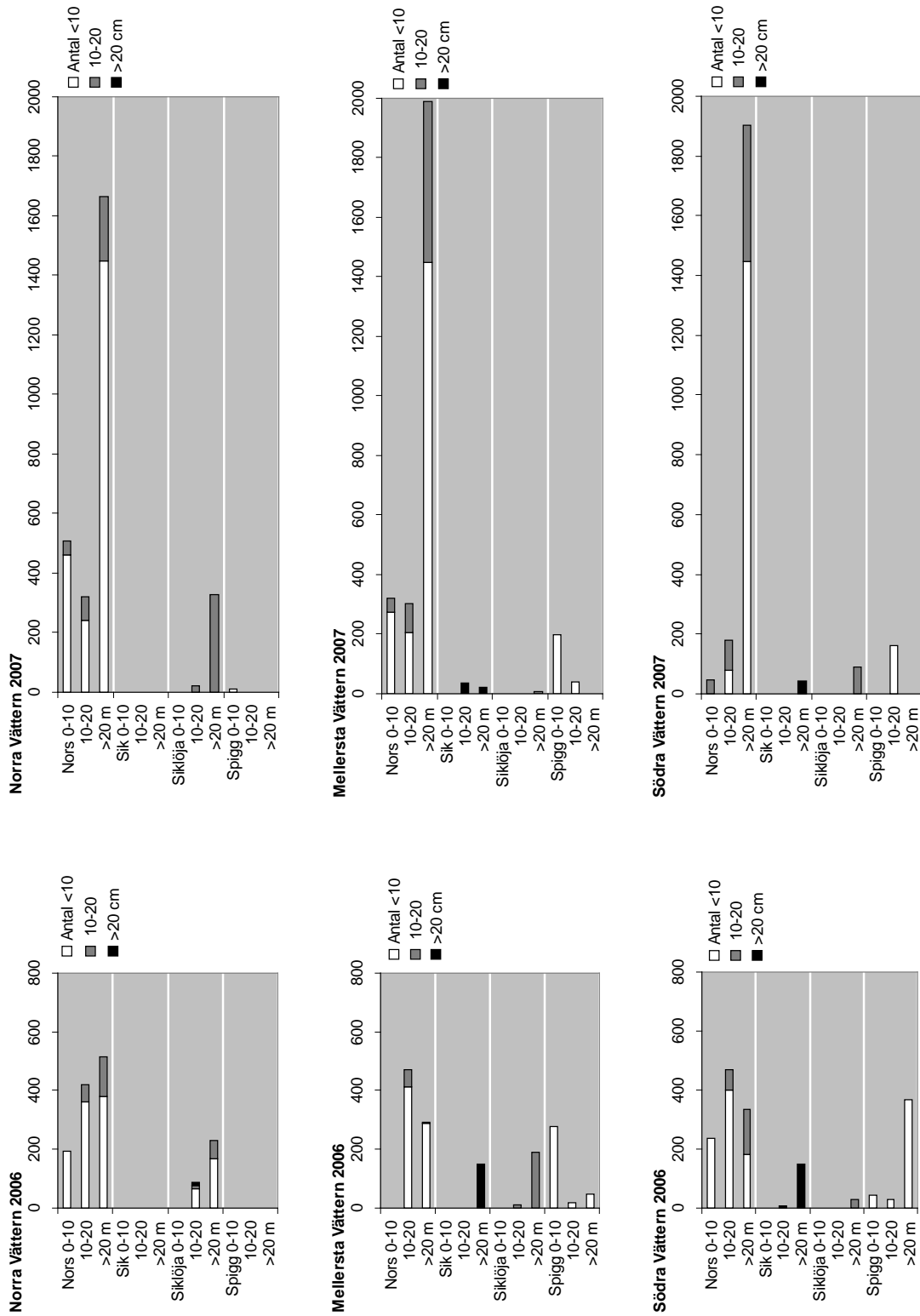
Nors



Siklöja



Figur 9. Antal nors respektive siklöja per hektar i Vättern uppskattat genom ekoräkning och trålning. Fångsten av arterna har delats upp på årsungar (0+) och äldre fisk (>0+).



Figur 10. Antal individer per hektar av pelagiska arter från ekoräkning i Vättern, exempel från år 2006 och 2007. Ekona är översatta till arter genom trälprover, samt uppdelade på olika djupzoner och olika fiskstorlek.

Pelagisk fisk som bytesfisk åt lax

Frågan har ställts huruvida lax betade ner bestånden av mindre fisk i pelagialzonen i högre grad under perioden 1988-1996, då en högre mängd smolt sattes ut årligen (se avsnitt 6). Av data att döma är det rimligt att misstänka att den relativt låga tätheten av fiskar <10 cm under perioden 1995-1999 kan bero på ett ökat predationstryck, på grund av en successiv ökning av fiskätande lax genom utsättningarna (Figur 11). Men den extraordinärt stora årsklassen av siklöja från 1992 kan också förklara en lägre nyrekrytering av nors och siklöja på grund av inomartskonkurrens hos siklöjan under perioden (Figur 9). Övriga pelagiska fiskarter består till stor del av storspigg, där ett stort antal förekom exempelvis 2004 (Figur 12). En hypotes är att laxen som ofta födosöker relativt ytligt äter mycket storspigg. Denna hypotes stöds möjligen av relativt låga tätheter av "övrig fisk" (en kategori som huvudsakligen består av storspigg) under år då laxtätheterna var höga (Figur 12), även om det inte går att utesluta andra samband som lett till variationer i täthet av storspigg.



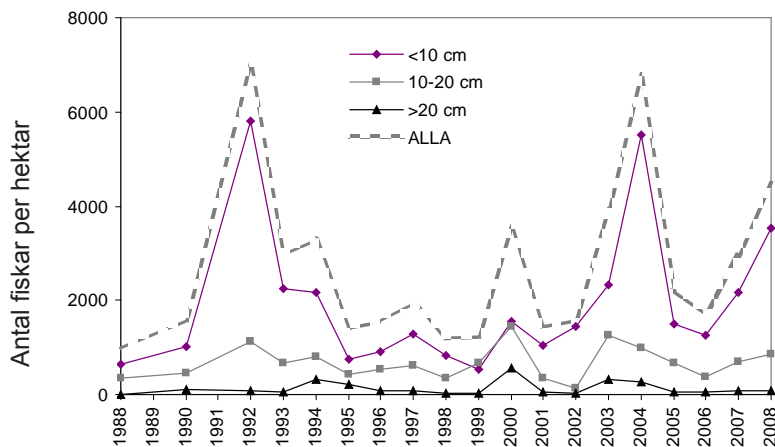
Nors. Foto: Johan Hammar.

Varför lax istället för öring?

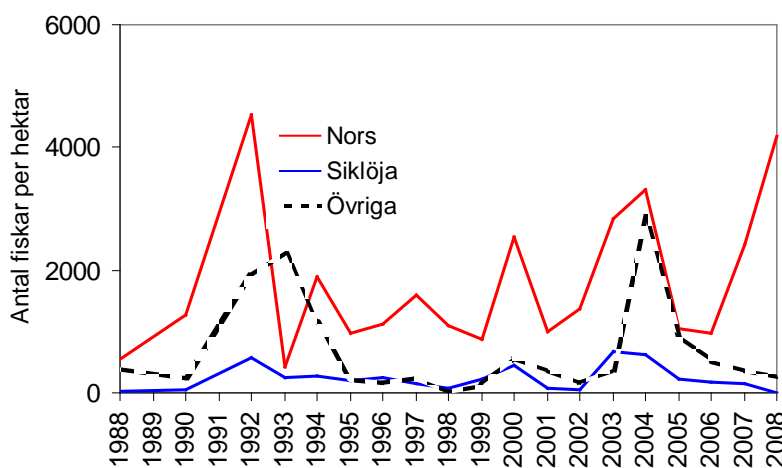
Laxutsättningarna var ett försök att kompensera förlusten av den storvuxna öringen från Motala ström när sjön reglerades. De ursprungliga tillstånden rörande regleringen av Vättern och kraftverket i Motala år 1918 tog ringa hänsyn till fisket. Man beslöt dock att verksamhetsutövaren skulle leverera "avelslax" eller befruktad rom av "Vätterlax", 300 000 till 1 miljon om året. Med Vätterlax avsågs storvuxen insjööring från Vättern. År 1967 ändrades detta i vattendom till en årlig avgift på 26 264 kr "för fiskets främjande vad beträffar laxartade fiskar i Vättern". Här öppnade man således för andra arter, eftersom laxutsättningarna redan börjat. Enligt nyprövningen av

vattendomen 1980 ålades slutligen Motala kraftverk att årligen "utgiva dels ett belopp om 90 000 kronor att användas till fiskets främjande i Vättern i vad det avser öring eller annan laxartad fisk, dels ett belopp om 10 000 för utsättning av ål i Vättern samt nedströms i Motala ström och kustområdet".

Fångsterna av storöring var 15,6 ton åren 1915-1918. Ett bortfall av 9 ton öring skulle kompenseras efter utbyggnaden av Motala ström. Man försökte länge med olika utsättningar av öringyngel i "samtliga lämpliga" Vätterbäckar med öring odlad i Borens hult. Ungefär 1958-1960 insåg man att detta inte gav det förväntade resultatet.



Figur 11. Täthet av fisk i Vättern från ekoräkning och träldata, uppdelade på olika storleksklasser. Värdena är medelvärden från norra, mellersta och södra delen av sjön.



Figur 12. Täthet av fisk i Vättern från ekoräkning och träldata, uppdelade på nors, siklöja och övriga arter. Värdena är medelvärden från norra, mellersta och södra delen av sjön.

Yngelutsättningarna skedde ju i vattendrag som inte hade Motala ströms förutsättningar för att skapa stor öring. Tillrinnande vattendrag med potential för storvuxen insjööring hade stängts av (till exempel Forsviksåån) eller var vid denna tid kraftigt nedsmutsade (exempelvis Tabergsåån).

Öringutsättningarna i biflödena blev efterhand allt mer ifrågasatta, dels för att de gav dåligt resultat, dels för att man började diskutera de genetiska effekterna. Det fanns möjlighet att sätta ut snabbväxande Gullspångsöring från odlingar som fanns

runt Vänern. Effekten av detta på eventuell inblandning i öringbestånden i Vätterns tilllopp ingav farhågor. Under 1960-talet provades därför utsättningar av nordamerikanska fiskarter och hybrider.

Amerikansk regnbåge sattes ut i Vättern 1964, samt under perioden 1967-1973 (10 000 ungar per år). Regnbågsungar påträffades vid ett tillfälle på 1970-talet i Röttleån och dessa bedömdes vara resultatet av naturlig reproduktion. Misstankar har även funnits om enstaka framgångsrika lekar i Domneån (pers. komm. Bo Essvik).

Regnbåge sätts inte längre ut i Vättern, men fångas där ibland som ett resultat av utsättningar i intilliggande vatten. Fångsterna varierar kring några hundra kilo, men uppgick vid tiden för utsättningarna till 1–2 ton. Under 1960-talet experimenterades med utsättningar av indianlax, laxing (korsning av lax och öring) och splejk (korsning mellan kanadaröding och bäckröding). Inga av dessa utsättningar gav nämnvärda återfångster.

Därmed återstod att prova den snabbväxande vänerlaxen. Försöksutsättningar av laxyngel hade genomförts utan resultat

redan 1897 respektive 1910 i norra Vättern, totalt 20 000 yngel (Alm 1920). Den första kända utsättningen av stora laxungar i Vättern skedde av misstag 1939 då 1500 tvååriga laxar på väg från dammar i Almnäs vid Vättern till odlingen i Gullspång kom ut. På grund av haveri tvingades man släppa ut laxungarna i Vättern (Anonym 1939). När en del av dessa laxar återfångades såg man att de haft en exceptionell tillväxt. Förslag kom därför år 1945 från binärings- och yrkesfiskare att mer vänerlax borde planteras ut.

Kan laxen reproducera sig i Vättern?

Det anses inte finnas någon risk för att laxen skall kunna etablera sig i de små tillflödena till Vättern eftersom lax normalt reproducerar sig i betydligt större vattendrag. Trots en relativt omfattande övervakning har ännu inget resultat av laxlek kunnat konstateras i vattendragen. Lekande lax fångades dock vid ett tillfälle i Hornån på 1970-talet. En nyligen utsatt smolt på 205 mm hade också vid ett tillfälle (1995-10-04) förrirat sig upp i Hökesåns nedersta del. Per Sjöstrand fångade den vid elfiske och skrev på elfiskeprotokollet "Laxen blank, det vill säga uppvandrad från Vättern".

I de små vattendragen är öringen, som är aggressivare, alltför dominant för att laxen skall kunna etablera sig (jämför Kalleberg 1958). Generellt anges att öring är dominant i vattendrag smalare än 6 m (Milner m.fl. 2006). Det avgörande för laxungarna är att hitta ett eget habitat med hög vattenhastighet där inte öring, eller andra arter, kan etablera sig. Laxen är ju extremt anpassad för stark vattenström genom sin kroppsform och stora bröstfenor.

Man kan grovt särskilja på vattendrag som har dominerande laxpopulationer från dem som är mer typiska öringvattendrag utgående från medelvattenföringen (eller alternativt den korrelerade avrinningsom-

rådesstorleken) och vattendragets lutning. Dessa två variabler tillsammans bestämmer ju vattenhastigheten. För vattendrag på svenska västkusten har Degerman m.fl. (1999) funnit att:

Nödvändig lutning (%) för lax =
Medel $Q^{-0.5795} \cdot 0,4468$

($r^2 = 0,96$; $p < 0,001$; $n = 23$)

Om vi antar att västkustdata kan gälla även för Vätterns omgivning skulle detta innebära att det krävs en lutning på 0,3 % i ett vattendrag med en medelvattenföring på 2 m³/s. Denna lutning finns i många av vattendragen runt Vättern, som är ganska branta. Dock är det egentligen endast ett vatten som har så stor vattenföring, lämpliga habitat och kan nås av lax, nämligen den tidigare nedsmutsade Tabergså (Tabell 7). De två vattendrag där lax observerats, Hornån och Hökesån, är alldeles för små för att hysa en laxpopulation (Tabell 7).

Under extremår har dock utsatt Gullspångslax lekt och fått avkomma i mindre vattendrag i Värmland. Hösten år 2000 var det en osedvanlig höstflod. Det var rejäl fart på vattnet även i normalt små vatten. Kring sjöarna med laxutsättningar (Glafs fjorden, Östersjön (vid Storfors) samt

Kymmen) påträffades laxungar vid elfiske under ett till två år. Lyckad laxlek hade alltså förekommit i vattendrag som hade ett avrinningsområde under 100 km² och troligen en medelbredd under 6 m. Även år 2009 har det rapporterats att lax förekommit i mindre biflöden i Värmland (Mikael Hedensskog pers. medd.).

Någon avkomma av lax som producerats av lek har dock inte påträffats i Vättern trots utsättningar i över 50 år. Det bedöms vara liten risk att ett självreproducerande bestånd kan etableras vid rådande avrinningsförhållanden. Om vattenföringen ökar som förutspås vid ett varmare och regnigare klimat kan möjligen en viss risk finnas.

Tabell 7. Vätterns största tillflöden, deras medelvattenföring (MQ i m³/s) samt avrinningsområdets areal (km²), samt motsvarande för Hökesån och Hornån där blank lax respektive lekande lax påträffats.

Vattendrag	Areal	MQ	Anmärkning
Edsån (Göta kanal)	908	6,4	Vandringshinder
Huskvarnaån	664	5,7	Nolltappning, endast Lillån tillgänglig
Mjölnaån	417	2,2	Få lämpliga habitat
Tabergså	245	2,3	
Röttleån (hela)	230	1,6	Stor del av vattenflödet bortlett
Hökesån	69	<0,5	
Hornån	29	<0,5	



Knipån, en av åarna som mynnar i Vättern. Foto: Erik Degerman.

6. Utsättningsmängder och byteskonsumtion

Utsättningsmängder och utbyte

Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium genomförde år 1959 en utsättning av lax i Vättern. År 1964 utsattes ytterligare 300 2-åriga Gullspångslaxar. Därefter skedde enstaka utsättningar. Från 1971 har utsättningar skett varje år (Figur 13). Perioden 1975-1980 var mängderna kring 15 000 smolt per år, därefter steg de sakta upp mot 24 000 år 1987. Perioden 1988-2000 uppgick utsättningsmängden till ca 40 000 smolt årligen och från år 2004 ca 20 000 smolt årligen. Dock ökade utsättningsmängderna åter år 2009 när dels 20 000 tvååriga smolt sattes ut på försommaren och dessutom 9 000 ettåriga smolt på hösten. De senare var en tidigareläggning av de fiskar som planerades sättas ut våren 2010 för att se om höstutsättningar kan ge bättre resultat än konventionella vårutsättningar.

Initialt gjordes försök med olika laxstammar, men efterhand kom uteslutande Gullspångslax att användas. Utsättningarna har i princip genomförts som vårutsättningar med tvåårig laxsmolt, men under många år provades även höstutsättningar av ettåriga ungar (så kallade tvåsomriga, 1+). Utsättningarna med tvåårig smolt har i huvudsak skett under senare hälften av maj till mitten av juni och utsättningar med ettåriga (1+) ungar har skett från mitten av september till första hälften av oktober.

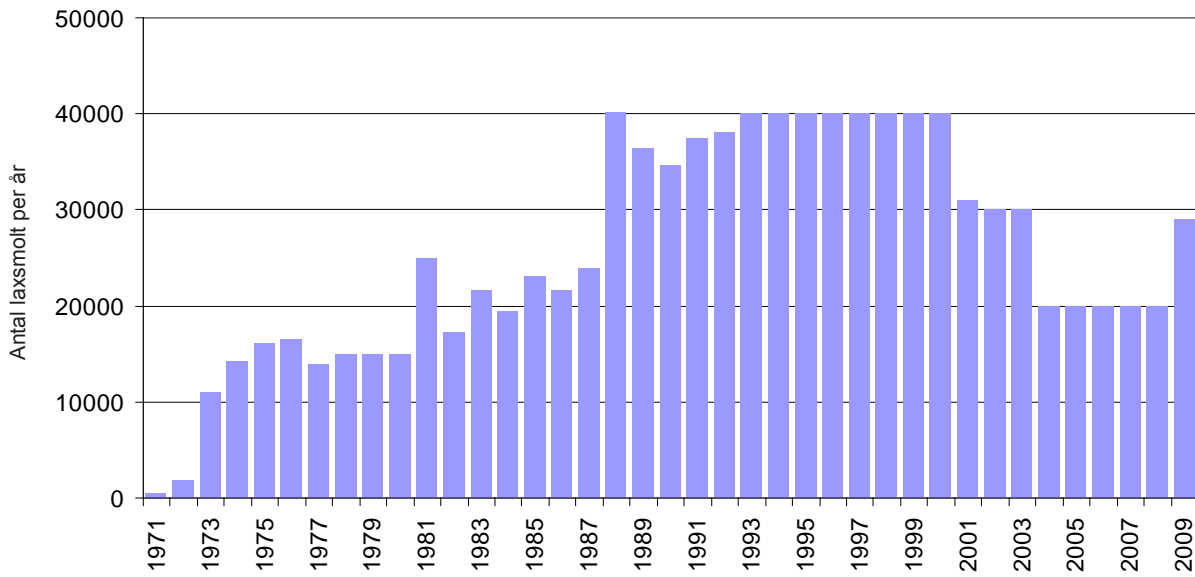
Sedan 1965 har delar av utsättningsmaterial märkts med så kallade Carlinmärken i större omfattning. Westerberg (1993) genomförde en omfattande analys av märkningsresultaten från åren 1965-1991. Han konstaterade att utbytet per 1 000 märkta smolt i medeltal varit 563 kg. Enligt fiskeristatistiken borde utbytet ha varit 650 kg. Skillnaden kunde eventuellt vara en effekt

av överdödighet på grund av märkningen, märkesförlust samt underlåtenhet att inrapportera märken. Westerberg (1993) visade också att utbytet av Gullspångslax var betydligt större än för andra stammar, främst genom Gullspångslaxens snabba tillväxt (se även Elvingson 1990)

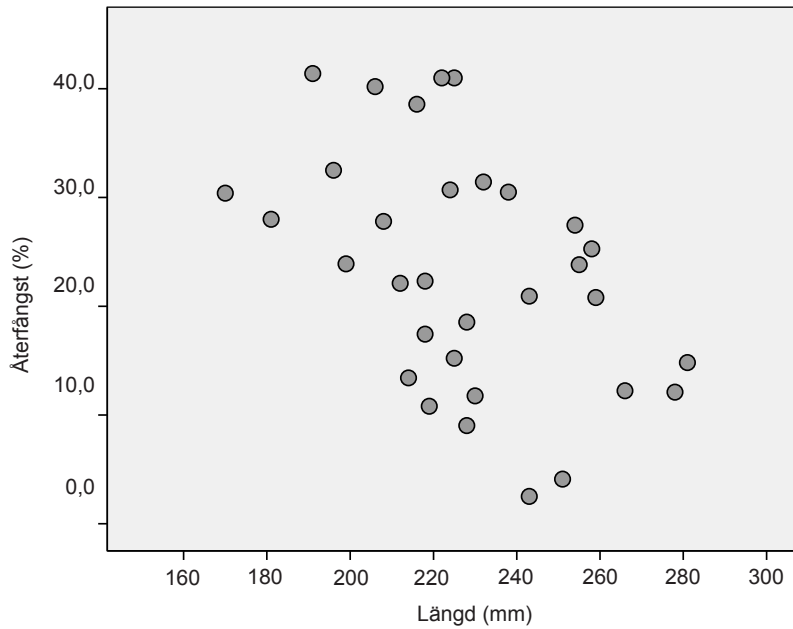
Återfångstmönstret skilde betydligt mellan utsättningar av tvååriga smolt (våren) och utsättningar av ettåriga ungar (hösten). Smolten började återfångas redan under utsättningsåret, medan de höstutsatta ungarna inte återfångades förrän ett år senare. Tre år efter utsättning hade huvuddelen (>94 %) av alla återfångster gjorts. Skillnaden i fångstutbytet mellan vår- och höstutsättningar var ringa. För samtliga utsättningar gav ettåriga ungar (1+) en medelåterfångst på 16,6 % respektive 467 kg per 1 000 utsatta ungar och tvååriga smolt gav 20,6 % respektive 547 kg. Skillnaden var inte signifikant på grund av stora variationer i utbytet mellan åren.

