



Aqua reports 2013:5

Betydelse av fiskens ålder vid bedömning av fiskfaunans status

Kerstin Holmgren



Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Institutionen för akvatiska resurser

Betydelse av fiskens ålder vid bedömning av fiskfaunans status

Kerstin Holmgren

Adress

SLU, Institutionen för akvatiska resurser,
Sötvattenslaboratoriet, Stångholmsvägen 2, 178 93 Drottningholm

april 2013

SLU, Institutionen för akvatiska resurser

Aqua reports 2013:5

ISBN: 978-91-576-9138-5 (elektronisk version)

Vid citering uppge:

Holmgren, K. (2013). Betydelse av fiskens ålder vid bedömning av fiskfaunans status.

Aqua reports 2013:5. Sveriges lantbruksuniversitet, Drottningholm. 66 s.

Rapporten kan laddas ned från

<http://www.slu.se/aquareports>

E-post

Kerstin.Holmgren@slu.se

Rapportens innehåll har granskats av:

Magnus Appelberg, SLU, Institutionen för akvatiska resurser

Erik Petersson, SLU, Sötvattenslaboratoriet

Finansiärer

Havs- och vattenmyndigheten

Naturvårdsverket

Framsida: Fjäll från mört. Foto: Anders Asp.

Baksida: Sågad, etsad och färgad mörtolit. Foto: Magnus Kokkin.

Förord

Detta arbete initierades via ett uppdrag från Havs- och vattenmyndigheten (HaV:s överenskommelse nr 2-2012-7, dnr 2690-12) och slutfördes med bidrag från Naturvårdsverkets forskningsprogram WATERS. Den primära målgruppen är uppdragsgivaren och andra biologer som arbetar med vattenförvaltning på svenska myndigheter. Innehållet riktar sig speciellt till dem som ska planera och utvärdera resultat från miljöövervakning via nätprovfiske i sjöar. Nivån är satt för dem som har erfarenhet av att läsa vetenskaplig litteratur, men som kanske inte själva hinner söka och läsa så mycket litteratur som de önskar.

Sammanfattning

Syftet var att visa hur åldersanalys av fisk i sjöar kompletterar de fiskindikatorer som ingår i dagens bedömningsgrunder för ekologisk status. Eftersom fiskars ålder sällan rapporteras från regional miljöövervakning, sammanställdes kunskap om åldersbestämning av fisk, och om åldersstruktur, rekrytering och tillväxt hos vanliga fiskarter i svenska sjöar. Exempel hämtades från nätprovfisken i miljöövervakningens trendsjöar och sjöarna i Integrerad KalkningsEffektUppföljning (IKEU), och de inkluderade abborre, braxen, gers, mört, nors, röding, sik, siklöja och öring.

Åldersstrukturen illustrerades med andelen ung fisk och maxålder. Andelen ung fisk var lägre i sura än i neutrala sjöar, och andelen ung fisk minskade med ökad latitud. För de flesta arter var den äldsta fisken betydligt mindre än den största, och för abborre och mört minskade maxåldern med ökad latitud. För sjöar med årlig provtagning beräknades ett rekryteringsindex, baserat på uppskattad abundans av enskilda årsklasser tre år i rad. Det gav tydligare koppling mellan rekrytering och vattenkvalitet under enskilda år, jämfört med förekomst eller avsaknad av små mörtar. Fiskens längd vid given ålder visade sällan tydliga samband med fisketryck, surhet eller klimat, sannolikt för att fiskars tillväxt ofta begränsas av konkurrens inom och mellan arter. Abborrens tillbakaräknade tillväxt under första levnadsåret var en mer lovande indikator för uppföljning av klimatförändring.

I tre fallstudier kunde åldersdata öka förståelsen för varför enklare samhällsindikatorer fluktuerade eller förändrades med tiden. Fallstudierna visade också på svagheter med nuvarande bedömningsgrunder. Med stöd av historisk kunskap och data i tidsserier från enskilda sjöar, kunde en del av bedömningsgrundernas referensvärden ifrågasättas. Med mer åldersdata från regional miljöövervakning kan andelen ung fisk av vanliga arter eventuellt inkluderas i framtida bedömningsgrunder för ekologisk status.

