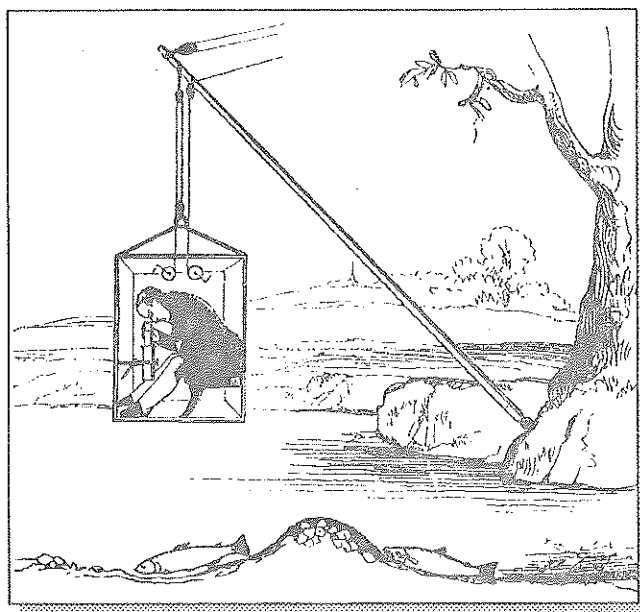




Nr 1 1995

Information från
**SÖTVATTENS-
LABORATORIET**
Drottningholm



JAN HENRICSON
HÅKAN JANSSON
OLLE RING
TORLEIF ANDERSSON

Odlingshistoria, genetisk karakterise-
ring och etablering av en ny avelslinje
av Gullspångslax i Kälarne

MIKAEL HEDENSKOG

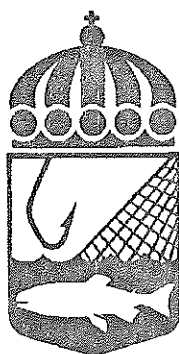
Domesticering ökar riskbenägenheten
mot predatorer hos havsöring
(*Salmo trutta* L.)

SÖTVATTENSLABORATORIET

Abstracts - Sötvattenslaboratoriets
60-års Jubileum

Innehåll

JAN HENRICSON HÅKAN JANSSON OLLE RING TORLEIF ANDERSSON	Odlingshistoria, genetisk karaktärisering och etablering av en ny avelslinje av Gullspångslax i Kälarne	1-11
MIKAEL HEDENSKOG	Domesticering ökar riskbenägenheten mot predatorer hos havsöring (Salmo trutta L.)	13-29
SÖTVATTENSLABORATORIET	Abstracts - Sötvattenslaboratoriets 60-års Jubileum	31-54



FISKERIVERKET
National Board of
Fisheries

Redaktion:

Redaktör: Stellan F Hamrin
Monica Bergman (manus, layout)
Eva Sers (manus, prenumeration)
Serien utkommer med 4 nr/år
Lös nr 100 kr (inkl porto+moms)
Prenumeration 325 kr/år (inkl porto+moms)

Adress:

Sötvattenslaboratoriet
Institute of Freshwater Research
S-178 93 Drottningholm

Telefon 08-620 04 00
Telefax 08-759 03 38

EXKLUSIVA SVENSKA FISKPOSTERS

Efterfrågan på Posters med fiskar har blivit större och större. Så vi beslöt att berika marknaden med några nya fräscha. Uppdraget gick till Prof. Torbjörn Järvi och illustratör Larza Rockström från Sö-lab. De valde att ta fiskarna ur F.A. Smitts "Skandinaviska fiskar" med målningar av W. von Wright. Det blev ett svårt val med alla dessa fantastiska fiskbilder, så de bestämde att göra 5 st posters: Fjällsjöar, Norrlandsälvar, Skogssjöar, Slättlandssjöar och Syd- och mellansvenska åar. Rockström målade en för ändamålet passande ram som används till samtliga posters.

SVENSKA KORT plåtade, AK COLORCENTER tog hand om repro och tryckte affischerna på ett bestruket, sidenmatt, elfenbensvitt 150 g papper från PAPPERSGRUPPEN.

Stellan F. Hamrin
Laboratoriefchef
Sötvattenslaboratoriet

Stellan F. Hamrin



Om du är intresserad av att köpa några av dessa exklusiva posters 50 x 70 så skriv eller ring till:

Sötvattenslaboratoriet, 178 93 Drottningholm,
Tel: 08-620 04 00.

Pris:	1 st	75 kr /st	inkl. moms
	5-10 st	60 kr /st	-:-
	10- el. fler	50 kr/st	-:-

ODLINGSHISTORIA, GENETISK KARAKTERISERING OCH ETABLERING AV EN NY AVELSLINJE AV GULLSPÅNGSLAX I KÄLARNE

Jan Henricson¹, Håkan Jansson², Olle Ring¹, Torleif Andersson¹

¹ Fiskeriverket, Försöksstationen, 840 64 KÄLARNE

² Laxforskningsinstitutet, 810 70 ÄLVKARLEBY

SAMMANFATTNING

Vid Fiskeriverkets försöksstation i Kälarne finns sedan början av 1970-talet en "gamla" avelslinje av Gullspångslax. Målet med avelslinjen är i första hand bevarande av stammen i form av en "levande genbank". I detta arbete sammanfattas Gullspångslaxens odlingshistoria i Kälarne med tonvikt på de genetiska aspekterna. Preliminära resultat från ett pågående arbete med att korsa in vildfångade laxar i den "gamla" avelslinjen redovisas också.

Teoretiskt är inavelsgraden i linjen hög efter tre generationer i odling. Anledningen är att den första (F_1) och andra (F_2) generationen grundades med få föräldrar. Vid skapandet av den nu romproducerande F_3 -generationen (årsklass 1985) och F_4 -generationen har antalet föräldrar däremot varit relativt högt. För att förbättra odlingens genetiska status fångades i slutet av 1980-talet ett antal laxungar med elfiske i Gullspångsälven och togs till Kälarne. Dessa har nu uppnått könsmognad. De har systematiskt börjat korsas mot laxar i den "gamla" avelslinjen för att på så vis bygga upp en ny avelslinje.

Fyra stickprov ur den "gamla" avelslinjen, två från F_3 - och två från F_4 -generationen, och även elfiskade laxar som dött under uppväxten, har undersökts med elektrofores. Totalt analyserades genprodukter från 31 loci. Genetisk variation observerades i två loci, *mMEP-2** med allelerna *100 och *125, samt

*IDDH-2** med allelerna *100, *-72 och *28. Stickproven uppvisade signifikanta allelfrekvensskillnader i *mMEP-2** vilket kan förklaras med att relativt få laxar använts för avel. Förändrade rutiner i avelsarbetet har nu införts för att minska dylika effekter.

Signifikanta skillnader i allelfrekvenser fanns även i *IDDH-2**. En del av skillnaderna kan förklaras med att ett begränsat antal avelslaxar använts. Den största skillnaden fanns dock mellan de elfiskade laxarna och den "gamla" odlingens linjen. Allelen *28 fanns i lax från den vilda populationen men saknas med stor sannolikhet i den "gamla" avelslinjen, medan allelen *-72 finns i avelslinjen men saknas eller är ovanlig i den vilda populationen. Tänkbara förklaringar till detta diskuteras.

Under hösten 1993 blev för första gången ett större antal av de elfiskade laxarna köns mogna och 24 st användes för avel. Varje elfiskad lax korsades med en slumpvis vald individ i den "gamla" avelslinjen. Varje pars romparti inkuberades, kläcktes och föddes upp separat till 1-somrig fisk. Då togs lika många fiskar från varje familj och slogs ihop till en besättning för att etablera den första generationen, årsklass 1994, i en ny avelslinje. Det genetiska bidraget från varje familj är således lika stort vilket minimerar förlusten av genetisk variation. Den nya avelslinjen bör på sikt utgöra basen för det fortsatta bevarande- och fiskevårdsarbetet med Gullspångslax.

INLEDNING

Laxen (*Salmo salar* L.) i Vänern är ett av de få europeiska bestånd som genomgår hela sin livscykel i sötvatten. Sådana bestånd benämns med den engelska termen "landlocked". Man räknar med att laxen i Vänern isolerades från havet för ca 9600 år sedan (Berg 1985). Laxbeståndet i Vänern har bestått av flera olika stammar. Idag finns endast två kvar, Gullspångslax och Klarälvslox. Deras biologi har beskrivits ingående av Ros (1966, 1981, 1986).

Gullspångslax är snabbväxande och kan uppnå hög vikt. Lek- och ungfiskområdena finns i Gullspångsälven och smolten vandrar till Vänern för uppväxt. Stammen betecknas som mycket skyddsvärd och är värdefull för både yrkesfisket och sportfisket (Ros 1981, Fiskeristyrelsen 1984, Petersson 1990), samt potentiellt också för konsumtionsodlingen (Elvingsson 1990). Den är utrotningshotad på sin ursprungslokal i Gullspångsälven, där lekbeståndet idag är mycket svagt (Bergqvist 1989, Johlander 1992, Nyberg & Johlander 1994). Orsaken till detta är i första hand utbyggnaden av vattenkraft. Det är högst osäkert om beståndet kan överleva av egen kraft. I ett försök att förbättra lek- och upp-

växtmiljön har biotopförbättringar genomförts på senare år (Johlander 1992).

Vid Fiskeriverkets försöksstation i Kälarne finns sedan början av 1970-talet en avelslinje av Gullspångslax. På grund av utrotningshotet är det angeläget att stammen bevaras i odling med bibehållande av dess egenskaper och genetiska variation. Huvudsakligen med tanke på att utsättningar i Gullspångsälven kan komma att bli nödvändiga för att om möjligt rädda beståndet. Målet med avelslinjen i Kälarne är därför i första hand bevarande i form av en "levande genbank". Några avelslinjer med annat ursprung än den i Kälarne finns inte i odling, utan eventuella avelsbesättningar i andra odlingar härstammar från denna linje (Ring et al. 1990).

Syftet med detta arbete är, att sammanfatta Gullspångslaxens odlingshistoria med tonvikt på de genetiska aspekterna, samt att genetiskt karakterisera avelslinjen i Kälarne. Preliminära resultat från det pågående restaureringsarbetet av linjen, som utförs genom inkorsning av lax som fångats på ursprungslokalen i Gullspångsälven (Henricson et al. 1990), redovisas också.

METODIK

Beräkningar av det genetiskt effektiva antalet laxar, den genomsnittligt effektiva populationsstorleken, samt förändringar i inavelsgrad har gjorts enligt Gall (1987).

Det genetiskt effektiva antalet laxar som använts som avelsfiskar vid bildandet av respektive besättning i avelslinjen beräknades som:

$$N_e = (4 \cdot N_m \cdot N_f) / (N_m + N_f)$$

där N_m = antalet hanar och N_f = antalet honor.

Den genomsnittliga effektiva populationsstorleken per generation beräknades som:

$$1/N_e = 1/t(1/N_1 + 1/N_2 + \dots + 1/N_t)$$

där t = antal generationer

Förändringen i inavelsgrad beräknades som:

$$\Delta F = 1/2N_e$$

Horisontell stärkelsegel-elektrofores av enzymer utfördes enligt Aebersold et al. (1987) med vissa modifikationer. Homogeniserade vävnadsprover av muskel, lever och öga användes. All fisk undersöktes med avseende på följande enzymer: aspartat aminotransferas (AAT, E.C. 2.6.1.1), alkohol dehydrogenas (ADH, E.C. 1.1.1.1), glukos-6-fosfat isomeras (GPI, E.C. 5.3.1.9), L-iditol dehydrogenas (IDDH, E.C. 1.1.1.14), isocitrat dehydrogenas (IDHP, E.C. 1.1.1.42), L-laktat dehydrogenas (LDH, E.C. 1.1.1.27), malat dehydrogenas (MDH, E.C. 1.1.1.37), NADP-beroende malat dehydrogenas (MEP, E.C. 1.1.1.40), fosfoglukomutas (PGM, E.C. 5.4.2.2) och superoxid dismutas (SOD, E.C. 1.15.1.1). Totalt analyserades genprodukter från 31 loci (Tabell 1).

Gennomenklaturen följer Shaklee et al. (1990). Beteckningen av variabla loci och alleler är enligt Verspoor et al. (1991). För sta-

tistisk test av genotypfördelningar användes dataprogrammet BIOSYS-1 (Swofford & Selander 1989). Allelfrekvenser testades med programmet GENEPOP (Raymond & Rousset 1995). För test av Mendelsk utklyvning användes G -test med Williams' korrektion (Sokal & Rohlf 1981).

Tabell 1. Vävnader och buffertar som användes för att analysera 31 enzymloci hos Gullspångslax.

Locus	Vävnad	Buffert ¹
<i>sAAT-1,2*</i>	muskel	AM
<i>sAAT-3*</i>	lever	AM
<i>mAAT-1*</i>	muskel	AM
<i>mAAT-2*</i>	muskel	AM
<i>ADH*</i>	lever	AM,Rw
<i>GPI-1,2*</i>	muskel	Rw
<i>GPI-3*</i>	muskel	Rw
<i>IDDH-1*</i>	lever	Rw
<i>IDDH-2*</i>	lever	Rw
<i>IDHP-1*</i>	öga	AM
<i>IDHP-2*</i>	öga	AM
<i>IDHP-3*</i>	öga	AM
<i>LDH-1*</i>	muskel	Rw
<i>LDH-2*</i>	muskel	Rw
<i>LDH-3*</i>	muskel	Rw
<i>LDH-4*</i>	muskel,lever	Rw
<i>LDH-5*</i>	öga	AM
<i>sMDH-1*</i>	lever,öga	AM
<i>sMDH-2*</i>	lever,öga	AM
<i>sMDH-3,4*</i>	muskel,öga,lever	AM
<i>mMDH-1*</i>	muskel	AM
<i>mMDH-2*</i>	muskel,öga	AM
<i>sMEP*</i>	muskel	AM
<i>mMEP-1*</i>	muskel	AM
<i>mMEP-2*</i>	muskel	AM
<i>PGM-1*</i>	muskel	AM,Rw
<i>PGM-2*</i>	muskel	AM,Rw
<i>sSOD*</i>	muskel,lever	AM,Rw

¹ AM: N-(3-aminopropyl)-morfolin citrat buffert, pH 6.8, modifierad från Clayton & Tretiak (1972). Rw: diskontinuerlig buffert beskriven av Ridgway et al. (1970).

ODLINGSHISTORIA

Gullspångslaxens odlingshistoria har grundligt utretts av Ring och Hanell (1987), samt Ring et al. (1990). Den första generationen i odling (F_1), som utgjordes av årsklass 1970 och härrörde från avelsfisket 1969 i Gullspångsälven, grundades på ett litet antal föräldrafiskar (Tabell 2). Det exakta antalet har dock inte gått att få fram. Även vid tillkomsten av den andra generationen i odling, årsklass 1977, kramades ett litet antal avelsfiskar och den genetiskt effektiva populationsstorleken (N_e) blev därmed låg.

Sammantaget ledde det beskrivna förfarandet till att den teoretiska inavelsgraden i avelslinjen efter två generationer i odling var hög (Tabell 2, Ring & Hanell 1987). Osäkerheten i detta värde beror på att det har varit omöjligt att från uppfödningssprotokoll fastställa det exakta antalet föräldrar till de två första generationerna.

Vid bildandet av F_3 -generationen, årsklass 1985 (i fortsättningen benämnd den "gamla" avelslinjen), var N_e betydligt högre än för de tidigare generationerna (Tabell 2).

För att trygga den framtida romproduktionen och kontinuiteten i Kälarnes "gamla" avelslinje har en fjärde generation skapats med årsklass $F_4/1985$ (och en individ av det vildfångade (elfiskade) materialet) som för-

äldrar. Denna utgörs för närvarande av två årsklasser, $F_4/1990$ och $F_4/1991$. Den effektiva populationsstorleken vid bildandet av dessa blivande avelsbesättningar har varit relativt hög, särskilt för årsklass 1991 (Tabell 2). Någon stor ökning av inavelsgraden har därför, åtminstone teoretiskt, inte inträffat mellan generation 3 och 4.

För att restaurera stammen i odling och förbättra dess genetiska kvalitet har ett särskilt avelsprogram startats (Henricson et al. 1990). I avelsprogrammet ingår inkorsning av fisk med annat ursprung än den "gamla" avelslinjen i Kälarne. I slutet av 1980-talet fångades ett antal laxungar med elfiske på ursprungslokalen i Gullspångsälven och togs till Kälarne (Henricson et al. 1990). Dessa har nu uppnått könsmognad. De har systematiskt börjat korsas med laxar i den "gamla" avelslinjen för att på så vis bygga upp en ny avelslinje.

Även ett antal fiskar som är avkomma till två honor av Gullspångslax, som fångades i Klarälven hösten 1987, har tagits till Kälarne (via Brattfors fiskodling) för samma ändamål. Dessa honor hade odlats och satts ut i Klarälven, men var i sin tur avkomma från vild lax från Gullspångsälven (Henricson et al. 1990). Fortsättningsvis benämns dessa som "Brattforsfiskar".

Tabell 2. Besättningar ur avelslinjen av Gullspångslax i Kälarne: generation i odling/årsklass, antal föräldrafiskar vid bildandet av besättningen, korsningskvot, genetiskt effektiv populationsstorlek (N_e), samt den teoretiska inavelskoefficienten (ΔF) i respektive generation.

Generation/ Årsklass	Antal föräldrar Honor Hanar		Korsningskvot Honor:Hanar	N_e	ΔF (%)
$F_1/1970$	1- 8	1-11		2-19	3-25
$F_2/1977$	13-19	4- 5		12-16	6-28
($\bar{F}_3/1984$)	≤ 16	≤ 13	2:1	≤ 28	
$F_3/1985$	63	32	2:1	85	6-29
$F_4/1990$	26	26 ¹	1:1	52	7-29
$F_4/1991$	153 ²	153	1:1	306	7-29

¹ varav en vildfångad hane, ² varav en vildfångad hona

RESULTAT AV ELEKTROFORES

Fyra stickprov ur Kälarnes "gamla" avelslinje av Gullspångslax har undersökts med elektrofores. Även ett antal elfiskade individer (samt två "Brattforsfiskar"), som dött under uppväxten, har undersökts. Vi fann genetisk variation i två loci, *mMEP-2** med allelerna *100 och *125, samt *IDDH-2** med allelerna *100, *-72 och *28 (Tabell 3).

Genotypfördelningarna avvek signifikant från Hardy-Weinberg fördelning i två fall. I stickprovet $F_4/1990$ observerades ett heterozygotunderskott i *mMEP-2** ($P < 0.05$), medan

det i stickprovet $F_4/1991$ fanns ett heterozygotöverskott i samma locus ($P < 0.05$).

Vi fann starkt signifikanta skillnader i allelfrekvenser mellan stickproven av Gullspångslax (Tabell 4). Parvisa analyser visade att stickprovet $F_3/1984$ hade signifikant högre frekvens av allelen *mMEP-2*125* jämfört med samtliga övriga stickprov. I övrigt var allelfrekvenserna i *mMEP-2** homogena. För *IDDH-2** var heterogeniteten mellan stickproven ännu mer markant. Av tio parvisa analyser resulterade åtta i signifikanta skill-

Tabell 3. Genotypfördelning i variabla loci hos Gullspångslax i Kälarne. Generation och årsklass anges för varje stickprov av odlad fisk.

Genotyp	F_3 1984	F_3 1985	F_4 1990	F_4 1991	El- fiskad	Bratt- fors
<i>mMEP-2*100/100</i>	6	16	25	11	6	1
<i>mMEP-2*100/125</i>	59	50	36	58	12	0
<i>mMEP-2*125/125</i>	55	34	35	27	5	1
<i>IDDH-2*100/100</i>	102	75	76	69	7	2
<i>IDDH-2*100/-72</i>	18	23	14	26	0	0
<i>IDDH-2*100/28</i>	0	0	5	0	13	0
<i>IDDH-2*-72/-72</i>	0	0	0	1	0	0
<i>IDDH-2*28/28</i>	0	0	0	0	2	0

Tabell 4. Frekvenser av variantalleler och resultat från test av genetisk homogenitet i variabla loci för stickprov av Gullspångslax från Kälarne.

Generation/ Årsklass	Antal fiskar	<i>mMEP-2*</i>		<i>IDDH-2*</i>	
		125	-72	28	
$F_3/1984$	120/120	0.70	0.08	0.00	
$F_3/1985$	100/98	0.59	0.12	0.00	
$F_4/1990$	96/95	0.55	0.07	0.03	
$F_4/1991$	96/96	0.58	0.15	0.00	
Elfiskade	23/22	0.48	0.00	0.39	
<i>P</i>		<0.01	<0.001		

Tabell 5. Observerad genotypfördelning i fyra familjer av Gullspångslax skapade genom korsning mellan en elfiskad individ och en individ i den "gamla" avelslinjen ($F_3/1985$) och förväntat antal av respektive genotyp enligt Mendelsk nedärvning.

Familj	1		2		3		4	
Årskl.	1991		1992		1992		1992	
Hona	elfiskad		$F_3/1985$		elfiskad		$F_3/1985$	
Hane	$F_3/1985$		elfiskad		$F_3/1985$		elfiskad	
<i>mMEP-2*</i>	Obs.	Förv.	Obs.	Förv.	Obs.	Förv.	Obs.	Förv.
100/100	0	0	3	3.75	0	0	9	7.5
100/125	15	15	7	7.5	6	7.5	6	7.5
125/125	0	0	5	3.75	9	7.5	0	0
G_{adj}			0.55		0.58		0.58	
d.f.			2		1		1	
P			>0.05		>0.05		>0.05	
<i>IDDH-2*</i>	Obs.	Förv.	Obs.	Förv.	Obs.	Förv.	Obs.	Förv.
100/100	6	7.5	15	15	6	7.5	8	7.5
100/28	9	7.5	0	0	9	7.5	7	7.5
G_{adj}	0.58				0.58		0.03	
d.f.	1				1		1	
P	>0.05				>0.05		>0.05	

nader. Endast två par hade allelfrekvenser som inte var signifikant skilda, $F_3/1984$ och $F_3/1985$ resp. $F_3/1985$ och $F_4/1991$.

Fyra kontrollerade korsningar mellan fiskar i Kälarnes "gamla" avelslinje ($F_3/1985$) och elfiskade laxar har hittills genomförts och utvärderats med elektrofores för att kontrollera nedärvningen i *IDDH-2**. Femton individer ur respektive avkommegrupp (familj) har undersökts (Tabell 5). Föräldrarna har ännu inte analyserats eftersom de fortfarande lever. Den förväntade utklyvningen av genotyper enligt Mendelsk nedärvning bygger på vissa antaganden. Vi antar att föräldrarna har följande genotyper i *mMEP-2** (reci-

proka korsningar lika möjliga): *100/100* x *125/125* (familj 1), *100/125* x *100/125* (familj 2), *100/125* x *125/125* (familj 3) och *100/100* x *100/125* (familj 4). Vi antar också att endast de elfiskade föräldrarna är bärare av *IDDH-2*28*-allelen. För *IDDH-2** är då tre av de fyra elfiskade föräldrarna sannolikt heterozygoter **100/28* och en homozygot **100/100* (familj 2). Föräldrarna i den "gamla" avelslinjen är samtliga homozygoter, **100/100*. Under antagandet att föräldrarna har dessa genotyper föreligger inga signifikanta avvikelser från klyvningstalen 1:2:1 resp. 1:1.

DISKUSSION

Variabla loci

De båda loci (*mMEP-2** och *IDDH-2**), som varierade i denna undersökning av Gullspångslax är också de som, tillsammans med *sAAT-3**, generellt är polymorfa hos lax över artens hela utbredningsområde (Ståhl 1987). Ståhl (1987) och Ståhl & Ryman (1987) fann variation i samma två loci i stickprov av odlad Gullspångslax liksom hos odlad Klarälvs-lax.

Graden av variation hos Gullspångslax måste betecknas som låg. I allmänhet finner man variation i mellan tre och sex loci hos svenska laxstammar (Ståhl 1987, Jansson 1994). Europeiska sötvattensstammar (landlocked) av lax tycks dock ha färre variabla loci. Sålunda rapporteras Saimalax och lax från Onega också ha endast två variabla loci. Orsaken är troligen förlust av genetisk variation på grund av liten populationsstorlek i kombination med isoleringen i sötvatten (Koljonen 1989).