Historiskt sett har utbytet av alla stammar av lax i Vättern som mest varit drygt 1 800 kg lax per 1 000 utsatta tvååriga smolt. Dessa återfångster har dock sjunkit och perioden 1992-2000, då 40 000 laxungar sattes ut, hade återfångsten minskat till 490 kg/1000 utsatta ungar. Trots det minskade utbytet har återfångsterna genomgående varit högre än i Väneren (Petersson m.fl. 2009).

Sers m.fl. (2009) utvärderade utsättningarna gjorda 1982-2002. Slutsatsen var att allt större smolt samt problem med kvaliteten på ungarna vissa år orsakade ett sämre utbyte under perioden 1997-2002 (Figur 14). Sers m.fl. (2009) konstaterade även att laxen växte signifikant sämre vid



Figur 13. Antal smolt av lax som satts ut i Vättern åren 1971-2009.

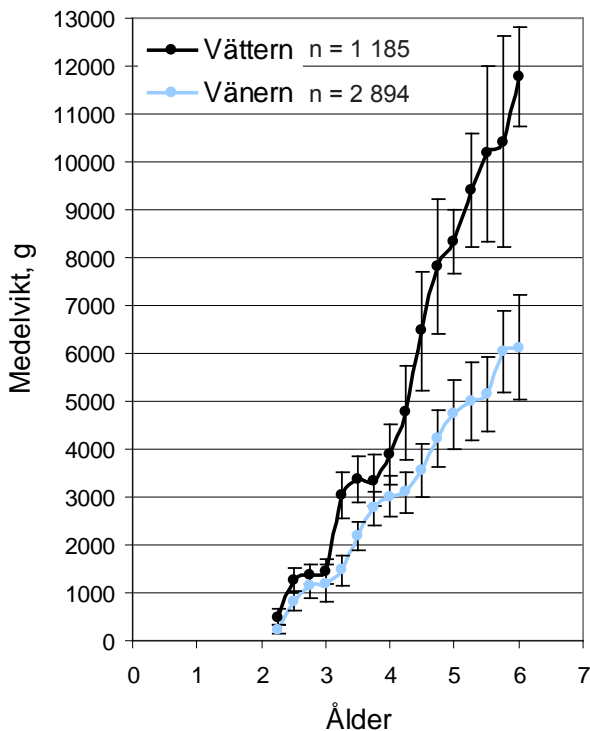


Figur 14. Andel (%) återfångade laxar avsatt mot medelstorleken på smolten (x-axel, tvååriga laxungar) i respektive utsättning. Från Sers m.fl. (2009).

høga utsättningsmängder (40 000 smolt/år) än vid lägre (20 000 smolt/år), men skillnaden var då relativt ringa (8 % i vikt). Studien visade att smoltlängd och utsättningsmängder av smolt kunde förklara 45 % av variationen i fångstutfallet (kg återfångst/1 000 utsatta ungar). Detta tolkas som att smoltkvaliteten och födotillgången bör vara de avgörande faktorerna. Høga utsättningsmängder av lax orsakade ökad konkurrens om födan och gav sämre utbyte, samt dessutom sämre kondition hos laxen (Sers m.fl. 2009, Petersson m.fl. 2009).

Hammar och Degerman (2009) jämförde Gullspångslaxens tillväxt, födoval och habitatval i Vänern respektive Vättern, där

laxen är inplanterad. Ett tydligt resultat var att laxen växte betydligt snabbare i Vättern (Figur 15). Efter två år i sjön vägde Vätterlaxen 3,9 kg mot Vänarlaxens 3 kg (30 % mer). Efter fyra år i sjön var Vätterlaxen dubbelt så tung. Det är rimligt att Vättern erbjöd ett dukat bord i början av laxutsättningarna. Efterhand har tillväxten försämrats, men är alltjämt signifikant högre än i Vänern (Sers m.fl. 2009). Födovallet skilde däremot inte mycket mellan sjöarna, siklöjan var huvudfödan för större lax, men även nors och storspigg var viktiga. Storspigg var dock vanligare i magarna i Vättern (Hammar & Degerman 2009).



Figur 15. Vikt (g) vid återfångst av märkt utsatt tvåårig smolt av Gullspångslax i Vänern och Vättern 1982-2004. Från Hammar och Degerman 2009.

Jämförelse av utsättningsmängder

De exempel på system där för miljön nya arter av fisk sätts ut kan oftast definieras som experiment med det primära syftet att skapa möjligheter till ett lukrativt fiske på den insatta arten. Ofta görs utsättningar i system som kan klassificeras som kraftigt påverkade av fiske och annan miljöpåverkan, till exempel Östersjön och de stora sjöarna i Nordamerika. Därför är det svårt att visa fram jämförbara exempel på naturliga system där utsättningar fungerar bra. Likaså är det svårt att hitta riktlinjer för utsättningsmängder av fiskätande fisk som utgör goda exempel eller är tillämpbara för experimentet med lax i Vättern. Under åren 2004-2008 planterades det ut årligen 0,1 laxindivider per hektar i Vättern, att jämföra med riktlinjer för Nordamerika på exempelvis 0,3 individer per hektar och år av öringabborre (largemouth bass, *Micropterus salmoides*) eller 10–20 årsungar av öring respektive kanadaröding (lake trout, *Salvelinus namaycush*) per hektar och år, vilket torde gälla för mindre sjöar (Ministry of Natural Resources (Ontario).

2002), Wiley 2006). För kanadaröding syftar ytangivelsen på arean under 15–30 m djup. I flera fall har stora utsättningsmängder minskats efter hand beroende på att man befarade eller kunde konstatera att födore-surserna inte räckte till för de inplanterade predatorerna (Bronte m.fl. 2003, Dobiesz m.fl. 2005, Mills m.fl. 2003). I finska Paasivesi konstaterade Auvinen m.fl. (2004) att laxutsättningar under år med dålig rekrytering av siklöja på några dagar kunde slå ut årets årsklass av siklöja. Detta medförde att laxen skiftade till en diet av nors, vilket antogs påverka laxen negativt, då nors fanns på större djup med lägre temperatur (Auvinen m.fl. 2004). Vid jämförelser med tätheter av laxfisk som sätts ut i Östersjön och Lake Huron och med hänsyn till näringsnivå, så framstår de nuvarande utsättningsmängderna i antal av lax i Vättern som normalstora (Tabell 8). Om man dock tar hänsyn till överlevnad fram till fiskbar storlek så är mängderna i Vättern sannolikt inte lägre än för flertalet andra system eftersom lax i Vättern sätts ut som 2-årig.

Tabell 8. Exempel på vattensystem med utsättningar av laxfisk, där antal utsatta per area 2007 översatts till Vätterns area. Halterna av totalfosfor är ungefärliga. I Vättern och Paasivesi sätts lax ut som 2-årig smolt medan utsättningar i Östersjön avser 1-, 2- och 3-årig fisk, och i Nordamerika sätts merparten ut som "fingerlings" (vanligen årsungar). Källor: Fiskeriverket, ICES, Great Lakes Fish Stocking Database (2007), Auvinen m.fl. (2004).

Vatten	Art	Antal/år	Översatt till Vättern	Tot-P (µg/l)
Vättern	Lax (<i>Salmo salar</i>)	20 000	20 000	4–6
Vänern	Lax + öring (<i>Salmo trutta</i>)	210 000	70 000	8
Östersjön	Lax	6,5 milj.	32 000	20
Östersjön	Havsöring	3,9 milj.	19 000	20
Paasivesi (Pielisjoki)	Lax	18 000 (100 000)	315 500	6–16
Lake Ontario	Kanadaröding (<i>Salvelinus namaycush</i>)	453 000	44 000	5–6
Lake Huron	Kanadaröding	1,5 milj.	14 700	2–7
Lake Huron	Kungslax (<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>)	1,4 milj.	13 700	2–7
Lake Superior	Kungslax	684 000	15 700	2–7
Lake Superior	Kanadaröding	663 000	15 200	2–7

Förväntad avkastning utifrån näringsnivå

Nordqvist (1918) konstaterade att grunda, små, kalkrika respektive grumliga sjöar hade högre fiskavkastning per hektar jämfört med djupa, stora, kalkfattiga respektive klara sjöar. Många undersökningar saknar information om egentlig fiskproduktion och man använder i stället fångstuttag som mått på avkastning. Nyman (1978) bedömde således den potentiella årliga avkastningen av konsumtionsfisk i Vättern att uppgå till 2,2 kg/ha. Denna uppskattning bör liksom många andra siffror på potentiell avkastning inte förväxlas med en uthållig avkastning.

I studier av olika fiskarters biomassa, produktion och uthållig avkastning i geografiskt spridda sjöar kvantifierades fiskproduktionen i samband med en serie olika variabler (Downing m.fl. 1990, Downing & Plante 1993). Slutsatsen av undersökning-

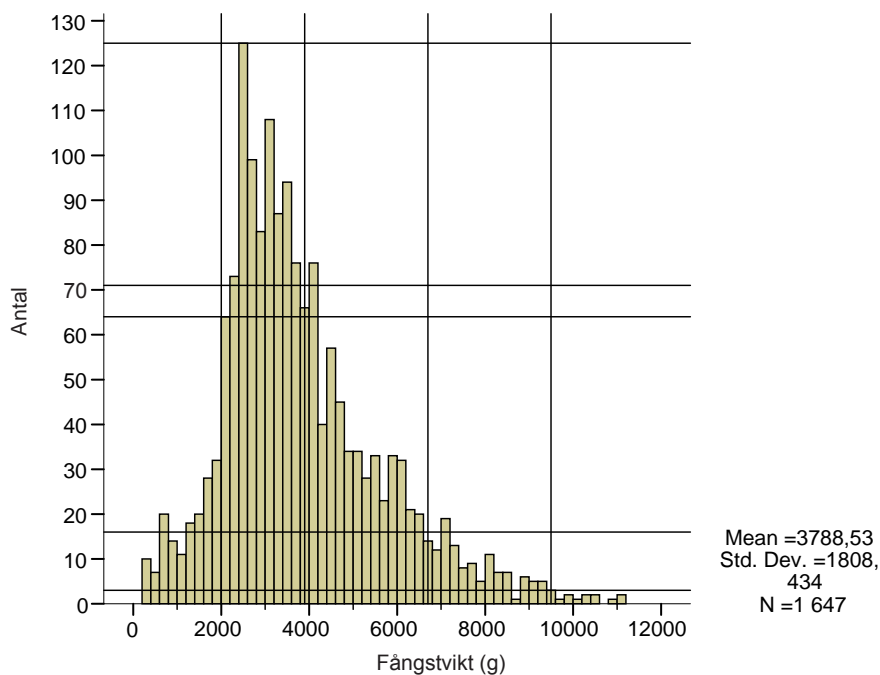
arna var att ett uthålligt fiske i näringsfattiga vatten ofta utgjorde endast 10 % av den årliga fiskproduktionen.

Med en totalfosforhalt på 6 µg/l idag bör fiskproduktionen enligt exempel (Downing m.fl. 1990, Downing & Plante 1993) vara ca 2 kg/ha och år, och 10 % årlig avkastning ca 0,2 kg/ha. Oligotrofiering inom vissa gränser minskar visserligen laxfiskars tillväxt. Förändringarna kan däremot antas förbättra leklokalerna, reproduktionsmöjligheterna och förhållandena på de djupa bottenarna på grund av mindre nedbrytning av alger etc., samt minska konkurrensen från fiskarter som är sämre anpassade till oligotrofa förhållanden. På lång sikt kan således oligotrofieringen antas förbättra miljön för bestånd av laxartade fiskar som till exempel röding och öring.

Hur mycket lax finns det i Vättern?

Följande utgör ett räkneexempel över uppskattad genomsnittlig mängd lax i Vättern. Under perioden 2004-2008 har det satts ut 20 000 laxsmolt varje år i Vättern. Minimimåttet för lax är 60 cm, vilket grovt sett motsvarar en vikt på två kilo. Ett frekvensdiagram över vikter på återfångad märkt lax i Vättern visar en topp vid ca 2,5 kg (Figur 16). Frekvensen av vikterna för fångade laxar minskar sedan (grovt sett exponentiellt) och planar ut vid 11 kg. En vikt på 11 kg skulle ungefär motsvara en lax fem år efter utsättning. Lax väger ca 2,1 kg ett år efter utsättning, två år efter utsättning ca 3,9 kg, efter tre år ca 6,7 kg och efter fyra år ca 9,5 kg (Sers m.fl. 2009). Detta innebär att flertalet laxar fångas redan efter 1-2 år, vissa som vuxit snabbt fångas redan under första året efter utsättning. Om hälften av de utsatta individerna,

det vill säga 10 000 laxar, överlever första året efter utsättning uppnår de en individvikt på ca 2,1 kg. Längdfördelningen över fångad lax visar att frekvensen laxar som väger 3,9 kg (motsvarar två år efter utsättning) är likstor med dem som väger 2,1 kg. Däremellan finns en topp på 2,5 kg, som bör vara laxar fångade drygt 1 år efter utsättning, alltså inom det intervall då majoriteten av laxarna fångas. I detta räkneexempel antas att hälften av de 10 000 laxarna som överlevde första året efter utsättning, alltså 5 000 st, mellan 1 och 2 år efter utsättning har fångats precis vid vikten 2,5 kg. Vid 2 år efter utsättning (3,9 kg) återstår då enligt histogrammet ca 28,4 % av de 10 000 laxarna som överlevde första året efter utsättning, alltså 2 840 st. Efter 3 år återstår likaledes 640 st, och efter 4 och 5 år 120 respektive 60 st (Tabell 9).



Figur 16. Histogram över vikt (g) av återfångade laxar i Vättern 1982-2002. Data från Fiskeriverkets fiskmärkningsdatabas.

Tabell 9. Siffror som med stöd från Figur 17, Fiskeriverkets fiskmärkningsdatabas och Sers m.fl. (2009) har använts för räkneexemplet att beräkna genomsnittlig biomassa av lax i Vättern.

startvikt	startantal	år efter utsättningen	Antal, årsmedel	årsmedelvikt	Totalvikt, årsmedel	fiskad vikt	differens	viktprop.	diff. antal	övrig mortalitet	antal återstår	vikt återst.
2 100	10 000	1-2	7 160	3 000	21 480 000		3 165 112	0,56	1 507	0,21	2 840	8 520 000
3 900	2 840	2-3	2 200	5 300	11 660 000		1 718 119	0,3	441	0,2	640	3 392 000
6 700	640	3-4	520	8 100	4 212 000		620 645	0,11	93	0,04	120	972 000
9 500	120	4-5	60	10 250	615 000		90 621	0,02	10	0,02	60	615 000
11 000	60	5-	30	11 500	345 000		50 836	0,01	5	0,08	30	345 000
Totalt	13 660		9 940		38 312 000	32 666 667	5 645 333		2 055	0,21		13 844 000

Om systemet för enkelhetens skull antas vara konstant, ska varje år ett visst antal laxar återstå från varje årsklass, alltså sådana som undgått både fiskemortalitet och naturlig mortalitet. Dessa antal respektive vikter finns längst till höger i Tabell 9. Om man antar att 10 000 utsatta laxar överlever det första året och att lax fångas proportionellt enligt biomassans fördelning i olika årsklasser, och att fångstbarheten inte annars varierar mellan år, kan man från histogrammet grovt uppskatta antalet till i genomsnitt över året ca $(10\,000 - 2\,840) + (2\,840 - 640) + (640 - 120) + (120 - 60)$ st, det vill säga 9 940, eller ganska nära 10 000 laxar över minimimåttet. Om man räknar om det till biomassa så blir tillgången grovt räknat 38,4 ton fiskätande lax per år, räknat enbart på lax över minimimåttet 60 cm. Den sammanlagda årliga fångsten av lax uppgick till 32,7 ton, varav fritidsfisket fångade 24,5 ton (Hjalte m.fl. 2003), under en period med utsättningsmängder på 30 000–40 000. Fångstmängderna vid de lägre utsättningsnivåerna och dessutom en lägre smoltkvalitet, som enligt uppgifter från länsfiskekonsulenter varit dålig under 2000-talet, är inte kända. Differensen mellan den uppskattade årliga biomassan över minimimått och den fiskade biomassan vid större utsättningsmängder var 5,7 ton. Om man tar hänsyn till storlek för de olika åldersklasserna över minimimåttet, skulle denna differens motsvara en sammanlagd naturlig mortalitet inklusive eventuell tillkommande, okänd mortalitet (naturlig mortalitet plus okänd fiskemortalitet) på i genomsnitt $M = 0,21$. Detta är i storleksordningen lika stort som gängse uppskattad naturlig mortalitet, vilken brukar skattas till $M = 0,2$. För stora laxar bör dock den naturliga mortaliteten vara lägre, men om man antar att fångsterna under 2000-talet varit under 30 ton blir den naturliga mortaliteten ännu högre. Detta indikerar en osäkerhet i skattningarna som möjligen kan korrigeras genom att beräkna biomassan av lax år för år i sjön. Då kommer dock underlaget i form av märkningsdata att spela stor roll vilket varit bristfälligt under de senaste åren. Dessutom saknas uppgifter om totalfångsterna olika år. För en övergripande analys av laxens effekter på sjöns

ekosystem antar vi dock att beräkningarna ovan ger en rättvisande storleksordning på laxbeståndet i mitten på 2000-talet.

Anta att en betydande del av de 20 000 nyutsatta smolten dör eller blir uppätta inom kort efter utsättning, så att 60 % återstår efter ett halvår (individvikt i genomsnitt 1 440 g), och 55 % efter tre kvarts år (individvikt i genomsnitt 1 940 g). Detta innebär ändå i genomsnitt att det årligen tillkommer uppskattningsvis ca 20 ton årligen insatt lax i sjön (årlig ungefärlig medelbiomassa på det som satts ut), bestående av individer under minimimått, men sannolikt fiskätande. Den sammanlagda mängden fiskätande lax i sjön kan med detta räkneexempel alltså uppskattas till närmare 58,3 ton i genomsnitt över året (så kallad "standing stock biomass"). Detta är mindre än den tidigare uppskattningen på 101 ton, som baserades på en årlig fångst av 37,9 ton samt antagandet att 1/3 av den befintliga biomassan fångades varje år (Dahl & Rosenqvist 2005). Räkneexemplet som presenteras här ger istället uppskattningen att 56 % av biomassan fångas varje år, 85 % om man endast räknar med lax från och med ett år efter utsättning. Med årliga utsättningar, den snabba tillväxten plus relativt högt fisketryck och därmed snabb omsättning av lax i Vättern förefaller detta någorlunda troligt. Enligt de gjorda uppskattningarna fiskas ca 7 900 laxar varje år, varav drygt 70 % redan under året mellan ett och två år efter utsättning.

Nettoproduktionen av laxbiomassa över minimimått (från och med ett år efter utsättning) kan med stöd av räkneexemplet räknas ut till ca 14,3 ton per år, med hänsyn tagen till naturlig dödlighet och fiske-dödlighet, enligt formeln:

$$P_{a,y} = (B_{a+1,y+1} - B_{a,y}) + B_{a,y} \cdot Z_{a,y} \cdot [1/(G_{a,y} - Z_{a,y})] \cdot (\exp(G_{a,y} - Z_{a,y}) - 1),$$

Där $Z_{a,y}$ är "instantaneous" mortalitet för en given årsklass, uppskattad som

$$Z_{a,y} = -\ln(N_t / N_{t-1})$$

och $G_{a,y}$ är "instantaneous" tillväxthastighet uppskattad som

$$G_{a,y} = \ln(W_{a+1,y+1} / W_{a,y}).$$

Detta förefaller lågt räknat men kan förklaras med den relativt höga fiskedödligheten. Biomasseökningen betyder här alltså enbart summan av de överlevandes tillväxt, inklusive perioden mellan ett och två år efter utsättning då majoriteten av indivi-

derna fiskas upp. I exemplet tillkommer varje år i genomsnitt 20 ton laxbiomassa från det som sätts ut och tillväxer första året. Med detta exempel är alltså den sammanlagda nettoproduktionen ca 34,3 ton inkluderat tillförseln från årliga utsättningar.