Summary

The aim was to show how fish age complements other fish metrics used for assessment of ecological status. As fish age is seldom reported from current environmental monitoring programs, available knowledge was summarised, for age determination, age structure, recruitment and growth of fish species frequently occurring in Swedish lakes. Examples included perch (*Perca fluviatilis*), bream (*Abramis brama*), ruffe (*Gymnocephalus cernua*), roach (*Rutilus rutilus*), smelt (*Osmerus eperlanus*), Arctic charr (*Salvelinus alpinus*), whitefish (*Coregonus lavaretus*), vendace (*Coregonus albula*) and brown trout (*Salmo trutta*).

Age structure was indicated as proportion of young fish and maximum age. The proportion of young fish was lower in acidic than in neutral lakes, and it decreased at higher latitude. Within species, the oldest fish was usually younger than the largest fish, and maximum age increased with latitude. For annual samples, a recruitment index (RI) was based on abundance within year classes, estimated using data from three subsequent years. RI revealed better relationships between recruitment and water quality, compared to presence or absence of small roach. Fish length at age was not clearly related to fishing pressure, acidity or climate, probably because fish growth is often limited by intra- and inter-specific competition. Back-calculated first year growth of perch was a more promising indicator for monitoring of climate change.

In three case studies, age data increased the understanding of why simpler fish community metrics fluctuated or changed over time. The case studies further indicated some weakness in the current assessment criteria. Some reference values from multiple regression models could be questioned, supported by historical knowledge and data in time series. With more data on natural variation in the proportion of young fish, this kind of metric could be included in improved assessment criteria for ecological status.

Innehåll

1	Inledning	1
1.1	Åldersbestämning av fisk	1
1.2	Fiskars ålder och tillväxt	2
1.3	Fiskars rekrytering.....	4
1.4	Fiskars ålderstruktur för statusbedömning	4
1.5	Syfte och angreppssätt	6
2	Metoder för åldersbestämning	7
2.1	Abborre (gällock och otoliter)	7
2.2	Mört och braxen (otoliter och fjäll).....	9
2.3	Sik och siklöja (otoliter och fjäll)	10
2.4	Röding och öring (otoliter).....	12
2.5	Nors och gers (otoliter).....	13
3	Åldersdata i NORS.....	15
4	Variation i ålderstruktur, rekrytering och tillväxt.....	18
4.1	Åldersstruktur	18
4.2	Rekrytering.....	26
4.3	Tillväxt.....	31
5	Åldersdata och ekologisk status.....	37
5.1	Övre Särnmanssjön och Nedre Särnmanssjön	38
5.2	Jutsajaure	41
5.3	Brunnsjön och Rotehogstjärnen.....	45
5.4	Sammanfattande slutsatser och förslag	49
6	Erkännande.....	51

7	Referenser	52
8	Bilagor	66

1 Inledning

1.1 Åldersbestämning av fisk

Inom fiskeribiologin behövs data om ålder och tillväxt för förståelse av populationers dynamik och för att modellera fiskbestånds produktion och möjliga avkastning (t.ex. Haddon 2001). Det finns rikligt med litteratur om åldersbestämning av fisk, i form av ett stort antal vetenskapliga artiklar och flera böcker (t.ex. Panfili m.fl. 2002). Tanken att avläsa fiskars ålder via årsringar i hårda vävnader är ingen ny idé utan har anor sedan flera sekler tillbaka (Jackson 2007). Först utfördes åldersläsning via fjäll eller ryggkotor, och under tidigt 1900-tal började man också använda otoliter (hörselstenar), fenstrålar, gällock, cleithra eller andra benstrukturer. Otoliterna ingår i fiskens hörselorgan med tre par membransäckar, innehållande tre typer av otoliter (*sagittae*, *lapilli* respektive *asterisci*, vilka motsvarar hörselbenen i däggdjurens öron). *Sagittae* är vanligen de största och mest lämpliga otoliterna för åldersbestämning av många fiskarter, men *lapilli* fungerar ofta bättre för att åldersbestämma karpfiskar. Fjäll, otoliter och fenstrålar är de vävnader som oftast används för sötvattensfisk av nordamerikanska fiskerimyndigheter (Maceina m.fl. 2007). Fjäll och otoliter används också för många av våra europeiska sötvattensfiskar.