Odling och genetisk drift

Studier av laxfisk i odling har visat att den genetiska variationen, uttryckt som genomsnittlig heterozygositet eller genomsnittligt antal alleler per locus, ofta är lägre än hos naturliga populationer (Cross & King 1983, Ståhl 1983, Vuorinen 1984, Verspoor 1988) även om detta inte alltid är fallet (Crozier & Moffett 1989, Youngson et al. 1991).

Orsaken är att ett lågt antal föräldrar ökar sannolikheten för förlust av alleler eller variation i allelfrekvenser från en generation till en annan på grund av slump (genetisk drift). Även sannolikheten för skeva genotypfördelningar ökar. Fenomenet, som på svenska kan kallas "flaskhalseffekt" (eng. "founder effect" eller "bottleneck") är inte ovanligt i odling, där tillgången på avelsfiskar är begränsad (Cross & King 1983, Ståhl 1987, Verspoor 1988). Odlade populationer av laxfisk uppvisar därför ofta förhöjda temporala variatio-

ner i allelfrekvenser jämfört med naturliga populationer (Youngson et al. 1991, Waples & Teel 1990).

De signifikanta skillnader i allelfrekvenser som noterades mellan olika stickprov i denna undersökning, liksom avvikelser från förväntad genotypfördelning enligt Hardy-Weinberg, har till stor del orsakats av ett begränsat antal föräldrar. T ex var den besättning av $F_3/1984$ ur vilket stickprovet för elektrofores togs bildad från högst 16 honor och 13 hanar. Fisken i F_3 -besättningen var dessutom utsorterade stora individer. Det bör noteras att denna besättning inte användes till att skapa någon ny generation i avelslinjen, utan föräldrar till F_4 -generationen var årsklass $F_3/1985$, som hade ett betydligt högre antal föräldrar och som inte var storlekssorterad.

Teoretiskt bibehålls det mesta av den genetiska variationen från en generation till nästa om N_e är större än 50 (Allendorf & Ryman 1987). De rutiner i avelsarbetet som numera tillämpas i Kälarne medför att möjligheten att behålla den genetiska variationen ökar avsevärt och att förändringar i allelfrekvenser mellan generationer minimeras (Henricson 1993). Vid bildandet av en ny generation i avelslinjen maximeras antalet avelsfiskar, minimum är 25 honor och 25 hanar. Det individuella genetiska bidraget likställs genom att en hona korsas med en hane och att varje pars avkomma får bidra med lika stor andel till den nya generationen. På så vis blir N_e minst 50 och ökningen i inavelsgrad (ΔF) högst 1% vid skapandet av den nya generationen. Likheter i allelfrekvenser mellan $F_3/1985$ och $F_4/1991$ tyder på att förändringarna i rutiner har givit resultat.

Skilda alleler i odlad och elfiskat material

Trots att endast två loci varierar har det pågående avelsprogrammet i Kälarne med elfiskade laxar gett intressanta resultat. Tidigare har Cross och Ward (1980), Cross och

Challanain (1991) och Youngson et al. (1991) rapporterat variation i *IDDH-1** och *IDDH-2** hos lax. De fann två variantalleler och tillskrev den ena till *IDDH-1** och den andra till *IDDH-2**. En svensk undersökning där hel-syskongrunder analyserats antyder att det i stället är fråga om två variantalleler i ett och samma locus, *IDDH-2*-72* och *IDDH-2*28* (Håkan Jansson opubl.). Vi har i vår resultatredovisning använt oss av den senare tolkningen, vilken överensstämmer med Elo et al. (1994) som refererar till opublicerade korsningsförsök. Allelerna *IDDH-2*-72* och **28* har påträffats i åtskilliga svenska laxpopulationer från Västerhavet och Östersjön, t.ex. från Lagan (Jansson 1994), Sävån, Örekilsälven, Dalälven och Indalsälven (Håkan Jansson opubl.).

En intressant skillnad observerades mellan den "gamla" avelslinjen och de elfiskade laxarna i *IDDH-2**. I stickprovet med elfiskade laxar påträffades referensallelen **100* och variantallelen **28*. Även i stickproven från Kälarnes "gamla" avelslinje fanns två alleler, men variantallelen var här **72*. Stickprovet från årsklass 1990 utgjorde dock ett undantag eftersom det innehöll alla tre allelerna. Den troliga förklaringen är att den elfiskade hane som användes för att befrukta en hona i F_3 -generationen var bärare av **28*-allelen.

Allelen **28* finns även i årsklass $F_4/1991$, även om den inte observerats i det stickprov som analyserats, eftersom en elfiskad hona som med stor sannolikhet var heterozygot (**100/28*) användes i aveln. Detta kunde konstateras genom analys av avkomman från en korsning mellan denna hona och en hane i den "gamla" avelslinjen (se Tabell 5). Stickprovet för elektrofores togs dock innan avkomman från denna hona hade blandats med de övriga familjerna.

Våra resultat visar att variantallelen *IDDH-2*28* fanns i lax från den vilda populationen i Gullspångsälven men att allelen med stor sannolikhet saknas i den "gamla" avelslinjen, och att variantallelen **72* finns i avelslinjen men saknas eller är ovanlig i den vilda populationen.

Beståndet i Gullspångsälven hade vid avelsarbetet 1969 sannolikt två variantalleler, men av ren slump kom endast en av dem med till den odlade avelslinjen, nämligen **72*-allelen. Antalet avelsfiskar var ju som vi

sett tidigare lågt (Tabell 2). Detta skulle förklara varför **28*-allelen inte påträffats i den "gamla" odlingslinjen.

Att vårt stickprov från de elfiskade laxarna saknar *IDDH-2*-72* kan förklaras på åtminstone tre sätt. De två första utgår från att **72*-allelen fortfarande finns i den vilda populationen i Gullspångsälven.

1. Antalet analyserade individer är relativt lågt, 26 st, varav 4 st indirekt genom analys av avkomma. Slumpen kan därför ha spelat in så att **72*-allelen inte blivit representerad i det material som hittills analyserats. Allelen skulle då finnas i det elfiskade materialet men i låg frekvens.

2. De elfiskade individerna representerar som mest endast tre årsklasser, 1986-88. Lecken i älven är begränsad till två forssträckor, Övre och Nedre Åråsforsen. Antalet lekfiskar var lågt åren 1985-87 (Arne Johlander pers. medd.). Det är därför troligt att de elfiskade laxarna är avkomma från ett begränsat antal föräldrar. Detta kan förklara att **72*-allelen saknas i det elfiskade materialet, trots att den finns i den vilda populationen.

3. En alternativ förklaring är att det vilda beståndet under perioden från 1969 till åren för elfiskena 1986-89 verkligen förlorat **72*-allelen genom genetisk drift. Den främsta orsaken skulle då vara att mycket få fiskar har reproducerat sig i Gullspångsälven sedan mitten av 1960-talet (Ros 1966, Johlander 1992, Nyberg & Johlander 1994).

Kommande undersökningar av elfiskade laxar och deras avkomma, samt den vilda populationen, får visa om någon av ovanstående hypoteser kan förkastas.

Ny avelslinje med ökad genetisk variation

Det pågående avelsprogrammet med Gullspångslax i Kälarne, där utkorsning görs mellan elfiskad lax och den "gamla" avelslinjen, innebär att antalet alleler ökar i den odlade Gullspångsstammen, åtminstone i *IDDH-2**. Det visar att ett avelsprogram för att bevara variationen hos en utrotningshotad laxstam kan vara framgångsrikt.

Under hösten 1993 blev för första gången ett större antal av de elfiskade laxarna köns mogna. I avelsarbetet användes 24 exemplar.

Varje elfiskad lax korsades med en slumpvis vald individ av motsatt kön i den "gamla" avelslinjen. Varje pars romparti inkuberades separat. Fisken från denna rom föddes sedan upp separat. Då fisken var 1-somrig togs lika många fiskar från varje familj och slogs ihop till en besättning, för att etablera den första generationen, årsklass 1994, i en ny avelslinje. Det genetiska bidraget blev på så vis lika stort från varje familj, vilket ökar den genetiskt effektiva populationsstorleken utöver det aktuella antalet avelsfiskar till nästan det dubbla (Allendorf 1993).

Att likställa familjerna vad gäller antal innebär också att man reducerar effekten av selektion i odling. Om alla individer tillåts producera lika mycket avkomma blir det ingen skillnad i reproduktionsframgång mellan individerna. I den situationen verkar selektionen endast genom skillnader i överlevnad mellan olika genotyper inom familjer. Förändring i allelfrekvens för en allel som är positiv (eller negativ) i odlingsmiljön reduceras då avsevärt. Effekten är särskilt betydelsefull för organismer som har stora familjestorlekar som till exempel fisk (Allendorf 1993, Borlase et al. 1993).

Metoden att likställa familjestorleken är av de båda nämnda skälen att rekommendera då en ny generation i en avelslinje i odling skall skapas.

Avelsplanen utgör alltså en metod för att kombinera genetiskt material av Gullspångslax från en vild och en domesticerad grupp i en ny, blivande avelsbesättning i en ny avelslinje. Eftersom den nya avelslinjen har skapats genom korsning av i praktiken obesläktade individer har inavelsgraden i princip nollställts. Tillvägagångssättet gör att förlusten av genetisk variation vid bildandet av den nya avelsbesättningen minimeras eftersom alla korsningar mellan vild och domesticerad fisk inkluderas och bidrar lika mycket.

Eventuellt kan ytterligare några elfiskade laxar tillkomma i aveln 1994 och i så fall breddas underlaget för den nya avelslinjen ännu mer. Den nya avelslinjen bör på sikt utgöra basen för det fortsatta bevarande- och fiskevårdsarbetet med Gullspångslax.

Erkännanden

Vi tackar Ingemar Näslund för värdefulla synpunkter på manuskriptet.

LITTERATUR

- Aebersold, P.B., G.A. Winans, D.J. Teel, G.B. Milner & F.M. Utter. 1987. Manual for starch gel electrophoresis: a method for the detection of genetic variation. - NOAA Tech. Rep. NMFS 61. 19 p.
- Allendorf, F.W. 1993. Delay of adaptation to captive breeding by equalizing family size. - *Conserv. Biol.* 7: 416-419.
- Allendorf, F.W. & N. Ryman. 1987. Genetic management of hatchery stocks. p. 141-159. - In: Ryman, N. & F. Utter (eds.) Population genetics and fishery management. University of Washington Press, Seattle.
- Berg, O.K. 1985. The formation of non-anadromous populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Europe. - *J. Fish Biol.* 27: 805-815.
- Bergqvist, K. 1989. Litet hopp för Gullspångslaxens gener. - *Sveriges Natur* (6): 3-11.
- Borlase, S.C., D.A. Loebel, R. Frankham, R.K. Nurthen, D.A. Briscoe & G.E. Daggard. 1993. Modeling problems in conservation genetics using captive *Drosophila* populations - Consequences of equalization of family sizes. - *Conserv. Biol.* 7: 122-131.
- Clayton, J.W. & D.N. Tretiak. 1972. Amine-citrate buffers for pH control in starch gel electrophoresis. - *J. Fish. Res. Board Can.* 29: 1169-1172.
- Cross, T.F. & D.N. Challanain. 1991. Genetic characterization of Atlantic salmon (*Salmo salar*) lines farmed in Ireland. - *Aquaculture* 98: 209-216.
- Cross, T.F. & J. King. 1983. Genetic effects of hatchery rearing in Atlantic salmon. - *Aquaculture* 33: 33-40.
- Cross, T.F. & R.D. Ward. 1980. Protein variation and duplicate loci in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. - *Genet. Res. Camb.* 36: 147-165.

- Crozier, W.W. & I.J.J. Moffett.** 1989. Amount and distribution of biochemical-genetic variation among wild populations and a hatchery stock of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., from north-east Ireland. - *J. Fish Biol.* 35: 665-677.
- Elo, K., J.A. Vuorinen & E. Niemelä.** 1994. Genetic resources of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Teno and Näätämö Rivers, northernmost Europe. - *Hereditas* 120: 19-28.
- Elvingson, P.** 1990. Odlingsförsök med Vänernlax. (English summary: Growth and sexual maturation in searun Baltic salmon versus landlocked salmon and brown trout from Lake Vänern.) - Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (3): 19-24.
- Fiskeristyrelsen.** 1984. Bevarande av de svenska fiskbeståndens genetiska resurser. - Rapport 1984-09-12. Dnr 309-4433-82. 54 p.+ bil.
- Gall, G.A.E.** 1987. Inbreeding. p. 47-87. - In: Ryman, N. & F. Utter (eds.) Population genetics and fishery management. Univ. of Washington Press.
- Henricson, J.** 1993. Riktlinjer för avelsarbete vid odling av stammar av laxfisk. - PM 1993-01-28. Fiskeriverkets försöksstation i Kälarne. 11 p.
- Henricson, J., O. Ring & L. Hanell.** 1990. Bevarande av genetiska naturresurser: nationella avelsplaner för Gullspångslax och Gullspångsöring. (English summary: Conservation of genetic resources: national breeding plans for the salmon and trout stocks of River Gullspångsälven.) - Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (3): 9-17.
- Jansson, H.** 1994. Genetisk variation i lax från Lagan. - Laxforskningsinst. Medd. (1). 6 p.
- Johlander, A.** 1992. 2000 ton sten och grus - ett försök att bevara den naturliga rekryteringen av lax och öring i Gullspångsälven. p. 39-47. - In: T. Taugbøl, J. Skurdal & P. Nyberg (eds.) Nordisk seminar om forvaltning av storörret. DN-Rapport 1992-4. Trondheim.
- Koljonen, M.L.** 1989. Electrophoretically detectable genetic variation in natural and hatchery stocks of Atlantic salmon in Finland. - *Hereditas* 110: 23-35.
- Nyberg, P. & A. Johlander.** 1994. Vänerns lax- och öringbestånd 1986-93. - PM 1994-01-12. Fiskeriverket, Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm. 8 p.
- Petersson, Å.** 1990. 'Salmon Fund Vänern' a project for restoration of salmon stocks in Lake Vänern. p. 472-476. - In: van Densen W.L.T., B. Steinmetz & R.H. Hughes (eds.) Management of freshwater fisheries. Proc. Symp. EIFAC. Göteborg, Sweden, 31 May-3 June 1988.
- Raymond, M. & F. Rousset.** 1995. GENEPOP (ver. 1.2), a population genetics software for exact tests and compatibility. - *J. Hered.* (In press.)
- Ridgway, G.J., S.W. Sherburne & R.D. Lewis.** 1970. Polymorphism in the esterases of Atlantic herring. - *Trans. Amer. Fish. Soc.* 99: 147-151.
- Ring, O. & L. Hanell.** 1987. Genetisk bakgrund till avelsstammarna av Gullspångslax och Gullspångsöring i Kälarne. (English summary: Genetic background of brood stocks of Gullspång salmon and brown trout at the Fisheries Board's Kälarne hatchery.) - Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (6). 44 p.
- Ring, O., J. Henricson & L. Hanell.** 1990. Analys av det svenska avelsmaterialet av Gullspångslax 1990. (English summary: Analysis of the Swedish brood stock of salmon from River Gullspångsälven in 1990.) - Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (3): 1-8.
- Ros, T.** 1966. Gullspångslaxen - en svensk praktfisk för fiskevården. - *Svensk Fisk.Tidskr.* 75 :162-166.
- Ros, T.** 1981. Salmonids in the Lake Vänern area. - In: Ryman, N. (ed.) Fish gene pools. *Ecol. Bull.* (Stockholm) 34: 21-31.
- Ros, T.** 1986. Lax och öring i Gullspång. Skaraborgs-natur. - Årsskrift för Skaraborgs läns naturskyddsförening 23: 5-17.
- Shaklee, J.B., F.W. Allendorf, D.C. Morizot & G.S. Whitt.** 1990. Gene nomenclature for protein-coding loci in fish. - *Trans. Amer. Fish. Soc.* 119: 2-15.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf.** 1981. Biometry. Second ed. - W.H. Freeman and Company, New York.
- Ståhl, G.** 1983. Differences in the amount and distribution of genetic variation between natural populations and hatchery stocks of Atlantic salmon. - *Aquaculture* 33: 23-32.
- Ståhl, G.** 1987. Genetic population structure of Atlantic salmon. p. 121-140. - In: Ryman, N. & F. Utter (eds.) Population genetics and fishery management. University of Washington Press, Seattle.
- Ståhl, G. & N. Ryman.** 1987. Lax och öring i Vänernområdet. En populationsgenetisk analys. - Statens Naturvårdsverk, Rapport 3357. 48 p.
- Swofford, D.L. & R.B. Selander.** 1989. BIOSYS-1. A computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics. Release 1.7. - Champaign, Illinois: Illinois Natural History Survey.
- Verspoor, E.** 1988. Reduced genetic variability in first-generation hatchery populations of Atlantic salmon. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 1686-1690.
- Verspoor, E., N.H.C. Fraser & A.F. Youngson.** 1991. Protein polymorphism in Atlantic salmon within a Scottish river: evidence for selection and estimates of gene flow between tributaries. - *Aquaculture* 98: 217-230.
- Vuorinen, J.** 1984. Reduction of genetic variability in a hatchery stock of brown trout, *Salmo trutta* L. - *J. Fish Biol.* 24: 339-348.
- Waples, R.S. & D.J. Teel.** 1990. Conservation genetics of Pacific salmon. I. Temporal changes in allele frequency. - *Conserv. Biol.* 4:144-156.
- Youngson, A.F., S.A.M. Martin, W.C. Jordan & E. Verspoor.** 1991. Genetic protein variation in Atlantic salmon in Scotland: comparison of wild and farmed fish. - *Aquaculture* 98: 231-242.

ENGLISH SUMMARY: REARING OF A HATCHERY STRAIN OF THE LANDLOCKED GULLSPÅNG SALMON AT KÄLARNE, SWEDEN: HISTORY, GENETIC CHARACTERIZATION, AND ESTABLISHMENT OF A NEW BROODLINE

The landlocked Gullspång salmon (*Salmo salar* L.) is considered to be one of the most valuable salmonid stocks in Sweden. Today the native population in the River Gullspång (Lake Vänern) is close to extinction. Since the beginning of the 1970's a broodline has been kept at the National Board of Fisheries' hatchery at Kälarne to serve as a gene bank for the conservation of the stock. In this paper the history of this "old" broodline is summarized with emphasis on genetic aspects. Preliminary results from an ongoing project with outbreeding of specimens of the "old" broodline with salmon caught in the River Gullspång are presented.

Theoretically the inbreeding coefficient in the "old" broodline is high after three generations in captivity due to the limited number of parents used to found the first (F_1) and second (F_2) generation. The present egg-producing F_3 generation (year-class 1985) and the F_4 generation were founded from relatively high numbers of parents. To improve the genetic status of the hatchery strain a number of young salmon were electrofished in the River Gullspång in 1986-1989 and taken to Kälarne. They have now attained sexual maturity and are systematically outbred with salmon in the "old" broodline in order to establish a new broodline.

Four samples of the "old" broodline, two of the F_3 and two of the F_4 generation, and one sample of wild caught salmon, that died at the hatchery, were analysed electrophoretically at 31 enzyme loci. Genetic variation

was observed at two loci, *mMEP-2** with the alleles *100 and *125, and *IDDH-2** with the alleles *100, *-72 and *28. There were significant differences in allele frequencies between the samples at *mMEP-2**, most probably a result of low numbers of parents. The breeding routines have now been changed to reduce such effects. Also at *IDDH-2** significant differences in allele frequencies were found. Some differences can be explained by the restricted number of parents. However, the largest difference was found between the "old" broodline and the wild caught fish. The *28 allele was observed in the wild caught salmon but is most probably absent in the "old" broodline, while the *-72 allele is present in the "old" broodline but is absent or rare in the wild population. Possible explanations for these observations are discussed.

During the autumn 1993 a relatively large number of the wild caught salmon became mature and 24 specimens were used for breeding. Each wild fish was crossed with a fish in the "old" broodline. The progeny of each pair were kept separately until they were one summer old. At that stage equal numbers of fish were taken from each family to establish the first generation, year-class 1994, of a new broodline. The procedure will be repeated in 1994/95 if new wild caught salmon can be obtained. The genetic contribution from each family is equalized, which reduces the loss of genetic variation. The new broodline should form the base for the future conservation and management of the Gullspång stock.

DOMESTICERING ÖKAR RISKBENÄGENHETEN MOT PREDATORER HOS HAVSÖRING (*SALMO TRUTTA* L.)

Mikael Hedenskog

Fiskeriverkets försöksstation, Strömvattenekologiska laboratoriet, Brobacken 1
814 94 Älvkarleby

SAMMANFATTNING

Flera studier har visat att djur avväger furagering mot risken att bli dödad av predatorer. Eftersom fisk i en odling kan tillgodose sitt födobebehov utan att exponeras för predatorer, bör, enligt evolutionsteorin, domesticeringsprocessen medföra en ökad kapacitet för kroppstillväxt. I denna studie undersöktes om odlad havsöring (*Salmo trutta*), som en konsekvens av ovanstående, var benägen att ta större risker mot en predator för att tillgodose behovet av föda än vild havsöring. I fyra försök fick tio öringarungar från vardera grupp välja mellan att furagera i en säker (mat, ingen predator) eller i en riskfylld (mat, predator) sektor. Dessutom kunde öringen uppehålla sig i en sektor med varken mat eller predator (matfri sektor). Den odlade öringen uppehöll sig mer i den riskfyllda sektorn och mindre i den matfria sektorn jämfört med den vilda öringen. När predatorn var närvarande simmade och tryckte den odlade öringen på botten oftare men stod högt i vattenmassan mer sällan än vad den vilda öringen gjorde. Den sistnämnda simmade omkring mer i närvaro än vad de gjorde i

frånvaro av predatorn. Genom att analysera mängden av RNA i muskulaturen hos öringen (vid experimentets slut) kalkylerades ett index för dess momentana tillväxt (RNA/muskelvåtvikt). Den odlade öringen tillväxte snabbare än den vilda öringen endast i närvaro av predatorn, vilket förklarades av att de vilda tillväxte långsammare i närvaro än vad de gjorde i frånvaro av predatorn. Resultaten visade att den odlade öringen tog större risker än vad den vilda öringen gjorde för att tillgodose sitt behov av föda. Eftersom båda grupperna ursprungligen härrörde från den vilda populationen av dalälvsöring, samt under hela sin levnad fram till tidpunkten för försöket hade växt upp under identiska odlingsförhållanden, var de redovisade skillnaderna orsakade av en evolutionär divergens. Detta föreslås vara konsekvensen av att det i en odling uteblivna predationstrycket har medfört en evolution av ökad kapacitet för kroppstillväxt som förskjutit avvägningen mellan födointag och predationsrisk mot en mer uttalad riskbenägenhet.

INLEDNING

Beteendeeekologer har på senare tid ägnat stort intresse åt djurs förmåga att avväga furagering mot predationsrisk. Exempelvis har det klarlagts att valet av diet (Dill och Fraser 1984) och habitat (Kotler 1984, Abrahams och Dill 1989), liksom sättet att insamla och lagra föda (Valone och Lima 1987), förändras som en konsekvens av ökad predationsrisk. Gilliam och Fraser (1987) lade fram en modell som förklarade hur en optimal avvägning mellan furagering och predationsrisk kan se ut. I enighet med modellen kunde de empiriskt visa att *Semotilus atromaculatus* (elritsesläkting) valde att furagera i de habitat där dödligheten per konsumerad energienhet minimerades. Denna briljanta studie indikerade således djurs förmåga att avväga fördelarna med en snabb tillväxt mot kostnaden av en lägre överlevnad.