Laxens konsumtion med bioenergetisk modellering

För att kunna skatta laxens predation av olika pelagiska bytesfiskar har vi testat två bioenergetiska modeller, vilka kan beskrivas som verktyg för att översiktligt sammanföra de faktorer som reglerar ett djurs energibalans. Modellerna är uppbyggda kring vad som styr ett djurs energiintag och hur energin som fördelas på olika aktiviteter beror av en rad faktorer (Kitchell m.fl. 1977). I fallet med fiskar är temperaturen, födans energiinnehåll och fiskens storlek tre sådana faktorer av vikt. Basen för alla bioenergetiska modeller är en tämligen enkel massbalans ekvation där den konsumerade energin balanseras mot olika aktiviteter som rörelseaktivitet, metabolism och tillväxt. Ekvationen skrivs ofta som:

$$(1) \text{ Konsumtion (C) = metabolism (R + A + S) + avfallsprodukter (F + U) + tillväxt (G)}$$

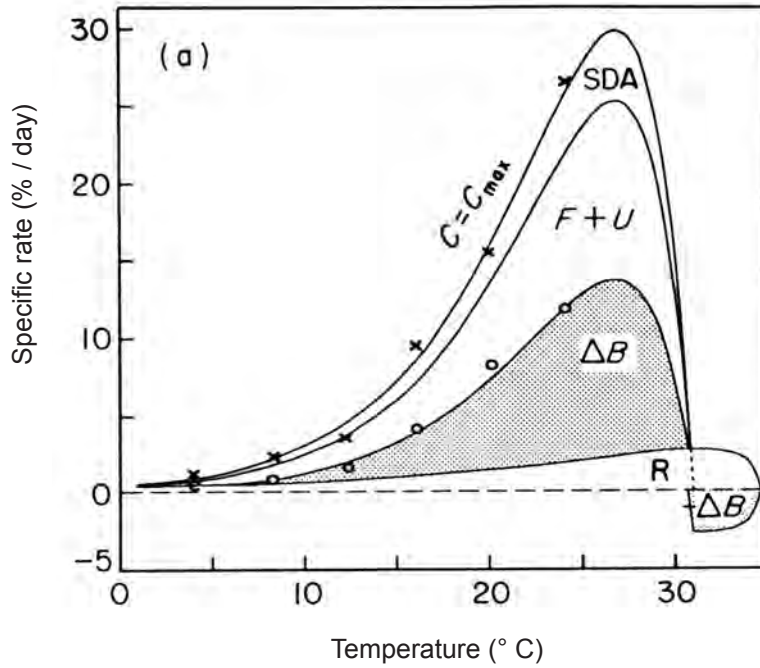
Där R = respiration, A = aktiv metabolism, S = specifik dynamisk aktivitet (kostnader för nedbrytning och assimilering av föda etc.), F = egestion (utsöndring av icke nedbrutet material), U = exkretion (utsöndring av restprodukter), G = tillväxt (inkluderar gonadtillväxt och kroppstillväxt).

Hur de fysiologiska processerna fungerar och regleras av omvärldsfaktorer beskrivs i ett antal funktioner där art- och ibland ontogenetiskt (det vill säga vilket levnadsstadium fisken tillhör) specifika parametrar ingår.

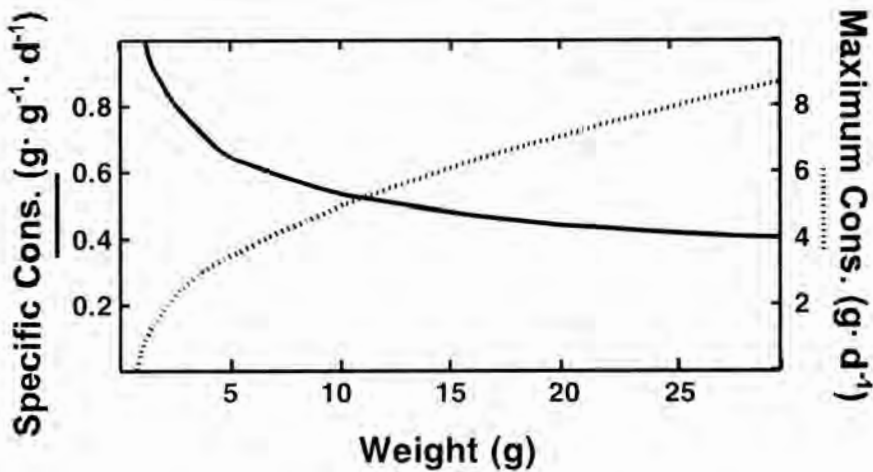
Temperaturen är en viktig sådan omvärldsfaktor vilken beroende av art, storlek och livsfas kraftigt påverkar fiskens fysiologi. Alla fiskar har en optimumtemperatur där deras konsumtion av olika bytesdjur är som högst och därmed också deras potential för att växa snabbt (Figur 17).

Fiskens vikt och ontogeni avgör också i hög grad hur fiskens fysiologi fungerar. Ofta är potentialen för specifik konsumtion och tillväxt (det vill säga hur mycket föda fisken äter i förhållande till hur stor den är, till exempel gram mat per gram fiskvikt och dag) större hos mindre individer och tidiga livsstadier. Samtidigt är potentialen för absolut tillväxt och konsumtion större för större fiskar (Figur 18).

Eftersom det, så vitt vi vet, inte finns fullt parameteriserade bioenergetiska modeller för vuxen atlantlax har vi valt att använda två modeller för närstående arter: Stewart & Ibarras (1991) modell för Coholax (*Oncorhynchus kisutch*) och Dietermann med fleras (2004) uppdaterade version av Stewart med fleras (1983) modell men anpassad för öring. Dessa modeller, som är särskilt anpassade för kallvattenfiskar, följer det koncept som utvecklades av Thornton & Lessem (1978). De olika delarna i ekvation (1) beräknas enligt Appendix 1, där även parametervärden för respektive modell anges.



Figur 17 . Förhållandet mellan energibudgeten hos en 3 g abborre och vattentemperaturen. Från Karås & Thoresson (1992).



Figur 18. Absolut (maximal) och specifik konsumtion som en funktion av kroppsvikt hos yellow perch (*Perca flavescens*) vid optimal vattentemperatur för konsumtion. Från (Hanson m. fl. 1997). Bioenergetiska modeller består därför av ett antal art- och storleksspecifika parametrar. Vi har i de simuleringar som redovisas här använt en anpassad modellstruktur konstruerad i Visual Basics® som bygger på de koncept som används i Wisconsin Bioenergetics 3.0 (Hanson m.fl. 1997).

Scenarion, bakgrundsdata och antaganden

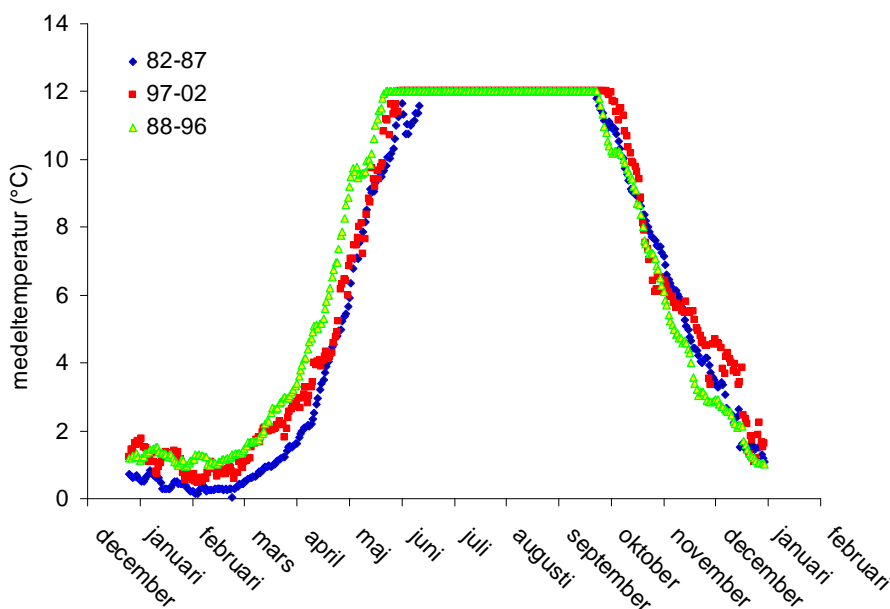
Temperatur

Vi har använt oss av temperaturen i intagsvattnet till Motala Vattenverk som är beläget 300 m ut i Motalaviken på cirka 4–5 meters djup (Figur 19). Vi har antagit att laxen genom att gå ned på djupare och kallare vatten kan hitta temperaturer nära sitt fysiologiska optimum när temperaturen i ytvattnet sommartid överstiger laxens temperaturoptimum för tillväxt och konsumtion (Figur 20). Under dessa perioder har alltså temperaturen justerats ned till ett lägre värde nära uppskattad preferenstempertur hos lax (12° C enligt Brett 1952, Figur 20). Temperatursumman över 8 grader var högst under perioden 1988-1996 (588 grader) och 1997-2002 (579 grader) samt något lägre för perioden 1982-1987 (496 grader). Lägre temperaturer och kortare tillväxtsång gör att potentialen

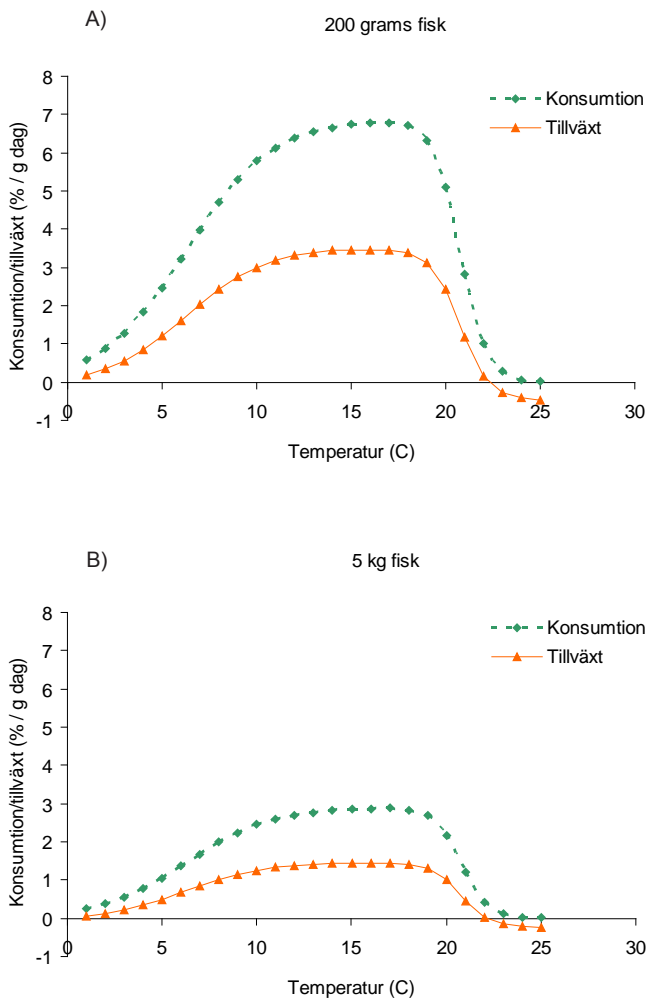
för laxen att konsumera byten och växa är något lägre under denna period.

Daglängdskorrektion

Vissa fiskarter får svårare att hitta föda när ljusintensiteten går under ett visst tröskelvärd. För sådana arter kan man lägga in en begränsning för konsumtionen. Karås & Thoresson (1992) begränsade den andel av dygnet som fisken kan jaga byten under som en funktion av latitud och kalenderdag. Vi har testat att föra in denna begränsning vilket främst resulterar i en något lägre konsumtion vintertid. På grund av att vi saknar detaljerad kunskap om hur laxens födointag styrs av ljusförhållandena har vi dock inte gjort denna korrektion i de simuleringar som presenteras här. Eftersom temperaturen under december och januari månad, då ljusförhållandena är som mest begränsade, minskat till mellan 0–4° C och laxens fysiologiska kapacitet för omsättning av intagen föda via metabolismen därmed sjunkit till en mycket låg nivå, blir dock effekten av en daglängdskorrektion på resultatet begränsat.



Figur 19. Dygnsmedelvärden över vattentemperaturen under de olika simulerade tidsperioderna användes för att uppskatta laxens konsumtion. Att temperaturkurvan klipps av sommartid vid 12 grader beror på att laxen då antas kunna välja djupare områden med temperaturer nära sin preferenstempertur. Temperaturdata hämtades från dagliga mätningar i intagsvattnet till vattenverket i Motala.



Figur 20. Figurerna illustrerar hur temperaturen styr laxens metabolism och förmåga att växa samt att förutsättningarna för tillväxt och konsumtion varierar med fiskens storlek. Exempel från våra simuleringar med coho-laxmodellen för en A) 200 grams och en B) 5000 grams lax.

Födoval och energitäthet hos byten

Vi har använt oss av det födoval hos olika storleksintervall av Gullspångslax i Vättern som beskrivs mer utförligt i Hammar och Degerman (2009). Energitätheten hos bytesfiskarna under olika delar av året har hämtats från Heikinheimo, Huusko och Koskela (opublicerade data) i fallet nors och siklöja. Energitätheten hos storspigg har hämtats från Seefeld & Gillingham (2007) och energitätheten hos lax och öring hämtades från Stewart m.fl. (1983), Hanson m.fl. (1997) och Vehanen m.fl. (1998). Laxens energitäthet ökar med ökad storlek (se Stewart m.fl. 1983). Övriga bytens energitäthet har hämtats från Larsson & Berglund (2001): glacialrelikta kräfdjur; Mills & Forney (1981): juvenil abborre, Johnston (1999): insekter.

Beräkning av konsumtionen hos lax

Tillväxten hos lax under olika perioder har använts för att skatta konsumtionen av bytesfisk. Denna beräkning sker i flera steg. Först har p-värdet (andelen av teoretisk maximal konsumtion, det vill säga hur mycket fisken konsumerat i jämförelse med om den haft ett överflöd av föda) för lax under den aktuella perioden räknats fram genom en serie iterationer. Därefter beräknas konsumtionen för "medellaxen" dag för dag under den aktuella perioden. Genom att metabolism, egestion/exkretion och tillväxt vid en given temperatur är kända kan daglig konsumtion "enkelt" lösas ut enligt (1).

Total konsumtion hos en "medellax" kan sedan summeras för hela eller delar av den aktuella perioden. Vi använde data över laxens tillväxt från Hammar och Degerman (2009) under tre olika perioder (1982-1987, 1988-1996 samt 1997-2002) med varierande utsättningsmängder (1982-1987: ca 25 000 smolt, 1988-1996: ca 40 000 smolt och 1997-2002: ca 30 000–31 000 smolt).

Resultat

Tillväxten efter utsättning är relativt hög, detta återspeglas också i laxens konsumtion av bytesfiskar (Figur 21). Under sitt första tillväxtår i Vättern konsumerar en lax mellan 3,4–5,7 kg föda (detta spannar över det högsta och det lägsta värdet i de simuleringar som gjorts) varav den största andelen är nors (1,3–2,6 kg). Under sitt andra år konsumerar en lax 5,9–8,7 kg, en mix av siklöja, nors och storspigg. Tredje respektive fjärde året varierar den årliga konsumtionen mellan 6,4–17,2 kg beroende på vilken modell som används och vilken period som avses. Under de två senare åren har födointaget till största delen kommit att bestå av siklöja. Coho-laxmodellen och öringmodellen är ganska lika om man tittar på ingående parametrar. Uppskattningen av konsumtion skiljer sig heller sig inte nämnvärt mellan de två olika modellerna. Modellen för öring ger överlag något lägre skattningar (ca 10 % lägre). Differensen tycks främst bero på skillnader i temperaturoptima och ingångsparametrar för beräkning av maximal konsumtion, däremot tycks metabolismen fungera ganska likartat i de två modellerna.

Konsumtionen skiljer sig mellan de simulerade perioderna. Lax från 1982-1987, det vill säga perioden med den lägsta utsättningsmängden sedan 1982 (172 000–24 000 smolt per år), hade ett högre simulerat födointag under år 2–4 efter utsättning. Andelen av maximal teoretisk konsumtion (p) var högst under perioden med lägst utsättningsmängd och lägst under perioden med högst utsättningsmängder. Detta kan vara en indikation på att laxens konsumtion begränsas av inbördes konkurrens om gemensamma födore-surser, det vill säga att laxarnas predation påverkar tillgången på bytesfisk. Tidsperioden 1988-1996, med de högsta utsättningsmängderna (34 700–40 100 smolt per år) var också den kallaste med en kortare tillväxtperiod än övriga simulerade tidsperioder. Den något lägre temperaturen under denna period borde dock snarare innebära en högre andel av maximal konsumtion, det kan således inte förklara det mönster som beskrivs i Figur 22.

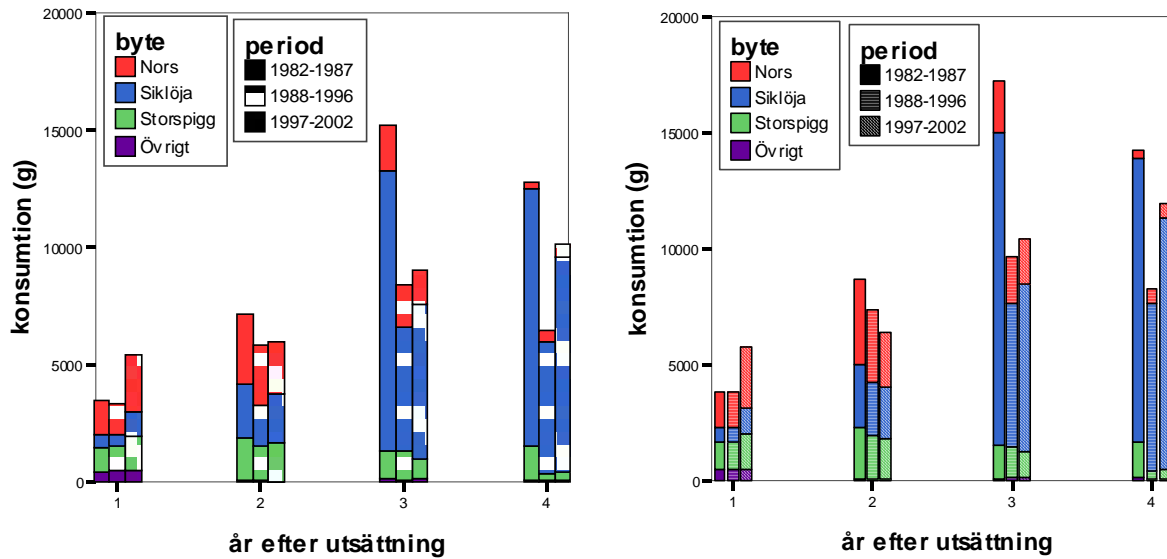
Den uppskattade konsumtionen av bytesfiskar är i paritet med jämförbara studier, till exempel lax i Auvinen m.fl. (2004) respektive öring i Vehanen m.fl. (1998). Konsumtionen är något högre hos laxen i Vättern vilket är naturligt när laxen växer snabbare i Vättern.

Uppräkning av konsumtion på hela laxbeståndet

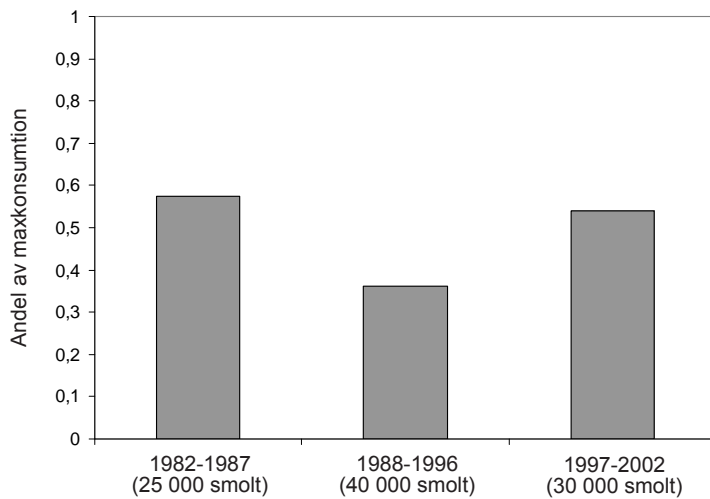
Om man antar öringmodellen enligt laxens tillväxt under 1997-2002 och uppskattningen av laxbiomassa ovan, så äter den beräknade mängden lax i sjön under första året efter utsättning 24 ton nors, 10 ton siklöja, nära 15 ton storspigg och knappt 5 ton övriga arter. De laxar som är ett år äldre (perioden 1–2 år efter utsättning) skulle enligt samma beräkningar äta 6 ton nors, 6 ton siklöja, 5 ton storspigg och 60 kg övriga arter. Ytterligare ett år äldre lax (perioden 2–3 år efter utsättning) äter 0,9 ton nors, 4 ton siklöja, 0,5 ton storspigg och 60 kg övriga arter. Sammanlagt äter alltså enligt beräkningarna laxen i Vättern årligen i genomsnitt minst 31 ton nors, 20 ton siklöja, 20 ton storspigg och 5 ton övriga arter.

Skattad biomassa av siklöja

Under perioden 1988-2007 har tätheten ensamrig siklöja respektive nors varit i genomsnitt 76,4 respektive 833 individer per hektar. Tätheten av 1+ och äldre av dessa arter har utgjort 172 respektive 824 individer per hektar. En 0+ siklöja fångad sensommar-höst väger grovt räknat som mest ca 10 g. Med hänsyn tagen till djupfördelning i sjön torde det i så fall innebära att den sammanlagda biomassan av 0+ siklöja på alla djup i Vättern i genomsnitt varit ca 100 ton under tidig höst, men högst varierande. Biomassan av ensamrig nors har varit något mindre än 100 ton, om man räknar att en ensamrig nors väger i snitt 0,8 g. Utifrån de bioenergetiska modellerna uppskattas alltså att laxen sammanlagt årligen konsumerar ca 30 % av norsens respektive 20 % av siklöjans genomsnittliga biomassa, eller så kallad ”standing stock biomass” mätt under tidig höst.



Figur 21. Uppskattad årlig konsumtion av olika födoslag hos Gullspångslax i Vättern under olika tillväxtår och tidsperioder. År 1 efter utsättning innebär första året efter utsättning. A) Resultat från en bioenergetisk modell för öring och B) en liknande modell för coho-lax.