Med ökad erfarenhet växte insikten om att åldersbestämningen måste valideras, att det är bra att jämföra olika metoder, och viktigt att beakta möjliga felkällor. Det är vanligt att åldern hos gamla och långsamväxande fiskar underskattas via fjäll i förhållande till hela otoliter från samma individ, och att läsning av snittade otoliter kan visa ännu högre ålder (Beamish & McFarlane 1983, Campana 2001). Otoliternas tillväxt är kopplad till fiskens ämnesomsättning (Mosegaard m.fl. 1988), och en levande fisk har alltid en basal ämnesomsättning även om den inte växer. Skillnader i ålder via fjäll eller benvävnader och otoliter uppstår därför ofta när fiskens tillväxt minskar efter

könsmognad eller vid bristfälliga födoförhållanden. Årliga tillväxtzoner på otoliterna kan då ge en mer tillförlitlig ålder, medan tillväxtzoner på andra hårda vävnader speglar individens tillväxt från år till år på ett bättre sätt (t.ex. Klumb m.fl. 2001, Maceina & Sammons 2006).

Vid åldersbestämning, och eventuell tillväxtmätning, används olika optiska hjälpmedel för att avläsa de hårda vävnaderna hela eller delade, obehandlade eller preparerade. Resultaten varierar dock inte bara mellan vävnader och mellan prepareringsmetoder, utan olika personer eller olika laboratorier kan göra olika tolkningar av vad de ser, även om de använder samma metod och tittar på samma preparerade prov. Åldersbestämning är därför delvis subjektiv. Årlig eller annan frekvens av bildandet av tillväxtzoner på fiskars hårda vävnader kan valideras, men sällan den sanna åldern på en enskild fisk (Campana 2001). Ibland är det möjligt att skapa referenssamlingar av fiskar med känd ålder. För kvalitetssäkring av åldersbestämning behövs också dokumenterade procedurer för upplärning av personal, och återkommande interkalibrering mellan olika åldersläsare (Appelberg m.fl. 2005, Maceina m.fl. 2007).

1.2 Fiskars ålder och tillväxt

I ett makroekologiskt perspektiv är metabolismen grundläggande för de individuella energiflödena (Von Bertalanffy 1957, Economo m.fl. 2005), och därmed också för fiskars och andra organisms ålder och tillväxt. Metabolismen ökar generellt med ökad temperatur, och art- och storleksberoende egenskaper avgör om och hur organismen kan balansera sitt födointag och fördela det till överlevnadsprocesser, tillväxt och/eller reproduktion. Vid en given storlek är temperatur och födointag de grundläggande faktorer som begränsar tillväxten, förutsatt att fisken inte utsätts för låga syrgashalter, försurning eller andra stressande faktorer (t.ex. Brett 1979). Variation i fiskars tillväxt är också starkt kopplad till livshistorie- och reproduktionsstrategier hos olika arter och populationer (t.ex. Beverton 1992,

Vila Gispert m.fl. 2002, Blanck & Lamouroux 2007). Ibland avstannar tillväxten mer eller mindre i samband med att fisken blir könsmogen. Det kan ske vid varierande storlek och ålder, delvis beroende på hur tillväxten hos de unga fiskarna varierar (Alm 1959). Könsmogna fiskars potentiella storlek kan påverkas av om ungstadiernas tillväxt begränsas av låg temperatur eller av låg födotillgång (Atkinson & Sibly 1997). Om begränsningen ligger i låg temperatur kan fisken vänta med att bli könsmogen tills den har nått större storlek och högre ålder. Om det omvända råder, hög temperatur och begränsad födotillgång, kan fisken bli könsmogen vid en mindre storlek.

Det är ofta omöjligt att gissa den exakta åldern hos en enskild fisk utifrån dess storlek. Med data på individernas variation i storlek och ålder kan man upptäcka skillnader i genomsnittliga tillväxtmönster för olika fiskarter eller populationer. Fiskar kan generellt fortsätta växa livet ut, även om tillväxten ofta avtar med ökad storlek och ålder. Vikt eller längd i relation till ålder kan ofta beskrivas med en asymptotiskt ökande tillväxtmodell (t.ex. Ricker 1979). Det finns generellt positiva samband mellan längden vid könsmognad (L_m) och den asymptotiska längden (L_∞), och mellan ålder vid könsmognad (T_m) och livslängd (T_{max} , Beverton 1992). Vid jämförelse av många fiskarter och populationer hade kvoten L_m/L_∞ ett genomsnittligt värde på 0,66, troligen som resultat av en optimal avvägning mellan reproduktion och överlevnad (Jensen 1996).