Djur har också förmåga att utifrån sitt behov av föda, avväga furagering mot predationsrisk. Hos puckellax (*Onchorhynchus gorbusha*) fann Magnhagen (1988) att hungriga individer tog större risker än vad mindre hungriga individer gjorde, och när hungriga storspiggas (*Gasterosteus aculeatus*) furagerade oftare i ett stim med hög densitet av byten än vad mindre hungriga spiggas gjorde, skedde detta på bekostnad av förmågan att upptäcka predatorer (s k förvirringseffekt) (Milinski och Heller 1978). För att få en ytterligare kunskap om hur hungernivån påverkar benä-

genheten att ta risker vid furagering, har det på senare år skett en utveckling av stokastiska dynamikmodeller (Houston et al. 1988, Mangel och Clarke 1988).

I en fiskodling finns inga predatorer. Detta innebär således att fisken kan tillgodose behovet av föda utan att behöva avväga furagering mot risken att bli dödad. En konsekvens av det uteblivna predationstrycket är att domesticeringen medfört en evolution av ökad kapacitet till kroppstillväxt (Gall och Huang 1988, Johnsson och Clarke 1988, Gjerde och Schaeffer 1989, Petersson och Järvi 1995). I föreliggande experimentserie undersöktes om odlade havsöringsungar, som en konsekvens av ovan, tog större risker än vilda öringar för att tillgodose sitt behov av föda.

Experimentet utfördes i ett strömakvarium (33 m²) i vilket öringarna fick välja mellan att furagera i en sektor med predator och mat (riskfylld sektor), i en sektor utan predator men med mat (säker sektor), eller i en sektor med varken predator eller mat (matfri sektor). Eftersom den vilda och den odlade öringen ursprungligen härrörde från samma vilda population av dalälvsöring, samt under hela sin levnad fram till tidpunkten för experimentet hade vuxit upp under identiska odlingsförhållanden, var eventuella skillnader mellan öringarna förorsakade av en evolutionär divergens.

MATERIAL OCH METODER

Försöksfisken och generell procedur för experimentet

Experimentet utfördes under åtta veckor (slutet av juni-slutet av augusti) 1993 vid Fiske-
riverkets försöksstation i Älvkarleby. Försöks-
fisken, 80 vilda och 80 odlade havsöringsung-
ar (ettåringar), härstammade ursprungligen
från den vilda populationen av dalälvsöring.
Den vilda fisken var avkommor från två för-
äldrapar och odlades som första generation,
medan den odlade fisken (sjätte generationen
i odling) var avkommor från ett föräldrapar.
Föräldrarna till de odlade såväl som de vilda
öringarna hade 1991 fångats i fällan för lek-
vandrande fisk i Älvkarleby. Samma höst
ströks fisken på könsprodukter (för befrukt-
ning). De befruktade äggen placerades sedan
i särskilda backar i vilka kläckningen skedde
påföljande vår. Efter att gulesäcken förbru-
kats placerades ynglen i odlingstråg. Här vid-
tog matningen av ynglen. Därmed hade den
vilda och den odlade försöksfisken från be-
fruktningsögonblicket fram till tidpunkten för
försöket, en identisk miljömässig bakgrund.

Försöksfisken hade odlats vid försökssta-
tionen i Älvkarleby och på det för en kompen-
sationsodling traditionella sättet. Eftersom
detta bl a innebär att den tillgängliga mäng-
den mat varit begränsande under fiskens
uppväxt (B. Ragnarsson, munt. medd.), hade
sannolikt furageringen skett under interaktiv
konkurrens.

Fyra dagar före varje försök respektive
före varje kontroll (definitioner; se nedan)
togs tio fiskar av vardera sort ur de odlings-
tråg i vilka de gått för att under ett dygn
svälta i var sina mindre tråg. Eftersom stor-
leken på fisk påverkar i vad mån de tar ris-
ker vid furagering (Johnsson 1993), "matcha-
des" vid urvalet vild och odlad öring med av-
seende på längd och vikt (se Tabell 1a-b).

Morgonen därpå, vägdes, mättes (från nos
till stjärtspets) och märktes fisken. För att
möjliggöra detta, var fisken bedövad under
dessa moment (Trican, MS 222).

Tabell 1a. Den vilda (V) respektive den odlade (O)
öringens medelvikt (g) tre dagar före varje försök
(F1-4) respektive kontroll (K1-4). Skillnaderna under-
söktes med en icke-parametrisk testmetod (Kruskal-
Wallis test). (N=10 vilda, 10 odlade/försök respektive
kontroll).

F/K	X(V)	S.E(V)	X(O)	S.E(O)	H	P
F-1	55.3	13.1	48.9	13.8	1.1	0.29
F-2	60.1	14.2	45.4	10.7	6.4	0.011
F-3	62.9	15.3	61.4	11.7	0.02	0.88
F-4	70.8	5.9	71.0	13.1	0.2	0.68
K-1	78.9	14.8	67.7	13.0	0.8	0.36
K-2	68.6	9.8	69.0	9.0	0.01	0.91
K-3	78.5	15.2	78.3	14.3	1.4	0.23
K-4	67.0	17.0	63.6	18.6	0.02	0.88

Tabell 1b. Den vilda (V) respektive den odlade (O)
öringens medellängd (mm) tre dagar före varje för-
sök (F1-4) respektive kontroll (K1-4). Skillnaderna
undersöktes genom att använda en icke-parametrisk
testmetod (Kruskal-Wallis test). (N=10 vilda, 10 od-
lade/försök respektive kontroll)

F/K	X(V)	S.E(V)	X(O)	S.E(O)	H	P
F-1	165.1	12.7	159.1	15.4	0.7	0.41
F-2	171.5	13.7	156.7	13.6	5.7	0.017
F-3	172.8	14.3	172.8	9.7	0.0006	0.94
F-4	181.7	5.2	180.5	5.8	0.5	0.47
K-1	170.3	14.2	176.7	10.6	0.9	0.34
K-2	178.2	8.2	179.9	8.9	1.0	0.31
K-3	187.1	10.1	187.5	10.7	1.3	0.26
K-4	176.8	13.8	174.8	17.0	0.01	0.91

Fisken märktes kategorivis med gula res-
pektive vita plastbrickor (diameter=11 mm).
För att inte färgen på brickorna skulle kunna
påverka utgången av försöket alternerades
färgerna mellan grupperna vid varje nytt för-
sök respektive vid varje ny kontroll. Brickan
fästes under fiskens ryggfena med en ståltråd
(diameter=0.3 mm). Genom att brickorna var

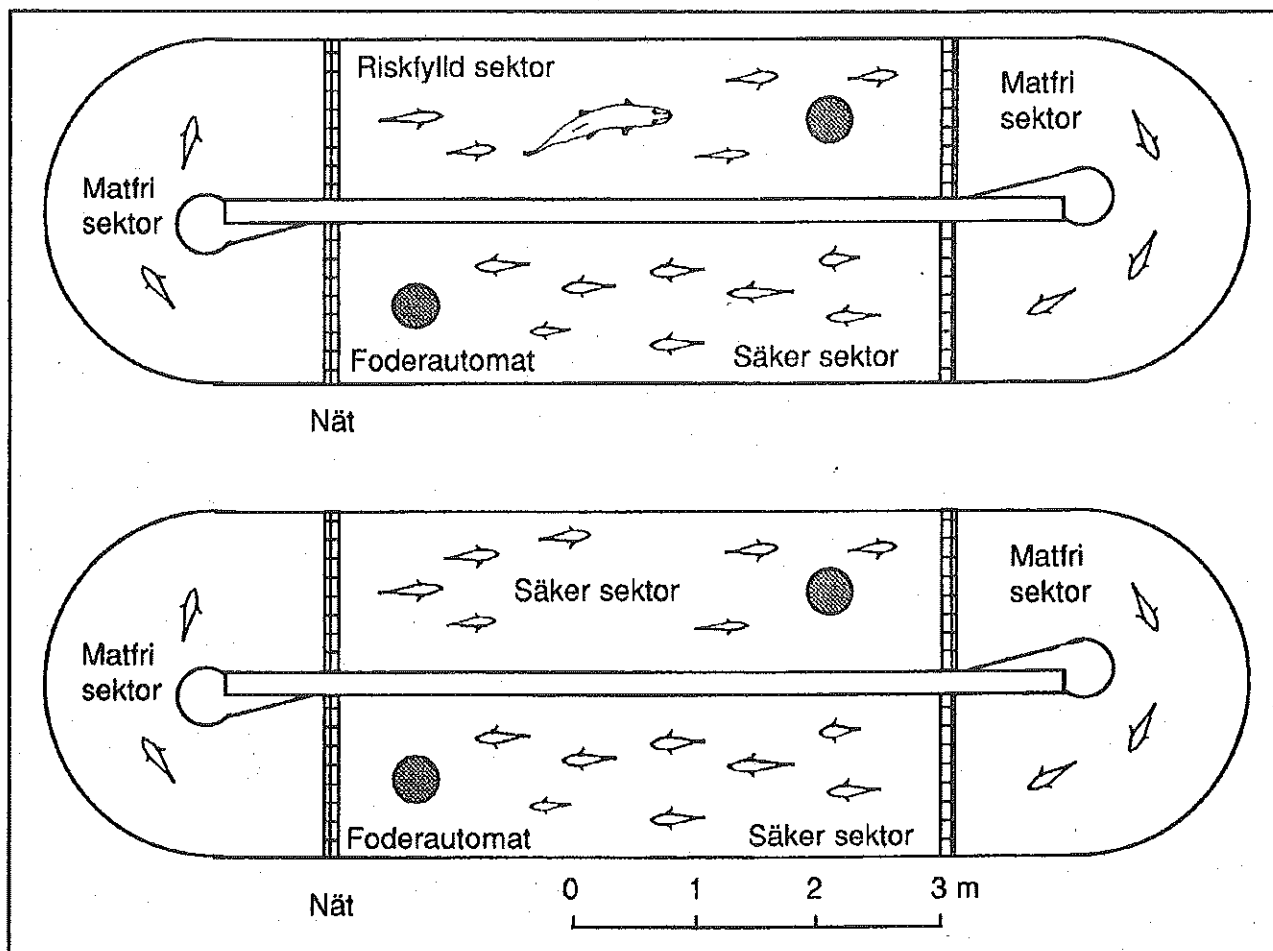


Fig. 1a-b. Strömakvariet sett ovanifrån. Under försöken (1a) var akvariet uppdelat i tre olika sektorer (säker sektor, matfri sektor och riskfylld sektor), medan akvariet under kontroller (1b) var uppdelat i två olika sektorer (säker sektor och matfri sektor). Öringarna kunde obehindrat ta sig igenom de plastnät som begränsade sektorerna medan den betydligt större predatorm blev förpassad till den riskfyllda sektorn. En foderautomat belägen ovan den riskfyllda respektive den säkra sektorn distribuerade lika mängder mat över dessa båda sektorer.

numrerade kunde varje individ identifieras under försöket.

Efter förbehandlingen sattes båda grupperna i ett gemensamt tråg i tre dagar, dels i syfte att fisken skulle acklimatisera sig till varandra, dels i syfte att de skulle återhämta sig från eventuella sviter av behandlingen. Under denna tid matades fisken sparsamt (Ewos ST 40, stl. 4).

Experimentet utfördes i ett strömakvarium (33 m², vattentemperatur=7.0-7.4 °C, djup ca 0.6m, strömhastighet ca 0.3m/s) (Fig. 1a-b). Botten i kurvorna (=matfri sektor) var gjord av stål (grönmålad) medan långsidornas botten (=riskfylld respektive säker sektor) bestod av grus och sten. Sektorerna begränsades av styva, gröna plastnät (mask-

storlek=7.0 cm²) igenom vilka öringarna, men inte predatorm (gädda; *Esox lucius*, 400 g) kunde simma. Mat (Ewos ST 40, storlek 4) distribuerades via foderautomater var sjunde minut i lika kvantiteter (4% av total fiskvikt/dag) i den riskfyllda respektive säkra sektorn. Eftersom inte all mat äts utan istället lämnades kvar på botten sänktes fodergivan efter halva experimentet (d v s efter försök 1 och 2 respektive efter kontroll 1 och 2) till 2% av fiskens totala vikt/dag. Därmed var det osannolikt att sänkningen påverkade förhållandet mellan den vilda och den odlade fiskens furagering.

Experimentet bestod av fyra försök med en predatorm (=försök 1-4), samt fyra kontroller utan predatorm (=kontroll 1-4). För att inte

en eventuell tidseffekt skulle kunna påverka resultaten, följde efter de två inledande försöken (F-1 och F-2), två kontroller (K-1 och K-2), osv. Under försöken återfanns predatorn i det ena av akvariets långsidor (riskfylld sektor), medan den motsvarande långsidan följaktligen betraktades som en säker sektor (Fig. 1a). I två av försöken (F-1 och F-3) utgjordes den ena sidan av den riskfyllda sektorn, medan samma sida under försök 2 och 4 utgjorde den säkra sektorn. På så sätt kunde inte eventuella olikheter emellan sidorna påverka resultaten. Under kontrollerna (K-1 - K-4) utgjordes följaktligen bägge långsidor av säkra sektorer (Fig. 1b).

Predatorn sattes ned i akvariet tre dygn före observationerna av ett försök tog sin början. 30 minuter före ett försök (eller en kontroll) placerades 10 vilda och 10 odlade öringar ut i akvariet. Genom att 10 öringar slumpvis plockades ut och placerades i akvariets ena kurva (se Fig. 1a-b) medan resterande 10 placerades i den andra kurvan, kunde inte en eventuell preferens till platsen för isläppandet påverka förhållandet mellan var någons vild och odlad öring uppehöll sig under experimentet.

Observationerna gjordes genom de glasväggar som löper längs akvariets långsidor (Fig. 1a-b). Av fiskens uteblivna reaktioner att döma torde inte observatören påverkat försöksfisken nämnvärt. En observationsomgång varade i 5-10 minuter och innebar att det första beteendet varje individ sågs utföra (definitioner; se nedan) samt i vilken sektor detta ägde rum, noterades. Första dagen observerades fisken varje halvtimme mellan 09.30-11.30, och mellan 13.00-16.30 (=14 observationsomgångar). Andra till fjärde dagen skedde observationer varje halvtimme mellan 09.00-11.30 och mellan 13.00-16.30 (=15 observationsomgångar/dag). Den sista observationen ägde rum 09.00 den femte dagen, vilket totalt ger 60 observationsomgångar/försök (eller kontroll). Omedelbart efter att den sista observationsomgången avslutats, avlivades (Tricon, MS 222), vägdes och mättes fisken (Tabell 2a-b).

Tabell 2a. Den vilda (V) respektive den odlade (O) öringens medelvikt (g) efter varje försök (F1-4) respektive kontroll (K1-4). Skillnaderna undersöktes med en icke-parametrisk testmetod (Kruskal-Wallis test). (N=10 vilda, 10 odlade/försök respektive kontroll).

F/K	X(V)	S.E(V)	X(O)	S.E(O)	H	P
F-1	52.3	11.9	45.6	13.1	0.8	0.36
F-2	55.9	13.4	42.9	10.7	5.1	0.023
F-3	59.6	14.2	59.8	11.0	0.006	0.94
F-4	67.5	5.8	67.3	10.9	0.2	0.62
K-1	55.6	12.8	64.0	12.1	1.9	0.17
K-2	65.1	9.6	64.3	7.8	0.2	0.65
K-3	74.8	13.7	75.2	13.5	1.5	0.22
K-4	63.6	15.6	59.3	17.8	0.4	0.52

Tabell 2b. Den vilda (V) respektive den odlade (O) fiskens medellängd (mm) omedelbart efter varje försök (F1-4) respektive kontroll (K1-4). Skillnaderna undersöktes med en icke-parametrisk testmetod (Kruskal-Wallis test). (N=10 vilda, 10 odlade/försök respektive kontroll).

F/K	X(V)	S.E(V)	X(O)	S.E(O)	H	P
F-1	167.1	13.2	160.1	15.2	0.8	0.38
F-2	171.4	12.3	156.7	13.8	5.9	0.015
F-3	175.2	12.6	174.7	9.7	0.0	1.00
F-4	183.0	4.6	181.5	9.1	0.8	0.36
K-1	172.0	14.4	177.7	10.9	0.7	0.40
K-2	179.2	8.4	181.0	7.8	1.1	0.30
K-3	188.7	10.1	188.5	10.5	1.2	0.27
K-4	179.9	14.5	176.6	16.6	0.5	0.49

Undersökta parametrar

Öringens val av positioner

Antalet tillfällen en individ observerades i en sektor (dvs i riskfylld, säker eller matfri sektor), dividerades med totala antalet observationsomgångar (=60). Därmed erhöles den genomsnittliga sannolikheten med vilken en individ kunde förväntas återfinnas i de olika sektorerna. Eftersom observationerna var jämnt fördelade under den tid då föda distribuerades (se ovan), har i text och figurer inte termer av sannolikhet använts, utan i stället termer av tid (dvs i procent av den totala tiden). Notera att även om den matfria sektorn i själva verket bestod av två sektorer (se Fig. 1a-b) slogs antalet observationer av en individ i dessa båda sektorer samman. På detta

sätt kom de båda matfria sektorernas sammanlagda yta att väl motsvara ytan i den riskfyllda respektive den matfria sektorn.

Öringens beteenden

Principerna som gällde för att undersöka öringens val av positioner (se ovan), gällde även med avseende på dess benägenhet att utföra olika beteenden. Sex olika beteenden observerades under experimentet:

"Trycker" - fisk som stod helt orörlig på botten. I de få fall då en individ inte kunde upptäckas efter 10 minuter (mindre än 3% av det totala antalet observationsomgångar), antogs och noterades individen i fråga för att ha tryckt på botten. Orsaken till detta var att fisk i denna position ibland "gräver ned sig" i gruset, och på så sätt blir svår att upptäcka.

"Står lågt" - fisk som bibehöll sin position alldeles ovan botten genom att röra på fenorna eller hela kroppen.

"Står högt" - fisk som bibehöll sin position mitt i vattenmassan genom att röra på fenorna eller hela kroppen.

"Simmar" - fisk som simmade runt i akvariet.

"Äter" - fisk som konsumerade föda.

"Fysiska interaktioner" - fisk som bet och/eller jagade annan fisk.

Eftersom endast en handfull öringar observerades äta respektive slåss behandlades dessa beteenden inte statistiskt.

Momentan tillväxt - RNA/muskelvåtvikt

Eftersom koncentrationen RNA i muskeltvävnad visat sig återspegla aktiviteten i proteinsyntesen, och därmed också den momentana

tillväxten, hos fisk (Houlihan 1991, Bulow 1970, Muguya och Oka 1990, Houlihan et al. 1993) respektive kräftor (Edsman et al. 1994), analyserades öringen med avseende på RNA/muskelvåtvikt. För att möjliggöra en sådan analys, skars ett stycke kött bort (ca 1 cm³) från varje fisk (i höjd med bröstfenorna) efter att ett försök eller en kontroll avslutats. Köttproverna lades sedan i plastpåsar för omedelbar förvaring i en så kallad "superfrys" (temperatur ca -71° C). Sex månader senare transporterades köttproverna (inbäddade i block av kolsyreis) till Sötvattenslaboratoriet i Stockholm, för analys.

På grund av att öringens kvot av RNA/muskelvåtvikt var negativt korrelerad med tidpunkten på säsongen ($r=-0.76$, $t=-14.6$, $P<0.001$), avser de redovisade värdena residualerna (linjär regression) av öringens kvot av RNA/muskelvåtvikt.

För samtliga undersökta parametrar gällde att inom en kategori öring (dvs vild respektive odlad) gjordes jämförelser mellan försök och kontroller (därmed erhöles eventuell påverkan av närvaron av predatoren), medan jämförelser mellan fiskkategorierna gjordes inom försök respektive kontroll (därmed erhöles eventuell skillnad mellan de båda grupperna i närvaro respektive i frånvaro av predatoren). Eftersom det under försök fanns en riskfylld sektor, medan det under kontroller fanns två säkra sektorer, jämfördes observationerna av en parameter i den riskfyllda sektorn med motsvarande parameter i endast en av de båda säkra sektorerna under kontroller.

Statistik

En icke-parametrisk testmetod (Kruskal-Wallis) användes för att analysera skillnader mellan relaterade parametrar (Statistica, Stat. soft, *Windows*). Korrelationer undersöktes med hjälp av en linjär regressionsanalys (Statistica, Stat. soft, *Windows*).

RESULTAT

Öringens val av positioner

Predatorn åt inte någon fisk under experimentet. Predators "harmlöshet" avspeglades kanhända av att varken vild eller odlad öring tillbringade en signifikant längre tid i den säkra sektorn (under kontroller) jämfört med i den riskfyllda sektorn (vilda; i ca 37% respektive 29% av totaltiden i den säkra respektive i den riskfyllda sektorn ($H=2.1$, $N=80$, $P=0.15$)); (odlade i motsvarande jämförelser, ca 38 respektive ca 40 % ($H=0.1$, $N=80$, $P=0.75$)) (Fig. 2a). Jämförelsen mellan de båda grupperna visade att odlad fisk tillbringade signifikant mer tid än vild fisk i den riskfyllda sektorn ($H=8.8$, $N=80$, $P<0.01$) (Fig. 2a). Detta var inte fallet med avseende på gruppernas tillbringade tid i den säkra sektorn ($H=0.7$, $N=80$, $P=0.41$) (Fig. 2a).

Under försöken uppehöll sig vild öring i den matfria sektorn i ca 39% av den totala tiden, vilket var signifikant mer än den odlade öringens tid i samma sektor (ca 21%) ($H=9.9$, $N=80$, $P<0.01$) (Fig. 2b). Även under kontroller tillbringade vild öring mer tid än odlad öring i denna sektor (vild öring i ca 26%, odlad öring i ca 13% av totaltiden) ($H=10.8$, $N=80$, $P<0.01$) (Fig. 3b). Både vild och odlad öring tillbrin-

de mer tid i den matfria sektorn under försök än vad respektive grupp gjorde under kontroller (vilda; $H=5.7$, $N=80$, $P<0.05$); (odlade; $H=4.1$, $N=80$, $P<0.05$) (Fig. 2b).

Öringens beteenden

Under försöken tryckte vildfisken på botten i ca 33% av totaltiden i akvariet, vilket inte var signifikant lägre än vad odlingsfisken gjorde (ca 44%) ($H=3.0$, $N=80$, $P=0.08$) (Fig. 3a). Inte heller under kontrollerna påträffades en signifikant skillnad med avseende på vild och odlad öringens benägenhet att trycka på botten (vild öring i ca 34%, och odlad öring i ca 32% av totaltiden) ($H=0.0004$, $N=80$, $P=0.98$) (Fig. 3a). Jämförelserna mellan försök och kontroller visade att den odlade öringen påverkades av predatornärvaron genom att trycka oftare som en konsekvens av predationsrisken ($H=4.7$, $N=80$, $P<0.05$), medan detta inte tycktes vara fallet med avseende på den vilda öringens benägenhet att trycka på botten ($H=0.2$, $N=80$, $P=0.64$) (Fig. 3a).

Benägenheten att stå lågt verkade inte skilja mellan grupperna under vare sig försök (vilda öringar i ca 6%, och odlade i ca 6% av

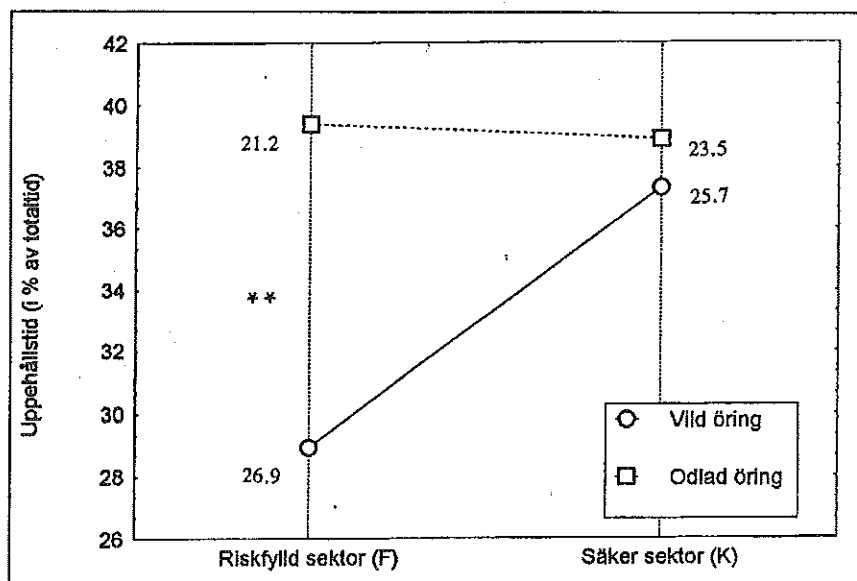


Fig. 2a. Den genomsnittliga tiden (i % av totaltid) med vilken vild respektive odlad öring tillbringade i den riskfyllda respektive den säkra sektorn under försök (F) respektive kontroller (K). (Siffrorna i figuren anger standardavvikelse). Skillnaderna undersöktes med en icke-parametrisk testmetod. Signifikanta skillnader är markerade med asterisker (** är $P<0.01$). Resultaten baseras på observationer av 80 öringar av varje sort fördelade på fyra försök och fyra kontroller.