Figur 22. Andel av teoretisk maximal konsumtion i de olika simulerade perioderna. Ett lågt värde innebär att tillgången på föda sannolikt varit begränsad.

7. Rödingen i Vättern – beståndsutveckling och konkurrenssituation

Sydsvensk röding

Efter att sannolikt ha haft en betydligt större geografisk utbredning i Sverige under ett tidigt postglacialt skede begränsas idag det arktiska rödingartkomplexets huvudsakliga förekomst till sjöar och strömvatten inom ett fjällområde 400–800 m.ö.h. norr om 62:a breddgraden. Några utpostförekomster av röding finns i ett fåtal isolerade låglands-sjöar spridda från Norrbottens skogsland till Småland i söder (Hammar 1998b). Rödingsjöarna söder om Dalälven har undersökts i relativt hög utsträckning, närmast i samband med försurning (Dickson m.fl. 1975, Nyberg m.fl. 1986). Sedan år 1900 har rödingbestånd försvunnit i minst 70 % av dessa sjöar, och förutom försurning så bedöms främst dokumenterad inplantering av främmande arter som sik, siklöja och/eller gädda ha varit orsaken (Hammar 2001). Bestånden av sydsvensk storröding har därför blivit rödlistade, och efter bland annat den dramatiska nedgången av förvärvsfångsterna i Vättern har storröding klassificerats till kategorin akut hotade arter (Hammar 2007, Gärdenfors 2010).

Sydliga rödingbestånd i sjöar med arter som sik, siklöja och gädda med flera arter, kännetecknas av ekologiska och genetiska karaktärer som skiljer dem från naturliga rödingbestånd i sjöar med få fiskarter, vilka kan hittas i Värmland och södra Dalarna. Medan sjöar med ett fåtal arter uppvisar större likheter med sydliga fjällrödingbestånd, har de storvuxna rödingarna i exempelvis Stora Ullen, Yngen, Vättern, Sommen, Ören och Mycklaflon utvecklat

livshistoriestrategier som gynnat tidig övergång till fiskdiet och därmed snabbt tillväxt (Hammar 1994, 2010). Nyligen genomförda analyser av variationen hos mitokondrie-DNA från röding i Vättern, Sommen och ryska Ladoga avslöjar att dessa storrödingbestånd dels uppvisar genetiska likheter, dels avviker från rödingbestånd i norra Värmland respektive nordligare svenska fjällvatten (Verspoor m.fl. 2006, Verspoor & Hammar opubl. inform.).

Som en effekt av den sydsvenska rödingens dominerande födoval kan man skönja tre olika tillväxtmönster. Hos småvuxna rödingbestånd i Värmland och Dalarna utgör olika bottendjur respektive djurplankton födan under vinter- respektive sommartid. Här når rödingarna generellt upp till en maximistorlek av ca 30 cm och 300 g. I sjöar som exempelvis Stora Ullen, Yngen och Logården där rödingen så småningom skiftar över till en diet av nors når rödingen en maximistorlek av ca 50 cm och 1,0–1,5 kg. I sydsvenska rødingsjöar som till exempel Sommen, Ören och Vättern med bestånd av både nors och siklöja så kan rödingar över ca 40 cm även utnyttja siklöja vilket medför att rödingarna växer relativt snabbt och kan nå vikter över 10 kg (Figur 23). Det bör noteras att de aktuella tillväxtkurvorna för randbestånden i södra Sverige är påverkade av selektivt fiske, liksom i Vättern, vilket medfört att stora rödingar saknas och att ytterst få rödingar tillåts att åldras (Filipsson & Svärdson 1976).

I kannibalistiska bestånd av röding i fjällvatten är selektionstrycket stort för att snabbt växa sig ur den storleksgrupp av smårödingar som är utsatta för predation. På motsvarande sätt antas selektionstrycket för att snabbt växa sig förbi den storleksgrupp som är utsatt för predation från gädda, abborre, lake, ål, öring och lax vara mycket stort i sjöar där rödingen samexisterar med dessa predatorer. Preliminära

analyser antyder att de rödingar som tidigt utvecklat ett större gap än sina artfränder möjligen blir de som övergår till fiskdiet och då kan växa snabbare, de andra riskerar att bli uppätta (Hammar 1998a). En annan karaktär som också kan anses främja tillväxten vid en övergång till fiskdiet är en effektivare matsmältningsprocess, vilket bland annat ett ökat antal pylorusbihang antas bidra till.

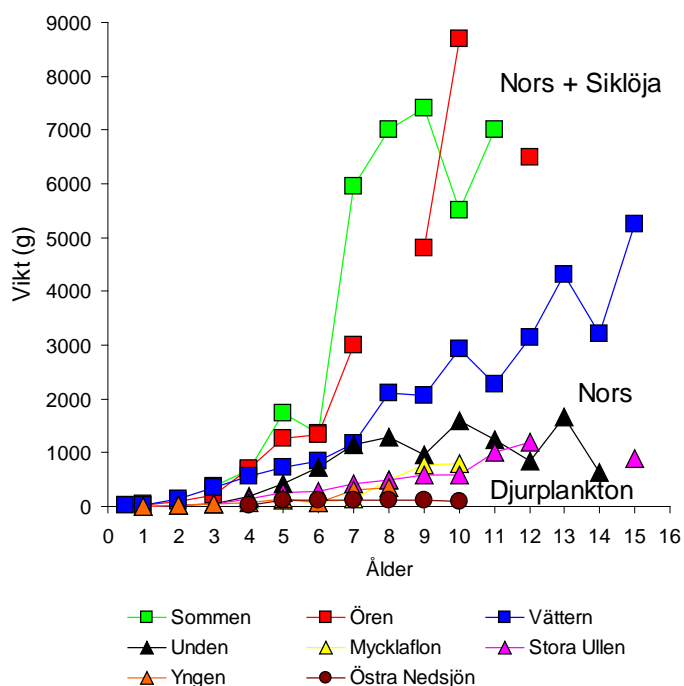
Storrödingen i Vättern

Särdrag som kännetecknar den fiskätande storrödingen i Vättern är dess stora huvud och gap, sannolikt resultatet av naturlig selektion och en förutsättning för den unga rödingens tidiga övergång till fiskdiet, det vill säga storvuxna norsar på stort djup i Vättern (Hammar 1994, 2008, 2010, in prep.).

Maganalyser från ett material av röding i olika storleksgrupper från 1963-1984 påvisar dietskiften; från dominans av glacialrelikta kräftdjur i 10–20 cm stora rödingar, via dominans av nors i 30–40 cm stora rödingar till dominans av siklöja i röding större än 40 cm (Hammar 2008, Tabell 10). Av de glacialrelikta kräftdjuren dominerade arterna *Mysis relicta*, *Monoporeia affinis* och *Pallasea quadrispinosa*. Dessa återfanns i magar hos alla storlekskategorier av röding upp till 40–50 cm. Den stora amfipoden *Reliktacanthus* (*Gammaracanthus*) *lacustris* hade störst betydelse hos röding i storlek 30–40 cm, medan den ännu större isopoden *Saduria entomon* noterades i ett fåtal rödingar i alla storlekskategorier upp till 40–50 cm. Efter att ha nått en storlek mellan 20 och 30 cm visar födovalsanalyser att rödingen successivt skiftar över till en diet av fisk, framförallt nors, för att vid ca 40 cm storlek övergå till en diet av siklöja som dominerande bytesfisk. På vilka olika djup dessa kräftdjur och fiskarter återfinns behandlades i avsnitt 3. Av övriga bytesfiskarter noterades storspigg, lake, horn-

simpa, öring och gärs. Under senare år har även mört och ansenligt stor sik noterats i rödingmagar (Hammar in prep.). Andelen oidentifierbara fiskrester 1963-1984 utgjordes sannolikt av nors och siklöja, de två bytesfiskar som dominerade och som är svåra att identifiera då maginnehållet är kraftigt smält eller dåligt konserverat. Andelen tomma magar var 43–44 % bland 10–30 cm stora rödingar, men minskade därefter till ca 20% av de analyserade rödingarna större än 40 cm.

Andra särdrag hos Vätterns storröding är hög ålder vid könsmognad och ett stort antal romkorn som dessutom har större storlek än hos fjällrödingar (Hammar & Filipsson 2007, Hammar opubl. inform.). Vanligtvis når hanarna könsmognad tidigare i livet än honorna hos röding, ålder vid könsmognad varierar mellan olika bestånd. En sammanställning av ålder och könsmognad hos rödingar från Vättern fångade under perioden 1966-2005 visar att hanarna blir könsmogna under sitt sjätte år (5+), medan honorna blir könsmogna under sitt åttonde år (7+), vilket är jämförelsevis sent i livet. Medellängderna och medelvikterna för könsmogna 5+ hanar och 7+ honor är 441 mm och 876 gram respektive 530 mm och 1 496 gram. En åttaårig rödinghona som väger 1,5 kg har ca 2 000 romkorn. En tioårig rödinghona på tre kilo i Vättern har ca 6 000 romkorn (Hammar 2010).



Figur 23 Tillväxtmönster (medelvikt per ålder) för sydsvenska rödingbestånd. (Källa: O. Filipsson och J. Hammar opubl. inform.)

Tabell 10. Den procentuella frekvensen rödingar i olika storleksgrupper som ätit olika bytesorganismer. Rödingarna är insamlade med olika redskap och under olika årstider under åren 1963-1984. (Källa: Hammar 2008.) Frekvenser av innehåll över 10 % och 15 % har markerats med ljus respektive mörkare grått.

Födslag	101-200	201-300	301-400	401-500	501-600	> 600
Antal undersökta fiskar	79	322	564	75	21	6
Andel tomma, %	43	43,8	24,5	18,7	23,8	16,7
Oidentifierat material	19	12,1	6,7	4	0	16,7
Djurplankton	5,1	0,6	0,4	0	0	0
Ytinsekter	6,3	2,8	0,4	0	0	0
<i>Monoporeia affinis</i>	15,2	9	3,9	1,3	0	0
<i>Pallasea quadrispinosa</i>	8,9	6,8	3,9	2,7	0	0
<i>Mysis relicta</i>	20,3	12,1	10,3	2,7	0	0
<i>Reliktacanthus lacustris</i>	0	4	7,4	1,3	0	0
<i>Saduria entomon</i>	1,3	1,2	1,4	1,3	0	0
Övriga bottendjur	19	9,6	1,8	2,7	0	0
Fiskrom	0	5,3	4,1	1,3	0	0
Oidentifierad fisk	0	6,5	16,1	12	14,3	0
Gärs	0	0	1,2	0	0	0
Lake	0	0	0,4	1,3	0	0
Öring	0	0	0	1,3	0	0
Storspigg	0	0	1,8	5,3	28,6	0
Hornsimpa	0	0,9	0,7	0	0	0
Nors	0	21	52,1	34,4	6,3	0
Siklöja	0	1,7	5,9	44,3	43,8	66,6

Förändringar hos Vätterns storröding över tid

Som underlag till en utvärdering av ekologiska effekter av laxens närvaro för röding i Vättern finns studier på födoval, tillväxt och kondition (Hammar 2006a, Hammar & Filipsson 2007, Hammar 2008).

Förändrat födoval

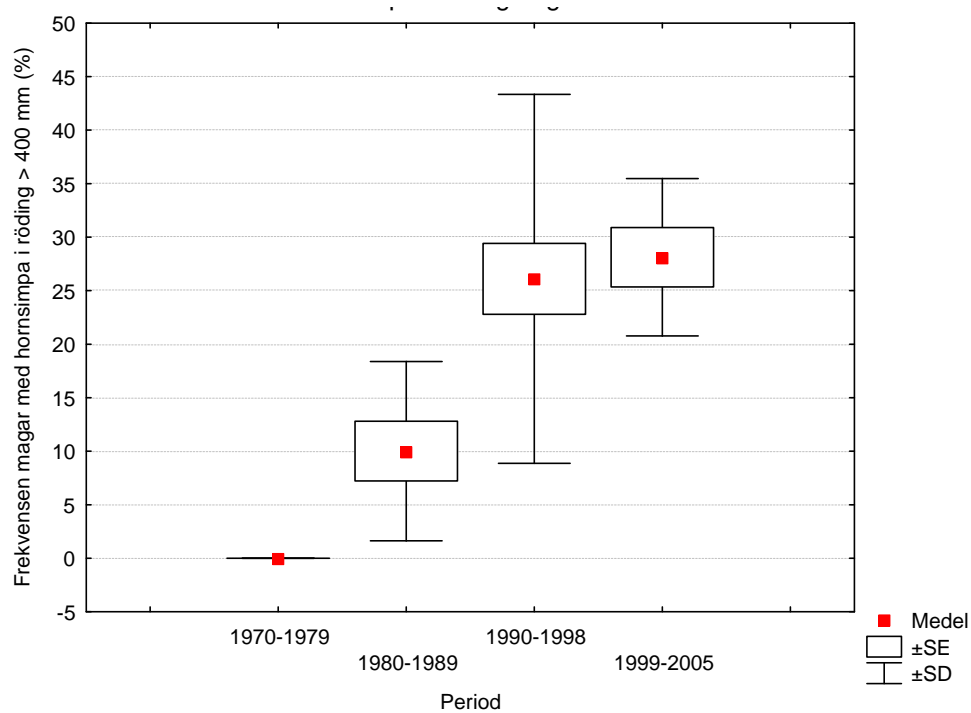
Under slutet av 1980-talet ökade förekomsten av hornsimpa i de analyserade vätterrödingarnas diet (Figur 24). Under perioderna 1990-1998 och 1999-2005 hade 25–30 % av de analyserade rödingarna ätit hornsimpa. Under 1990-talet innehöll under vissa perioder upp till 60 % av de analyserade rödingarna hornsimpa. Vid insamlingen med högst frekvens av hornsimpa innehöll 49 % av rödingmagarna enbart hornsimpa och 11 % en kombination av hornsimpa och nors eller siklöja. Ökningen av frekvensen hornsimpa i magarna mellan 1970 och 2005 var statistiskt signifikant med hänsyn tagen till insamlingsmånad (ANCOVA $F(3, 46) = 9,79, p < 0,001$; Figur 24).

Frekvensen röding som ätit hornsimpa var generellt som högst under vinterhalvåret då hornsimpan leker. Även då frekvensen av röding som ätit hornsimpor korrigerats för effekten av insamlingsmånad, var ökningen av antalet rödingar med hornsimpa i magarna signifikant, vid jämförelse av de fyra perioderna 1970-2005. Vid en stegvis multipel regressionsanalys av andelen röding som ätit hornsimpa, där variablerna insamlingsår, månad, antalet utsatta laxar samt frekvensen rödingar som ätit siklöja respektive nors ingick, förklarade dessa fem variabler 65 % av variationen, däribland förklarade antalet utplantede laxar samma år 16 % av variationen. Eftersom laxen i Vättern har en mycket god tillväxt (Hammar & Degerman 2009) kan en fördröjning i konkurrensen mellan lax och röding om näringsresursen siklöja förväntas. Då i stället antalet utsatta laxar två år innan insamlingstillfället för röding

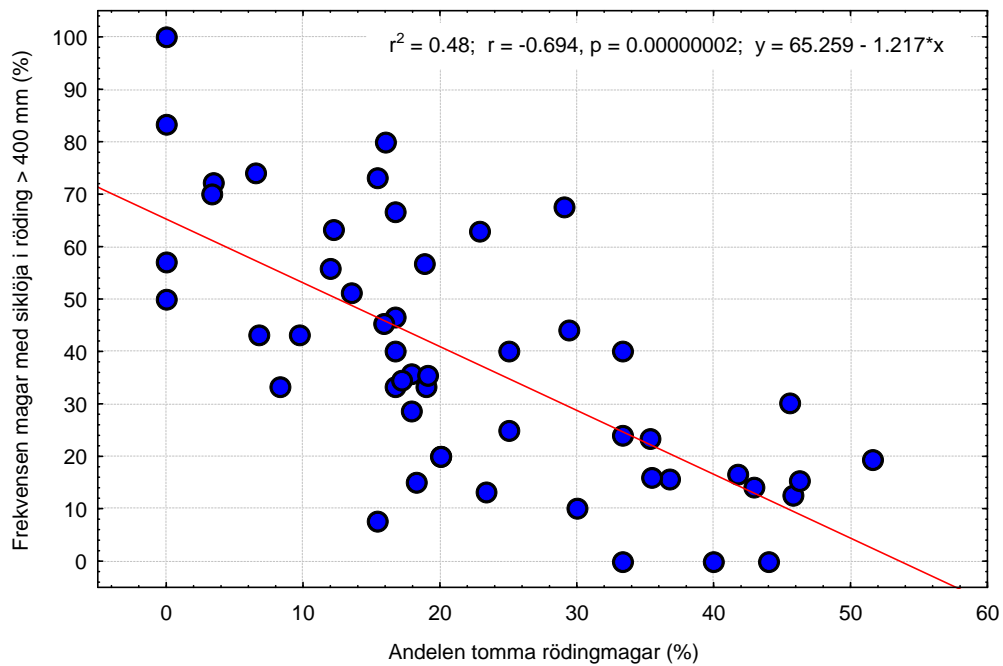
användes i modellen, förklarade denna variabel 31 %, andelen siklöja i rödingmagar 15 % och insamlingsmånad för röding 11 % av variansen, medan insamlingsåret av röding inte var signifikant. Dessa resultat stödjer hypotesen att andelen röding som äter hornsimpa delvis beror av laxutsättningarnas storlek (Hammar 2008).

Andelen rödingar större än 40 cm som uppvisade tomma magar var signifikant högre 1999-2005 jämfört med perioden 1970-1979 (Kruskal-Wallis H test, $p=0,001$). Förutom tecken på minskad bytestillgång kan en delförklaring till denna förändring vara att insamlingsperioden efter 1998 koncentrerades till perioden december-februari. Under vintern brukar yrkesfiskarna låta näten stå ute fler nätter i taget på grund av korta dagar, låg temperatur och därmed lägre aktivitet hos andra fiskarter av kommersiellt intresse, exempelvis sik. En del av rödingmagarna skulle därmed kunna ha tömts då fiskarna suttit länge i näten vintertid, även om flertalet nätfångade fiskar dör relativt snabbt. Mot effekten av insamlingsperiod talar ett negativt samband mellan frekvensen röding med tomma magar och frekvensen rödingar som ätit siklöja (Figur 25).

Sambandet i Figur 25 visar att färre rödingar har haft tomma magar under tillfällena då många magar innehållit siklöja, och tvärtom att få rödingmagar innehållit siklöja då andelen tomma magar varit hög. Detta kan tolkas som svårigheter att finna byten och antydning till svält hos röding då möjligheter att komma åt siklöjan som bytesresurs är lägre. Djupskillnaderna i utbredningen av siklöja och hornsimpa (avsnitt 3) samt laxens exploatering av siklöja (avsnitt 6) antyder vidare att möjligheter för större röding att utnyttja siklöja som bytesdjur kan ha minskat jämfört med för några decennier sedan. Fram till mitten av 1980-talet visade födovalsanalyser en successiv övergång hos röding; från att små rödingar äter glacialrelikta kräftdjur och då de växer sig större blir fiskätande, till att



Figur 24. Frekvensen Vätterröding större än 40 cm med innehåll av hornsimpa i magarna. Rödingarna är fångade med bottenfästa nät i provfisket och förvärvsfisken under 1970-2005. (Källa: Hammar 2008.)



Figur 25. Sambandet mellan andelen tomma rödingmagar och andelen magar med siklöja vid olika provtagningstillfällen 1970-2005. (Källa: Hammar 2008.)

börja med nors och vid större storlek mestadels siklöja (Tabell 12). Detta speglar även ett byte av habitat från djupa och kalla bottenar till något grundare och varmare pelagiska vattenlager där siklöjan företrädesvis återfinns (Tabell 2). Det är tänkbart att rödingarnas möjligheter att utnyttja siklöja som byte skulle kunna begränsas av ett relativt tätt, snabbväxande laxbestånd. Denna hypotes stöds av en ökad frekvens av hornsimpa i rödingmagar 1999-2005, vilket i sin tur antyder att fiskätande röding under denna period i högre utsträckning jämfört med tidigare födosökte på de stora djup där hornsimpa mestadels förekommer.

Undersökningar av bytesfiskars kvallitet i form av vattenhalt visar att hornsimpa har signifikant högre vattenhalt, och därmed indirekt lägre fetthalt jämfört med både nors och siklöja (Hammar 2008). Enstaka prover på trollingfångad röding har visat att dessa haft bättre kondition och tillväxt än röding fångad i bottennät, och födoalet hos dessa rödingar dominerades av siklöja. En förklaring till detta är att trollingfisket i hög grad är selektivt genom att det är inriktat på stor fisk som lockas till siklöstim, och inte sällan används just siklöja som agn. Det är hittills inte undersökt om en andel av rödingen i sjön utgörs av pelagiska predatorer, medan en annan del av populationen uppehåller sig djupare och mer bentiskt. Materialet i föreliggande analyser baseras på bottennätsfångad röding och resultaten speglar därför främst dessa.