Våra sjölevande fiskarter är mer eller mindre väl undersökta, och ett urval av publicerad information finns i relationsdatabasen FishBase (Froese & Pauly 2012). En sökning i FishBase på vanliga fiskarter i svenska sjöar, illustrerar att vedertagen kunskap ofta kommer från fallstudier av en eller några få arter i en eller ett fåtal sjöar. Kunskapen kan bli vedertagen genom sammanställning av data från olika källor, förutsatt att arbetet senare citeras av många andra. Exempelvis rapporterade Beverton och Holt (1959) en maxålder av abborre på 22 år enligt ospecificerad källa från Sverige. Begränsade dataset från svenska

sjöar bidrog också till en välciterad sammanställning om fiskars tillväxt (Pauly 1978).

1.3 Fiskars rekrytering

Ekologiska teorier bygger på antaganden om att varken abundans (antal individer) och biomassa eller storleks- och åldersfördelningar förändras över tid (Economo m.fl. 2005). I praktiken observeras en mer komplicerad dynamik som svar på både mellanårsvariation och långsiktiga förändringar i den abiotiska och biotiska miljön. Utmaningen för både forskare och miljöförvaltare ligger därför i att förstå orsaker till observerade avvikelser från generella mönster. Variationen i yrkesfiskets fångster mellan år gav upphov till studier av bakomliggande orsaker och utveckling av verktyg för att förutsäga rekrytering till fisket de närmaste åren. Mängden lekfisk (föräldrar) är en viktig faktor i många använda rekryteringsmodeller (Myers & Barrowman 1996). Rekryteringen ett givet år påverkas också av klimat och andra miljöfaktorer, som dock sällan beaktas i rekryteringsprognoser (Myers 1998). Fiskar har generellt en hög naturlig dödlighet i larvstadiet. Hos marina fiskar uppskattades endast ca 0,1% överleva larvstadiet, jämfört med drygt 5% för sötvattensfisk (Houde 1994). Tidiga rekryteringsstudier fokuserade ofta på förhållanden under larvstadiet, men nu söks förklaringar till varierande rekrytering under senare perioder av de unga fiskarnas liv (Houde 2008). Empirisk kunskap om rekrytering bygger på data i tidsserier. Inga tidsserier från svenska sjöar fanns dock med i en världsomfattande beskrivning av variation i fiskars rekrytering (Myers m.fl. 1995).

1.4 Fiskars ålderstruktur för statusbedömning

Enligt ramdirektivet för vatten ska fiskfaunans status i sjöar bedömas med avseende på artsammansättning, abundans, typspecifika arter och åldersstruktur (Europeiska Gemenskaperna 2000). Vid hög status ger åldersstrukturen ingen indikation på störd reproduktion hos sjöns karaktärsarter. Den svenska

undersökningstypen ”provfiske i sjöar” är europeisk standard sedan 2005 (EN 14757), och under de senaste åren har metoden använts i allt fler länder. Metoden rekommenderar provtagning för åldersanalys av de dominerande fiskarterna. I praktiken tillämpas det bara sporadiskt, även om åldersbestämning av fisk alltid har varit en självklar del inom nationell miljöövervakning (Nmö) och integrerad kalkningseffektuppföljning (IKEU, se t.ex. Holmgren 2007, 2009). I Sverige finns en officiell metod för bedömning av fiskfaunans status (Holmgren m.fl. 2007). Metoden utgörs av ett multimetriskt index där åldersstrukturen bara indirekt beaktas via medelvikten av alla individer i fångsten. Inga åldersbaserade indikatorer testades i utvecklingen av indexet, motiverat av att det skulle kunna beräknas för alla provfisken som utförs av länsstyrelser, kommuner och andra aktörer.

Det är ingen tvekan om att sötvattensfiskars ålder, tillväxt och rekrytering påverkas av aktuella miljöproblem som klimatförändring, försurning, övergödning, överfiske och introduktion av främmande arter (Munkittrick & Dixon 1989, Mc Cormick & Leino 1999, Arlinghaus m.fl. 2002, Reist m.fl. 2006). Livshistorieegenskaper kan också variera inom fiskarter längs naturliga miljögradienter, t.ex. ökande livslängd med ökad latitud (Blanck & Lamouroux 2007).

Indikatorer på fiskars åldersstruktur måste baseras på mätningar på individnivå inom arter. Miljöeffekterna på ålder och tillväxt måste också tolkas inom arter, och i samspel mellan arter som lever tillsammans. Det gör det svårt att kalibrera, validera och använda samma åldersbaserade indikatorer för alla sjöar. Åldersbaserade och artspecifika indikatorer är möjligen bättre för att upptäcka förändringar inom sjöar, än för att mäta avvikelser från referensvärden (Trenkel & Rochet 2010). De kan därmed öka förståelsen för dynamiken bakom observerade avvikelser eller trender i enklare indikatorer som total abundans eller biomassa.