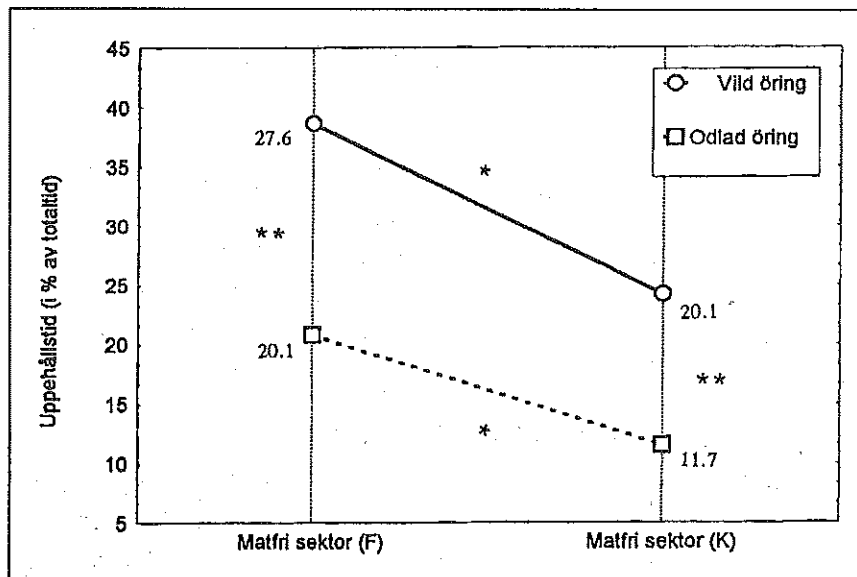


Fig. 2b. Den genomsnittliga tiden (i % av totaltid) med vilken vild respektive odlad öring tillbringade i den matfria sektorn under försök (F) respektive kontroller (K). (Siffrorna i figuren anger standardavvikelse). Skillnaderna undersöktes med en icke-parametrisk testmetod. Signifikanta skillnader är markerade med asterisker (* är $P < 0.05$, ** är $P < 0.01$). Resultaten baseras på observationer av 80 öringar av varje sort fördelade på fyra kontroller och fyra kontroller.

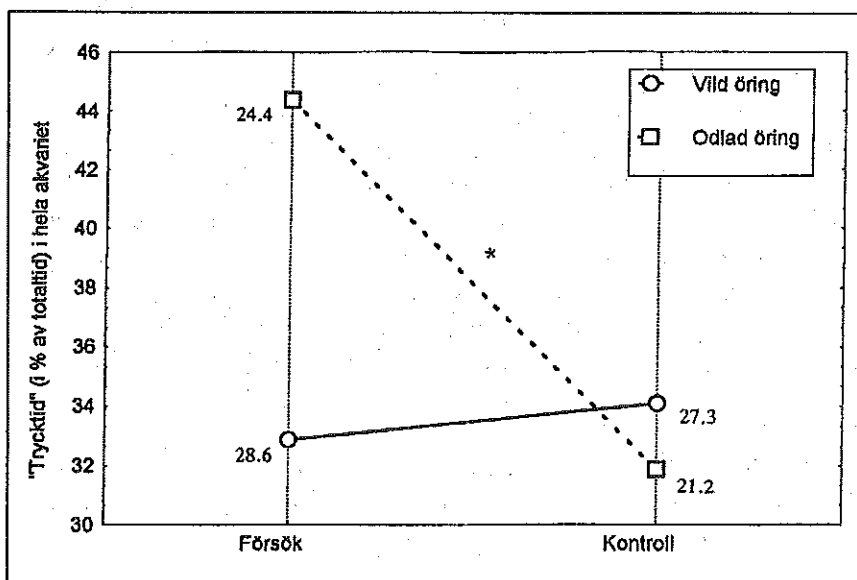


Fig. 3a. Genomsnittliga tiden (i % av totaltiden) med vilken vild respektive odlad öring tryckte på botten i akvariet under försök respektive kontroller. (Siffrorna i figuren anger standardavvikelse). Skillnaderna undersöktes med en icke-parametrisk testmetod. Signifikanta skillnader är markerade med asterisker (* är $P < 0.05$). Resultaten baseras på observationer av 80 öringar av varje sort fördelade på fyra försök och fyra kontroller.

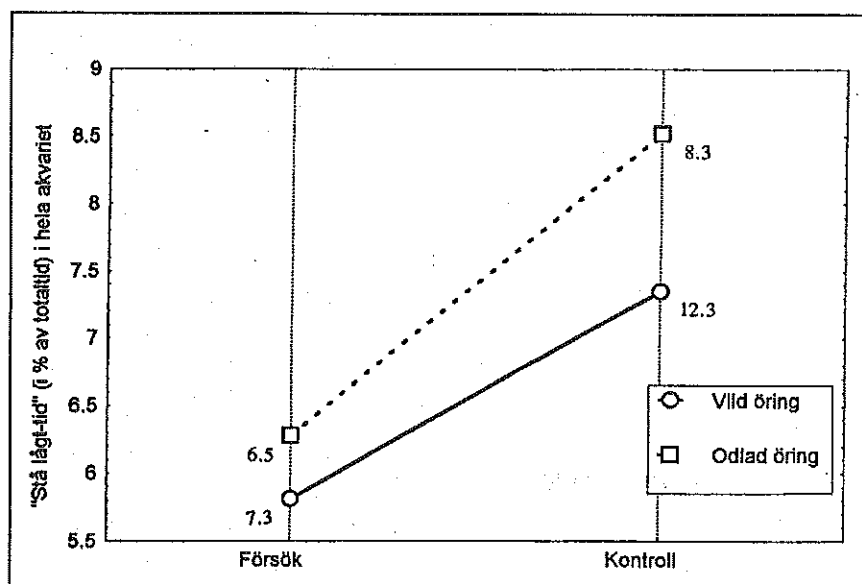


Fig. 3b. Genomsnittliga tiden (i % av totaltiden) med vilken vild respektive odlad öring stod lågt i vattenmassan i akvariet under försök respektive under kontroller. Skillnaderna undersöktes med en icke-parametrisk testmetod. (Siffrorna i figurerna anger standardavvikelse). Resultaten baseras på observationer av 80 öringar av varje sort fördelade på fyra försök och fyra kontroller.

totaltiden) ($H=0.4$, $N=80$, $P=0.51$), eller under kontroller (vilda i ca 7 %, och odlade i ca 9 % av totaltiden) ($H=1.9$, $N=80$, $P=0.17$) (Fig. 3b). Inte heller observerades vild eller odlad öring att stå lågt mer (eller mindre) under försök jämfört med kontroller (vild; $H=0.06$, $N=80$, $P=0.81$. Odlad; $H=1.1$, $N=80$, $P=0.30$) (Fig. 3b).

När predatorn var närvarande stod den vilda fisken högt i vattenmassan i ca 57% av den totala tiden, vilket var markant mer än vad den odlade fisken gjorde (ca 32%) ($H=13.1$, $N=80$, $P<0.001$) (Fig. 3c). Under kontrollerna var denna tendens inte längre lika tydlig (vild fisk i ca 52% och odlad fisk i ca 41% av totaltiden) ($H=3.5$, $N=80$, $P=0.062$) (Fig. 3c). En bidragande förklaring till dessa resultat var att endast odlingsfisken uppvisade en svag tendens att utföra beteendet mindre ofta under försök jämfört med under kontroller (odlade;

$H=3.1$, $N=80$, $P=0.081$); (vilda; $H=0.85$, $N=80$, $P=0.36$) (Fig. 3c).

Oberoende av närvaro av predatorn var odlingsfisken betydligt mer i rörelse än vildfisken. Under försöken simmade odlad fisk i ca 15% av dess totaltid i akvariet, medan motsvarande siffra för vild fisk var ca 5% ($H=23.7$, $N=80$, $P<0.001$) (Fig. 3d). Förhållandet mellan de båda grupperna var detsamma även under kontrollerna (odlad i ca 15% och vild i ca 9% av totaltiden) ($H=13.2$, $N=80$, $P<0.001$) (Fig. 3d). Vildfisken påverkades av gäddan genom att vara mindre rörlig under försök än vad de var under kontroller ($H=7.4$, $N=80$, $P<0.01$) (Fig. 3d). Detta var inte fallet med avseende på den odlade fiskens benägenhet att simma. De simmade ungefär lika mycket under försök som under kontroller ($H=0.3$, $N=80$, $P=0.56$) (Fig. 3d).

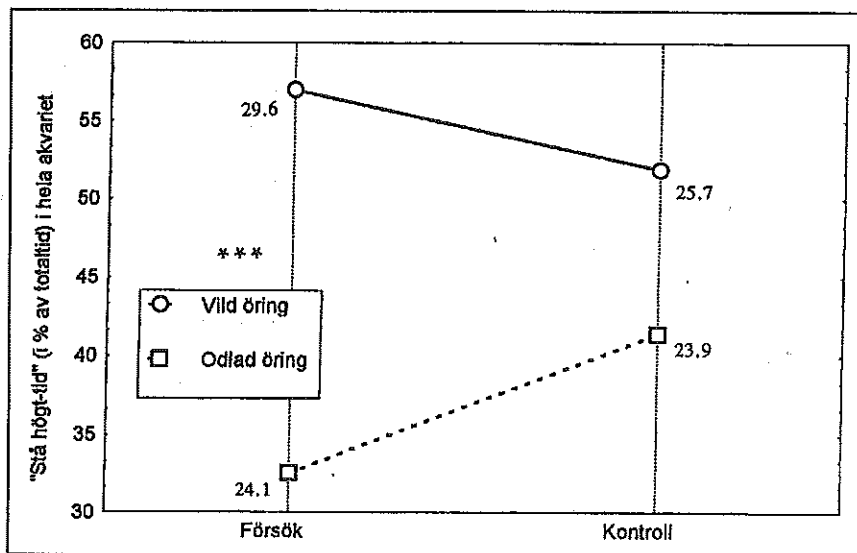


Fig. 3c. Genomsnittliga tiden (i % av totaltid) med vilken vild respektive odlad öring stod högt i vattenmassan i akvariet under försök respektive kontroller. (Siffrorna i figurerna anger standardavvikelse). Skillnaderna undersöktes med en icke-parametrisk testmetod. Signifikanta skillnader är markerade med asterisker (***) är $P<0.001$). Resultaten baseras på observationer av 80 öringar av varje sort fördelade på fyra försök och fyra kontroller.

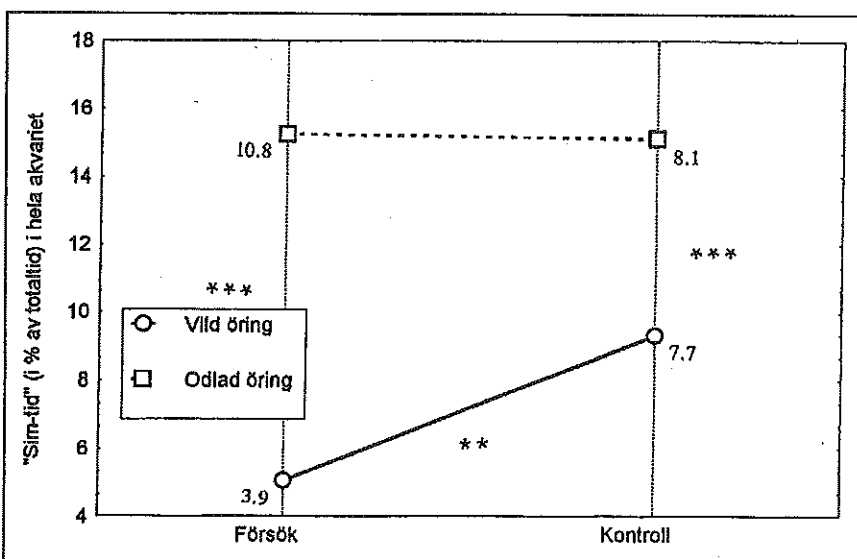


Fig. 3d. Genomsnittliga tiden (i % av totaltid) med vilken vild respektive odlad öring simmade omkring i akvariet under försök respektive kontroller. (Siffrorna i figurerna anger standardavvikelse). Skillnaderna undersöktes med en icke-parametrisk testmetod. Signifikanta skillnader är markerade med asterisker (** är $P<0.01$, *** är $P<0.001$). Resultaten baseras på observationer av 80 öringar av varje sort fördelade på fyra försök och fyra kontroller.

Av den odlade respektive den vilda öringen som observerats i den riskfyllda sektorn, tryckte dessa vid botten i ca 41% respektive 26.5% av totaltiden i denna sektor. Detta var en signifikant skillnad mellan de båda grupperna ($H=5.2$, $N=80$, $P<0.05$) (Fig. 4a). I den säkra sektorn var motsvarande siffra för tryckande vild fisk, ca 29.5%, vilket i stort sett var i överensstämmelse med den odlade fiskens "trycktid" i denna sektor (ca 28%) ($H=0.007$, $N=80$, $P=0.93$) (Fig. 4a). Odlingsfiskerna tryckte mer i den riskfyllda sektorn jämfört med vad de gjorde i den säkra sektorn ($H=5.2$, $N=80$, $P<0.05$), vilket inte tycktes vara fallet med avseende på den vilda fisken, som ungefär tryckte lika mycket i den

riskfyllda som i den säkra sektorn ($H=0.5$, $N=78$, $P=0.50$) (Fig. 4a).

I varken den riskfyllda eller i den säkra sektorn skiljdes kategorierna signifikant åt med avseende på beteendet att stå lågt (riskfyllda sektorn; vild fisk i ca 7.5%, och odlad i ca 7.25% av dess totaltid i denna sektor) ($H=0.0007$, $N=78$, $P=0.98$); (säkra sektorn; vild fisk i ca 4.75%, och odlad i ca 8.25% av dess totaltid i denna sektor) ($H=3.4$, $N=80$, $P=0.063$) (Fig. 4b). Det förelåg inte heller några signifikanta skillnader med avseende på hur mycket tid respektive grupp stod lågt i dessa båda sektorer (vilda; $H=0.5$, $N=78$, $P=0.48$. Odlade; $H=0.8$, $N=80$, $P=0.37$) (Fig. 4b).

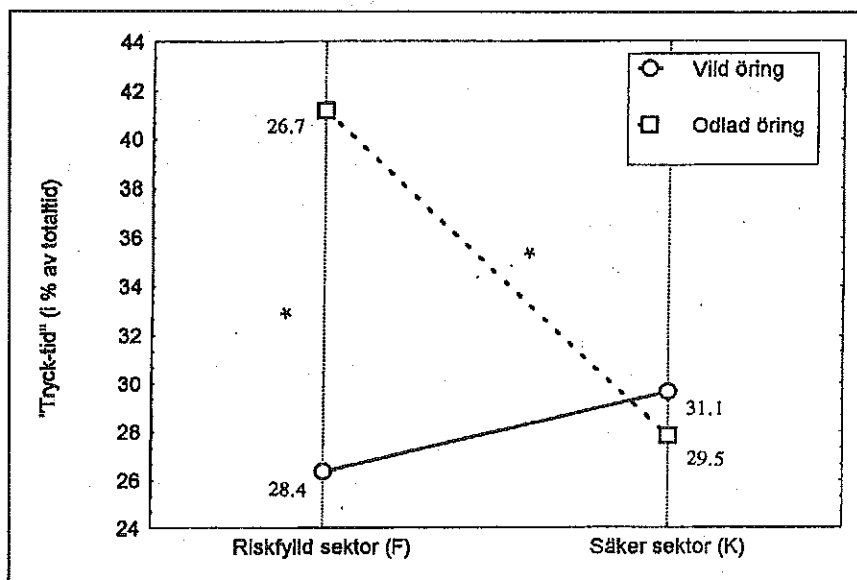


Fig. 4a. Genomsnittliga tiden (i % av totaltiden) med vilken vild respektive odlad öring tryckte på botten i den riskfyllda respektive den säkra sektorn under försök (F) respektive under kontroller (K). (Siffrorna i figurerna anger standardavvikelse). Skillnader undersöktes med en icke-parametrisk testmetod. Signifikanta skillnader är markerade med asterisker (* är $P<0.05$). Resultaten baseras på observationer av 80 öringar av varje sort fördelade på fyra försök och fyra

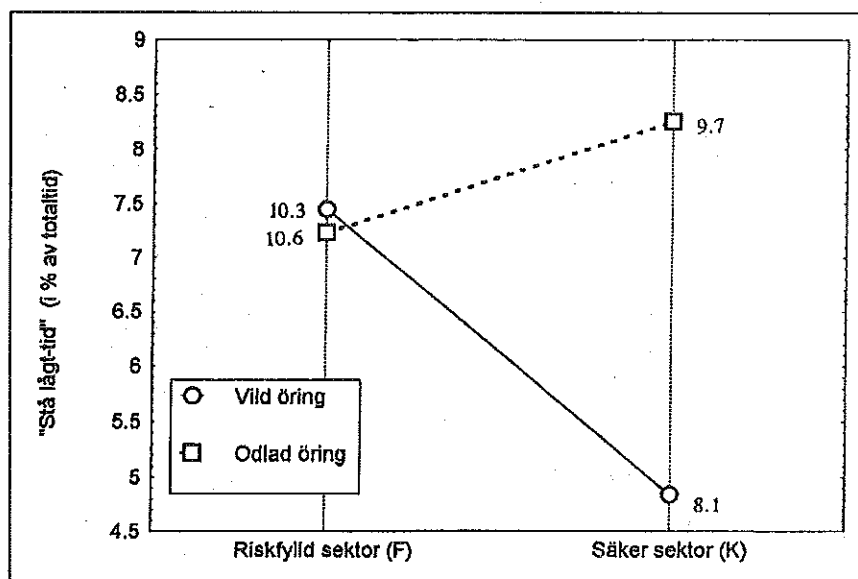


Fig. 4b. Genomsnittliga tiden (i % av totaltiden) med vilken vild respektive odlad öring stod lågt i vattenmassan i den riskfyllda respektive den säkra sektorn under försök (F) respektive kontroller (K). Skillnader undersöktes med en icke-parametrisk testmetod. (Siffrorna i figurerna anger standardavvikelse). Resultaten baseras på observationer av 80 öringar av varje sort fördelade på fyra försök och fyra kontroller.

Vildfisken stod högt i vattenmassan i ca 55% av totaltiden i den riskfyllda sektorn, vilket var signifikant mer än vad den odlade fisken gjorde (ca 33%) ($H=8.1$, $N=78$, $P<0.01$) (Fig. 4c). I den säkra sektorn påträffades emellertid ingen signifikant skillnad mellan gruppernas benägenhet att stå högt (vilda i ca 53% och odlade i ca 47% av dess totala tid i denna sektor) ($H=1.3$, $N=80$, $P=0.25$) (Fig. 4c). Eftersom endast de odlade höll högt under en signifikant längre tid som en effekt av predatorns närvaro (odlade; $H=5.0$, $N=80$, $P<0.05$); (vilda; $H=0.002$, $N=78$, $P=0.97$) (Fig. 4c), upprepades därmed det mönster som gällde försöksfiskens benägenhet att utföra beteendet i hela akvariet (Fig. 3c).

Beträffande fiskens benägenhet att simma i den riskfyllda respektive den säkra sektorn, var tendensen likartad den i hela akvariet (se Fig. 3d). Detta innebar att odlingsfisken, oberoende av predatornärvaron, simmade omkring i en högre utsträckning än vad vildfisken gjorde. Den odlade fisken simmade i ca 19 % av tiden de spenderade i riskfyllda sektorn, att jämföra med den signifikant lägre aktiviteten hos den vilda fisken (ca 11 %) ($H=7.4$, $N=78$, $P<0.01$) (Fig. 4d). Motsvarande siffror för den säkra sektorn var för odlad fisk ca 17.5%, och för vild ca 12% ($H=5.5$, $N=80$, $P<0.05$) (Fig. 4d). Till skillnad mot observationen i hela akvariet, där ju vildfisken sänkte sin simaktivitet som en respons på

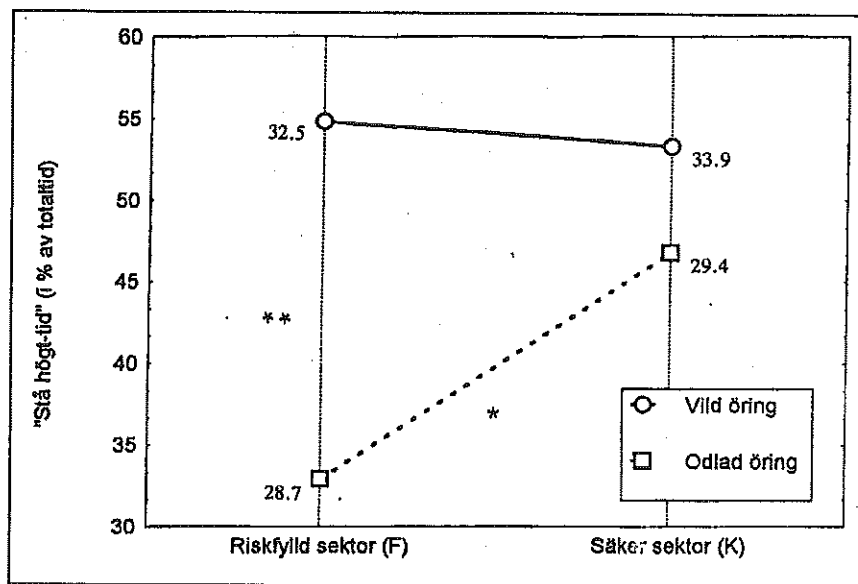


Fig. 4c. Genomsnittliga tiden (i % av totaltid) med vilken vild respektive odlad öring stod högt i vattenmassan i den riskfyllda respektive den säkra sektorn under försök (F) respektive kontroller (K). (Siffrorna i figurerna anger standardavvikelse). Skillnader undersöktes med en icke-parametrisk testmetod. Signifikanta skillnader är markerade med asterisker (* är $P<0.05$, ** är $P<0.01$). Resultaten baseras på observationer av totalt 80 öringar av varje sort fördelade på fyra försök och fyra kontroller.

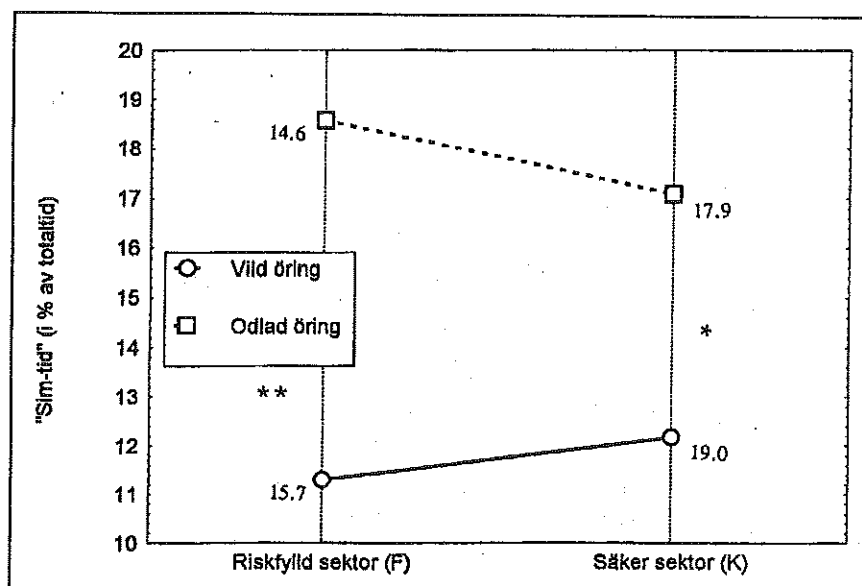


Fig. 4d. Genomsnittliga tiden (i % av totaltid) med vilken vild respektive odlad öring simmade omkring i den riskfyllda respektive den säkra sektorn under försök (F) respektive under kontroller (K). (Siffrorna i figurerna anger standardavvikelse). Skillnader undersöktes med en icke-parametrisk testmetod. Signifikanta skillnader är markerade med asterisker (* är $P<0.05$, ** är $P<0.01$). Resultaten baseras på observationer av 80 öringar av varje sort fördelade på fyra försök och fyra kontroller.

hotet från predatorn (Fig. 3d), tycktes detta inte vara fallet med avseende på vildfiskens benägenhet att simma i den riskfyllda respektive den säkra sektorn ($H=0.01$, $N=78$, $P=0.90$) (Fig. 4d). Även för odlad fisk visade motsvarande jämförelse att simmandet inte var signifikant kopplat till närvaron av predatorn ($H=0.64$, $N=80$, $P=0.42$) (Fig. 4d).