Försämrad tillväxt

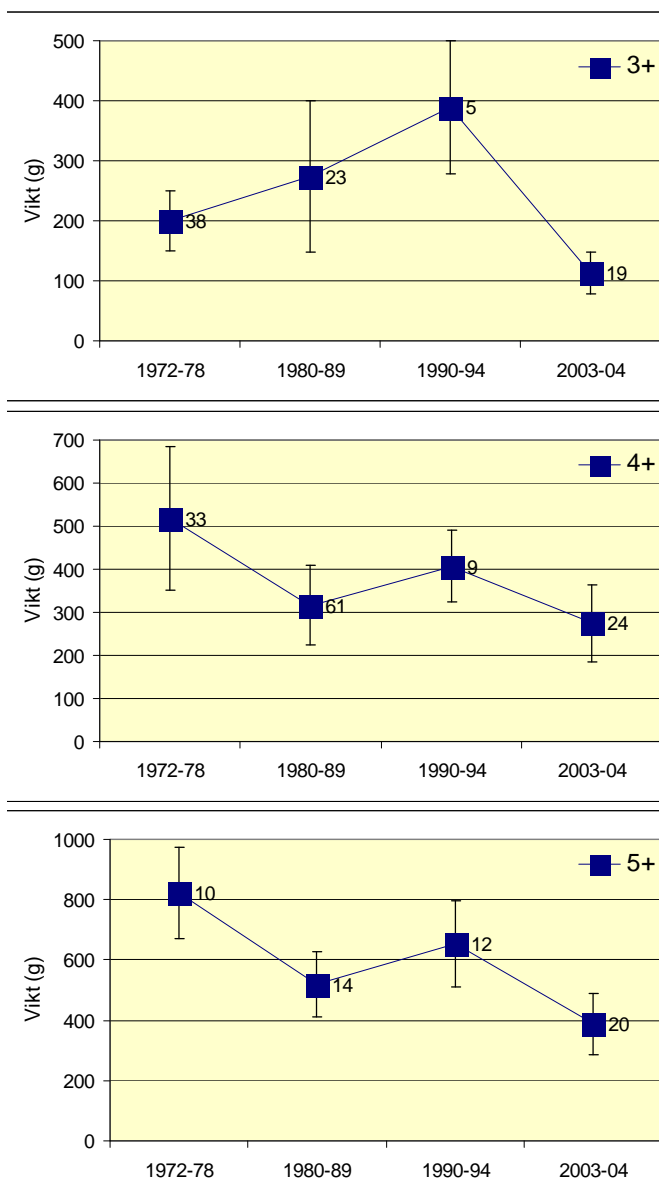
Fiskar tillhör så kallade storlekstrukturerade organismer som ökar i storlek under hela sin livshistoria. Kroppsstorleken är av betydelse för en fisks energibehov, dess möjlighet att tillgodogöra sig näringsresurser, samt dess sårbarhet för naturliga fiender (Werner and Gilliam 1984). Tillväxten bestäms av ett flertal biotiska och abiotiska faktorer. Dessutom påverkas ett fiskbestånds tillväxt på olika sätt av olika former av selektiva fångstredskap. För en jämförande historisk analys av tillväxtförändringar finns ett tillräckligt stort material för statistiska tester från ålders-

grupperna fyrsomriga (3+), femsomriga (4+) och sexsomriga (5+) individer insamlade under juli och framförallt augusti 1972-2004. Merparten av dessa rödingar härör från standardiserade provfisken samt provtagning av bifångade rödingar under minimimåttet 400 mm 1972-1973, 1981-82, 1989 och 2003-2004.

För dessa undersökta åldersgrupper av Vätterns storröding var tillväxten mätt sommartid i längd såväl som i vikt (Figur 26) signifikant lägre 2003-2004 jämfört med 1972-1978. För 5+ röding hade vikten minskat med ca 47 %, för 4+ med ca 53 % och för 3+ med ca 57 % jämfört med 1970-talet. Av de undersökta åldersgrupperna låg medellängderna för 3+ och 4+ rödingar under det sedan 1984 gällande minimimåttet på 400 mm, medan medellängderna för 5+ fiskar passerat denna gräns. Med tanke på att nätfisket är storleksselektivt och i första hand fångar de individer i varje åldersgrupp eller åldersklass som växer snabbast, kan nätfiske på lång sikt resultera i minskad medellängd respektive medelvikt för rödingbeståndet. Tvärtom kan medellängd och medelvikt öka vid minskat nätfiske (Filipsson 1989, 2003). Man kan befara att nätfisket i Vättern kan ha haft en negativ effekt på den större rödingens tillväxt (Hammar & Filipsson 2007).

Att även mindre och yngre rödingar uppvisade minskad tillväxt skulle också kunna vara en effekt av nätfiske. Ett blandat nätfiske efter flera olika fiskarter med olika nät, bland annat efter sik, siklöja och abborre, har inneburit att en viss mängd röding under minimimått fångats, med en viss fiskedödlighet som följd (Degerman 2006, Hammar & Filipsson 2007).

De 3+ rödingar som samlades in sommartid under 2003-2004 hade en medellängd av 239 mm och en medianlängd på 234 mm. Dessa vägde i medeltal mindre än hälften av 3+ rödingar insamlade under somrarna 1972-1994. Från 1970-talet fram till mitten av 1990-talet växte dessa yngre rödingar allt bättre. Detta antyder ökad näringstillgång, minskad konkurrens från andra rödingar eller andra fiskarter eller en kombination av dessa faktorer. Drastiskt minskande fångster av röding i det kommersiella fisket speglar ett allt glesare rödingbestånd under denna period. Detta



Figur 26. Medelvikt (± 1 standardavvikelse) för storröding i tre åldersgrupper insamlade med nät under juli-augusti under perioderna 1972-1978, 1980-1989, 1990-1994 och 2003-2004. (Källa: Hammar 2006a.)

kan i sin tur ha inneburit minskad konkurrens för ung röding. Den ökande vattenkvaliteten under samma period bör ha gynnat överlevnaden för känsliga istidsrelikter på större djup i Vättern. De fiskarter och storlekar som utnyttjat dessa kräftdjur som byten skulle därigenom kunna ha gynnats ytterligare.

Om man antar att rödingen levtt på samma djup och därmed i samma temperaturregim som tidigare, antyder minskad tillväxt efter 1990-talet en minskad födotillgång för unga rödingar. Misstankar har framförts om att den introducerade signalkräftan i Vättern expanderat till allt större djup och utnyttjande av relikta kräftdjur som föda. Dessa omfattande resurser av relikta kräftdjur har tidigare föreslagits som en av förklaringarna till Vätterrödningens exceptionella tillväxtpotential, men även en förutsättning för samexistens med sik (Svärdson m.fl. 1988). Förändringarna i rödingbeståndet mellan 1990 och 2004 sammanfaller med den explosionsartade utvecklingen av signalkräftpopulationen i Vättern. Provfiskena 2005-2008 påvisade signalkräfter ned till drygt 70 meters djup. Konkurrens från signalkräfter om näringsresurserna i profundalen skulle kunna vara en förklaring till minskad tillväxt hos ung röding.

En annan möjlig förklaring till förändringen i tillväxt hos röding större än 200 mm är minskad tillgång på eller tillgänglighet till adult nors i djupare vatten i pelagialzonen, respektive siklöja i grundare pelagiska områden. När så kallad "landlocked" lax och röding samexisterar naturligt förekommer rödingen i djupare pelagiska områden jämfört med utan lax (Hammar & Filipsson 1985, Hammar 1987, 1989, avsnitt 7), sannolikt genom en kombination av predation och näringskonkurrens. Om introducerad Vänerlax dominerar i ytligare och varmare pelagiska vattenlager i Vättern bör möjligheter för ung röding att

tidigt övergå till predation på mindre nors och framförallt siklöja minska. Detta skulle kunna förklara ett förändrat habitatutnyttjande hos större röding som på senare tid återfinns på större djup, enligt yrkesfiskares observationer. Maganalyser på lax i Vättern har visat att lax utnyttjar samma näringsdjur som storrödingen, med glacialrelikta kräftdjur som föda vid mindre storlekar, därefter successivt nors och siklöja efterhand som laxen tillväxer (Svärdson m.fl. 1988, Hammar & Degerman 2009). Rödingens sentida födoval med en högre andel hornsimpa tyder på att nors och siklöja blivit alltmer svårtillgängliga för Vätterns röding. En eventuell näringskonkurrens från signalkräftan på djupare botten kan möjligen minska den unga rödingens chanser ytterligare att växa tillräckligt för att kunna övergå till fiskdiet.

Försämrad kondition

En fisks konditionsfaktor anger förhållandet mellan längd och vikt. Ju kortare och knubbigare fisken är desto bättre kondition. Konditionen enligt Fulton's index (Ricker 1975), det vill säga vikten (gram) dividerad med längden 3 (mm) × 100 000, förväntas variera med rödingens storlek, ålder, kön och könsmognad och därför även med årets olika månader. Ett minimum i kondition inträder under våren i februari-mars och ett maximum innan leken i oktober. Som exempel visas variationen av konditionsfaktor hos vätterrödingar i storleksgruppen 400–499 mm under årets alla månader i Figur 27. Det bör poängteras att materialet av röding från perioden 1987-2005 inte innehåller lekfiskar. Eftersom indexet utgör ett mått på relationen mellan vikt och längd illustrerar den fiskens kroppskondition, men höga värden kan även illustrera morfologiska defekter som till exempel ryggradskrökning, vilket har noterats i vissa fall hos röding i Vättern.

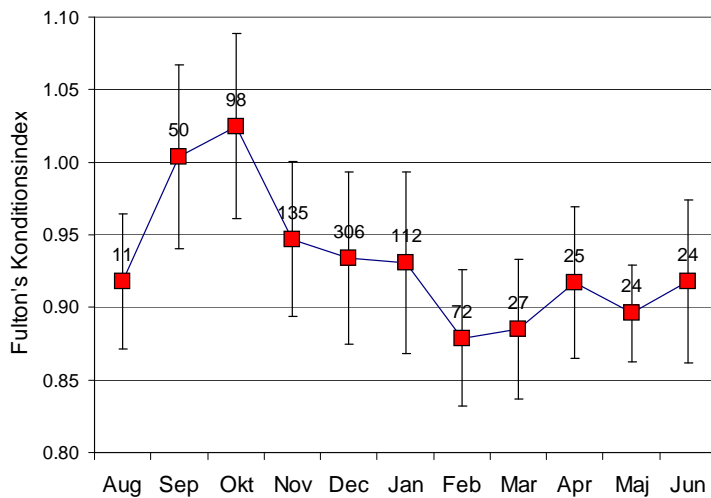
En förändring av konditionsindex från maximi-medelvärde 1,03 i oktober till minimi-medelvärde 0,88 i februari för en 450 mm lång Vätterröding innebär en vikt-förlust på 133 gram, det vill säga 14 % av vikten under 4 månader.

Fulton's konditionsindex för rödingar som provtagits av Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium uppvisade under perioden 1987-2005 periodvisa variationer även efter att värdena korrigerats för skillnader i månad, längd, kön, könsmognad och ålder (Figur 28). Försämringen i konditionsfaktor över tid var signifikant men förklaringsgraden för år som orsak till förändringarna var endast 20 %. Efter en jämn utveckling runt 0,951–0,967 under 1987-1992 sjönk medelkonditionen till 0,916 under 1994 varefter den ökade markant till 1,037 under 1997 varefter värdena åter sjönk mot bottenvärdet 0,870 under 2002 för att slutligen åter ha stigit till 0,997 vid sista provtagningen 2005. Samtliga nämnda förändringar var signifikanta. Det bör påpekas att rödingarna inköpta från förvärvsfisket efter 1998 insamlade under vintern storleksorterats, och därför inte är direkt jämförbara med det oselektade materialet av röding inköpt tidigare.

Även förändringen av konditionen i det material av röding som längdmätts av yrkesfiskare uppvisade fluktuationer, men med en negativ trend. Efter korrigering för skillnaderna i längd blir den negativa trenden tydligare (Figur 29). Rödingarnas medelkondition minskade från provtagningstillfället 1978/79 (0,835) till 1999/00 (0,707) och 2002/03 (0,771). Konditionen ökade dock efter 1992/93 (0,741) respektive efter 1999/00 (0,707).

Med tanke på rödingens känslighet för predation och konkurrens från andra arter (Hammar 1998a) borde minskningen av beståndet ha inneburit bättre betingelser för röding på grund av minskad konkurrens om födan. Man kunde därmed ha förväntat sig ökad tillväxt, högre medelvikt och högre konditionsindex. Resultat från rödingar som insamlats från förvärvsfisket i Vättern under 1978-2005 uppvisade dock ett annat mönster. Trenden för både medelvikt i olika åldersgrupper samt kondition korrigerad för storleksurval var i stället negativ under perioden, om än med stora fluktuationer.

En positiv förändring i medellängd och en negativ förändring i medelvikt kan förklaras med en förändring i kondition. Vid korrigering för de olika parametrar som påverkar rödingens konditionsindex upp-



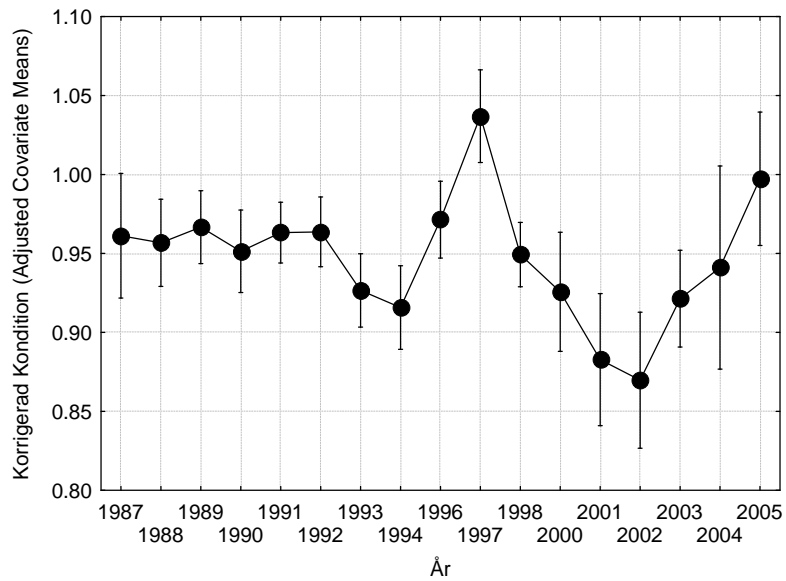
Figur 27. Fulton's konditionsindex (se text) för Väterröding i storleksgruppen 400–499 mm provtagna under olika månader 1987-2005. Antalet individer per månad visas ovanför medelvärdet, och spridningen anges som standardavvikelse (SD). (Källa: Hammar & Filipsson 2007.)

visade de provtagna rödingarna en jämn utveckling från 1987 fram till 1992 varefter samma signifikanta och tillfälliga nedgång som varade mellan 1992 och 1997 kunde noteras. Till skillnad från viktförändringen var minskningen i kondition mellan 1997 och 2002 samt ökningen i kondition mellan 2002 och 2005 signifikanta. Minskningen mellan 1997 och 2002 motsvarar en viktminskning med 150 gram hos en 450 mm lång röding. I det längdmätta materialet från yrkesfisket minskade konditionen signifikant mellan 1978/79 och 2002/03 motsvarande en viktminskning på 60 gram för en rensad och 450 mm lång röding. I likhet med medelviktskurvan ökade även konditionen tillfälligt efter 1992/93 fram till 1996/97, samt mellan 1999/01 och 2002/03.

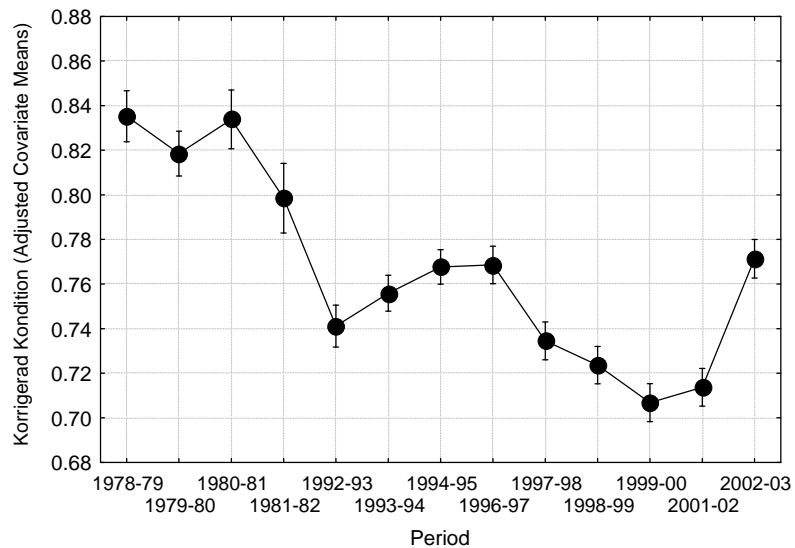
Variationerna i medelvikt och kondition hos såväl provtagna rödingar (Figur 28) från 1987-2005 och rödingar längdmätta av yrkesfiskare (Figur 29) från 1978-2005 komplicerar tolkningen av förändringarna i Vättern. Fluktuationerna i vikt och kondition kan bero på att de undersökta rödingarna fångats på olika djup i Vättern, och att proportionerna mellan snabbväxande rödingar med siklöja som huvudsaklig föda respektive djuplevande, långsamväxande rödingar med hornsimpa som stort födoinslag varierat i det undersökta materialet (Hammar 2008). Periodvisa fluktuationer av medelvikt och medelkondition under

perioderna 1992-1997 och efter 2001-2002 motsäger delvis denna förklaring.

Hos de provtagna rödingarna (Figur 28) fanns en tillfällig minskning i vikt och kondition mellan 1992 och 1994 direkt följt av en ökning fram till 1997. Därefter följde en tydlig minskning fram till 2002 varefter vikt och kondition åter ökade. Hos de av yrkesfiskarna längdmätta rödingarna (Figur 29) ökade vikt och kondition mellan 1992/93 och 1996/97, minskade mellan 1996/97 och 2001/02 för att sedan åter stiga. Även om det fanns en viss förskjutning i det första trenderbrottet hos provtagna rödingar upprepades mönstret i båda materialen av röding. En möjlig förklaring till observerade ökning är en effekt av ökad tillgång på småvuxen siklöja, det vill säga resultaten av rika årsklasser. I såväl trålfångsterna på forskningsfartyget U/f Ancylus (E. Bergstrand opubl. inform.) som rödingarnas maginnehåll (J. Hammar opubl. inform.) uppvisade Vätterns siklöjebestand under perioden 1990-talet och framåt ett par rika årsklasser. En exceptionell årsklass föddes 1992 och nästa rika årsklass kom först år 2000. Om ökad abundans av småvuxen siklöja tillfälligt gynnat rödingens näringsbiologi och därmed kondition skulle detta tyda på att tillgången på siklöja som bytesfisk påverkar rödingbeståndets situation i Vättern.



Figur 28. Medelkondition (Fulton's konditionsindex) under perioden 1987-2005 hos röding från Vättern som provtagits på Sötvattenslaboratoriet (material 1). De enskilda fiskarnas konditionsindex har korrigerats för skillnader i insamlingsmånad, längd, kön, könsmognad och ålder. Spridningen visar 95 % konfidensintervall. (Källa: Hammar & Filipsson 2007.)



Figur 29. Förändringen i medelkondition 1978-2003 hos rödingar rensade och längdmätta av yrkesfiskare (material 2). Rödingarna är landade i december-januari efter att enskilda individers konditionsindex korrigerats för skillnader i längd. Spridningen visar 95 % konfidensintervall. (Källa: Hammar & Filipsson 2007.)

Tänkbara orsaker till förändringar i rödingbeståndet

Av de förändringar som dokumenterats i Vättern under de två senaste decennierna fram till 2005 bedömer vi att följande kan ha påverkat rödingbeståndet:

- minskad fosforhalt och minskad produktivitet
- ökande bestånd av inplanterad signalkräfta
- utsättningar av laxsmolt i varierande mängder och kvalitet
- ökad konkurrens om rödingens bytesdjur (glacialrelikter, nors och siklöja)
- kraftiga årsklassfluktuationer, minskad storlek, minskad medelålder och minskat bestånd av siklöja (Hammar 2008, Hammar & Degerman 2009, Axenrot & Nyberg 2009)
- klimatförändringar, utebliven isläggning och därmed ökad tillgänglighet för fisket
- tidigare högt men under perioden minskande nätfiske
- nätfiske på större djup
- ökande trollingfiske

För att mer fullständigt förstå och förklara ungrödingens försämrade tillväxt och möjligen försämrade överlevnad i Vättern behövs studier på interaktioner mellan unga stadier av röding, andra förekommande fiskarter samt signalkräfta.

Kombinationen röding och lax i andra sjöar

Kombinationen anadrom lax och röding är en vanlig förekomst i insjöar längs Atlantens kustländer i väster såväl som i öster. Förekomsten av så kallad "landlocked" lax har bara dokumenterats i nio sjöar undantaget Nordamerika (Ros 1981). Kombinationen landlocked lax och röding i europeiska sjöar har i nutid bara dokumenterats i Saimaa, Ladoga och Onega i finska och ryska Karelen. I östra Nordamerika är däremot landlocked lax relativt vanlig (Power 1958, Scott & Crossman 1973). Kombinationen landlocked lax och röding finns i flera sjöar i Östra Canada, bland annat på Newfoundland. Där har rödingens förändrade tillväxt och val av diet och habitat som en konsekvens av konkurrens och predation från sekundärt invandrade naturliga fiskarter studerats (Hammar & Filipsson 1985, Hammar 1987, 1998a).