1.5 Syfte och angreppssätt

Detta arbete syftade till att visa hur åldersanalyser av fisk i sjöar kompletterar de fiskindikatorer som ingår i dagens bedömningsgrunder för ekologisk status. De nuvarande bedömningsgrunderna saknar någon indikator på fiskens åldersstruktur, beroende på att fiskars ålder sällan rapporteras från den regionala miljöövervakningen. Detta faktum motiverade en ordentlig litteratursammanställning om åldersbestämning av de vanligaste fiskarterna i svenska sjöar, och om olika sätt att illustrera och förklara variation i åldersstruktur, rekrytering och tillväxt. Arbetet hade en deskriptiv karaktär, och redovisningen disponeras därför under tematiska huvudrubriker.

Rapporten sammanfattar metoder för åldersbestämning, innehåll i databaser, och tidigare kunskap kompletterad med nya illustrationer av provfiske- och ålders-/tillväxtdata från Sötvattensprogrammets trendsjöar och IKEU-sjöar. Variation i ålderstruktur, rekrytering och tillväxt beskrivs för de mest frekvent analyserade fiskarterna. De fiskarter som behandlas är abborre (*Perca fluviatilis*), braxen (*Abramis brama*), gers (*Gymnocephalus cernua*), mört (*Rutilus rutilus*), nors (*Osmerus eperlanus*), röding (*Salvelinus alpinus*), sik (*Coregonus lavaretus*), siklöja (*Coregonus albula*) och öring (*Salmo trutta*). Rumslig och temporal variation illustreras i relation till klimatrelaterade faktorer som latitud och lufttemperatur. Slutligen finns ett avsnitt med exempel på hur åldersbaserade indikatorer kan användas som stöd vid tolkning av avvikelser och trender i fiskindexet EQR8 (Holmgren m.fl. 2007) och de ingående indikatorerna. Illustrationer baseras på data hos datavärdar på SLU om inte annat anges. Specifika dataurval beskrivs där de används. Jämförelser av miljöövervakningens resultat med rön från omvärlden görs direkt inom respektive huvudtema.

2 Metoder för åldersbestämning

Kvalitetssäkringen av åldersbestämning samordnas inom SLU:s Centrum för Åldersanalys (CfÅ), ett nätverk mellan avdelningarna inom Institutionen för akvatiska resurser. Arbetet följer strategier från European Fish Ageing Network (EFAN) och Towards Accreditation and Certification of Age Determination of Aquatic Resources (TACADAR, Appelberg m.fl. 2005). Metoderna sammanfattas i en intern handbok (Reizenstein 2012, <http://www.slu.se/sv/fakulteter/nl-fakulteten/om-fakulteten/institutioner/akvatiska-resurser/miljoanalys/centrum-for-aldersanalys-cfa/metodhandbok/>).

Procedurer och resultat dokumenteras vid upplärning av personal på för dem nya fiskarter (Easey 2003), och vid återkommande jämförelser av resultat mellan erfarna åldersläsare (Eltink m.fl. 2000).

Vid standardiserade provfisken inom miljöövervakning och IKEU togs vanligen stickprov ur fångsten på ca 70 fiskar per art. Beroende på art plockades olika hårda vävnader ut, och lades i individuella fjällprovpåsar med uppgifter om fiskens längd, vikt och kön. När fisken fångas på sommaren befinner den sig mellan två ”födelsedagar”. Ålder anges därför med ett plus för den pågående tillväxtsången, t.ex. 5+ för en fisk som fångas under sitt sjätte levnadsår och 0+ betecknar en fisk som ännu inte hunnit fylla ett år.