Momentan tillväxt - RNA/muskelvåtvikt

Resultaten av RNA-analyserna visade att den vilda öringens momenta tillväxthastighet

var högre under försök än vad den var under kontroller ($H=6.9$, $N=80$, $P<0.01$). Detta förhållande stod inte att finna med avseende på den odlade fiskens tillväxt under försök respektive under kontroller ($H=2.6$, $N=80$, $P=0.11$) (Fig. 5). Dessa observationer bidrog till att odlad öring i närvaro av predatorn uppvisade en snabbare tillväxt än vad den vilda öringen gjorde ($H=6.6$, $N=80$, $P=0.01$), medan förhållandet mellan de båda gruppernas tillväxt inte tycktes skilja i frånvaro av predatorn ($H=2.9$, $N=80$, $P=0.097$) (Fig. 5).

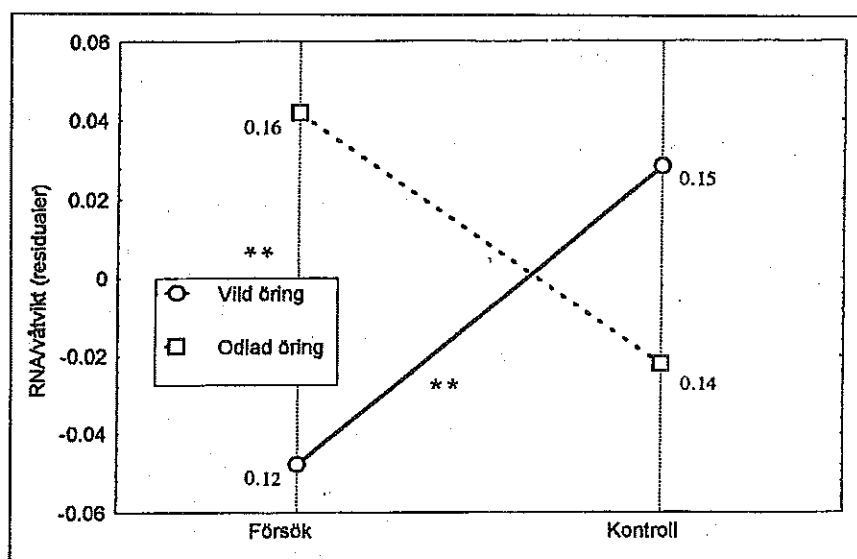


Fig. 5. Den vilda respektive odlade öringens genomsnittliga kvot av RNA/muskelvåtvikt (residualer) under försök respektive kontroller. (Siffrorna i figuren anger standardavvikelse). Skillnader undersöktes med en icke-parametrisk testmetod. Signifikanta skillnader är markerade med asterisker (** är $P<0.01$). Resultaten baseras på 80 vilda och 80 odlade öringars kvot av RNA/muskelvåtvikt efter fyra försök respektive fyra kontroller.

DISKUSSION

Eftersom fisken i en odling kan tillgodose sitt födobebehov utan att exponeras för predatorer, har domesticeringsprocessen medfört en evolution av ökad kapacitet för kroppstillväxt (Gall och Huang 1988, Johnsson och Clarke 1988, Gjerde och Schaeffer 1989, Petersson och Järvi 1995). I föreliggande studie testades om odlad havsöring, som en konsekvens av ovanstående, tog större risker mot en predator än vilda för att tillgodose sitt födobebehov. Resultaten har inte gett underlag att förkasta detta.

Med avseende på försöksfiskens val av positioner, visade resultaten att den odlade öringen furagerade under en längre tid i den riskfyllda sektorn än vad den vilda öringen gjorde. Eftersom båda kategorierna av öring furagerade lika länge i den säkra sektorn var skillnaderna i furageringstid i den riskfyllda sektorn sannolikt en konsekvens av närvaron av predatorn i denna sektor. Motsvarande resultat har rapporterats i en studie på regnbåge (*O. mykiss*). Johnsson och Abrahams (1991) visade att ungar från vild och odlad

regnbåge uppehöll sig mer i en riskfylld sektor med mat än vad ungar från helt vilda regnbågar gjorde.

Under både försök och kontroll uppehöll sig den vilda öringen under en längre tid i den matfria sektorn jämfört med den odlade öringen. Det förstnämnda resultatet kan ha varit en effekt av att den odlade öringen spenderade mer tid i den riskfyllda sektorn än den vilda öringen. Det sistnämnda var däremot en svag indikation på att det förelåg en skillnad i social status mellan de båda grupperna (se vidare nedan). Observationen att både vild och odlad öring uppehöll sig under en signifikant längre tid i den matfria sektorn under försök än vad respektive kontrollgrupp gjorde indikerade att predatoren påverkade öringarna att uppehålla sig i denna sektor.

Beteendet att stå högt i vattenmassan var för både vild och odlad öring det vanligast förekommande i frånvaro av predatoren och benägenheten att utföra beteendet skiljde sig inte signifikant mellan de båda grupperna. I närvaro av predatoren stod däremot den vilda öringen högt i vattenmassan betydligt oftare än den odlade öringen. Orsaken till det var att den odlade öringen utförde beteendet mer sällan som en konsekvens av närvaron av predatoren. Vidare tryckte den odlade öringen på botten oftare i närvaro än i frånvaro av predatoren. Detta bidrog till att den odlade öringen tryckte mer på botten av den riskfyllda sektorn än den vilda öringen. Den vilda öringens enda signifikanta respons på närvaron av predatoren var att de simmade omkring mindre i akvariet under försök än under kontroller. Inte desto mindre simmade den odlade öringen, både i närvaro och i frånvaro av predatoren, betydligt mer än den vilda öringen. Det minst förekommande beteendet var för både vild och odlad öring att stå lågt. Ingen av grupperna reducerade eller utökade tiden med vilken de stod lågt som en konsekvens av närvaron av predator.

Eftersom öringungen är utpräglad territoriell under älvfasen (Kalleberg 1958; Antonelli et al. 1972), var de fåtaliga fysiska interaktionerna mellan öringarna något oväntat. En förklaring till den låga aggressiviteten var sannolikt den för årstiden låga temperaturen på vattnet som användes under experimentet.

De skillnader i beteenden som vild och od-

lad öring uppvisade stöds av en del andra studier. T ex fann Moyle (1969) att domesticering medförde en ökad simaktivitet hos bäckröding (*Salvelinus fontinalis*). Hos silverlax (*O. kisutch*) medförde närvaron av en predator att avståndet från vilket de i frånvaro av en predator hade attackerat ett byte reducerades (Dill 1983). Vidare har man funnit att odlade havsöringsungar tenderade att trycka på botten, medan den vilda öringen tenderade att fly, när de vid upprepade tillfällen utsattes för en "attackerande" predatorattrapp (Fernö och Järvi, munt. medd.). Resultatet tolkades som att domesticering inverkat på havsöringens förmåga att habituera till en predator. Med bakgrund av att predatoren varken åt eller ens skadade någon öring i föreliggande studie, kan tolkningen äga sin riktighet även här.

En trend var att de beteenderesponser på närvaron av predatoren som observerades i den riskfyllda sektorn (dvs att trycka på botten, att stå högt och att simma) stämde väl överens med öringens responser på predatoren i hela akvariet. Eftersom öringen i den säkra sektorn (och med största sannolikhet också öringen i den matfria sektorn) inte kunde observera predatoren i riskfyllda sektorn, indikerade denna observation att öringarna använde doftsinnet för att avslöja närvaron av predatoren.

Resultaten från analyserna av försöksfiskens RNA/muskelvåtvikt visade att den odlade öringen endast under försök tillväxte signifikant snabbare än vad den vilda öringen gjorde. Detta kunde förklaras av att endast den vilda öringens tillväxt var signifikant långsammare under försök jämfört med under kontroller. Med andra ord tycktes den vilda öringen sänka sitt intag av föda som en konsekvens av närvaron av predatoren, vilket inte var fallet med avseende på den odlade öringen. När man i en tidigare undersökning fann att storspigg reducerade sitt födointag när de exponerades för en predator, var detta en mycket stark indikation på att fisken avvägde ett effektivt födointag mot risken att bli dödad av en predator (Milinski 1985).

I fråga om försöksfiskens val av furageringshabitat och furageringsbeteende har föreliggande studie visat att den odlade öringen var mer riskbenägen mot predatoren än den

vilda öringen för att tillgododse behovet av föda. Detta var en effekt som också återspeglades i öringens tillväxt. Eftersom båda grupperna av öring ursprungligen härrörde från samma vilda dalälvspopulation och fram till tidpunkten för försöket hade växt upp under identiska odlingsförhållanden, var de påträffade skillnaderna orsakade av en evolutionär divergens.

Studien som visade att fisk valde att furagera i habitat som minimerade dödligheten per konsumerad energienhet (Gilliam och Fraser 1987) indikerade hur en optimal avvägning mellan furagering och predationsrisk kan ta sig i uttryck under naturliga betingelser. När predationstrycket däremot inte skiljer mellan olika habitat förutspås istället en evolution av en "energimaximerar"-strategi (Pyke et al. 1977, Schoener 1983). I en predatorfri odlingsmiljö, i vilken det sker en evolution av ökad kapacitet till kroppstillväxt, torde således energimaximerande individer, och därmed också riskbenägna individer, gynnas på bekostnad av individer som "minimerar dödligheten per konsumerad energienhet" (Gall och Huang 1988). Således kan divergensen i föreliggande studie förklaras av att det i en odling uteblivna predationstrycket medfört en evolution av ökad kapacitet till kroppstillväxt som förskjutit den optimala avvägningen mellan födointag och predationsrisk mot en mer uttalad riskbenägenhet.

Divergensen kan också varit en konsekvens av att öring i en odlingsmiljö inte utsatts för något selektionstryck i form av predation, vilket medfört att beteenden adapterade i syfte att undvika predatorer (s k antipredatorbeteenden) mist sitt funktion, och eventuellt, förlorats (se t ex Bateson 1983). I så fall torde den odlade öringens större risktagande i föreliggande studie snarare beskrivas som ett resultat av en påtagligare "tamhet" gentemot predatorn. Flera studier har indikerat att domesticering av laxfisk medfört en ökad "tamhet". Exempelvis har man funnit att odlade bäckkrödingar varit mindre känsliga för störningar förorsakade av människan samt varit mer orienterade till vattenytan än vad vilda bäckkrödingar varit (Vincent 1960, Moyle 1969). Mot dessa observationer kan ställas en studie i vilken man jämförde överlevnaden hos vild och odlad regnbåge ef-

ter att de utsatts för standardiserade attacker från en predator (Johnsson och Abrahams 1991). I och med att de båda grupperna överlevde sina möten med predatorn i samma utsträckning indikerade studien att domesticering inte försämrat regnbågens antipredatorbeteende och/eller skygghet mot predatorer.

Eftersom djur med lägre social status ofta förpassas till habitat med dåliga möjligheter att skaffa föda (Ekman och Askenmo 1984), kan detta indirekt bidra till en större riskbenägenhet mot predatorer under furagering (Gotceitas och Goddin 1991). Därmed skulle den odlade öringens större riskbenägenhet kunna vara en konsekvens av att de var av lägre social status än den vilda öringen. I föreliggande studie fanns emellertid inga observationer som pekade på att den odlade öringen var av lägre social status än den vilda öringen. De fåtaliga fysiska interaktionerna och den likartade tillväxten (under kontroller) mellan vild och odlad öring indikerade däremot att de båda grupperna var jämbördiga med avseende på social status (se t ex Moyle 1969, Kalleberg 1958, Noakes och Leatherland 1977, Li och Brocksen 1977). Detta antagande är i linje med studier i vilka hungernivån, snarare än social status, visat sig påverka laxens (*S. salar*) och regnbågens benägenhet att ta risker mot predatorer (Gotceitas och Goddin 1991, Johnsson 1993). Emellertid fanns i föreliggande studie en indikation på att den odlade öringen var av högre social status än den vilda öringen; odlingsfisken tillbringade mindre tid i den matfria sektorn under kontroller än vad den vilda fisken gjorde.

Det var således vanskligt att utifrån observationer i föreliggande studie dra någon slutsats om huruvida en skillnad i social status förelåg mellan vild och odlad öring. Att döma av att öringens uppväxtförhållanden i en kompensationsodling, som bl a inneburit att furagering skett under interaktiv konkurrens om en begränsad mängd mat (B. Ragnarsson, muntl. medd.), förväntas domesticeringsprocessen medföra en ökad förmåga till aggressiva interaktioner (Ruzzante 1994).

Med tanke på att vuxen vild och odlad öring levt sida vid sida i Dalälven, har sannolikt ett visst genflöde förekommit mellan populationerna. Eftersom man i avelsarbetet

vid försöksstationen i Älvkarleby inte använt sig av älvproducerad fisk, utan i stället av märkt, odlingsproducerad fisk (Pettersson och Järvi, muntl. medd.), torde divergensen mellan vild och odlad öring varit ännu mer betydande än vad resultatet i föreliggande studie visat.

Flera studier har visat att så kallad "predatorträning" förbättrar laxfiskars förmåga att undkomma predatorer (Olla och Davies 1989, Järvi och Uglem 1993). Eftersom öringens eventuella förmåga till inläring inte undersöktes i denna studie, finns därmed skäl till en viss restriktivitet när det gäller att bedöma huruvida den odlade öringens större risktagande har potential att reducera dess chanser till överlevnad i naturen. Inte desto mindre är det av intresse att konstatera att man funnit att överlevnaden hos avkommorna till odlad och vild regnbåge i ett strömvatten var betydligt lägre än överlevnaden hos motsvarande årsklasser av helt vild regnbåge (Reisenbichler och McIntyre 1977). Studien kunde inte fastställa vanligaste dödsorsaken, men, baserat på vissa rön, torde predation vara en betydelsefull källa till mortalitet. Enligt en modell förväntas en reducerad mängd

tillgänglig föda i första hand avspeglas av en ökad predation och inte som en ökad dödlighet av svält (McNamara och Houston 1987).

Det finns indicier på att en introgression av odlad material i en vild laxfiskpopulation kan medföra mycket allvarliga konsekvenser. När man till exempel i en rysk älv företog romutsättningar av en odlad stam av silverlax blev följden att den totala populationens "fitness" reducerades markant (Altukhov och Salmenkova 1987). Sannolikt var detta en effekt av att den vilda laxen hade förvärvat en dåligt anpassad genetisk konstitution av den odlade laxen. Ur ett bevarandeperspektiv påkallar resultatet en viss restriktivitet när det gäller utsättningar av odlad laxfisk i syfte att förstärka vilda bestånd.

Erkännanden

Jag vill tacka Torbjörn Järvi för en konstruktiv dialog och värdefulla synpunkter på texten, Anna Carin Löf för hjälp under experimentet och Birgitta Niejahr, som analyserade RNA-proverna. Tack också till Erik Pettersson samt alla på försöksstationen i Älvkarleby. Studien var delvis finansierad av Fiskeriverket.

LITTERATUR

- Abrahams, M.V. & L.M. Dill. 1989.** A determination of the energetic equivalence of the risk of predation. - *Ecology* 70: 999-1007.
- Altukhov, Y.P. & E.A. Salmenkova. 1987.** Stock transfer relative to natural organization, management, and conservation of fish populations. p. 333-343. - In: Ryman N. & F. Utter (eds.) *Population genetics & fishery management*. Univ. of Washington Press, Seattle.
- Antonelli, A.L., R.A. Nussbaum & S.D. Smith. 1972.** Comparative food habits of four species of streamdwelling vertebrates (*Dicamptodon ensatus*, *D.copel*, *Cottus tenuis*, *Salmo gairdneri*). - *Northwest. Sci.* 46: 277-289.
- Bateson, P. 1983.** Genes, environment and the development of behaviour. p. 52-81. - In: T.R. Halliday & P.J.B. Slater (eds.) *Animal behaviour*. Vol. 3. Genes, development and learning. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Bulow, F.J. 1970.** RNA-DNA ratios as indicators of recent growth rates of a fish. - *J. Fish. Res. Board Can.* 27: 2343-2349.
- Cerri, R.D. & D.F. Fraser. 1983.** Predation and risk in foraging minnows: balancing conflicting demands. - *Amer. Nat.* 121: 552-561.
- Chilcote, M.W., S.A. Leider & J.J. Loch. 1986.** Differential reproductive success of hatchery and wild summer-run steelhead populations under natural conditions. - *Trans. Amer. Fish. Soc.* 115: 726-735.
- Dill, L.M. 1983.** Adaptive flexibility in the foraging behaviour in fishes. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 398-408.

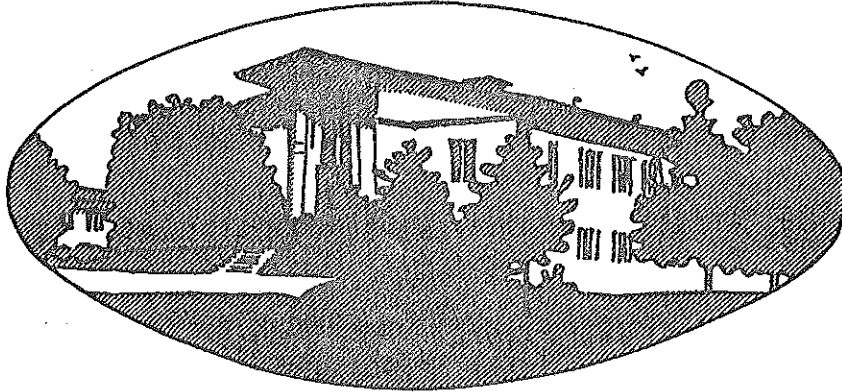
- Dill, L.M. & A.H.G. Fraser. 1984.** Risk of predation and the feeding behaviour of juvenile coho salmon (*Onchorhynchus mykiss*). - Behav. Ecol. Sociobiol. 16: 65-71.
- Edsman, L., T. Järvi & B. Niehjahr. 1994.** The RNA concentration as an index of current growth in juvenile signal crayfish, *Pasifastacus leniusculus*. - Nordic J. Freshw. Res. 69: 149-152.
- Ekman, J. & C. Askenmo. 1984.** Social rank and habitat use in willow tit groups. - Anim. Behav. 32: 508-514.
- Fenderson, O.C. & M.R. Carpenter. 1971.** Effects of crowding on the behaviour of juvenile hatchery and landlocked atlantic salmon (*Salmo salar* L.). - Anim. Behav. 19: 439-447.
- Gall, G.A.E. & N. Huang. 1988.** Heritability and selection schemes for rainbow trout (*Onchorhynchus mykiss*): body weight. - Aquaculture 73: 43-56.
- Gilliam, J.F. & D.F. Fraser. 1987.** Habitat selection under predation hazard: test of a model with foraging minnows. - Ecology 68: 1856-1862.
- Gjerde, B. & R. Schaeffer. 1989.** Body traits in rainbow trout II. Estimates of heritabilities and of phenotypic and genetics correlations. - Aquaculture 80: 25-44.
- Gotceitas, V. & J.G.J. Goddin. 1991.** Foraging under the risk of predation in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*; L.): effects of social status and hunger. - Behav. Ecol. Sociobiol. 29: 255-261.
- Holbrock, S.J. & R.J. Schmitt. 1988.** The combined effects of predation risk and food reward on patch selection. - Ecology 69: 125-134.
- Houlihan, D.F. 1991.** Protein turnover in ectotherms and its relationship to energetics. p. 1-43. - In: Gilles, R. (ed.) Advances in comparative and environmental physiology. Vol. 5. Springer Verlag, Berlin.
- Houlihan, D.F., E.M. Mathers & A. Foster. 1993.** Biochemical correlates of growth rate in fish. p. 45-71. - In: Rankin, J.C. & B.J. Jensen (eds.) Fish ecophysiology. Chapman & Hall, London.
- Houston, A.I., W.C. Clarke & J.M. McNamara. 1988.** Dynamic models in behavioural and evolutionary ecology. - Nature 332: 29-34.
- Johnsson, J. & W.C. Clarke. 1988.** Development of seawater adaption in juvenile steelhead trout (*Onchorhynchus mykiss*) - effects of size, temperature and photoperiod. - Aquaculture 71: 247-263.
- Johnsson, J. & M.V. Abrahams. 1991.** Interbreeding with domestic strain increases foraging under threat of predation in juvenile steelhead trout (*Onchorhynchus mykiss*): an experimental study. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48: 243-247.
- Johnsson, J.I. 1993.** Big and brave: size selection affects foraging under risk of predation in juvenile rainbow trout (*Onchorhynchus mykiss*). - Anim. Behav. 45: 1219-1225.
- Järvi, T. & I. Uglem. 1993.** Predator training improves the anti-predator behaviour of hatchery reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt. - Nordic J. Freshw. Res. 68: 63-71.
- Kalleberg, H. 1958.** Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *S. trutta* L.). - Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm 39: 55-98.
- Kotler, B.P. 1984.** Risk of predation and the structure of desert rodent communities. - Ecology 65: 689-701.
- Li, H.W. & R.W. Brocksen. 1977.** Approaches to the analysis of energetic costs of intraspecific competition for space by rainbow trout (*Salmo gairdneri*). - J. Fish. Biol. 11: 329-341.
- Lima, S. L. & L.M. Dill. 1990.** Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. - Can. J. Zool. 68: 619-640.
- Magnhagen, C. 1988.** Predation risk and foraging in juvenile pink salmon (*Onchorhynchus gorbuscha*) and chum salmon (*O. keta*). - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45: 592-596.
- Mangel, M. & C.W. Clarke. 1988.** Dynamic modeling in behavioural ecology. - Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- McNamara, J.M. & A.I. Houston. 1987.** Starvation and predation as factors limiting population size. - Ecology 68: 1515-1519.
- McNamara, J.M. & A.I. Houston. 1990.** State-dependent ideal free distributions. - Evol. Ecol. 4: 298-311.
- Milinski, M. & R. Heller. 1978.** Influence of a predator on the optimal foraging behaviour of sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). - Nature 275: 642-644.
- Milinski, M. 1985.** Risk of predation of parasitized sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.) under competition for food. - Behaviour 93: 203-216.
- Moyle, P.B. 1969.** Comparative behaviour of young brook trout (*Salvelinus fontinalis*) of wild and domesticated origin. - Prog. Fish. Cult. 31: 51-59.