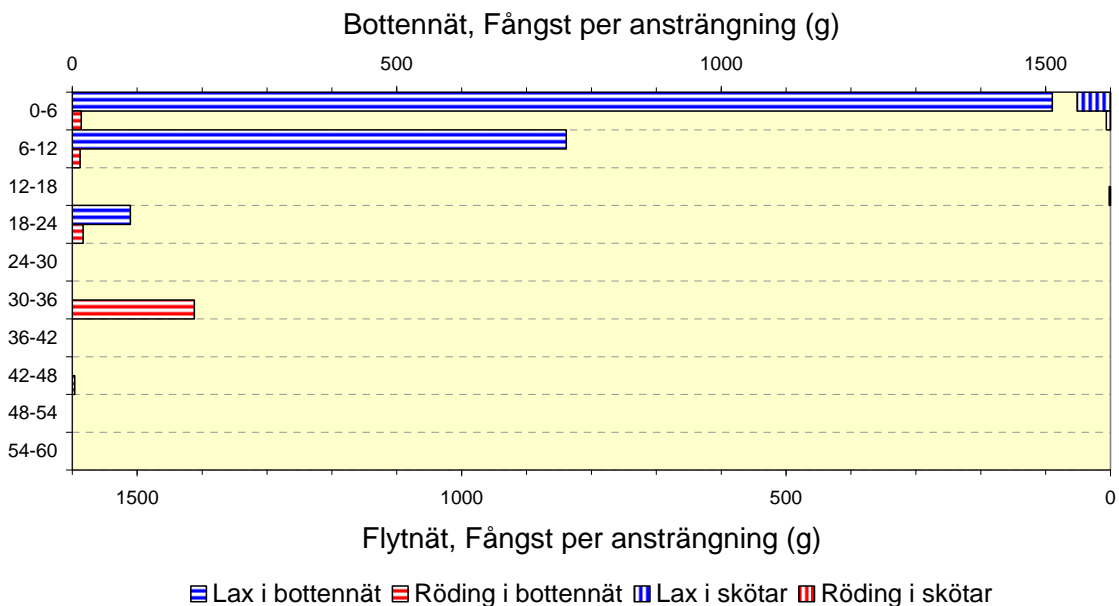
Det interaktiva samspelet mellan lax och andra fiskarter skiljer sig markant åt i

insjöar beroende på om laxen är havsvandrande eller landlocked. I insjöar i till exempel Skottland och på Irland med röding och havsvandrande laxbestånd utnyttjar de senare främst bottenlevande näringsdjur i rinnande vatten under uppväxtperioden fram till dess att de smoltifierar och lämnar systemet för att i havet övergå till fiskdiet. Eventuell konkurrens om näringsdjur och habitat sker därför med samexisterande fiskarter i sjöns tillopp. På senare år har man via provfisken kunnat konstatera förekomst av laxungar även längs stränderna i en stor skotsk rödingsjö (Greer m.fl. 2006), vilket indikerar att ung anadrom lax möjligen kan utgöra en näringskonkurrent till röding i vissa sjöar. I sjöar med landlocked lax sker dock det interaktiva samspelet mellan lax och alla de fiskarter den konkurrerar med respektive jagar som byte ute i själva sjön, på såväl bottnar som i pelagialzonen.

Provfisken i rödingsjöar på Newfoundland med ökande diversitet av fiskarter, från fjällregionen med enartsbestånd, via sjöar med sympatrisk samexistens av röding, amerikansk bäckröding, storspigg och landlocked lax, till kustnära sjöar där även nors och anadrom atlantlax förekommer, visar hur rödingens nisch komprimeras för varje tillkommande fiskart (Hammar 1987, 1998a, in prep.). Från att valet av habitat och näring dominerats av littorala bottendjur och/eller kannibalism i enartsjöar övergår rödingen successivt till att utnyttja pelagialzonen och dess djurplankton som huvudsaklig näringskälla sommartid i allt lägre belägna sjöar med amerikansk bäckröding – ett mönster identiskt med successionen beskriven för röding och öring i svenska fjällvatten (Nilsson 1963, 1967, 1978). I likhet med öringen är den amerikanska bäckrödingen också predator på röding (Hammar 1998a). I sjöarna med landlocked lax återfinns rödingen profundalt på stora djup, och ingår precis som bäckrödingen även i laxens födoval (Hammar & Filipsson 1985, Hammar 1987, 1998a, O'Connell & Dempson 2002).

I den 18 044 hektar stora Red Indian Lake, Newfoundlands näst största insjö, med en fiskfauna av röding, amerikansk bäckröding, storspigg och lax, dominerade laxbeståndet fångsterna från ytan ned till 24 meters djup i bottennäten samt hela pelagialzonen ned till 60 meters djup. Fångsterna av röding dominerade först på bottnar på djup större än 30 m (Figur 30). I Newfoundlands tredje största insjö, den 11 320 hektar stora Gander Lake, fångades rödingen ända ned till 100 meters djup (O'Connell & Dempson 2002), och senare undersökningar har påträffat röding på ännu större djup (J.B. Dempson, St. John's, Newfoundland, pers. medd.).

Resultaten ovan härrör från sjöar med naturlig samexistens av lax och röding. Förutom i Vättern har lax även introducerats i Yngen – en värmländsk storrödingssjö med nors och sedan 1948 inplanterad siklöja. Förutom ett standardiserat provfiske 1992 där röding även insamlades för analys (Hammar opubl. inform.) och några enskilda rödingar inskickade av trollingfiskare (Hammar 2006b) finns inga egentliga undersökningar som beskriver laxens effekter i Yngen.



Figur 30. Relativ fördelning av biomassa av landlocked lax och röding på olika djup i bentsk respektive pelagisk zon i Red Indian Lake, Newfoundland, i juli 1984. Ansträngningarna omfattar 26 översiktsnät satta på 2–48 m samt 6 pelagiska översiktsnät satta på 0–6, 12–18, 24–30 och 54–60 m. Fångst per ansträngning för de betydligt större översiktsskötarna har korregerats för att vara jämförbara med bottennäten. (Källa: Data i Hammar & Filipsson 1985.)

8. Diskussion

Utifrån sammanställningen av tillgänglig information om Vätterns fisksamhälle, förändringar i miljö och fiske med mera, finns möjligheter att dra vissa slutsatser. Den dramatiska minskningen av fångsterna av storröding i förvärvsfisket har avtagit under en period med minskat fisketryck. Fångsterna av röding och sik i vetenskapliga provfisken har ökat under 2005-2009. Parallellt har öringpopulationer i tillrinnande åar och öringfångsten i sjön uppvisat en positiv utveckling sedan början på 1990-talet. Detta tyder på att fisketrycket är en viktig faktor för rödingbeståndet.

Även om fisketrycket åtminstone i yrkesfisket har minskat är det viktigt att betrakta det totala fiskeuttaget utifrån sjöns produktionsförmåga. Den förväntade uthålliga avkastningen av fisk i Vättern baserat på en totalfosforhalt på dagens 6 µg/l är 0,2 kg/ha. Detta motsvarar fångsten i enbart förvärvsfisket under de senaste åren (avsnitt 6). Eftersom även fritidsfisket innebär ett märkbart uttag av fisk i Vättern skulle detta sammanlagda uttag kunna räknas som högt i förhållande till förväntad uthållig avkastning. Beräkningar visar att största delen av nettoproduktionen av lax årligen fiskas upp (avsnitt 6), vilket stödjer slutsatsen att fritidsfisketrycket i sjön är högt. Ett aktivt fritidsfiske av lax kan medföra uttag av röding i så kallat "mixed fishery", vilket innebär att fiske på lax kan bidra till ett högt fisketryck även på röding.

En observation som pekar på att laxens konsumtion av bytesfiskar är så stor att den påverkar tätheten av en begränsad födoresurs bestående av nors och siklöja, är det negativa sambandet mellan utsättningsmängder och laxens individtillväxt, överlevnad och relativa konsumtion (avsnitt 6). Data som påvisar konkurrensförhållanden visar att siklöja är det dominerande

födoobjektet för öring och röding större än 40 cm (avsnitt 7). Undersökningar visar också att rödingens födoval har förändrats under de senaste decennierna, med en förskjutning mot djuplevande hornsimpa istället för pelagisk siklöja hos röding större än 40 cm (avsnitt 7). Vidare tyder resultaten på att konditionen kan ha försämrats och tillväxten minskat hos röding under de senaste decennierna (avsnitt 7). En årlig biomassa av ca 58 ton lax bedöms kunna konsumera uppskattningsvis drygt 50 ton nors och siklöja samt 25 ton övrig fisk, vilket motsvarar uppskattningsvis 30 % av norsens respektive 20 % av siklöjans genomsnittliga biomassa (avsnitt 6). Tillgången på nors och siklöja torde vara variabel mellan åren, men skattningarna anger att laxens konsumtion utgör en relativt stor del av den tillgängliga biomassan av bytesfisk.

Det finns exempel på fiskutsättningar som ha lett till överexploatering av näringsresurserna (Bronte m.fl. 2003, Dobiesz m.fl. 2005, Mills m.fl. 2003). Auvinen m.fl. (2004) konstaterade att utplanterade laxar i Paa-sivesi, en nordlig del av Saimen, Finlands motsvarighet till Vättern, på några dagar konsumerade större delen av årets generation av siklöja, under de år då siklöjerekryteringen varit svag. Detta medförde att laxen sådana år skiftade till norsdiet; en näringsresurs tillgänglig på större djup och i lägre temperatur.

Att fiskätande lax, öring och röding konkurrerar om ung siklöja och nors stöds av födovalsanalyser. Födovalsjämförelser visar att lax har störst överlapp i valet av föda och habitat med röding. Rödingen i Vättern uppvisar vissa förändringar i näringsbiologi, kondition och tillväxt vilket tyder på konkurrens från lax. Det förefaller finnas en risk för att konkurrensen om nors kan leda till att röding i storleksinterval-

let 200–300 mm får svårare att övergå till fiskdiet, eftersom merparten av fiskinslaget i födan hos unga rödingar utgörs av nors. Nästa tröskel för röding större än 40 cm är att börja äta siklöja. Beståndet av siklöja i sjön har varit jämförelsevis svagt under det senaste decenniet. Även gädda, öring, abborre och lake äter siklöja och det samlade predationstrycket på siklöja kan därför antas vara stort.

Under år efter att rika årsklasser kläckts har siklöjor påträffats döda och kraftigt undernärda och åldern för könsmognad har varit förskjuten ett år, vilket indikerat stark inomartskonkurrens (Eva Bergstrand, pers.obs.). Detta har observerats efter extrema år, exempelvis efter den mycket starka föryngringen av siklöja 1992. Påträffande av död siklöja i sjön under enstaka tillfällen är ingen indikation på att ung siklöja generellt finns i överflöd som bytesfisk. Ekoräkningar visar att siklöjan minskat i antal och i storlek i Vättern under det senaste decenniet. Den lägre konditionen hos rödingarna under senare år jämfört med tidigare skulle kunna indikera en effekt av siklöjebeståndets nedgång under perioden. Under en återhämningsperiod då rödingbeståndet ökar till följd av förvaltningsåtgärder kan predationstrycket på bytesfisk förväntas öka ytterligare.

Studier av rödingens tillväxt indikerar att yngre röding halverat sin tillväxt i vikt sedan 1972. Detta kan förklaras med en begränsad födotillgång för röding i det storleksintervall där möjligheten att övergå till fiskdiet är avgörande för ökad tillväxt. En långsammare tillväxt påverkar reproduktion och nyrekrytering hos rödingen negativt, vilket gör beståndets återhämningsförmåga svagare.

Vättern har genomgått flera stora förändringar under senare hälften av 1900-talet. Förutom laxutsättningar i Vättern sedan 1971 så har även signalkräftan introducerats och etablerat sig på allt större djup. Arbetet med att minska totalfosforhalterna i Vättern har varit framgångsrikt tack vare effektivt arbete från Vätternvårdsförbundet. Förvärvsfiskets uttag av röding och sik har minskat kraftigt på

grund av begränsningar, fiskefria områden och förändrad inriktning mot nya arter. Ett omfattande intresse för signalkräfta har även ökat fisketrycket mot sådana fiskarter som används som kräftagn. Trycket från fritidsfisket har sannolikt ökat och till viss del ersatt yrkesfiskets uttag av större röding, öring och lax. Signalkräftornas starka beståndsutveckling på senare år eller de klimatförändringar som förväntas påverka Vätterns fisksamhälle går inte att påverka på kort sikt. Ur både bevarande- och nyttjandeperspektiv är övervakning av kräftor och fiskbestånd viktig.

En klimatförändring med ökad vattentemperatur och uteblivna isvintrar förväntas påverka kallvattenfiskar negativt och varmvattenfiskar positivt (SOU 2007:60). Ökade temperaturer kan förväntas förlänga den utsatta laxens födo- och tillväxtsång vilket ytterligare kan öka predationstrycket på bytesfisk. Det kalla, näringsfattiga och syrerika habitatet med dess glacialrelikter vilka gör Vättern till en unik sjö i södra Sverige förväntas påverkas i negativ riktning. Främmande arter med sydligare utbredning, som till exempel amerikansk regnbåge, gös, och lax förväntas påverkas i positiv riktning. I den mån kallvattenfiskar är beroende av bytesarter som gynnas av en klimatförändring kan dessa gynnas indirekt, då kallvattensarterna missgynnas. Framförallt siklöja och till en viss del nors uppvisar stora variationer i årsklasstyrka i Vättern. I Mälaren uteblev rekrytering av siklöja under många år vilket tolkades som en effekt av isfria vintrar (Nyberg m.fl. 2001).

I den senaste aktionsplanen för biologisk mångfald (EU-kommissionen 2006) tas klimatförändringen särskilt upp, då det står att ”man måste också förebygga, minimera och kompensera eventuella skador på biologisk mångfald till följd av åtgärder för anpassning till och mildring av klimatförändringar”. Om populationen av sydsvensk storröding i Vättern stressas av en förändring i klimatet är åtgärder som underlättar situationen för arten av mycket stor vikt (Ask m.fl. 2007).

Möjligheter för framtida förvaltning

I Vättern fiskas på ett historiskt sett litet bestånd av röding. Dessutom har rödingen en långsam återhämtningsförmåga på grund av en lång generationstid. Detta föranleder en förvaltning som utgår från försiktighetsprincipen. Positiva effekter av höjt minimimått, ökad maskstorlek och fiskefria områden kan skönjas i rödingbeståndet. Ändå måste en återhämtningsfas för röding ses i ett perspektiv av åtminstone ett par decennier framåt. Eftersom Vättern är ett lågproduktivt, skyddsvärt och känsligt ekosystem bör negativ påverkan minimeras, inte minst för röding.

En möjlighet till att experimentellt undersöka och fastställa effekterna av den inplanterade laxens konkurrens på Vätterns storröding är att stoppa eller kraftigt minska laxutsättningarna under ett antal år. Därmed skulle rödingbeståndets reaktion på minskat konkurrenstryck från lax kunna studeras på ett planerat sätt. Ett annat, kanske kompletterande, alternativt sätt är att sänka minimimåttet på lax. De stora laxarna har den jämförelsevis största konsumtionen av siklöja. En ökad fiskedödlighet totalt sett (fler fångade fiskar), genom ett minskat minimimått,

skulle kunna bidra till en minskning av laxens totala konsumtion av till exempel siklöja.

Alternativa åtgärder

Om de mycket goda förhållandena för tillväxt av öring i Motala ström återskapades skulle en ny öringstam kunna etableras som ersättning för den storvuxna öringen som försvann vid utbyggnaden. Regeringen (2006) pekade på möjligheterna att ersätta den utrotade vätteröringen med besläktade bestånd av öring. Goda möjligheter torde finnas till att den öringen i framtiden kunde likna den forna öringstammen. En storvuxen öringstam med liknande tillväxtmönster och biologi finns exempelvis i sjön Sommen, nära Vättern (Alm 1929, Henricson m.fl. 1995). En restaurering skulle kunna vara möjlig genom att omförhandla vattendomen för Motala ström så att tillräckligt med fysiskt utrymme och vatten kan tillförsäkras. Då kan habitat för lek och uppväxt återskapas för nedströmslekande öring. En analys av denna möjlighet bör genomföras.



Knipåns mynning i Vättern. Foto: Erik Degerman.

Bevarande av naturlig fiskfauna

Balansen mellan nyttjande och bevarande-frågor är nödvändig men svår och inte alltid självklar. Denna rapport gör ingen ansats till socioekonomisk analys av nyttan med utsättningar av lax. Trollingsfisket efter röding och lax beskrivs som ett av landets mest attraktiva sportfisker, där opublicerade resultat från en enkät beskriver att fritidsfiskets uttag av lax beräknats till 10,2 ton årligen vilket skulle motsvara 72 % av total laxfångst (Norrgård 2009). Utan tvivel finns ett starkt intresse från regionalt håll för att erbjuda och utnyttja en attraktiv art för fiske i Vättern. Denna typ av nyttjande av Vättern som naturresurs skall avvägas mot den långsiktiga ambitionen och ansvaret för att bevara naturlig fiskfauna, för möjligheter till ett uthålligt nyttjande i framtiden.

Behovet av laxutsättningar som kompensation tillkom som resultat av ett försvunnet storöringbestånd. Storöringarna i sjön nådde förr vikter som översteg laxens vikter idag. Vättern hyser fortfarande storöding, öring, harr och andra arter som är av intresse för yrkes- och fritidsfiske. En ökad satsning på att restaurera Vätterns bestånd av röding, ett restaurerat storöringbestånd och en förbättrad situation för harren, som kan växa snabbt i Vättern, skulle kunna återskapa ett för Europa unikt fiskesamhälle.

Som framgått ovan finns flera tydliga indikationer på laxens påverkan på Vätterns ekosystem. Om årliga laxutsättningar fortsätter är det viktigt att definiera en utsättningsmängd som inte medför märkbar påverkan på ekosystemet. Det förefaller relevant att eventuella utsättningar inte skall utgöra större påverkan än vad som kan antas att den forna öringen i Motala ström hade. Om fångsterna av Motala ströms öring kan antas ha varit närmare 15 ton före Vätterns reglering torde det vara denna avkastning av laxfisk som primärt skall ersättas med utsättningar av lax. I vattendomen står att nio ton var den fångstmängd som skulle ersättas, vilket är betydligt mindre än de ca 30 ton lax som fiskats årligen på senare tid (avsnitt 5 & 6).

Vid en ändring av mängderna utsatt lax så är det viktigt att verkligen kunna undersöka effekterna av en minskad utsättningsnivå. För att göra en sådan bedömning möjlig krävs att minskningen är av en sådan storlek att effekten blir mätbar. Detta är nödvändigt för att på sikt hitta en utsättningsnivå som är förenlig med bevarande och uthålligt nyttjande av Vätterns naturliga fiskbestånd.



Tack

Nuvarande och tidigare kollegor på Fiskeriverket samt representanter från de berörda länen och Vätternvårdsförbundet har gett värdefulla synpunkter på effekter av laxutsättningarna i Vättern samt innehållet i denna rapport. Vi vill också rikta ett varmt tack till våra finska kollegor Heikki Auvinen och Outi Heikinheimo som gav oss tillgång till detaljerade data över energitäthet hos siklöja och nors och värdefulla råd om bioenergetisk modellering.



Vätterns norra Skärgård, norr om Stora Rökna. Foto: Erik Degerman.

Referenser

- Aarestrup, K. & Koed, A. 2003. Survival of migrating sea trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts negotiating weirs in small Danish rivers. *Ecology of Freshwater Fish* 12(3):169-176.
- Abenius, J.M. (red.) 2005. Uppföljning av Natura 2000 i Sverige: uppföljning av habitat och arter i Habitatdirektivet samt arter i Fågeldirektivet. Stockholm: Naturvårdsverket. (Naturvårdsverket Rapport 5434/ ISBN 91-620-5434-1)
- Alm, G. 1920. Resultaten av fisikinplanteringen i Sverige. Meddelande från Kungliga Lantbruksstyrelsen 226. 108 s.
- Alm, G. 1929. Undersökningar över laxöringen i Vättern och övre Motala ström. Meddelande från Kungliga Lantbruksstyrelsen 276. 68 s.
- Alm, G. 1934. Vätterns röding. Fiskeribiologiska undersökningar. Report, Institute of Freshwater Research, Drottningholm 2. 26 p.
- Alm, G. 1950. The sea-trout population in the Åva stream. Report, Institute of Freshwater Research, Drottningholm 31:26-56.
- Andersson, K.A. (red.). 1964. Fiskar och fiske i Norden. Band 2. Fiskar och fiske i sjöar och floder. Stockholm: Bokförlaget Natur och Kultur.
- Anonym (Folking). 1939. Vänerlax till Vättern genom olyckshändelse. Pratstund vid siknät. *Insjöfiskaren* 3(12):128-129. --ändrad från Anonym. 2002
- Arvidsson, G. 1935. Märkning av laxöring i Vättern. Report, Institute of Freshwater Research, Drottningholm 4. 16 p.
- Ask, L., Florin, A.-B., Petersson, E. & Svedäng, H. 2007. Åtgärdsprogram för hotade fiskarter och skaldjur. Fiskeriverket Informerar 2007:7. 53 s.
- Auvinen, H., Kolari, I., Pesonen, A. & Jurvelius, J. 2004. Mortality of 0+ vendace (*Coregonus albula*) caused by predation and trawling. *Annales Zoologici Fennici* 41: 339-350.
- Axenrot, T & Nyberg, P. 2008. Bedömning av pelagiska fiskbestånd. Ur: M. Lindell (red.) Årsskrift 2008. Jönköping: Vätternvårdsförbundet. (Rapport 99: 62-73.)
- Bartel, R. 1988. Trouts in Poland. *Polish Archives of Hydrobiology* 35(3-4):321-339.
- Berg, L.S. 1959. Vernal and hiemal races among anadromous fishes. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 16(4):515-537.
- Bohlin, T., Pettersson, J. & Degerman, E. 2001. Population density of migratory and resident brown trout (*Salmo trutta*) in relation to altitude: evidence for a migration cost. *Journal of Animal Ecology* 70:112-121.
- Brett, J.R. 1952. Temperature tolerances in young Pacific salmon, genus, *Oncorhynchus*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 9:265-323.
- Bronte, C.R., Ebener, M.P., Schreiner, D.R., DeVault, D.S., Petzold, M.M., Jensen, D.A., Richards, C.R., & Lozano, S.J. 2003. Fish community change in Lake Superior, 1970-2000. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60:1552-1574.
- Chandler, G.L. & Bjornn, T.C. 1988. Abundance, growth, and interactions of juvenile steelhead relative to time of emergence. *Transactions of the American Fisheries Society* 117:432-443.
- Christensen, O. & Larsson, P.-O. 1979. Review of Baltic salmon research. Copenhagen, ICES. (Cooperative Research Report 89, 124 p.)
- Crespi, B.J. & Teo, R. 2007. Comparative phylogenetic analysis of the evolution of semelparity and life history in salmonid fishes. *Evolution* 56(5):1008-1020.
- Dahl, K. 1913. Laks og Örret. Kristiania (Oslo): Nordisk Forlag. 184 s.
- Dahl, S. & Rosenqvist, C. 2005. Näringsvävsmodellering i Vättern. Jönköping, Vätternvårdsförbundet. (Rapport 81, Del I: 1-78) .