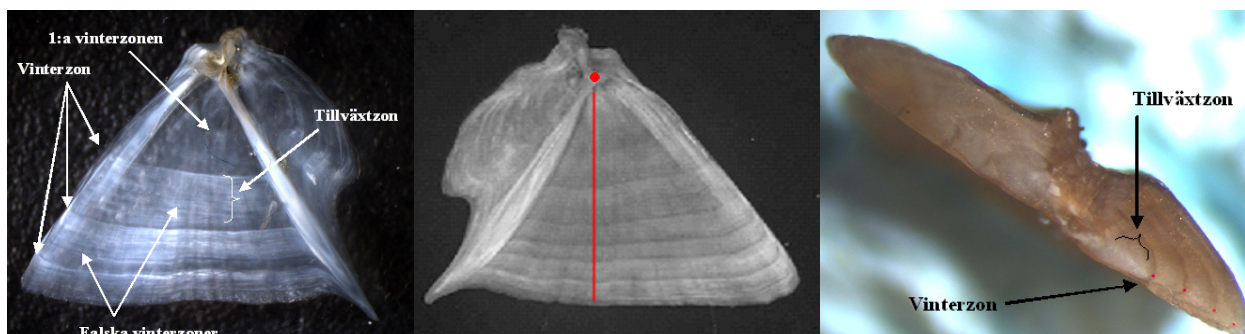
Resten av detta avsnitt sammanfattar vårt val av metoder för åldersbestämning av olika fiskarter (se 2.1-2.5). Information om våra åldersläsare och sammanfattning av formaliserade kalibreringar mellan åldersläsare finns i Bilaga 1 respektive 2.

2.1 Abborre (gällock och otoliter)

Användning av abborrens gällock beskrevs från sjön Windermere (Le Cren 1947). Där bekräftades årliga tillväxtzoner när dominerande årsklasser kunde följas i åldersprover från flera år i rad. Tillbakaräkning av tillväxt gav också

rimliga värden för märkta och återfångade abborrar. Gällock blev den oftast använda vävnaden för åldersbestämning och tillväxtmätning av abborre (t.ex. Nyberg 1979, Jellyman 1980, Rask 1983, Hansson 1985, Sandström m.fl. 1991, Machiels & Wijsman 1996), även om en del använde fjäll för både abborre och andra fiskarter (t.ex. Auvinen 1987, Lorenzoni m.fl. 1993). Norska kolleger använde både gällock och otoliter (brända och delade *sagittae*), när de misstänkte att årsringar för de sista åren saknades på gällock från äldre fiskar med avstannad tillväxt (Linløkken m.fl. 1991). I en nordisk jämförelse av abborrprover från oligotrofa sjöar, underskattades åldern via gällock när otolitåldern var över 7-8 år (Appelberg m.fl. 1995).

Sötvattenslaboratoriet använde tidigare bara gällock för åldersbestämning och tillväxtmätning av abborre. Brända och delade *sagittae* togs med som stöd i bedömning av ålder redan när provfisken kom med i miljöövervakningen 1994. Därefter uppskattades åldern från otoliterna, och gällocken användes som stöd och för att uppskatta individens tillväxt från år till år. Både gällock och båda *sagittae* rengjordes noga redan i fält. För att få bort omgivande vävnader från gällocken användes kokhett vatten, som hällades på först när gällock från flera fiskar hade lagts i plastlådor med ett numrerat fack för varje fisk. I laboratoriet användes ett stereomikroskop (lupp) med påfallande ljus, vid tolkning av årsringar på både gällock och brända och delade otoliter. Vid tillväxtmätning speglades ett digitalt skjutmått in i bilden i stereoluppen, varvid avstånd mättes från gällockets ledskål till varje vinterzon och till gällockets kant (Figur 1). Fiskens längd vid bildning av respektive vinterzon på gällocket kan uppskattas med hjälp av olika tillbakaräkningsmodeller (Francis 1990). För abborre använde vi en kvadratisk funktion, i kombination med antagande om att fiskens längd vid varje vinterzon avvek från regressionslinjen med samma proportion som fiskens slutlängd (Holmgren & Appelberg 2001).



Figur 1. Två rengjorda gällock och en bränd och delad otolit från tre olika abborrar, från vänster till höger med ålder bestämd till 4+, 7+ respektive 4+. Till vänster och höger är vinterzoner och tillväxtzoner markerade, och i mitten anges vid vilken vinkel mätning av tillväxt sker. Foto och bildredigering: Magnus Kokkin och Tanja Martins.