- Mugiya, Y. & H. Oka. 1990.** Biochemical relationship between otolith and somatic growth in the rainbow trout (*Onchorhynchus mykiss*): consequence of starvation, resumed feeding, and dial variations. - *Fish. Bull.* 89: 239-245.
- Noakes, D.L.G. & J.F. Leatherland. 1977.** Social dominance and interrenal cell activity in rainbow trout (*Salmo gairdneri*, Pisces, Salmonidae). - *Environ. Biol. Fish.* 2: 131-136.
- Petersson, E. & T. Järvi. 1995.** Evolution of morphological traits in sea trout (*Salmo trutta*) parr (0+) through sea-ranching. - *Nordic J. Freshw. Res.* 70: 62-67.
- Pyke, G.H., H.R. Pulliam & E.L. Charnov. 1977.** Optimal foraging: a selective review on theory and tests. - *Q. Rev. Biol.* 52: 137-154.
- Olla, B.L. & M.W. Davis. 1989.** The role of learning and stress in predator avoidance of hatchery reared coho salmon (*Onchorhynchus kisutch*) juveniles. - *Aquaculture* 76: 209-214.
- Reisenbichler, R.R. & J.D. McIntyre. 1977.** Genetic difference in growth and survival of juvenile hatchery and wild steelhead trout (*Salmo gairdneri*). - *J. Fish. Res. Board Can.* 34: 123-128.
- Ruzzante, D.E. 1994.** Review: Domestication effects on aggressive and schooling behaviour in fish. - *Aquaculture* 120: 1-24.
- Schoener, T.W. 1983.** Simple models of optimal feeding-territory size: a reconciliation. *Amer. Nat.* 121: 608-629.
- Valone, T.J. & S.L. Lima. 1987.** Carrying food items to cover for consumption: the behaviour of ten bird species feeding under the risk of predation. - *Oecologia* 71: 286-294.
- Vincent, R.E. 1960.** Some influences of domestication upon three stocks of brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchill). - *Trans. Amer. Fish. Soc.* 89: 35-52.

ENGLISH SUMMARY: DOMESTICATION INCREASES RISK PRONENESS TOWARDS PREDATORS IN SEA TROUT (*SALMO TRUTTA*, L.)

Many animals make trade-offs between feeding and the risk of predation. Because fish in hatchery containment can forage without being exposed to predators, the process of domestication may cause an increased capacity to somatic growth. In this study the object was to examine if hatchery reared sea trout (*Salmo trutta*) took more risks towards a predator in order to get food than did wild sea trout. In four replicates 10 juvenile trouts from each strain were allowed to forage in a safe (food, no predator) or in a risky (food, predator) sector. The trout could also stay in a food free sector (no food, no predator). The hatchery reared trout spent more time in the risky sector and less time in the food free sector, compared to the wild trout. When the predator was present, the hatchery reared trout patrolled the aquarium and freezed on the bottom more frequently, but holded high in the water column less frequently, than did the wild trout. Furthermore, the wild trout

patrolled the aquarium less when exposed to the predator. By determining the content of RNA in muscle tissue of the trout at the end of the experiment, an index of their momentary growth was calculated (RNA/wet weight of muscle tissue). Because the wild trout grew slower when exposed to the predator, the hatchery reared trout grew faster than did the wild ones only in the presence of the predator. The results showed that the hatchery reared trout took more risks than did the wild trout in order to get food. Because both strains originated from the same wild population and were reared under equivalent hatchery conditions up to the time of the experiment, the differences found were caused of an evolutionary divergence. It is suggested that the lack of predation pressure in a hatchery causes an increased capacity to somatic growth that shifts the optimal trade-off between intake of food and risk of predation towards a more pronounced risk proneness.



SÖTVATTENSLABORATORIET 60 ÅR

Bakgrund

Under 1920-talet var livsmedelsförsörjning ett stort problem. På direkt fråga från KA Wallenberg förklarade lantbruksstiftelsens generaldirektör Erik Insulander att det svenska jordbruket behövde insatser på två områden. Det första gällde bildandet av ett institut för ärftlighetsforskning rörande husdjur, det andra skapandet av en forskningsanstalt för insjöfiske. Det sistnämnda tycks ha legat KA Wallenberg speciellt varmt om hjärtat, då han i brev till ekonomen Eli F Heckscher ondgjorde sig mycket över politikernas tröghet i att hantera frågan om insjöfisket; ett agerande som tycks vidlåda även dagens beslutsfattare beträffande en allmän fiskevårdsavgift.

Med medel från K A Wallenbergs stiftelse skapades 1928 Institutet för husdjursförädling, beläget strax utanför Stockholm. Beträffande fisket blev KA Wallenberg förekommen av den Hydrografiska-Biologiska kommissionen. Denna uppvaktade donatorn beträffande ombyggnaden av en villa som läkaren R Murray donerat till Lysekils stad. Denna villa skulle då användas för att skapa ett svenskt havsfiskelaboratorium, vilket också skedde 1929.

Sötvattenslaboratoriets grundande

Beträffande sötvattensfisket hade lantbruksstyrelsen ursprungligen tänkt sig ett mindre centrallaboratorium inrett i en stadsvåning i Stockholm och en försöksanläggning i Kälarne. Under ärendets remisstid erbjöd sig K A Wallenbergs stiftelse att upprätta "ett fullt tidsenligt laboratorium för insjöfisket, ävensom ett inköp

av Kälarnes fiskodlingsanstalt". Detta initiativ bidrog sannolikt till att det nya sötvattenslaboratoriet förlades till Stockholm och inte till Småland (Aneboda), där Södra Sveriges Fiskeriförening med statligt stöd redan drev försöksverksamhet.

Uppbyggandet av det nya Sötvattenslaboratoriet drog emellertid ut på tiden, då planerna att förlägga laboratoriet till Kårsön mitt emot Drottningholms slott stötte på motstånd. Istället placerades laboratoriet på Kungsgårdens mark på Lovöns nordöstra del och uppfördes efter ritningar av slottsarkitekten Torben Grut. Anläggningen omfattade dels en huvudbyggnad med kontor, bibliotek och akvarierum, dels tjänstebostäder, dammar och fiskerätt i Mälaren. Kostnaderna blev större än beräknat och räckte därför inte till försöksanläggningen i Kälarne som till slut fick bekostas av lantbruksstyrelsen själv. Stiftelsen har därefter flera gånger givit stöd åt Sötvattenslaboratoriet vid återkommande utbyggnader även om verksamheten alltid bedrivits med statliga medel.

Donationer - ett tidens tecken

Statens finanser var då som nu mycket dåliga och som delvis framgår av ovanstående resumé var donationer från främst KA Wallenbergs stiftelse av stor betydelse för den vetenskapliga utvecklingen i landet som helhet under denna tid. Andra exempel på viktiga donationer är stadsbiblioteket, Observatoriet, Handelshögskolan och Högskolan i Stockholm liksom betydande donationer till framstående forskare som Hans von Euler, Herman Nilsson-Ehle, Manne Siegbahn, The Svedberg och oceanografen Hans

Pettersson liksom till en rad muséer. Dåtidens donatorer hade alldeles uppenbart långt större grundvetenskapliga intressen och långsiktiga mål än dagens sponsorer. Påfallande många av donationerna resulterade i framgångsrik och betydelsefull forskning under mycket lång tid.

Sötvattenslaboratoriets tidigare verksamhet

Sötvattenslaboratoriet invigdes i december 1933. Förste chef blev Gunnar Alm, tillika byråchef vid lantbruksstyrelsens fiskeribyrå. 1948 blev han byråchef i Göteborg, då Sötvattenslaboratoriet överfördes till den nybildade Fiskeristyrelsen. Han blev ändå i huvudsak kvar på laboratoriet trots placering i Göteborg. Han efterträddes på chefsposten av Sven Runnström, som pensionerades 1963, då Gunnar Svärdson tillträdde efter en längre tids tjänst på laboratoriet. Trots Gunnars pensionering 1980 har vi fortfarande glädjen att dagligen kunna diskutera våra problem med honom liksom med Torolf Lindström, som jämte Nils-Arvid Nilsson under lång tid varit laborator vid laboratoriet. Stundom har vi även besök av Gunnar Svärdsons efterträdare Lennart Nyman, numera verksam vid WWF.

Verksamheten vid laboratoriet har hela tiden präglats av en fruktbar kombination av grundvetenskaplig och tillämpad forskning, vilket tydligt framgår av den mycket stora mängd artiklar som under årens lopp publicerats av laboratoriet. Jag vill här peka på några viktiga milstolpar i utvecklingen.

Den vetenskapliga bredden inom verksamheten har oftast varit betydande. Inte minst gäller detta ledande forskare som Gunnar Alm och Gunnar Svärdson, vilka studerat fiskekologiska problem i mycket vid mening. Den tidiga verksamheten kännetecknades också av många noggranna studier av sjöar och älvar i landets olika delar liksom av sammanställningar av fisket och dess problem vad gäller olika viktiga fiskarter.

På ett mycket tidigt stadium fick Sten Wallin på laboratoriet i uppgift att bevaka även vattenföroreningar. Denna funktion utvidgades med tiden till Statens Vatteninspektion för att 1967 bli en av grundstenarna i det nybildade Naturvårdsverket. De sista "naturvårdsverkarna" lämnade oss för bara 6 år sedan.

Under Sven Runnströms tid kom utbyggnaden av vattenkraften självklart att starkt prägla verksamheten vid laboratoriet. Mest känd är forskningen rörande effekter av regle-

ringen av fjällsjöar på arter som röding, öring och sik och på dessa arters inbördes födokonkurrens. Denna forskning har i hög grad bidragit till grundläggande ekologisk kunskap om interaktioner mellan arter. Dessutom ägnades laxproblematiken stort intresse. Redan 1946 bildades den så kallade "vandringfiskutredningen", sedermera Laxforskningsinstitutet, som finansierades av kraftindustrin. Utredningen samarbetade intimt med laboratoriet, bl a genom att Gunnar Alm var dess ordförande.

En annan viktig del av verksamheten har varit studiet av inomartsrelationer främst beträffande arter som röding, öring, sik och abborre. Detta arbete har resulterat i grundläggande kunskap dels beträffande olika arters livshistorieegenskaper som storlek och ålder vid könsmognad, dels beträffande artbildning hos arter som sik, siklöja och röding. Det ledde också till de första försöken att restaurera reglerade fjällsjöar genom introduktion av nya fisknäringorganismer som *Mysis relicta*. Dominansförhållanden mellan de vanligaste svenska fiskarterna har också belysts utifrån laboratoriets samlade erfarenhet och provfisken.

Nuvarande verksamhet

Under senare år har röding, öring och ål stått i centrum, varvid faktorer som livshistorievariabilitet, partnerval och odlingseffekter respektive produktion och könsväl stått i centrum. Beteendekologiska studier av främst öring kan nu ske på ett mycket tillfredsställande sätt i det nya strömekologiska laboratoriet (SEL) i Älvkarleby och i angränsande fältexperimentella faciliteter. Ålproblematiken studeras dels genom fältexperimentell verksamhet, dels genom väl kontrollerade odlingsförsök inomhus.

Kräftpesten drabbade det svenska fisket hårt i början av seklet och kräftproblematiken blev en viktig del av verksamheten. Efter att pestorganismen identifierats och oftast fruktlösa försök gjorts att återintroducera flodkräfta initierade laboratoriet begränsade vetenskapliga försök med signalkräfta på ett fåtal platser i Sverige. Efter beslut av regeringen kom signalkräftan att spridas över stora områden. Relationen mellan flodkräfta, signalkräfta och kräftpest utgör fortfarande ett viktigt forskningsområde.

Under senare år har fiskevårdsarbetet fått en allt mer framträdande roll på laboratoriet. Arbetet med öringproduktion i rinnande och ofta delvis förstörda vatten har intensifierats liksom insatserna för att genom mörtfiskreduk-

tion förbättra miljö och fiske i övergödda sjöar. Intensifierade insatser för att förbättra rödingfisket i fjällregionen har just påbörjats.

Miljöövervakning har fått en alltmer framträdande roll på laboratoriet och bedrivs delvis i nära samarbete med Naturvårdsverket. Samarbetet initierades av problematiken kring först försurning och därefter kalkning, vilket fortfarande utgör ett viktigt forskningsområde. Senare har arbetet med fisk i miljöövervakningen ökat och lett till skapandet av viktiga nationella databaser för nät- och elprovfisken. Bevarandet av hotade arter (t ex mal) och stammar (öring, röding) av fisk är ett annat viktigt område. Det sistnämnda arbetet bedrivs delvis genom odling och ekologisk karaktärisering av olika stammar i försöksanläggningen i Kälarne, som moderniserats väsentligt under senare år.

De nationella databaserna utgör också en viktig grund för övervakningen av fisksamhället som en resurs för fisket. Detta arbete är nu i hög grad koncentrerat till de fyra stora sjöarna. Ekoräkning av pelagisk fisk med hjälp av kvantitativa, datorkopplade ekolod och trålning utförda från Fiskeriverkets forskningsfartyg *Ancylus* är där en viktig del av verksamheten.

Arbetet kommer nu att utsträckas också till andra delar av fiskresurserna i sjöar och vattendrag.

En mycket viktig uppgift, som med krympande resurser blir allt svårare att upprätthålla, är den externa informationen till fiskare, myndighetspersoner och forskare. Sedan lång tid har laboratoriets resultat spridits inom landet genom "Information från sötvattenslaboratoriet" och internationellt genom vad som nu heter "Nordic Journal of Freshwater Research". Vi hoppas att dessa publikationer skall kunna fortsätta att i växande utsträckning tjänstgöra som en gemensam källa för spridning av information.

Krympande statliga satsningar på fiskforskning och fiskevård liksom en ökad spridning och internationalisering av forskningsresurserna ställer nya och större krav på verksamheten vid laboratoriet. Genom den sedan länge etablerade traditionen vid laboratoriet med en kombination av grundläggande och tillämpad forskning hoppas vi kunna hävda oss väl i detta sammanhang, väl medvetna om att relationen mellan dessa båda forskningsinriktningar utgör en ständig källa till diskussioner och funderingar.

För att fira vår 60-årsdag inbjöd vi fiskforskare från Norden att delta i ett forskarmöte den 2-3 juni 1994. Sammanfattningen av föredragen från forskarmötet publiceras i detta nummer av Information från Sötvattenslaboratoriet.

Forskarmöte den 2 - 3 juni 1994 Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm

Program

- 09.30 Välkommen
- 09.45 Sötvattenslaboratoriets verksamhet förr och nu *Stellan F. Hamrin*
- 10.30 SJFR och Svensk fiskforskning *Åke Petersson*
- 11.00 Fiskeriverkets forskning - nu och i framtiden *Per Wramner*
- 11.30 Lunch
- 12.45 Fiskforskning i Norden;
Dr K Salojärvi (Finn. Game & Fish. res. Inst.),
Dr T Heggberget (NINA),
Dr G Rasmussen (Inst. for Ferskvannsfiskeri)
- 15.00 Kaffe
- 15.30 Diskussion om bildande av
Nordisk Fiskekologisk Förening
- 16.30 Avslutning
- 18.00 Middag



Svensk Fiskbiologisk Forskning

Program

- 09.10 Nya fiskbestånd genom inplanteringar eller spridning av fisk
Olof Filipsson, Sötvattenslab., Drottningholm.
- 09.30 Gös i Östersjön *Sture Hansson, Inst.för Systemekologi, Stockholm.*
- 09.50 Kustlaboratoriets forskning *Olof Sandström, Kustfiskelaboratoriet, Öregrund.*
- 10.10 Ålproduktion och könsdifferentiering - ett långsiktigt problem
Håkan Wickström/Kerstin Holmgren, Sötvattenslab., Drottningholm.
- 10.30 Fiskens roll i den nya miljöövervakningen
Magnus Appelberg, Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm.
- 11.10 Neuroetologisk och ekofysiologisk fiskforskning i Uppsala
Doc. Göran Nilsson, Limn. Inst., Uppsala.
- 11.30 Fiskfysiologi i Göteborg *Lars Förlin, Zoofysiol. avd., Göteborg.*
- 11.50 Kemisk kommunikation hos fisk *Håkan Olsén, Limn. inst., Uppsala.*
- 12.10 Lipidinhåll och lipidkvalité hos sötvattensfiskar
Gunnel Ahlgren, Limn. Inst., Uppsala.
- 12.30 Celladhesionsproteiner och immunitet *Mats Johansson, Fysiol. bot. Uppsala.*
- 13.00 Aktuell forskning vid LFI *Björn Wahlberg, LFI, Älvkarleby.*
- 13.20 Vild och odlad öring - beteendekologiska skillnader
Torbjörn Järvi, Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm.
- 13.40 Modeller i rödingfiskevård i fjällsjöar
Henrik Mosegaard, Sötvattenslab., Drottningholm.
- 14.00 Öring i skånska vatten *Anders Eklöv, Ekol. Inst - limnologi., Lund.*
- 14.20 Betydelsen av polymorfi i MHC hos östersjö lax
Åsa Langefors, Ekol. Inst - zooekologi, Lund.
- 14.40 Fiskbiologisk forskning och undervisning vid SLU,
Lars-Ove Eriksson, Vattenbruksinstitutionen, Umeå
- 15.20 Fisk, fosfor och sjöekosystem *Anders Persson, Ekol. Inst. - limnologi, Lund.*
- 15.40 Direkta och indirekta effekter av piscivori
Christer Brönmark, Ekol. Inst. - zooekologi, Lund.
- 16.00 Hybridisering hos Daphnier - en effekt av fiskpredation?
Eva Bergstrand, Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm.
- 16.20 Zool. Inst., Umeå, Föredragshållare ej bestämd.
- 17.00 Skalömsningsfrekvens hos flodkräfta *Hans Ackefors, Zool. inst., Stockholm.*
- 17.20 DNA/RNA-analys - en metod att mäta tillväxten hos kräftor och fisk
Lennart Edsman, Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm.
- 17.40 Ska vi träffas fler gånger?

Fiskbiologisk forskning i Finland och framtidens utmaningar

Kalervo Salojärvi

Vilt- och Fiskeriforskningsinstitutet
Helsingfors
Finland

1. Fiskforskningen i Finland

Fiskforskningens historia i Finland är kort. Den fick sin början på 1700-talet. Den första doktorsavhandlingen publicerades år 1771, men en mera betydande forskningsverksamhet startade först i slutet av 1800-talet.

Traditionsenligt betjänar Finlands fiskforskning i första hand fiskevård. Mest publiceras statistik och översikter, uppgifter om fiskbestånd och deras tillstånd, resultat av fiskevård, undersökningar av fiskodling och uppgifter om miljöförändringarnas inverkan. Populationsbiologi, t ex undersökningar om fiskbestånds fluktuationer, reproduktion, undersökning av yngel, tillväxt och näring har börjat utkomma först under de senaste åren, bl a många doktorsavhandlingar. Kännedom om fiskarnas populationsdynamik är nödvändig för att kunna reglera fisket och förhindra eller lindra miljöskadorna. Endast en ingående undersökning om fiskarnas biologi kan ge en pålitlig grund för fiskevården.

Enskilda variabler (tillväxt), populationsdynamik (siklöja, sik, lax, öring), modeller för fiskbestånd (populationsmodeller, bioenergetiska modeller, IBM-modeller m m) utforskas. Nuförtiden täcker forskningsämnena redan största delen av fiskforskningens olika områden.

2. Förändringens tid

Med stor säkerhet kan man förutsäga att samhälleliga, ekonomiska och biologiska förhållanden kommer att förändras. Tidigare har det också skett förändringar men de har skett mera lokalt (nationellt). Det är typiskt för den nya tidens förändringar att de sker globalt. Olika krafter av förändring inverkar globalt och man kan inte styra dem nationellt.

De framtida utvecklingstrenderna från beslutsfattningens synvinkel kan förutspås åtminstone utgående från följande saker:

- Beslutsfattarna är från allt fler områden och därför förutsätter de annorlunda forskning och information än hittills.
- Europas integration och internationalismens ökning skapar en ny omgivning för forskningen och förutsätter ny sorts kunskap och samarbete.
- Vidsträckta miljöproblem ökar den

övernationella beslutsfattningens betydelse.

- De gemensamma resursernas användning och vård gör ett allt mer koncentrerat samarbete mellan grannländer till ett måste.
- Förändringarna inom de samhälleliga förhållandena inverkar på fiskets struktur, målsättning och lönsamhet (bl a EU:s inverkan på fisket och fiskhandeln).
- Ökningen av forskningsuppgifter rörande globala miljöproblem medför ett behov av övernationellt och nationellt samarbete (också resursbehovet för stora projekt är stort).
- Naturskydds- och sociala värdenas ökade betydelse.
- I de förändrade förhållandena kan vi inte längre nödvändigtvis tala om förutsägning utan om sannolikheter för förändring och kontroll av riskerna i framtiden.

Det enda hållbara värdet i framtiden verkar att vara förändringen och osäkerheten om dess riktning och storlek. Detta beror på en stor mängd störande variabler vilka inte ens enskilt kan kontrolleras. Hurudan forskning behövs det således i dessa förhållanden?

3. Forskning och beslutsfattande

Allmänt kan man indela forskningen enligt utnyttjandet av kunskap i följande grupper utgående från deras omedelbara målsättning: 1) grundforskning, 2) forskning som betjänar beslutsfattande och 3) monitoring (uppföljning).

Alla tre ovannämnda forskningstyper behövs. VFFI:s uppgift som betjänar sig på de två sistnämnda och universitetens forskning lägger vikten på den förstnämnda.

Forskning som betjänar beslutsfattande kan indelas i kortsiktigt eller taktiskt stöd för beslutsfattande eller långsiktigt eller strategiskt stöd för beslutsfattande. Dessa båda behövs, men tyngdpunkten bör ligga på forskning som stöder strategiskt beslutsfattande. Detta därför att en undersökning alltid behöver tid för sitt förverkligande och därför kan en bra gjord kvalitativ undersökning mycket sällan svara på ett tillfälligt behov som uppstått i en situation av beslutsfattande.

Forskning som stöder strategiskt beslutsfattande är ändå ett problem, ty det förutsätter framtidsvisioner. Ju mera begränsat det ämne är som forskas desto större är risken att inriktningen misslyckas. Det centrala omvärdet för det strategiska beslutsfattandets del måste undersökas och forskningsobjektet måste dessutom vara sådant att man med hjälp av det kan få svar eller kunskap för beslutsfattande i allmänhet. Uppgiften är mycket svår och möjligheten att misslyckas är stor.

4. Strategi för VFFI:s fiskbiologisk forskning

Vilt och Fiskeriforskningsinstitutet har omorganiserats i följande. Fiskbiologisk forskning utförs huvudsakligen vid resultatenheten för fiskbestånd och fiskevård. Resultatenhetens personal uppgår till 78 ordinarie forskare och tekniska personer.

Resultatenheten har monitoringsprogram både i havs- och insjöområden. De viktigaste av dem är uppskattningen av Östersjöns fiskbestånd för ICES och Warzava kommissionen. Monitoringsprogrammen skall i framtiden evalueras (ändamål, variabler, arter, område, kostnader etc.) och integreras till en del av annan forskning. Tyngdpunkten för den strategiska forskningen är rekrytering och faktorer som inverkar på rekryteringen. Ämnet innehåller bl a interaktioner inom arter, interaktioner mellan arter och miljöns betydelse för rekryteringen. I framtiden definieras ämnet noggrannare efter en sträng analys. Forskningsprogrammet skall formuleras i höst.

De allmänna orsakerna för utväljning av tyngdpunkten för forskningen är följande:

- Forskning av rekryteringen har uppskattats också internationellt som en av det viktigaste forskningsområdet.
- Det är viktigt att förstå mekanismer som inverkar på rekryteringen om man vill förutspå en utveckling av fiskeresurser och fiskbestånd.

- Fiskyngelutsättningar är mycket stora i Finland och om man vill styra aktiviteten, måste man förstå vilka faktorer som inverkar på resultatet (fiskfångst m m).

- Miljöförändringar är ofta mycket komplicerade och korrekta tolkningar är möjliga att göra bara om man förstår den "naturliga" dynamiken av fiskbestånd.

- Man behöver kunskap om faktorer som inverkar på rekrytering och är viktiga för förnyelse av bestånd för skyddande av utrotningshotade fiskbestånd.

- Rekrytering är ett mycket komplicerat och utmanande ekologiskt och fiskbiologiskt forskningsämne där både teoretiskt (modeller) och experimentell (a priori) forskning kan utföras.

Resurser vid Vilt- och Fiskeriforskningsinstitutet för forskning av rekryteringsfrågor:

- VFFI har en lång tradition i uppskattning av fiskbestånd och regelbundna kontakter via ICES till experter på detta område.

- Uppskattning av fiskbestånd och ekologiska undersökningar har skolat en hel grupp av forskare för rekryteringsfrågor.