- Degerman, E. 2006. Nätselektivitetsförsöken i Vättern från juli 2005. Örebro, Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium. (PM 2006-03-02, 8 s.)
- Degerman, E. 2010. Motala ströms gigant – den försvunna öringen. Ur A. Åkerberg (red.), Vättern: öar fiske båtar. Skärhamn: Båtdokgruppen AB. s. 138-139.
- Degerman, E., Johlander, A., Sers, B. & Sjöstrand, P. 1996. The effect of lakes on growth in yearling brown trout (*Salmo trutta* L.). Ecology of Freshwater Fish (5):116-122.
- Degerman, E., Nyberg, P., Näslund, I. & Jonasson, D. 1998. Ekologisk fiskevård. Jönköping: Sveriges Sportfiske- och Fiskevårdsförbund. 335 s.
- Degerman, E., Almer, B. & Höglind, K. 1999. Västkustens laxår. Fiskeriverket information 1999:9, 156 s.
- Degerman, E., Hammar, J., Nyberg, P. & Svårdson, G. 2001a. Human impact on the fish diversity in the four largest lakes of Sweden. Ambio 30(8): 522-528.
- Degerman, E., Nyberg, P. & Sers, B. 2001b. Havsöringens ekologi. Fiskeriverket informerar 2001:10. 121 s.
- Degerman, E., Engström, M., Hammar, J. & P. Nyberg, 2008. Nätprovfisket i Djupadalstjärnarna år 2008. PM från Sötvattenslaboratoriet, 2008-09-12, 12 s.
- Degerman, E., Petersson, E., Eklöv, A., Olsson, I. & Sers, B. 2009. The effect of lentic habitat downstream on the parr density of sea-migrating populations of brown trout (*Salmo trutta*). Submitted.
- Dickson, W., Hörnström, E., Ekström, C. & Almer, B. 1975. Rödingsjöar söder om Dalälven. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (7). 140 s.
- Dieterman, D., Thorn, W.C. & Anderson, C.S. 2004. Application of a bioenergetics model for brown trout to evaluate growth in Southeast Minnesota streams. Minnesota, Minnesota Department of Natural Resources. (Investigation Report 513)
- Dobiesz, N.E., McLeish, D.A., Eshenroder, R.L., Bence, J.R., Mohr, L.C., Ebener, M.P., T.F. Nalepa, A.P. Woldt, J.E. Johnson, R.L. Argyle, & J.C. Makarewicz. 2005. Ecology of the Lake Huron fish community, 1970–1999. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 62: 1432–1451.
- Downing, J.A. & Plante, C. 1993. Production of fish populations in lakes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 50:110-120.
- Downing, J.A., Plante, C. & Lalonde, S. 1990. Fish production correlated with primary productivity, not the morphoedaphic index. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 47:1929-1936.
- Duguid, R.A., Ferguson, A. & Prodöhl, P. 2006. Reproductive isolation and genetic differentiation of ferox trout from sympatric brown trout in Loch Awe and Loch Laggan, Scotland. Journal of Fish Biology 69 (Suppl. A): 89-114.
- Eklöv, A. & A. Fjälling 1997. Försök med fiskfälla i Svartån, Laxberg. PM 1997-01-18, 12s.
- Ekman, S. 1915. Die Bodenfauna des Vättern, qualitativ und quantitativ untersucht. Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie 7:146-204, 275-425.
- Ekman, S. 1922. Djurvärldens utbredningshistoria på skandinaviska halvön (The colonization history of the fauna of the Scandinavian Peninsula). Stockholm, Bonniers Förlag. 614 s.
- Ekman, S. 1940. Die Schwedische Verbreitung de glazial-marinen Relikte. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie (9):37-58.
- Ekman, Th. 1903. Om siklöjfisket i Vetterern. Svensk Fiskeritidskrift 12(1):23-30.
- Elliot, J.M. 1976. Energy losses in the waste products of brown trout (*Salmo trutta* L.). Journal of Animal Ecology 45:561-580.
- Elliott, J.M. 1984. Numerical changes and population regulation in young migratory trout *Salmo trutta* in a Lake District stream, 1966-83. Journal of Animal Ecology 53:327-350.

- Elliott, J.M. 1994. Quantitative ecology and the brown trout. Oxford, Oxford University Press. 286 s.
- Elvingsson, P., 1990. Odling försök med vänerlax. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (3):19-24.
- Enckell, P.H. 1980. Kräftdjur. Lund, Signum. 685 s.
- Enderlein, O. 1981. Interspecific food competition between the three pelagic zooplankton feeders, cisco (*Coregonus albula* (L.)), smelt (*Osmerus eperlanus* (L.)) and herring (*Clupea harengus* L.) in the Norrbotten part of the Bothnian Bay. Report, Institute of Freshwater Research, Drottningholm 59: 15-20.
- Essvik, B. 1977. Röding och militär verksamhet i Vättern. Utredning och fiskevårdsåtgärder under en provotid. Rapport, Fiskeriverket. 134 s.
- Essvik, B. 1993. Vistakulleundersökningarna. Nätprovfisken i Vättern norr om Huskvarna 1973-1992. Utvärdering och förslag till åtgärder. Fiskeriverkets utredningskonator i Jönköping. Rapport 36 s.
- EU. 1992. Rådets direktiv 92/43/EEG av den 21 maj 1992 om bevarande av livsmiljöer samt vilda djur och växter. 65 s.
- EU-kommissionen. 2006. Yttrande från Europeiska ekonomiska och sociala kommittén om Meddelande från kommissionen – Att stoppa förlusten av biologisk mångfald till 2010 och därefter: Att upprätthålla ekosystemtjänster för mänskligt välbefinnande. Europaparlamentet i Bryssel. (KOM/2006/216 (<http://eur-lex.europa.eu>))
- Ferguson, A. & Taggart, J.B. 1991. Genetic differentiation among sympatric brown trout (*Salmo trutta*) populations of Lough Melvin, Ireland. Journal of Fish Biology 43: 221-237.
- Ferguson, A. 2004. The importance of identifying conservation units: brown trout and pollan biodiversity in Ireland. Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy 104B:33-41.
- Filipsson, O. 1983. Vätterns fiskbestånd belysta genom provfisken med bottennät. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (1). 61 s.
- Filipsson, O. 1989. Fiskets inverkan på fiskens storlek i fjällsjöar. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (3). 18 s.
- Filipsson, O. 2003. Begränsat fiske gav större fiskar i en fjällsjö. Fiskeriverket informerar 2003:7. 26 s.
- Filipsson, O. & Svärdson, G. 1976. Principer för fiskevården i rödingsjöar. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (2). 79 s.
- Fiskeriverket 2007a. Genetiska, ekologiska och samhällsekonomiska effekter av fiskutsättningar. Göteborg, Fiskeriverket. (Regeringsuppdrag, 2007-11-30. 44 s.)
- Fiskeriverket. 2007b. Kontinuerlig odling och utsättning av fisk och bevarandet av de berörda beståndens naturliga egenskaper. Göteborg: Fiskeriverket. Regeringsuppdrag, 2007-05-28. 73 s.
- Fiskeriverket och Länsstyrelsen i Värmlands län 1998. Lax- och öringfisket i Väneren. Fiskeriverket information 1998: 8. 62 s.
- Fleming, I.A. 1996. Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution. Reviews in Fish biology and Fisheries 6:379-416.
- Fürst, M. 1991. Glacialrelikterna i Vättern. 1991. Jönköping: Vätternvårdsförbundet. (Rapport, 14 s.)
- Fürst, M., Hammar, J., Hill, C., Boström, U. & Kinsten, B. 1984. Effekter av introduktion av *Mysis relicta* i reglerade sjöar i Sverige. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (1). 84 s.
- Gibson, R.J. 1993. The Atlantic salmon in fresh water: spawning, rearing and production. Reviews in Fish Biology and Fisheries 3:39-73.
- Greer, R.B., Hammar, J. & Verspoor, E. 2006. Nordic protocol sampling in Loch Maree (Wester Ross, Scotland). Report to The Wester Ross Fisheries Trust. 11 p.
- Gärdenfors, U. (Red.) 2010. Rödlistade arter i Sverige 2010. Uppsala: SLU Publikations-service. 590 s.

- Hammar, J. 1987. Zoogeographical zonation of fish communities in insular Newfoundland: A preliminary attempt to use the Arctic char population ecology to describe early postglacial colonization interactions. In: Proceedings of the fourth ISACF workshop on Arctic char. p. 31-38 (ISACF Information Series (4), Institute of Freshwater Research, Drottningholm).
- Hammar, J. 1988. Planktivorous whitefish and introduced *Mysis relicta*: Ultimate competitors in the pelagic community. Finnish fisheries research 9:497-521.
- Hammar, J. 1989. Landlocked Arctic charr in southern Sweden; Ecology, prerequisites and present status of a glacial relict in multispecies fish communities. In: H. Kawanabe, F. Yamazaki & D.L.G. Noakes. (Eds.) Biology of charrs and masu salmon. In: Proceedings of the international symposium on charrs and masu salmon, Sapporo, Oct 3-9 1988. Physiol. Ecol. Japan. Spec. Vol 1. (Abstract.)
- Hammar, J. 1994. Split-routine strategies in competitive bodybuilding: Species and size selective predation in marginal Arctic char. In: International Charr Symposium, Trondheim, 1994. (Book of Abstracts)
- Hammar, J. 1998a. Evolutionary ecology of Arctic char (*Salvelinus alpinus* (L.)): intra- and interspecific interactions in circumpolar populations. Uppsala: Acta Universitatis Upsaliensis. (Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology 408. 31 p.)
- Hammar, J. 1998b. The significance of the Arctic char (*Salvelinus alpinus*) species complex in Sweden: Distribution, biology and status of an ice-age reminiscence. In P.S. Maitland (Ed.) Proc. 7th ISACF workshop on Arctic char, konferensort, konferensdatum, s. 47-63. (ISACF Information Series (6), Institute of Freshwater Research, Drottningholm).
- Hammar, J. 2001. Förslag till åtgärdsprogram för bevarande av Sydsvensk Storröding (*Salvelinus salvelinus* (Linné 1758)). Stockholm: Fiskeriverket och Naturvårdsverket. (Publicerad rapport)
- Hammar, J. 2006a. Varför har den unga storrödingens tillväxt försämrats i Vättern under perioden 1972-2004? Drottningholm: Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium. (PM 2006-02-06, 11 s.)
- Hammar, J. 2006b. Analys av tre trollingfångade rödingar från Yngen sommaren 2006, och jämförelser med tillväxt- och magdata från provfisket 1992. PM, Fiskeriverkets Sötvattenslaboratorium 2006-12-04. 4 p
- Hammar, J. 2007. Storröding (sydsvenska bestånd). Ur: M. Tjernberg & M. Svensson (red.) Artfakta. Rödlistade ryggradsdjur i Sverige. s. 79-81. Uppsala: SLU/Artdatabanken.
- Hammar, J. 2008. Varför har Vätterns storröding börjat äta hornsimpa? Drottningholm: Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium. (PM 2008-12-31. 26 s.)
- Hammar, J. 2010. Vätterns storröding. Ur: A. Åkerberg (red.). Vättern: öar fiske båtar. Skärhamn: Båtdokgruppen AB. s. 92-127.
- Hammar, J. & Degerman, E. 2009. Vad äter Vänerlaxen i Vättern, vad äter den på hemmaplan, hur växer den och hur stor kan den bli? Drottningholm: Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium (PM 2009-04-15. Dnr 00036-2009. 54 p.)
- Hammar, J. & Filipsson, O. 1985. Ecological testfishing with the Lundgren gillnets of multiple mesh size: the Drottningholm technique modified for Newfoundland Arctic char populations. Report, Institute of Freshwater Research, Drottningholm 62:12-35.
- Hammar, J. & Filipsson, O. 2007. Varför minskar rödingens kondition i Vättern, och vilket urval har yrkesfisket egentligen gjort? Drottningholm: Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium (PM 2007-03-28. 42 s.)
- Hamrin, S.F. 1986. Vertical distribution and habitat partitioning between different size classes of vendace, *Coregonus albula*, in thermally stratified lakes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 43: 1617-1625.
- Hamrin, S.F. & Persson, L. 1986. Asymmetrical competition between age classes as a factor causing population oscillations in an obligate planktivorous fish species. Oikos 47:223-232.
- Hanson, P.C., Johnson, T.B., Schindler, D.E. & Kitchell, J.F. 1997. Fish bioenergetics 3.0 for Windows. University of Wisconsin-Madison. UW Sea Grant Institute, WISCU-T-97-001.

- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131:1292-1297
- Helminen, H., Sarvala, J. & Karjalainen, J. 1997. Patterns in vendace recruitment in Lake Pyhäjärvi, south-west Finland. *Journal of Fish Biology* 51 (Supplement A): 303-316.
- Hendry, A.P., Bohlin, T., Jonsson, B. & Berg, O.K. 2004. To sea or not to sea: Anadromy versus non-anadromy in salmonids. In: A.P. Hendry & S.C. Stearns (eds), *Evolution Illuminated: salmon and their relatives*. (pp. 92-125). Oxford: Oxford Univ. Press.
- Henricson, J., Jansson, H. & Andersson, T. 1995. Genetisk analys av öring från Sömen. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (2). s. 21-28.
- Hessle, C. 1935. Gotlands havslaxöring. Meddelande från Statens anstalt för Sötvattensfiske, nr 7. 11 s.
- Hjälte, U., Johansson, M., Halldén, A. & Degerman, E. 2003. Fritidsfisket i Vättern år 2000. Ur: Vätternvårdsförbundet, Fiske och fiskar i Vättern, s 102-149. Jönköping: Vätternvårdsförbundet. (Rapport 62)
- von Hofsten, N. 1913. Glaciala och subarktiska relikter i den svenska faunan. *Populär naturvetenskaplig revy* 3:1-20.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on the Quantitative Biology* 22:415-427.
- Islam, A., Nose, Y. & Yasuda, F. 1973. Egg characteristics and spawning season of rainbow trout. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 39(7):741-751.
- Jacobsen, P.J., Johnsen, G.H. & Larsson, P. 1988. Effects of predation risk and parasitism on the feeding ecology, habitat use, and abundance of lacustrine three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45:426-431.
- Jensen, K.W. 1968. Sea trout (*Salmo trutta* L.) of the river Istra, western Norway. Report, Institute of Freshwater Research, Drottningholm, 48:187-213.
- Jepsen, N., Aarestrup, K., Koed, F. & Rasmussen, G. 1998. Survival of radio-tagged Atlantic salmon (*Salmo salar*) and trout (*Salmo trutta*) smolts passing a reservoir during seaward migration. *Hydrobiologia* vol. 371-73(1-3):347-353.
- Jepsen, N., Pedersen, S. & Thorstad, E. 2000. Behavioural interactions between prey (trout smolts) and predators (pike and pike-perch) in an impounded river. *Regulated Rivers: Research & Management* 16(2):189-198.
- Johnston, T. A. 1999. Factors affecting food consumption and growth of walleye, *Stizostedion vitreum*, larvae in culture ponds. *Hydrobiologia* 400:129-140.
- Jonsson, B. 1977. Demographic strategy in a brown trout population in western Norway. *Zoologica scripta* 6:255-263.
- Jonsson, B. 1985. Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *Transactions of the American Fisheries Society* 114:182-194.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2006. Life history of the anadromous trout *Salmo trutta*. In: G. Harris & N. Milner (eds.), *Sea trout* (pp. 196-223). Ort: Blackwell Publishing.
- Jonsson, B., Jonsson, N., Brodtkorb, E. & Ingebritsen, P.J. 2001. Life-history traits of brown trout vary with the size of small streams. *Functional Ecology* 15(3):310-317.
- Jägerskiöld, L.A. 1912. Om marina, glaciala relikter i nordiska insjöar. *Ymer* 32: 17-36.
- Kalleberg, E.R. 1958. Observations in a stream tank of territoriality and compensation in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *S. trutta*). Report, Institute of Freshwater Research Drottningholm 39: 55-98.
- Karjalainen, J., Auvinen, H., Helminen, H., Marjomäki, T.J., Niva, T., Sarvala, J. & Vijanen, M. 2000. Unpredictability of fish recruitment: interannual variation in young-of-the-year abundance. *Journal of Fish Biology* 56:837-857.
- Karås, P. & Thoresson, G. 1992. An application of a bioenergetic model to Eurasian perch. *Journal of Fish Biology* 41:217-230.
- Kitchell, J.F., Stewart, D.J. & Weininger, D. 1977. Application of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34:1922-1935.
- Klippinge, P. 1999. Ta tempen på kustöringen. *Sportfiske* 9:12-18.

- Krause, T. & Palm, A. 2008. Dynamics of smelt (*Osmerus eperlanus*) numbers in Lake Peipsi over a decade. *Estonian Journal of Ecology* 57:111-118.
- Kristiansen, H. & Rasmussen, G. 1993. Havörredens vandringsruter. Danmarks Fiskeriundersøgelse, Institut for Ferskvandsfiskeri & Fiskepleje. IFF rapport, nr 23, 64 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*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48:1015-1021.
- L'Abée-Lund, J.H., Jonsson, B., Jensen, A.J., Saettem, L.M., Heggberget, T.G., Johnsen, B.O. & Naesje, T.F. 1989. Latitudinal variation in life-history characteristics of sea-run migrant brown trout (*Salmo trutta*) in Norway. *Journal of Animal Ecology* 58:525-542.
- Larsson, S. & Berglund, I. 1998. Growth and food consumption of 0+ Arctic charr fed pelleted or natural food at six different temperatures. *Journal of Fish Biology* 52:230-242.
- Liljeborg, W. 1891. Sveriges och Norges Fiskar. Del 1-3. Uppsala: W. Schultz. 2400 s.
- Lindell, M. (Red.) 2006. Vattenvårdsplan för Vättern 2006-2012. Jönköping: Vätternvårdsförbundet. (Rapport 91)
- Lindell, M. (Red.) 2008. Bevarandeplan för Natura 2000 i Vättern. Jönköping: Vätternvårdsförbundet. (Rapport 95)
- Lindell, M. & Halldén, A. (Red.) 2003. Fiske och fiskar i Vättern. Jönköping: Vätternvårdsförbundet. (Rapport 62)
- Lovén, S. 1862. Om några i Vetteren och Venern funna Crustaceer. Öfvers. af Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Förhandlingar 1861(6):285-314.
- Lovén, S. 1863. Till frågan om Ishafsfaunans forna utsträckning öfver en del av Nordens fastland. Öfvers. af Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Förhandlingar 1862(8):463-468.
- Lundblad, O. 1918. Om djupfaunan i svenska insjöar ur djurgeografisk synpunkt. *Fauna och flora* (3):97-122.
- Marjomäki, T.J., Auvinen, H., Helminen, H., Huusko, A., Sarvala, J., Valkeajärvi, P., Viljanen, M., Karjalainen, J. 2004. Spatial synchrony in the inter-annual population variation of vendace (*Coregonus albula* (L.)) in Finnish lakes. *Annales Zoologici Fennici* 41:225-240.
- Mason, J.C. & Chapman, D.W. 1965. Significance of early emergence, environmental rearing capacity, and behavioural ecology of juvenile coho salmon in stream channels. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 22:173-190.
- Mills, E.L. & Forney, J.L. 1983. Impact on *Daphnia pulex* of predation by young yellow perch in Oneida Lake, New York. *Transactions of the American Fisheries Society*. 112: 154-161.
- Mills, E.L., Casselman, J.M., Dermott, R., Fitzsimons, J.D., Gal, G., Holeck, K.T., Hoyle, J.A., Johannsson, O.E., Lantry, F., Makarewicz, J.C., Millard, E.S., Munawar, I.F., Munawar, M., O'Gorman, R., Owens, R.W., Rudstam, L.G., Schaner, T. & Stewart, T.J. 2003. Lake Ontario: food web dynamics in a changing ecosystem (1970–2000). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60:471-490.
- Milner, N.J., Karlsson, L., Degerman, E., Johlander, A., MacClean, L.P. & Hansen, L.-P. 2006. Sea Trout (*Salmo trutta* L.) in European Salmon (*Salmo salar* L.) Rivers. In: G. Harris & N. Milner (eds.), *Sea Trout: Biology, Conservation & Management*. (pp. 139-156). Oxford: Blackwell Publishing Ltd.
- Ministry of Natural Resources (Ontario). 2002. Guidelines for stocking fish in inland waters of Ontario. Ontario, Canada: Ministry of Natural Resources, Fisheries section, Fish and Wildlife Branch. (Report, Augusti 2002, ISBN 0-7794-2116-7)
- Moll, J.D. & Brown, J.S. 2008. Competition and Coexistence with Multiple Life-History Stages. *American Naturalist* 171:839-843.
- Naturvårdsverket. 2003a. Levande sjöar och vattendrag: underlagsrapport till fördjupad utvärdering av miljömålsarbetet. Stockholm: Naturvårdsverket. (Rapport 5327, 73 s./ ISBN 9162053272)
- Naturvårdsverket. 2003b. Natura 2000 i Sverige: handbok med allmänna råd. Stockholm: Naturvårdsverket. (Handbok 2003:9, 89 s.)