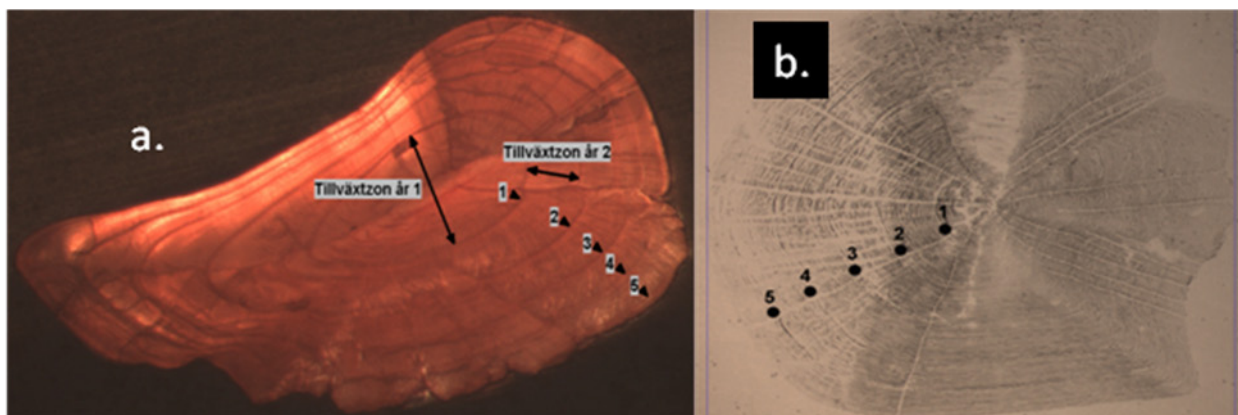
2.2 Mört och braxen (otoliter och fjäll)

Fjäll från mört, braxen och andra karpfiskar har länge använts för både åldersbestämning och tillbakaräkning av tidigare längd (t.ex. Kempe 1962, Hofstede 1974, Steinmetz 1974, Auvinen 1987, Horppila & Nyberg 1999, Ziliukiene & Ziliukas 2011). För braxen i Östeuropa användes fjäll i kombination med tvärsnitt av fenstrålar (Shatunovskii m.fl. 2009). Misstankar om att fjällen underskattade åldern hos äldre mörtar föranledde en pilotjämförelse mellan fjäll och otoliter (*lapilli*) på mört från Mälaren (Mosegaard m.fl. 1989). Vid otolitåldrar över 10 år gav fjälläsning alltid en lägre ålder. Skillnaden tolkades som att fjällen slutade växa, kanske till och med resorberades (Wallin 1957), medan fiskens basala ämnesomsättning fortsatte att styra otolittillväxten (Mosegaard m.fl. 1988). Åldersbestämning med otoliter kunde senare valideras med mörtar av känd ålder (Appelberg m.fl. 1995).

Vid miljöövervakningens provtagning i fält togs sedan 1994 båda *lapilli* ut från mört och braxen och rengjordes från omgivande membraner. Minst tio fjäll togs från fiskens vänstra sida under sidolinjen, mellan buk- och analfenan. I början monterades en *lapillus* i taget på högkant i smältlack på objektglas

(Mosegaard m.fl. 1989). Preparatet våt slipades och polerades, och etsades i svag saltsyra för att förbättra kontraster. Den tidskrävande prepareringen kunde senare effektiviseras. Den ena otoliten från flera fiskar monterades i samma gjutform med polyesterplast. Efter härdning sågades polyesterblocket med hjälp av diamantsåg i tunna skivor, som monterades i flera rader på objektsglas (Easey & Millner 2008). Otolitsnitten etsades med svag ättikssyra och färgades med Neutralrött, och analyserades i stereomikroskop (Figur 2a).

Fjällen användes som kompletterande stöd vid åldersbestämning av mört och eventuellt andra karpfiskar. Flera fjäll från samma fisk pressades mellan två plastplattor i en guldsmedsmangel. Avtrycken i plasten analyserades i en Microficheprojektor vid 24-29,7 gångers förstoring (Figur 2b). Fiskens ålder bestämdes genom att räkna årsringar på otoliter och eventuellt fjäll. Fjällens tillväxtzoner mättes bara sporadiskt.



Figur 2. Preparat av otolit (a.) och fjäll (b.) från samma mört av ålder 5+, dvs fångad under den sjätte tillväxtsäsongen. I båda fall är vinterzonerna markerade. Otoliten är sågad, etsad och färgad, och fjällbilden är en projektion av ett avtryck i plast. Foto och bildredigering: Magnus Kokkin.