- VFFI har goda kontakter med beslutsfattare och fiskevårdare och därför en realistisk bild av fiske och fiskeriet.

- VFFI har goda resurser och möjligheter till experimentell forskning av rekryteringsfrågor (små insjöar för experimentellt arbete, naturdammar, fiskodlingar för produktion av material, personal i olika delar av landet, laboratorium etc. också runtom landet osv).

Verksamhetspolitiken kan summeras till följande dogmer:

- Teoretiska kunskaper och forskning stärks och den integreras till den experimentella forskningen (a priori) och fiskevården (utsättningar) utnyttjas som forskningsmetod.

- Långvariga monitoringsprogram evalueras och organiseras så att det stöder rekryteringsforskning.

- Nödvändiga resurser och bästa forskare inriktas till rekryteringsfrågor.

- Forskningsproblem utvärderas som en del av systemet och inte som en enskild detalj (systemanalys har mycket viktig roll).

- Personalen utbildas och internationalism stöds systematiskt.

- Samarbete i Finland (universitetet och andra institut), Norden och mellan andra länder gynnas.

Presentation av Laxforsknings- institutet (LFI)

Björn Wahlberg

Laxforskningsinstitutet
Älvkarleby

I januari 1946 bildades Vandringsfiskutredningen, med uppdraget att utvärdera möjligheterna att bevara vandringsfiskbestånden (främst lax och havsöring) när de norrländska älvarna togs i anspråk för kraftutbyggnad. Arbetet finansierades av kraftindustrin, och styrelsen bestod av lika antal representanter

för kraft- och fiskeintressena. Det ursprungliga uppdraget var löst i och med att man påvisat att (och hur) man genom kompensationsutsättning av odlad smolt kunde upprätthålla ett laxbestånd sedan dess tillgång till naturliga lek- och uppväxtområden i älvarna upphört. Samarbetet kraft/fiske inom utredningens ram befanns dock i sig vara så värdefullt att utredningen fortlevde, och 1960 ombildades den till LFI.

LFI:s ursprung präglar i hög grad den nuvarande verksamheten, som i första hand är inriktad på problemområden i skärningspunkten kraftproduktion/fiske. LFI:s forskning kan därför karaktiseras med orden:

- Branschfinansierad (och branschstyrd)
- Artinriktad (lax, havsöring, i någon mån sik)
- Tillämpad
- Tvärvetenskaplig (ekologiska/genetiska/fysiologiska/sjukdomsrelaterade aspekter på kompensationsodlingsverksamheten behandlas inom institutets ram).

LFI omorganiserar för närvarande i riktning mot ökad projektstyrning. Fr o m 1995 kommer verksamheten att delas in i en liten administrativ basresurs, en genom avgifter självfinansierad märknings- och utvärderingsservice, och en helt projektfinan-

sierad FoU-verksamhet, indelad i fem projektområden:

- Beståndsuppskattning (lax- och havsöringbestånd i Östersjön och Västerhavet)
- Genetisk kartering, uppföljning och rådgivning (vilda och odlade stammar)
- Lax- och havsöringsekologi (ev även sik m fl vandringsfiskar)
- Fisksjukdomar och fysiologi (odlingsrelaterade sjukdomar, M74, foderfrågor m m)
- Teknikutveckling (fiskodlingsteknik, märkningsteknik m m).

LFI:s främsta tillgång är den breda kunskap i lax- och havsöringfrågor som ackumulerats under snart 50 års oavbrutet arbete med dessa arter, bedrivet i nära samverkan med smoltodlingar och med fiskerinäringen. Särskilt märkningsdatabanken, som sedan starten 1951 nu kommit upp i över tre miljoner individuellt märkta lax- och havsöringsmolt, samt tråghallen, som ger möjlighet till försök under kontrollerade betingelser, är av stort värde för forskningen.

LFI har för närvarande 16 anställda, varav 6 har sin huvuduppgift inom FoU-verksamheten. För att kunna hantera mer arbetskrävande projekt, liksom sådana som förutsätter avancerad utrustning och/eller specialkompetens, måste LFI söka samarbete med andra institutioner. Ett aktuellt exempel på ett sådant samarbete är det pågående M74-projektet, där man på såväl finansierings- som utförandesidan gått samman för att lösa ett akut problem med stora återverkningar för såväl naturlaxen som kompensationsprogrammet.

Fiskbiologisk forskning och undervisning vid Vatten- bruksinstitu- tionen, SLU

Lars-Ove Eriksson

Institutionen för Vattenbruk
Sveriges Lantbruksuniversitet
Umeå

Institutionen för Vattenbruk vid Sveriges Lantbruksuniversitet grundades 1987 och är i nuläget Sveriges enda universitetsinstitution med speciellt ansvar för fiskbiologisk forskning och utbildning. Vårt arbete är inriktat mot grundläggande fiskbiologisk forskning inom områdena ekologi, fysiologi och genetik. Vi strävar efter att uppnå ny kunskap och applicera denna inom intensivt och extensivt vattenbruk, samt inom fiskevård och naturvård. Institutionen består i nuläget av ett 10-tal disputerade lärare och forskare, 6 forskarstuderande, samt TA-personal (4).

Forskning

För närvarande är en stor del av vår forskning inriktad mot salmoniders biologi (lax, öring, röding, regnbåge, harr och sik), men inkluderar också arter som abborre, gös och kräfter. Forskningen är inriktad mot beteendekologi, beteendefysiologi, genetik och näringsfysiologi hos dessa arter.

Olika laxfiskprogram fokuserar på utvecklingsbiologin hos individen under hela dess livscykel och syftar till att utvärdera individuella skillnader i prestanda i relation till alternativa beteenden. Miljökontroll av tillväxt, könsmognad och vandringar (habitatskiften) är viktiga aspekter på detta arbete. Hos röding studeras individuellt beteende i sociala grupper. Relationen mellan individuell status (storlek, ålder, kön) och social status, samt individens förmåga att konkurrera om utrymme och föda utgör viktiga aspekter på arbetet. Olika aspekter på regn-

bågens födointag och nutritionsfysiologi i relation till energiallokering studeras också.

Kvantitativ genetik hos fisk studeras för att ge underlag för förbättring av produktionsegenskaper inom intensivodling. Vi har också under de senaste 18 månaderna bedrivit ett intensivt arbete för att

utveckla och applicera molekylärbiologiska arbetsredskap (micro-satelites, single-copy genes, RAPD) för populationsgenetiska och populationsekologiska studier på fisk.

Inom vårt program för extensivt vattenbruk och fiskevård syftar vi till att med hjälp av selektiva och ekologiskt grundade metoder öka avkastningen inom naturlig fiskproduktion. För närvarande är vi i mitten av två projekt som berör habitatskiften hos laxfiskar i sötvatten och utveckling av "sjö-ranching". Ett projekt belyser också beteendekologiska och fysiologiska aspekter när det gäller födointag, tillväxt och födoutnyttjande hos salmonider under naturliga betingelser. Inom det s k Ammeråprojektet, ett flerdisciplinärt program med medverkan av 5 universitetsinstitutioner plus Fiskeriverket, belyser vi bl a frågor som berör effekter av landskapsomvandlingen i skogslandskapet på de akvatiska systemens mångfald och produktivitet, samt beskattningsmodeller för små fiskbestånd.

Ett antal aktiviteter riktar sig mot vattenbruksnäringen. Exempel på detta är våra program för röding och harrodlingens biologi och teknik, samt nationella avelsprogram för regnbåge och röding (tillsammans med Kälarnestationen). Vi är inblandade i utvecklingen av ny utrustning och metodik för fiskodling och i utvärdering av alternativa odlingsformer och arter.

Institutionens forskare har ett väl utbyggt nationellt och internationellt samarbetsnät. Exempel på mer formaliserade internationella samarbetspartners är DFO och UBC, Kanada (Nanaimo, St Andrews, Vancouver), NMFS, USA (Seattle), NINA, Norge (Trondheim), samt Glasgow University, Skottland.

Undervisning

Institutionen bedriver undervisning inom grundutbildningen för agronomer (Vb1, 5p) och jägmästare (Ve 6,3p). Vi har påbyggnadskurser för biologer och SLU-studenter i Fiskbiologi, särskilt odlingsbiologi (Vb2, 10p +

10p, går vårterminen) och Fisk- och viltvård (10p, tillsammans med skoglig zoökologi, startar 94/95).

Hos oss kan studenter från hela landet genomföra Examensarbete (20p) inom ramen för vår handledarkompetens.

Vi startar under hösten 1994 upp ett 4-årigt distansutbildningsprogram i fiskevård (10p) som har beställts av Umeå universitetet och Lapplandskommunerna.

Inom forskarutbildningen har vi program för Lic. och Dr.-utbildning (160p), 6 avhandlingar har hittills lagts fram vid institutionen.Handledarsituationen är tillfredsställande.

Ecophysiological and neuroethological research on fish in Uppsala

Göran E. Nilsson, Svante Winberg, Ulf Elofsson, Patrick Hylland and Dan Johansson

Department of Limnology
Uppsala University
S-752 36 Uppsala, Sweden

We are presently engaged in research in two fields of fish physiology, our first major project being concerned with anoxia adaptations in aquatic vertebrates, while the second major project is aimed at clarifying the neurochemical background to social behaviour, stress, aggression and sexual maturation in fish. The projects are financially supported by SJFR and NFR.

Anoxia adaptations

Anoxia is an ubiquitous biological problem. Oxygen deficiency is an increasingly common phenomena in aquatic ecosystems, and in humans, anoxia related diseases are domi-

nating causes of death in the industrialized world. The vertebrate brain is very sensitive to anoxia. However, while most vertebrates die within a few minutes in anoxia, there are a few species, notably the crucian carp (*Carassius carassius*, Swe: ruda) and some North American freshwater

turtles (genera *Trachemys* and *Chrysemys*), that readily survives prolonged anoxia. Although this makes these animals unique well suited for studying physiological adaptations to anoxia in brain, relatively few such studies have previously been conducted. Indeed, with regard to the fish brain, there has been a complete lack of knowled-

ge on the physiological and molecular effects of anoxia. By blocking different homeostatic mechanisms in the brain of crucian carp and turtles, it is possible to mechanistically tie different events together in the complex anoxic catastrophe that affects most vertebrate brains, a type of experiments that can not be performed in the mammalian brain because it always loses energy charge and ion-homeostasis during anoxia. Using a comparative approach, this project is focussed on finding adaptive mechanisms for anoxic survival, i.e. mechanisms for decreasing tissue energy consumption, and increasing glycolytic energy production in the brain of anoxia-tolerant vertebrates. Changes in energy charge, energy consumption, ion balance, electric activity, protein synthesis, RNA synthesis, blood flow and in the release of inhibitory and excitatory neurotransmitters are studied. Parts of the projects are carried out in cooperation with scientists in Norway, UK and USA.

Neurochemistry and fish behaviour

We have found that social interactions and stress profoundly affects brain monoaminergic activity in various fishes. Subordinate individuals display a general increase in serotonergic activity while dominants show higher dopaminergic activity. In fact, in Arctic charr we have induced social dominance by stimulating the dopaminergic system pharmacologically. Our results indicate that the brain serotonergic system acts inhibitory on locomotor activity and feeding. For example, there are significant correlations between food intake and the activity of the brain serotonergic system in salmonid fish.

Besides behavioural effects, socially induced changes in brain monoaminergic activity could modify physiological processes. Some fishes have socially controlled sexual maturation (e.g. *Haplochromis burtoni*), or even socially regulated sex reversal (e.g. *Labroides dimidiatus*), in both cases associated with a social regulation of the size of a brain neuron-group containing gonadotropin releasing hormone (GnRH). Results from mammals, and from our experiments on *H. burtoni*, suggest that monoaminergic brain-systems might form links between social environment, cell growth and sexual maturation/sex reversal. We are now engaged in experiments aimed at localizing/characterizing monoamine receptor subtypes and their roles in behaviour and feeding. Moreover, we want to expand our knowledge on neurochemical effects of social experience, and we have recently started investigating links between monoamines and GnRH-cell growth, production of GnRH and its mRNA, and sexual maturation/sex reversal. Parts of these studies are performed in close collaboration with scientists at The Universities in Stanford, Berkely and Aberdeen.

Further reading

- Lutz, P.L. & Nilsson, G.E. 1994. The brain without oxygen-causes of failure, mechanisms of survival. R.G. Landes Co., Austin, TX.
- Nilsson, G.E. O₂ Availability: Brain Defence Mechanisms. In: Biochemistry and molecular biology of fishes. (Edited by P.W. Hochachka and T.P. Mommsen). Elsevier. (In press.)
- Winberg, S. & Nilsson, G.E. 1993. Mini Review: Roles of monoamine neurotransmitters in agonistic behaviour and stress reactions, with particular reference to fish. Comparative biochemistry and physiology. 106C: 597-614.

Fiskforskningen

inom gruppen

Akvatisk ekologi

Ekologiska Institutionen,
Zoologisk Ekologi,
Lunds Universitet
Lund

Projekt

- Komplexa interaktioner i bentiska födo kedjor
- Evolution av inducerat, morfologiskt försvar hos ruda
- Förändringar i fiskfaunan i skånska vattendrag
- Könsmorfism hos afrikanska ciklider

Två av dessa projekt kommer att beröras här. I det första projektet studerar vi betydelsen av direkta och indirekta interaktioner i bentiska födokedjor. Vi har visat fältförsök i USA och Sverige att predatoriska fiskar har en dramatisk negativ effekt på populationstätheten hos sötvattenssnäckor. Detta påverkar i sin tur biomassan påväxtalger, snäckornas huvudföda. Vi har vidare visat i både fält- och laborieförsök att ett förändrat betningstryck på påväxtalger kan ha en stor effekt på tillväxten hos undervattensmakrofyter, pga förändringar i konkurrensförhållandena mellan påväxtalger och makrofyter. Detta innebär att förändringar i fisksamhällets struktur kan fortplanta sig ner i födokedjan och påverka undervattensmakrofyter och därmed struktur och processer i framförallt grunda, eutrofa sjöar.

Tidigare studier har utförts till en stor del i laborieförsök eller i småskaliga fältförsök, vilket reducerar möjligheterna att generalisera till processer i naturliga system. Nyligen har vi därför genomfört en serie storskaliga experiment där vi manipulerat fiskpopulationernas sammansättning i dammar. Vi har redan påvisat stora effekter av närvaron av piscivorer på bytesfiskars populationstäthet och på interaktio-

ner i den planktiska födokedjan. För närvarande arbetar vi med att analysera effekter på bentiska organismer.

I ett fältförsök där vi introducerade gädda till en damm med ruda observerade vi en förändring i rudans morfologi; de blev mer högruggade i närvaro av

gädda. Vi tolkade detta som ett inducerat, morfologiskt försvar mot predation. Inducerade morfologiska försvar kan evolvera när predationstrycket är variabelt, när den inducerade morfologin medför en vinst men också innebär en kostnad, samt när bytesdjuret har tillförlitliga signaler för att kunna detektera närvaron av en predator. I försök har vi kunnat visa att rudan använder sig av kemiska stimuli för att detektera närvaron av gädda, och vi har också kunnat visa att rudan kan känna skillnaden på en rovfisk som har ätit fisk respektive evertebra-ter. Vidare har vi visat att en högre kroppshöjd medför en vinst genom minskad predation, men en högre kroppshöjd medför också en kostnad. I ett fältförsök tillväxte höga rudor sämre än mer strömlinjeformade. Vi fortsätter nu med att mer i detalj studera mekanismerna bakom kostnaden (förändringar i simenergetik) samt att i detalj studera de kemiska stimuli rudan använder för att detektera en predator. Detta görs i samarbete med Göran Nilsson och Rickard Bjerselius, Uppsala.

För närvarande består gruppen av: Christer Brönmark, Ann Erlandsson, Lars Pettersson och Anders Nilsson.

Celladhesionsproteiner och immunitet

Mats W. Johansson och
Kenneth Söderhäll

Institutionen för fysiologisk
botanik
Uppsala universitet
Villavägen 6
752 27 UPPSALA

Proteiner som förmedlar celladhesion, dvs fästning av celler till varandra eller till den omgivande vävnaden, är väsentliga i immunförsvaret. Hos ryggradsdjuren gäller detta flera familjer av celladhesionsproteiner. Integriner är transmembrana receptorer som är dimerer av en α - och

en β -subenhet. Minst 12 olika α - och 8 olika β -kedjor som kan förekomma i många olika kombinationer har hittills identifierats hos däggdjur, fåglar och groddjur. Integrinerna förmedlar aggregering av blodplättar och är inblandade i inflammation, sårhäkning, fagocytos och bakteriers invasion av celler samt i bindning av T-celler till målceller och i lymfocyteirkulationen. Familjen immunoglobulin-liknande proteiner innehåller minst 70 medlemmar, bl a transmembrana celladhesionsproteiner som är inblandade i inflammation, T-cellbindning och bindning av virus. Hos insekter finns dessutom ett immunprotein i denna familj, hemolin, som verkar kunna binda bakterier. Selektiner är transmembrana proteiner som medverkar vid inflammation och i lymfocyteirkulationen. Slutligen finns extracellulära celladhesionsproteiner, t ex fibronectin och vitronectin som kan binda bakterier. Det senare är även inblandat i reglering av koagulation och komplementssystem.

Fisk verkar ha proteiner som korsreagerar med fibronectin och vitronectin, men såvitt vi känner till har inga sekvenser av celladhesionsproteiner rapporterats från fisk.

Vi har renat och studerat ett celladhesionsprotein från kräftans blodkroppar. Detta är det först renade

celladhesionsprotein som medverkar i immunförsvaret hos ett ryggradslöst djur. Det har en molekylmassa av 76 kDa och förmedlar cellfästning, degranulering, fagocytos och inkapsling. Dessa cellulära försvarsreaktioner är mycket betydelsefulla hos de ryggradslösa djuren. Ett motsvarande protein har hittats hos andra kräftdjur och hos insekter. Vissa resultat tyder på att 76 kDa-proteinet liknar celladhesionsprotein från vitronectin från däggdjur. Vi håller nu på att klona cDNA för 76 kDa-proteinet från kräfta.

Dessutom har vi identifierat en celladhesionsreceptor för 76 kDa-proteinet. Receptorn har renats och karakteriserats i vårt laboratorium och är den först renade membranreceptorn inblandad i ryggradslösa djurs immunitet. Den är en multimer av flera 90 kDa-subenheter. Vi klonar nu även denna receptor och har erhållit en sekvens som är homolog med integriner.

Effects of stream width on migratory brown trout populations

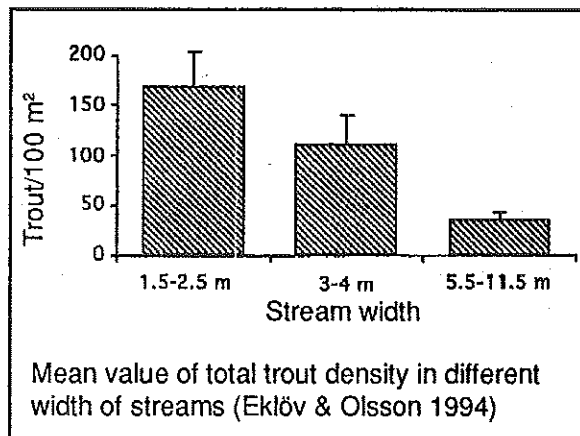
A. Eklöv
I. Olsson
Ekologiska Institutionen
Limnologi
Lunds Universitet
Lund

Density of animal population depends not only on biotic factors such as input of eggs and food, but also on habitat quality. Stream improvements have shown to result in higher fish densities. Lack of cover and shelter for fish such as brown trout are in many cases due to agricultural and forestry management, where streams have been canalized.

Eighteen trout populations found in southern Sweden were investigated by electrofishing in autumn 1993. Relationships between population density and variables such as depth, substrate, trout size and stream width were examined.

There was no significant relationship between trout density and depth or between trout density and substrate. However, stream width was inversely related to trout density. There was also a significant relationship between population density and mean size of trout. Increased stream width was correlated to trout population with lower densities and larger mean sizes.

I hypothesize that the high density of trout in small streams is related to the relatively greater rates of stream bank area to interior habitat area in small streams than in large.



Eklöv, A. & Olsson, I. 1994. Havsöringår i Malmöhus län, Täthet av öringungar-elfisken 1993. Rapport Malmöhus län 9/94.32 p.

Vild och odlad öring - beteende- ekologiska skillnader

Torbjörn Järvi

Sötvattenslaboratoriet
178 93 Drottningholm

Inledning

Idag sätts det ut stora mängder odlad fisk i naturen. Detta har medfört att biologer har blivit mycket bekymrade över vilka effekter dessa utsättningar kan ha på de vilda bestånden och den biologiska mångfalden. Målet med denna undersökning var att försöka klarlägga hur domesticering påverkar öringens val av livshistoriestrategier, som påverkar deras tillväxt, mortalitet och reproduktionsframgång.

Vid Strömvatteneologiska laboratoriet, fiskeriförsöksstationen i Älvkarleby, studerade vi två former av den ursprungliga Dalälvsöringen, dels en form som är odlad sedan 1968 och dels en form som i huvudsak har en vild bakgrund. Vi studerade förändringarna av deras livshistoriemönster relaterade dels till deras reproduktionsbiologi och dels till deras uppväxt.

Reproduktion

- En statistisk analys av insamlat material från avelsfiske och utsatt brickmärkt öring från 1968 fram till 1991 visade att smolten har blivit större hos båda könen, men också att adulta honor har blivit större oberoende av ökad smoltstorlek. Öringhonorna har också utvecklat en ökad konditionsfaktor och ökad äggdiameter oberoende av ökad adultstorlek under den här tidsperioden.
- Diskriminantanalys av 1992 års lekfisk visade att både vilda honor och hanar har mer utvecklade sekundära könskaraktärer,

och att honorna ovaluerade tidigare än de odlade honorna.

- Studier som lekbeteende i strömakvariet visade att vilda honor uppehåller sig på och försvarar boet mot andra honor mer frekvent samtidigt som de gräver och prövar boet oftare än de odlade honorna. Det som skiljer odlade och vilda hanar

är att de vilda hanarna leker mer frekvent när de har samma sociala rang.

Uppväxt

I den här studien har vi undersökt avkomma från odlade respektive vilda föräldrar och som har fötts upp i odling fram till experimenten.

- Analys av tillväxten och utseende hos 0+ stirr visade att de odlade växte fortare. En diskriminantanalys visade att stirren, som hade odlade föräldrar, hade större fett och ryggfena men var smalare.
- Relationen mellan tillväxt och slagsmålskapacitet studerades under semi-naturliga förhållanden i strömakvarium. Det preliminära resultatet av studien visade att stirr med vilda föräldrar hade bättre tillväxt (RNA/DNA-kvot) än de med odlade föräldrar när de hade samma sociala rang.
- Relationen mellan anti-predatorbeteende och tillväxt studerades under semi-naturliga förhållanden i strömakvarium. Resultatet av studien visade att stirr med odlade föräldrar uppehöll sig oftare vid "födopatcherna" än de med vilda föräldrar. Detta oberoende om det var en predator närvarande eller inte. Bägge kategorierna föränd-

rade sitt beteende när en predator var närvarande men på olika sätt. De med vilda föräldrar uppehöll sig i de dåliga "födo-patcherna" medan andra tenderar att trycka på botten. De med odlade föräldrar hade bättre tillväxt (RNA/våtvikt) än de med vilda föräldrar när en predator var närvarande, medan det var en tendens till att det var tvärt om i kontrollen.

• För att mer i detalj klarlägga beteendeskilnaderna mellan de två kategorierna av stirr, genomfördes en detaljerad studie av ett ensamt stirrs beteende mot en attackerad predatorattrapp. Attrappen utlöstes när försöksfisken stod på ett väl definierat område i arenan. Resultatet av experimentet visade att stirr med odlade föräldrar tende-

rar att trycka direkt när attrappen utlöstes medan den vilda flydde och därefter tryckte. De med vilda föräldrar reagerade tidigare mot attrappen och habituerades mot den vilket inte de med de odlade föräldrarna gjorde efter 20 upprepade försök med samma fisk.