- Naturvårdsverket. 2007. Nationell strategi för skydd av vattenanknutna natur- och kulturmiljöer: delmål 1: levande sjöar och vattendrag. Stockholm: Naturvårdsverket. (Rapport 5666, 62 s.)
- Naturvårdsverket. 2008. Nationell strategi och handlingsplan för främmande arter och genotyper. Stockholm: Naturvårdsverket. (Rapport 5910. 249 s.)
- Naturvårdsverket. 2011. Reglering av fiske i skyddade havsområden - Projektrapport. Stockholm: Naturvårdsverket. (Rapport 6416. 98 s.)
- Nilsson, N. 2008. Validering av smoltproduktionsmodell för öring (*Salmo trutta*) i två av Vätterns tillflöden. Examensarbete Högskolan i Kalmar.
- Nilsson, N.-A. 1963. Interaction between trout and char in Scandinavia. Transactions of the American Fisheries Society 92:276-285.
- Nilsson, N.-A. 1966. Öringens näringsvanor. Fiske 66:3-14.
- Nilsson, N.-A. 1967. Interactive segregation between fish species. In: S.D. Gerking (ed.), The biological basis of freshwater fish production (pp. 295-313). Oxford: Blackwell Scient. Publ.
- Nilsson, N.-A. 1978. The role of size-biased predation in competition and interactive segregation in fish. In: S.D. Gerking (ed.), Ecology of freshwater fish production (pp. 303-325). Oxford: Blackwell Scient. Publ.
- Nilsson, N.-A. 1979. Food and habitat of the fish community of the offshore region of Lake Vänern, Sweden. Report, Institute of Freshwater Research, Drottningholm 58: 126-139.
- Nilsson, N.-A. 1985. The niche concept and the introduction of exotics. Report, Institute of Freshwater Research, Drottningholm 62: 128-135.
- Nordqvist, O. 1918. Om våra sjöars fiskavkastning och medlen att öka den i de stora sjöarna. Svensk Fiskeritidskrift 27(2):41-53.
- Norrgård, J. (Red.) 2009. Förvaltningsplan för fisk & fiske i Vättern 2009-2013. Jönköping: Vätternvårdsförbundet. (Rapport 102)
- Northcote, T.G. 1995. Confessions from a four decade affair with Dolly Varden: a synthesis and critique of experimental tests for interactive segregation between Dolly Varden char (*Salvelinus malma*) and cut-throat trout (*Oncorhynchus clarki*) in British Columbia. Nordic Journal of Freshwater Research 71:49-67.
- Northcote, T.G. & Hammar, J. 2006. Feeding ecology of *Coregonus albula* and *Osmerus eperlanus* in the limnetic waters of Lake Mälaren, Sweden. Boreal Environment Research 11(3):229-246.
- Northcote, T.G. & Rundberg, H. 1970. Spatial distribution of pelagic fishes in Lambarfjärden (Mälaren, Sweden) with particular reference to interaction between *Coregonus albula* and *Osmerus eperlanus*. Report, Institute of Freshwater Research, Drottningholm, 50:133-167.
- Nybelin, O. 1931. Ishavsdjur i det nutida Sverige. Ur: L.A. Jägersköld (red.), Naturens liv i ord och bild (s. 731-741). Stockholm: Förlag.
- Nyberg, P. & Sers, B. 2003. Utvärdering av laxmärkningarna i Vättern 1965-1996. Ur: Fiske och fiskar i Vättern. Jönköping: Vätternvårdsförbundet (Rapport 62, s. 60-68)
- Nyberg, P., Degerman, E., Ekström, C. & Hörnström, E. 1986. Försurningskänsliga rödingsjöar i Syd och Mellansverige. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (6). 240 s.
- Nyberg, P., Sers, B. & Degerman, E. 1997. Utsättningarna i Vätern 1988-92. Örebro: Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium. (PM 1997-02-28, 12 s.)
- Nyberg, P., Bergstrand, E., Degerman, E. & Enderlein, O. 2001. Recruitment of pelagic fish in an unstable climate: Studies in Sweden's four largest lakes. Ambio 30:559-564.
- Nyman, L. 1978. Avkastningspotentialen av konsumtionsfisk i svenska sjöar mot bakgrund av olika nyttjandeformer. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (11). 20 s.
- Nyman, L., Hammar, J. & Gydemo, R. 1981. The systematics and biology of landlocked populations of Arctic char from northern Europe. Report, Institute of Freshwater Research, Drottningholm 59:128-141.

- Näslund, I. 1991. Utvandring av öringungar från Dammån och Kaltisjokk. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (2). 31-48.
- Näslund, I., Degerman, E. & Nordwall, F. 1998. Effects of biotic interactions on brown trout habitat use and life history in streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55:1034-1042.
- O'Connell, M.F. & Dempson, J.B. 2002. The biology of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, of Gander Lake, a large, deep, oligotrophic lake in Newfoundland, Canada. *Environmental biology of fishes* 64:115-126.
- Olofsson, F. 1932. Om Vättersfisket. *Svensk Fiskeritidskrift* 23:269-272.
- Olsson, I.C., Greenberg, L.A. & Eklöv, A.G. 2001. Effects of an artificial pond on migrating brown trout smolts. *North American Journal of Fisheries Management* 21(3):498-506.
- Pakkasmaa, S. & Petersson, E. 2005. Fisk i fel vatten – ekologiska konsekvenser av utsättningar av fisk. *Fiskeriverket Informerar* 2005:9. 48 s.
- Petersson, E., Järvi, T., Steffner, N.G. & Ragnarsson, B. 1996. The effect of domestication on some life history traits of sea trout and Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 48:776-791.
- Petersson, E., Degerman, E., Sers, B., Soler, T. & Nyberg, P. 2009. Varför går laxutsättningarna allt sämre i Vänern och Vättern? *Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium*. (PM 2009-02-11)
- Power, G. 1958. The evolution of the freshwater races of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Eastern North America. *Arctic* 11:86-92.
- Rastetter, E.B. & Ågren, G.I. 2002. Changes in individual allometry can lead to coexistence without niche separation. *Ecosystems* 5:789-801.
- Regeringen. 2005. Svenska miljömål – ett gemensamt uppdrag. Prop. 2004/05:150. 203 s.
- Regeringen. 2006. Vissa fiskeripolitiska frågor. Skr. 2005/06: 171. 83 s.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* 191:1-382.
- Ros, T. 1981. Salmonids in the lake Vänern area. In: Ryman, N. (ed.), *Fish gene pools* (pp:21-31). *Ecological Bulletins* 34, 111 s.
- Rosén, N. 1918. Om havslaxöringen i övre Norrland. *Meddelande från Kungliga Lantbruksstyrelsen* 212, 23 s.
- Runnström, S. 1940. Vänerlaxens ålder och tillväxt. Report, Institute of Freshwater Research, Drottningholm 18. 39 p.
- Runnström, S., 1957. Migration, age, and growth of the brown trout (*Salmo trutta* L.) in Lake Rensjön. Report, Institute of Freshwater Research, Drottningholm 38:194-246.
- Sandlund, O.T. & Naesje, T.F. 1992. Storörretens betydning i ekosystemet. Ur: *Nordisk seminar om förvaltning av storörret*. (DN-Rapport 1992(4):6-17.)
- Sandström, A., Norrgård, J., Dannewitz, J. & Bergstrand, E. 2009. Kan införandet av fiskefria områden vända trenden för fisken i Vättern? Resultat från övervakningsprogram och inventeringar i Vättern 2005-2007. Jönköping: Vätternvårdsförbundet. (Rapport 96, 97 s.)
- Sars, G.O. 1903. *An Account of the Crustacea of Norway, Vol. IV: Copepoda (Calanoida)*. Christiania (Oslo), Cammermeyer. (ISBN-10: 1904690459)
- Scott, W.B. & Crossman, E.J. 1973. *Freshwater fishes of Canada Bulletin* 184. 966 s.
- Seefelt, N. E. & Gillingham, J. C. 2007. Bioenergetics and Prey Consumption of Breeding Double-crested Cormorants in the Beaver Archipelago, Northern Lake Michigan. *J. Great Lakes Res.* 34:122-133.
- Sers, B., Degerman, E. & P. Nyberg. 2007. Utvärdering av märkningar av Gullspångslax i Vättern. Örebro, Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium. (PM 2007-01-02. 36 s.)
- Sers, B., Degerman, E. & Nyberg, P. 2009. Utvärderingar av märkningar av Gullspångslax i Vättern. Jönköping: Vätternvårdsförbundet. (Rapport 98, 36 s.)

- Skurdal, J., Hegge, O. & Taugbøl, T. 1992. Ernaering hos storørret i Mjösa, Randsfjorden og Tyrifjorden. Ur: Nordisk seminar om förvaltning av storørret. DN-Rapport 1992(4):88-96.
- SOU 2007:60. Sverige inför klimatförändringarna - hot och möjligheter. Stockholm, Miljödepartementet, Klimat- och sårbarhetsutredningen. 1 oktober 2007.
- Sparrevik, E. 2001. Utsättning och spridning av fisk – strategi och bakgrund. Fiskeverket informerar 2001:8. 30 s.
- Stewart, D.J. & Ibarra, M. 1991. Predation and production by salmonine fishes in Lake Michigan, 1978-88. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48:909-922.
- Stewart, D.J., Weininger, D., Rottiers, D.V. & Edsall, T.A. 1983. An energetics model for lake trout, *Salvelinus namaycush*: Application to the Lake Michigan population. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 40:681-698.
- Svärdson, G. 1966. Öringen. Särtryck ur Fiske 66, 31 s.
- Svärdson, G. 1976. Interspecific population dominance in fish communities of Scandinavian lakes. Report, Institute of Freshwater Research, Drottningholm 55:144-171.
- Svärdson, G. 1988. Pleistocene age of the spring-spawning cisco, *Coregonus trybomi*. Nordic Journal of Freshwater Research 64:101-112.
- Svärdson, G. & Fagerström, Å. 1982. Adaptive differences in long-distance migration of some trout (*Salmo trutta* L.) stocks. Report, Institute of Freshwater Research, Drottningholm, 60:51-80.
- Svärdson, G., Filipsson, O., Fürst, M., Hanson, M. & Nilsson, N.-A. 1988. Glacialrelikernas betydelse för Vätterns fiskar. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (15) 61 p.
- Sömme, J.D. 1941. Örretboka. Oslo: Jacob Dybwad Forlag. 591 s.
- Thornton, K.W. & Lessem, A.S. 1978. A temperature algorithm for modifying biological rates. Transactions of the American Fisheries Society 107:284-287.
- Tideman, M. 1933. Rödingfisket i Vättern. Ny Svensk Fiskeritidskrift 12:143-144.
- Titus, R.G. & Mosegaard, H. 1991. Selection for growth potential among migratory brown trout (*Salmo trutta*) fry competing for territories: evidence from otoliths. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48:19-27.
- Toivonen, J. 1992. Landlocked salmon – brown trout: A comparison based on finnish marking studies. Ur: Nordisk seminar om förvaltning av storørret. DN-Rapport 1992(4):120-127.
- Vallin, L. & P. Landergren 1998. Vinteröring på Gotland. Sportfiske 12:64-66.
- Vehanen, T., Hyvärinen, P. & Huusko, A. 1998. Food consumption and prey orientation of piscivorous brown trout (*Salmo trutta*) and pikeperch (*Stizostedion lucio-perca*) in a large regulated lake. Journal of Applied Ichthyology 14:15-22.
- Werner, E.E., & Gilliam, J.F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. Annual Reviews of Ecology and Systematics 15:393-425.
- Verspoor, E., C. Adams, R.B. Greer, J. Hammar, F. Igoe, & D. Knox. 2006. Regional phylogeography of Arctic charr within Western Europe based on restriction enzyme analysis of three regions of the mtDNA, focusing on Britain and Ireland. In: Fifth International Symposium on Arctic charr, Reykjavik, Iceland, August 2006. (Book of abstracts/ ISBN)
- Westerberg, H. 1993. Laxmärkning i Vättern. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (1):1-15.
- Wiederholm, T. 1974. Studier av bottenfaunan i Vättern. Stockholm: Statens Naturvårdsverk. (PM 72/416, 68 s.)
- Wiley, R.W. 2006. Trout Stocking Rates: A Wyoming Perspective. Report American Fisheries Society, Fisheries Management Section, 2006:2.

Appendix 1

Underlag och antaganden för bioenergetisk modellering

1. Konsumtion

- (2) $C = C_{\max} \cdot p \cdot f(T)$, där
- (3) $C_{\max} = CA \cdot W^{CB}$
- (4) $f(T) = K_a \cdot K_b$, där
- (5) $K_a = (CK1 \cdot L1) / (1 + CK1 \cdot (L1-1))$
- (6) $L1 = e^{(G1(T-CQ))}$
- (7) $K_b = (CK4 \cdot L2) / (1 + CK4 \cdot (L2-1))$
- (8) $L2 = e^{(G2(CTL-T))}$
- (9) $G2 = (1/CTL - CTM) \ln((0,98 (1 - CK4)) / (CK4 \cdot 0,02))$

C = specifik konsumtion ($g \cdot g^{-1} \cdot dag^{-1}$)

C_{\max} = maximal specifik konsumtion ($g \cdot g^{-1} \cdot dag^{-1}$)

P = proportion av maxkonsumtion

$f(T)$ = funktion för konsumtionens temperaturberoende

CA = intercept för konsumtionens viktberoende (~storleksberoende)

CB = lutning (slope) för konsumtionens viktberoende

W = fiskens vikt i gram

T = temperatur ($^{\circ}C$)

CTM = maximal temperatur för konsumtion (letalgräns) ($^{\circ}C$)

CTO = optimal temperatur för konsumtion ($^{\circ}C$)

CQ (ofta benämnt Q_{10}): koefficient för konsumtionens temperaturberoende.

2. Metabolism

Respirationen (R) är den del av energiallokeringen hos fisken som åtgår till rutinmetabolism. Fiskars energibehov vid vila räknas upp genom att ta hänsyn till kombinationen av temperaturen och rörelseaktiviteten. Respirationen i de modeller vi använder beräknas enligt Stewart m.fl. (1983) där:

- (10) $R = RA \cdot W^{RB} \cdot f(T) \cdot ACT$
- (11) $S = SDA \cdot (C-F)$
- (12) $f(T) = e^{(RQ \cdot T)}$ där
- (13) $VEL = RK1 \cdot WRK4$, when $T > RTL$
- (14) $VEL = ACT \cdot WRK4 \cdot e^{(BACT \cdot T)}$, when $T \leq RTL$

forts. Appendix 1

R	= specifik energibehov för respiration ($g \cdot g^{-1} \cdot dag^{-1}$)
RA	= intercept för respirationens temperaturberoende
f(T)	= funktion för respirationens temperaturberoende
SDA	= "specific dynamic action", konstant andel av konsumerad energi som åtgår till födoassimilering
RB	= lutning (slope) för respirationens viktberoende
ACT	= faktor för rörelseaktivitet
W	= fiskens vikt i gram
T	= temperatur ($^{\circ}C$)
RTO	= optimal temperatur för respiration, den temperatur då respirationen är som högst ($^{\circ}C$)
RK4	= simhastighetens temperaturberoende
RTL	= den temperaturgräns då förhållandet mellan rörelseaktivitet och temperatur förändras
BACT	= simhastighetens temperaturberoende under RTL
RK1	= interceptet för simhastighet över RTL

Respirationen är i denna variant temperaturberoende och korrigeras även för rörelseaktivitet. Rörelseaktiviteten multipliceras med övriga respirationskostnader.

3. Avfallsprodukter (egestion och exkretion)

Utsöndring av avfallsprodukter som exkrementer och urea beräknas i Kitchell med fleras (1977) modell vara konstant proportionerliga mot konsumtionen. Vi har dock använt den för kallvattenarter som lax mer lämpliga modellstruktur som bygger på Stewart med fleras (1983) utvidgning av Elliott (1976), där justeras energibudgeten för förekomst av svärnedbrytbara byten. Där gäller:

$$(15) \quad F = PF \cdot C$$

$$(16) \quad U = UA \cdot T \cdot UB \cdot e^{(UG \cdot p) \cdot (C-F)}, \text{ där}$$

$$(17) \quad PF = ((PE - 0,1) / 0,9) (1 - PFF) + PFF$$

$$(18) \quad PE = FA \cdot T \cdot FB \cdot e^{FG \cdot p}$$

$$(19) \quad PFF = \text{SUMMA (PREY}(n) \text{ DIET}(n)) \text{ för } n = 1 \text{ byten}$$

F = faeces

U = exkretion

UA = intercept för hur egestion av en proportion av den konsumerade födan beror av temperatur

UB = koefficient för egestionens temperaturberoende

UG = egestionens beroende av totalt födointag

FA = intercept för hur exkretionen (som proportion av konsumerad föda) beror av temperatur

FB = koefficient för exkretionens temperaturberoende

FG = exkretionens beroende av totalt födointag

4. Tillväxt (kropp och könsprodukter)

Den del av den konsumerade energin som inte åtgår till metabolism, rörelseaktivitet eller utgår i form av exkretion eller egestion antas i modellen fördelas till tillväxt av kroppsvävnad eller könsprodukter. Eftersom laxen sällan könsmodnar i Vättern så allokerades all energi till kroppstillväxt i vår modell. Om födointaget exempelvis reduceras så är tillväxten därför den aktivitet som fisken i första hand drar ned på.

forts. Appendix 1

Parametervärden för de två bioenergetiska modeller som använts för att skatta konsumtion av bytesfiskar hos inplanterad lax. Modellen för Coho är hämtad från Stewart & Ibarra m.fl. (1991) och den för öring från Dietermann med flera (2004).

Symbol	CONSUMPTION (Equation 3)	Coho lax	Öring
CA	Intercept for C_{max}	0,303	0,2161
CB	Slope for C_{max}	-0,275	-0,233
CQ	Slope for temperature dependence of consumption	5	3,8
CTO	Water temperature corresponding to 98 % of max consumption	15	17,5
CK1	Fraction of maximum consumption rate	18	17,5
CTM	Water temperature at which dependence is still 98 % of maximum consumption	24	20,8
CTL	Temperature at which dependence is a fraction of CK4	0,36	0,23
CK4	Reduced fraction of maximum consumption rate	0,01	0,1
Symbol	RESPIRATION (Equation 1)		
RA	Intercept for R_{max}	0,00264	0,0013
RB	Slope for R_{max}	-0,217	-0,269
RQ	Slope for temperature dep. of stand. resp.	0,06818	0,0938
SDA	Specific dynamic action	0,172	0,172
Act	Activity multiplier	9,7	9,7
Bact	Temperature dependence coefficient for swimming speed	0,0405	0,0405
RK1	intercept for swim speed above the cutoff temperature	1	1
RTO	Coefficient for swim speed dep. on metabolism	0,0234	0,0234
RK4	Mass dependence coefficient for swimming speed	0,13	0,13
RTM	Maximum (lethal) water temperature	0	0
RTL	Cutoff temperature at which the activity relation changes	25	25
Symbol	EGESTION/EXCRETION (Equation 3)		
FA	Intercept for temp dep. of ege.	0,212	0,212
FB	Coefficient of temp dep of ege.	-0,222	-0,222
FG	Feeding level dependence	0,631	0,631
UA	Intercept for temp dep. of excr.	0,0314	0,0314
UB	Coefficient of temp dep of excr.	0,58	0,58
UG	Feeding level dependence	-0,299	-0,299
Symbol	PREDATOR ENERGY DENSITY (Equation 2)		
	Alfa 1	5764	5591
	Beta 1	0,9862	7,7183
	Cutoff	4000	151
	Alpha 2	5674	6582
	Beta 2	0,9862	1,1246



är en rapportserie för den kunskap som produceras på Fiskeriverket. Den vänder sig till andra myndigheter och beslutsfattare, forskare, studerande och andra yrkesverksamma inom fiske och vattenmiljö samt till den intresserade allmänheten.

Finforapporterna ges ut av Fiskeriverket och kan laddas ned gratis från vår hemsida eller beställas i tryckt form mot expeditionsavgift.

Fiskeriverkets huvudkontor
Ekelundsgatan 1,
Box 423, 401 26 Göteborg

fiskeriverket@fiskeriverket.se
www.fiskeriverket.se
Telefon huvudkontorets växel:
031- 743 03 00

Fiskeriverkets försöksstation

Brobacken
814 94 Älvkarleby

Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium

Stångholmsvägen 2
178 93 Drottningholm

Fiskeriverkets utredningskontor

Ekelundsgatan 1,
Box 423, 401 26 Göteborg

Skeppsbrogatan 9
972 38 Luleå

Stora Torget 3
871 30 Härnösand

Pappersbruksallén 22
702 15 Örebro

Fiskeriverkets havsfiskelaboratorium

Turistgatan 5
Box 4, 453 21 Lysekil

Utövågen 5
71 37 Karlskrona

Fiskerikompetenscenter

FKC
Tånguddens hamn
Hästeviksgatan
426 76 Västra Frölunda

Fiskeriverkets kustlaboratorium

Skolgatan 6
741 41 Öregrund

Skällåkra 71
432 65 Väröbacka

Fiskeriverkets forskningsfartyg

U/F Argos
Box 4054
426 04 Västra Frölunda

U/F Mimer
Ole Måns gata 14
412 67 Västra Frölunda

Simpevarp 100
572 95 Figeholm



FISKERIVERKET