Resultatet av studien visar att odling efter ett par generationer (1968-91) har påverkat fiskens genetiska struktur på ett sådant sätt att flera viktiga livshistorieparametrar har förändrats. Det finns anledning att anta att dessa förändringar kan vid långsiktiga utsättningsprogram påverka öringens (och laxens) tillväxt och reproduktion på ett sådant sätt att de naturliga bestånden negativt påverkas.

RNA-concentration - a method to assess current growth rate in crayfish

Lennart Edsman

Institute of Freshwater Research
S-178 93 Drottningholm
Sweden

Like all crustaceans, crayfish can only increase in size by moulting. Although protein synthesis also occurs during the period between moults, the weight of the crayfish does not change much during such periods. This poses a problem when attempting to estimate the current

growth rate during a period of time that is too short to include a moult. To solve this problem a physiological index of protein synthesis, the RNA concentration in muscle, was used. The RNA concentration was monitored in groups of crayfish subjected to progressive starvation and refeeding. It was found that it was possible to detect a

reduction in the rate of protein synthesis already after two days without food and an increase already the first day after the start of refeeding. Values returned to normal after a further four days.

Thus the RNA concentration can be used to detect small differences due to feeding regi-

mes and, hence, the method is suitable for use in assessing relative growth rates over very short periods of time. Furthermore, the method will be useful for assessing the growth patterns of wild populations of crayfish for which the previous history of the individuals is not known.

Lipidinhåll och lipidkvalitet hos sötvattensfiskar

Gunnel Ahlgren

Limnologiska institutionen
Uppsala Universitet
Uppsala

Fisk är nyttig mat, vilket först och främst beror på deras innehåll av högvärdigt protein. På senare tid har intresset riktats på fiskens lipidkvalitet, speciellt två fettsyror, eikosapentaensyra (EPA) och dokosahexaensyra (DHA), som har flera positiva effekter på människans hälsa. I

akvakulturer har man funnit att dessa fettsyror är essentiella för utvecklingen av tidiga larvstadier hos kommersiellt viktiga fiskar och skaldjur, t ex hälleflundra, piggvar, räkor och ostron.

Marina fiskar anses innehålla mera EPA och DHA än sötvattensfiskar. Denna åsikt baserar sig på några tidiga arbeten av bl a Gruger et al. (1964) och Puustinen et al. (1985). Många av de undersökta marina fiskarna var mycket feta, medan sötvattensfiskarna var magra. Men jämför man fiskar med samma fetthalt faller sötvattensfiskarna väl in i samma mönster som de marina fiskarna. Puustinen och medarbetare drar dessutom den slutsatsen att ju fetare fisk, desto nyttigare. Men enligt vårt material är detta inte heller sant. Resultat av fettsyreanalyser på 56 fiskprover tagna från ryggmuskeln från 18 olika arter visar goda rätlinjiga samband mellan den totala mängden fettsyror (Σ FAs) och mängden mättade fettsyror (SAFA). Beträffande fleromättade fettsyror (PUFA) är sambandet inte rätlinjigt utan bryts vid ungefär 100 mg Σ FAs/g torrsvikt (DW). Vid >100 mg ökar inte de fleromättade fettsyrorerna, och EPA+DHA t o m minskar. Detta betyder att i fet fisk är det bara mättade fetter som ökar. Bästa fiskarna ur hälsosynpunkt bör enligt vårt ma-

terial vara fiskar med en summa fettsyrehalt på ≤ 100 mg/g DW, vilket motsvarar en totalfetthalt av $\leq 14\%$ av DW.

Hur ser fettsyremönstret ut hos enskilda fiskarter? Ingen skillnad mellan arterna kan utläsas i detta material. Antalet fiskar av samma art var för få.

En tendens finns att större fiskar är magrare. Samma tendens finns dock knappast i halten EPA+DHA. Ål var 6 ggr fetare än harr men innehållet av EPA+DHA 20% lägre.

För att bättre kunna studera fettsyremönstret hos olika arter insamlades prover från mört och abborre från två olika sjötyper; en relativt orörd mesotrof sjö med diverse algflora och en mycket eutrof sjö med återkommande blom av blågröna alger (*Microcystis*). Mört och abborre är intressanta att jämföra därför att de skiljer sig mycket i födoval. I yngelstadiet är födoval likartat. Då äter de zooplankton, men vid stigande ålder blir mörten mer och mer omnivor-herbivor, medan abborren blir karnivor. Resultatet av fettsyreanalyserna visar att det finns en tydlig skillnad mellan mört och abborre i den mesotrofa sjön. Mörten har i genomsnitt 23% högre lipidhalt. Skillnaden är tydligast i PUFA. En kortare fettsyra, linolensyra, är högre hos mörten, medan EPA+DHA är mycket lika. Mörten har tydligen god förmåga att förlänga linolensyra, som produceras i alger och gröna växter, till de långa EPA och DHA. Speciella enzymer behövs, elongaser och desaturaser, för att producera EPA och DHA från linolensyra. Antagligen saknar abborren dessa enzymer, den

är karnivor och behöver EPA och DHA direkt ifödan. Mörten är alltså egentligen en värdefullare fisk än abborren, eftersom den kan producera lika mängd högvärdiga fettsyror som abborren, trots att den livnär sig på enklare föda. Skillnaden mellan mört och abborre är mindre i den eutrofa sjön. Innehållet av fettssyror i mört från denna sjö är lägre än i den mesotrofa sjön. Födokvaliteten för mörtern är antagligen sämre. Blågröna alger, speciellt *Microcystis*, anses allmänt som dålig föda, vilket troligen beror på att de innehåller låga halter av linolensyra, som är perkursor till EPA och DHA.

Variationen är stor både inom samma art som mellan olika arter och beror på fle-

ra faktorer, såsom ålder, kön, säsong, temperatur, allmän aktivitet, och kanske främst tillgång till föda av olika kvalitet. En generell skillnad tycks dock existera mellan odlad och vild fisk. Den odlade fisken har sämre fettsyremönster. Det är viktigt att också beakta kvalitetskravet vid fiskodling. Fiskofoder, som är optimerad för maximal tillväxt, resulterar inte alltid i en produkt av optimal kvalitet för oss konsumenter.

(Medarbetare: Merike Boberg och Inga-Britt Gustafsson, Geriatriska institutionen, Uppsala samt Peter Blomqvist och Lars Sonesten, Limnologiska institutionen, Uppsala. SJFR har gett ekonomiskt stöd till fett-syreanalyserna.)

Skalömsningsfrekvens hos flodkräfta

Hans Ackefors

Zoologiska institutionen
Stockholms universitet
S-10691 Stockholm

Intervallerna mellan skalömsningar (tillväxt) studerades hos tre olika populationer av flodkräftan *Astacus astacus*, under experimentella förhållanden. Nyligen kläckta juveniler odlades individuellt inomhus vid 20 °C i 16 månader. Tidsintervallen mellan skalömsningarna registrerades liksom vikt och längd. Efter kläckningen i månadsskiftet juni-juli var intervallen mellan de första skalömsningarna relativt korta (10-20 dagar). Mellan stadium 7 och 8 ökade intervallet kraftigt till med-

elvärden på 54, 66 och 84 dagar för de tre olika populationerna, trots att temperaturen var konstant.

I naturen når de flesta individerna stadierna 6-7 under första sommaren enligt litteraturuppgifter. Skalömsningen upphör på hösten, då temperaturen sjunkit till 10 °C.

Avspeglar det längre skalömsningsintervallet i experimenten mellan stadierna 7 och 8 den långa höst-vinter-vår perioden i naturen utan skalömsningar?

Projects concerned with chemical communication in fish

Håkan Olsén & Rickard Bjerselius

Limnological Institute
Uppsala University
Uppsala

The research activities are focused on three main projects:

1. Kin recognition in salmonids - mechanisms and function

The project is run in collaboration with Prof. Torbjörn Järvi, Institute of Freshwater Research, Drottningholm. Sibling recognition is a widespread phenomenon among diverse animal groups. Recent experiments have given strong support to the existence of kin recognition also in fish. We have shown that young Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) discriminate between water scented by unknown siblings and nonsiblings which points to the existence of pheromones with information about kinship. Experiments with fish kept in isolation demonstrate that the odours are learned some time during the first year of life. The function of the ability to discriminate between kin is not known in Arctic charr and other fish as well. Recent results have demonstrated higher aggressiveness in mixed groups of related and nonrelated charr compared to pure groups of siblings. In Arctic charr the ability to recognize relatives may be important during schooling. If schooling involves cooperative behaviour and by that relatively low aggressiveness, schooling with close relatives might increase the school members' inclusive fitness. The inclusive fitness includes the fish own genetic fitness plus the genetic fitness of related fish. The fish inclusive fitness will increase by increasing survival rate and health of kin (increased reproductive rate). We will continue our stu-

dies concerned with the mechanisms and function of kin recognition in Arctic charr. One of the next steps in the project will be to test the hypothesis that young Arctic charr prefer to school with their own siblings.

We are also running experiments with juvenile brown trout (*Sal-*

mo trutta). Recent experiments have shown that also in brown trout the lowest level of aggressiveness is present in groups of pure siblings. We will continue this study and follow the growth rate of fish that belong to groups to siblings or unrelated fish. As agonistic interactions have negative effects on the growth of subordinates, the lower aggressiveness in pure sibling groups should lead to less variance in growth rate and more uniform-sized fish.

2. Hormones, pheromones and behaviour during the reproduction of salmonids

The project is performed in collaboration with Prof. Torbjörn Järvi (Drottningholm), Dr. Ian Mayer and Dr. Bertil Borg (both Univ. Stockholm). Recent experiments in collaboration with Prof. Robin Liley (Univ. British Columbia, Vancouver) have shown that mature rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) males have significantly higher plasma levels of sex hormones and sperm volumes when paired with nest digging females compared to males with nonmature females. No enhanced plasma concentrations and sperm volumes were shown in anosmic males (not able to smell) paired

with nesting females which indicate the existence of female chemical cues priming the male (primer pheromone). The anosmic rainbow trout males were, however, courting and spawning with the females which indicate that chemical cues from the female is not necessary for to induce reproductive behaviour, at least when the male is alone with a female and not competing with other males. Corresponding results (together with Prof. Liley) were obtained with spawning groups of kokanee salmon (*Oncorhynchus nerka*) in their natural spawning location in British Columbia and in spawning groups of sea brown trout which were studied at the laboratory of the Swedish Board of Fisheries, Älvkarleby. It was also shown in the spawning groups that anosmic males were not as vigorous and persistent in their courtship of the females as the intact males. We suggest that the priming effect of the chemical cue(s) serves to synchronize the spawning readiness of the male with that of the female by stimulating the emission of pituitary hormones that control the activity of the testis. The chemical identity of the chemical cue(s) emitted by the ovulated females is not known, so one of the major tasks for future research is to identify the active substance(s).

3. The importance of sexual hormones as chemical signals during reproduction in crucian carp (*Carassius carassius*) and the goldfish (*Carassius auratus*).

Performed in collaboration with scientists at the Univ. of Alberta, Edmonton, and the University of Minnesota, St Paul. We have observed by electrophysiological technique that the olfactory sense of male crucian carp is highly sensitive to the sex hormones prostaglandin F₂ α (PgF₂ α) and 17 α , 20 β -dihydroxy-4-pregnen-3-one (17 α , 20 β -P). 17 α , 20 β -P is important for the final maturation of the eggs and PgF₂ α is important for the rapture of the follicles during the ovulation. Females release the hormones into the water, where they are detected by the males. Mature males got enhanced plasma levels of gonadotropin (GtH-II) and increased sperm volumes after exposure to 17 α , 20 β -P which indicate that the hormone act as a primer pheromone in the same way that have been demonstrated in the closely related goldfish by Canadian scientists. In our study the olfactory sensitivity of crucian was at least as high as in the goldfish. The sex hormone GtH-II is released from the pituitary during the reproductive period and the hormone stimulates the maturation of sperms in the testis (and egg cells in the ovaries of females). The results demonstrates that sex hormones may not only act as chemical signals between cells within an organism but also as chemical cues between organisms, synchronizing the reproductive status of the sexes.

Sex differentiation and sex ratio of eel, *Anguilla anguilla* (L.)

Kerstin Holmgren

Institute of Freshwater Research
S-178 93 Drottningholm

All eels, growing up in coastal or freshwater systems in Europe and Northern Africa, have a common spawning ground in the Sargasso Sea. Their gonads are undifferentiated until after some growing seasons in the yellow eel stage. Heteromorphic sex chromosomes have as yet not been demonstrated.

In local samples of migrating silver eels, the sex ratio is usually skewed. As the proportion of the most abundant sex often is 90% or more, environmental sex determination (ESD) has been claimed.

In a controlled experiment, elvers were reared for 137 weeks at 26, 20 or 17 °C. If this would give rise to extremely different sex ratios, the results would support the theory of ESD. Actually, 14% of 'sexable' eels at 26 °C became females, compared to 7-8% at the lower temperatures.

Even if sex is genetically determined, the sex ratio of 'sexable' eels might deviate from sex ratio in the elver population. In this experiment, 20-50 % of initial numbers were lost due to fungal and bacterial infections. This early mortality was not significantly size selective. In spite of a long term experiment, a significant amount of the survivors never attained a 'sexable' size.

The term 'sexable' as yet refers to eels with macroscopically observed sex. In eels of 27 cm length, 50% displayed distinctly developed gonads. Histological examination will probably reveal some additional differentiated eels within the length interval 20-35 cm. The main part of

eels classified as undifferentiated were considerably smaller. Nearly three years after being caught as glass eels, several specimens of nongrowers (7-9 cm) were still alive.

In this experiment, grading and tagging with PIT (Passive Integrated Transponders) have generated data on growth hierarchy positions and individual growth patterns. If females in general are slower growing in the beginning, higher proportions of females would be expected in later grading groups. This was indicated to some extent. Moreover, both females and males were produced among eels with a long period of apparently insignificant growth. Individual growth data will be used to test a growth model, where females and males display different patterns from the point when they really enter a growing condition.

Daphnia hybrids - an effect of fish predation?

Eva Bergstrand

Institute of Freshwater Research
178 93 Drottningholm

Daphnia galeata, *D. cucullata* and intermediate forms belonging to the *D. longispina* group are commonly found in the open waters in lakes in central Europe. The *D. longispina* complex have for a long time caused taxonomically problems. As a consequence also ecological relationships

have been obscured. In the late 1980s, electrophoretic studies made it possible to identify three species, *D. galeata*, *D. hyalina* and *D. cucullata*, which were fixed for a GOT allele. The intermediate forms were identified as interspecific hybrids, all being heterozygotes.

How is it possible for so closely related species to coexist? What are the mechanisms which maintain *Daphnia* hybrid populations?

Selecting factors in temperate lakes are fluctuating e.g. food and temperature conditions, or size selective predation by fish, especially yearlings, and invertebrate predators. The qualities needed to survive in this environment are contradictory. Within the planctivore herbivores, there is a competitive advantage of being large. On the other hand, to avoid predation by fish, it is favourable to be small and reproduce at a small size. The opposite is true for escaping invertebrate predators, which mainly predate on juvenile stages. To avoid invertebrates it is also an advantage to be large, but look small, by being armed with invisible helmets and spines. But these appendages have an energetic cost and might depress reproduction.

Within the *D. longispina* group, *D. galeata* have a high reproductive rate and is adopted to moderate fish predation, while *D. cucullata* withstands a high predation pressure from fish and invertebrates being relatively small and armed with high helmets. The reproductive rate is

more slow than that of *D. galeata*. In a Dutch lake it was found, that the hybrid combined reproductive rate like *D. galeata*, with smaller adult body size like *D. cucullata*. The hybrid also incorporated the longer helmets and tail spines of juvenile stages of *D. cucullata* with higher growth rate of *D. galeata*. The hybrid combined specific traits of the parental species, which gave higher fitness during periods of strong fish or invertebrate predation pressure.

Individual fitness is varying with the environment. Fluctuating selective forces in lakes might be an important factor that explains the coexistence of the hybrids with the parental species.

During the 1970s and 1980s, Lake Ringsjön has undergone a lot of changes. Phosphorous loadings have increased and decreased. The phytoplankton assemblage has fluctuated and so has the fish community. Morphological identification of the *Daphnia* complex has caused problems during this period, when the lake has been in an unstable state. This situation should favour maintenance of *Daphnia* hybrids and leads to the hypothesis that the *D. longispina* complex of Lake Ringsjön comprises the species *D. galeata*, *D. cucullata* and their hybrids.

Nya fiskbestånd genom inplantering eller spridning av fisk

Olof Filipsson

Sötvattenslaboratoriet
178 93 DROTTNINGHOLM

Kända utplanteringar av fisk i Sverige

Nya fiskbestånd som kommit till genom inplanteringar eller spridning av fisk har sammanställts i ett register. Det omfattar 783 nya bestånd som har kunnat dokumenteras säkert. Därtill kommer ett mindre antal osäkra som behandlats för sig. Sik är den vanligaste fiskarten som bildat nya bestånd

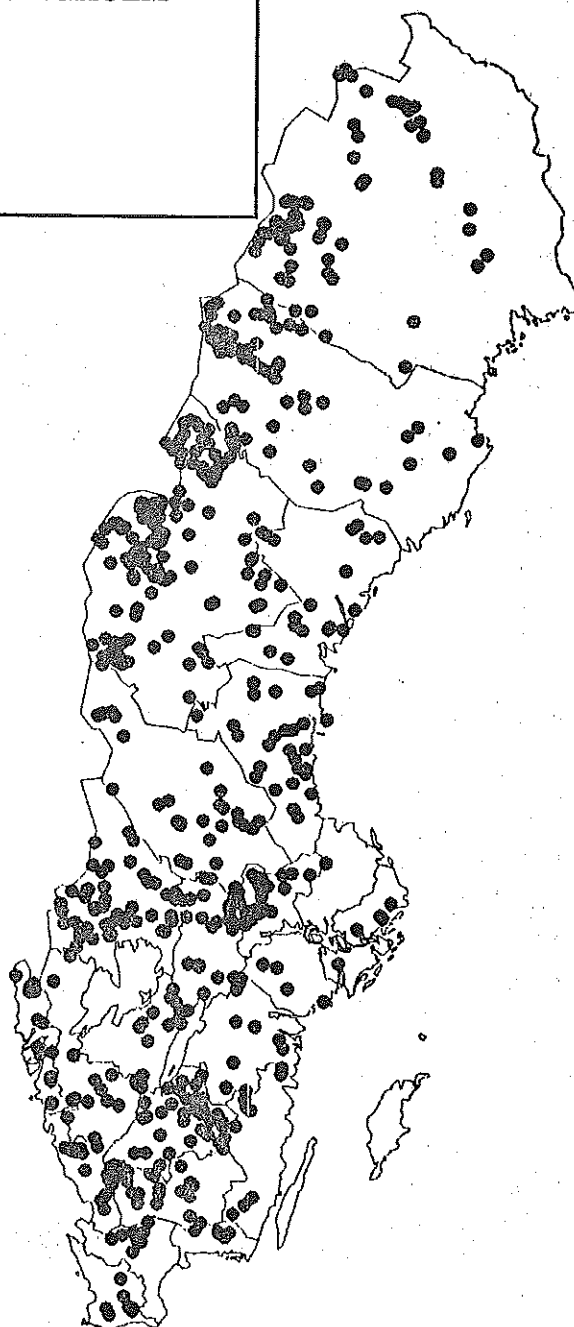
och i Jämtlands län finns de flesta introduktionerna. Flera exempel visar att de nya fiskarterna har påverkat de ursprungliga negativt. Vanligen är det svenska fiskar som inplanterats. I strömmande vatten finns få uppgifter om etablering av nya fiskbestånd.

Nya fiskbestånd fördelade på län.

Län	Antal
Jämtland	168
Norrbottn	94
Västerbotten	75
Jönköping	56
Värmland	55
Halland	46
Västmanland	39
Gävleborg	32
Kopparberg	30
Örebro	25
Skaraborg	23
Västernorrland	22
Kronoberg	20
Göteb. Bohus	20
Älvsborgs	18
Malmöhus	13
Kalmar	11
Kristianstad	9
Östergötland	7
Stockholm	7
Blekinge	6
Södermanland	5
Uppsala	2
Summa	783

Nya fiskbestånd fördelade på arter.

Svenska fiskarter	Antal
Sik	141
Sutare	115
Röding	106
Gös	92
Siklöja	48
Öring	36
Gädda	35
Braxen	27
Abborre	18
Ruda	15
Harr	18
Mört	17
Lake	15
Elritsa	12
Småspigg	10
Nors	9
Gers	5
Summa	719
Utländska fiskarter	Antal
Am. bäckröding	41
Karp	14
Kanadaröding	7
Strupsnittsöring	2
Summa	64



Varför fisk i miljöövervakningen?

Magnus Appelberg

Fiskeriverket
Sötvattenslaboratoriet
FiskMonitoringGruppen
178 93 Drottningholm

Grundtanken med att inkludera biologiska variabler i ett miljöövervakningsprogram är ytterst att dessa skall spegla miljöförändringarnas påverkan på ekosystemet. I akvatiska system är förändringar i fisksamhället vanligen den parameter som först uppmärksammas av såväl

allmänhet som av miljöintressenter (jfr försurningsproblematik, eutrofiering, Alutlakning m m). Detta är också en av förklaringarna till varför fisk utgör en väsentlig variabel i många svenska effektkontrollprogram.

Fisk ingår vanligen i flera trofiska nivåer och utgör i stort sett alltid den enda toppredatorn av betydelse i limniska ekosystem. Det innebär att förändringar i miljön, antingen sådana som påverkar lägre trofinivåer eller sådana som påverkar den översta trofinivån direkt kan förväntas påverka fisksamhällets struktur och funktion. Att toppredatorn (fisk) även inverkar på lägre trofinivåer medför att det ofta är nödvändigt att veta hur fisksamhället förändras för att kunna tolka förändringar inom lägre nivåer. Vissa frekvent förekommande fiskarter är dessutom extremt känsliga för förändringar i miljön genom direkta samband mellan fysikalisk/kemisk förändring

- individ. Enskilda fiskarter utgör därmed i sig i många fall en god indikator på miljöstörningar.

Genom att utnyttja fiskens rörlighet och genom att fiska över hela vattenvolymen kan man säga att fisk integrerar förhållandena över hela vattenvolymen. Detta är av stor

betydelse eftersom man i många vatten kan förvänta sig en betydande variation i påverkansgrad, både horisontellt och vertikalt. Till skillnad från de flesta andra organismer (bortsett från vissa mollusker) är fisk långlivad. Detta medför att variabeln fisk/fisksamhällen också integrerar över tid vilket är av stor betydelse då storskaliga variationer skall analyseras. Genom att inkludera tillväxt- och åldersanalyser av fisk i programmet kan även värden mellan provtagningar approximeras. Utvecklade åldersanalyser tillåter dessutom uppskattningar av miljöstörningar tidigare i individens levnad.

Trots fördelarna med att använda fisk för övervakning av limniska miljöer, har fisk ofta saknats inom de nationella programmen. I och med den pågående revisionen av dessa ges nu möjligheten att utveckla miljöövervakningsprogram som tar större hänsyn till ekosystemets struktur och funktion.

Predation by pikeperch (*Stizostedion lucioperca* L.) in a coastal Baltic Sea area

Sture Hansson

Dept. Systems Ecology, Stock-
holm University,
S-106 91 Stockholm, Sweden

In some coastal areas of the brackish Baltic Sea, pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) is a dominating pelagic predator. In this paper, we present data on diet and growth of pikeperch in the eutrophied Himmerfjärden bay. Based on these data, a tagging experiment and bioenergetics modelling, predation by pikeperch is estimated.

Growth of pikeperch in this bay is normal for Baltic Sea conditions. The diet of this typical freshwater species is dominated by typical marine fish species, mainly

young-of-the-year herring (YOY, *Clupea harengus*) but also gobiids (*Pomatoschistus* sp.). Based on a comparison between estimated pikeperch food consumption and hydroacoustic abundances of pelagic fish, we conclude that the predation pressure by

pikeperch on YOY herring is moderate.

A tagging experiment indicates that autumn stocking with fingerling pikeperch could be economically justified and based on this, the possibility for biomanipulation is discussed.