2.3 Sik och siklöja (otoliter och fjäll)

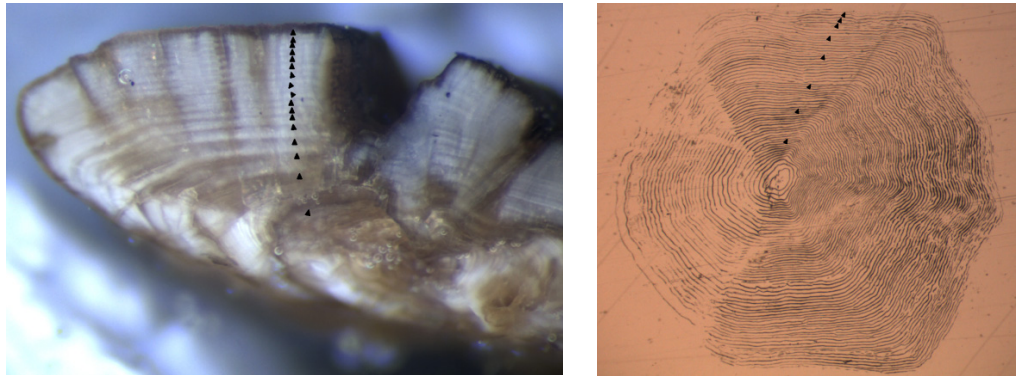
Fjäll av sik och siklöja underskattar åldern hos äldre fiskar, liksom för ovan nämnda fiskarter. I norska Mjösa kunde flera starka årsklasser av siklöja följas via hela otoliter, men inte alls via fjäll från samma fiskar (Aas 1972). Efterföljande studier bestämde siklöjans ålder med hjälp av brända och delade

otoliter (t.ex. Sandlund m.fl. 1991). I andra fall gjordes åldersbestämning av siklöja via otoliter, medan fjällen användes för tillbakaräkning av individernas tidiga tillväxt (t.ex. Gregersen m.fl. 2011). Andra författare fortsatte att enbart förlita sig på fjäll, för att fokus låg på tillväxtmätning (t.ex. Czerniejewski & Rybzyk 2008). Ibland motiverades valet av fjäll med att få individer var äldre än två år i de studerade siklöjepopulationerna (t.ex. Hamrin & Persson 1986, Auvinen 1995, Huusko & Hyvärinen 2005).

Fjällen underskattade också ålder hos sikar äldre än 4-5 år (Skurdal m.fl. 1985). Oftast visade hela otoliter som klarnat i etanol samma ålder som brända och delade otoliter, men de allra högsta åldrarna (15-16 år) kunde bara läsas på de brända och delade exemplaren. Trots denna insikt fortsatte en del att göra både åldersbestämning och tillbakaräkning via sikfjäll (t.ex. Salojärvi 1991, Tolonen 1998, Lehtonen & Niemelä 1998, Müller m.fl. 2007, Thomas & Eckmann 2007). Nordiska jämförelser visade dock påtagliga skillnader i ålder mellan fjäll och otoliter av sik, men också en stor variation beroende av vem som läste åldern (Appelberg m.fl. 1995, Raitaniemi & Heikinheimo 1998, Raitaniemi m.fl. 1998). En del av de studerade sikarna hade känd ålder. Därför kunde systematisk underskattning av ålder via fjäll hos långsamväxande fiskar konstateras, och i vissa fall även överskattning av åldern via otoliter hos de mest snabbväxande fiskarna. I senare studier av sikars ålder och tillväxt användes därför både otoliter och fjäll från samma fisk (Söderberg 2003, Kahilainen m.fl. 2003).

Inom miljöövervakningen och IKEU togs vid fältprovtagningen alltid otoliter (*sagittae*) från både sik och siklöja. Om möjligt togs även fjäll från fiskens buksida, i området mellan buk- och analfenorna. På mindre individer kan fjällen på resten av kroppen ofta lossna när fisken plockas ur näten. På laboratoriet brändes och delades otoliterna, och tvärsnittet studeras i stereomikroskop (Figur 3). Vid behov studerades även den andra otoliten hel.

Av fjäll gjordes avtryck i plast på samma vis som för mört och andra karpfiskar (se avsnitt 2.2).



Figur 3. Preparat av bränd och delad otolit (vänster) respektive fjällavtryck (höger) från en sik från Vättern. Åldern bestämdes till 17+ via markerade vinterzoner på otoliten, men endast åtta vinterzoner kunde avläsas via fjället. Foto och bildredigering: Magnus Kokkin.

2.4 Röding och öring (otoliter)

Tidiga jämförelser mellan fjäll och otoliter antydde att otoliter var mer tillförlitliga än fjäll för både röding (Nordeng 1961) och öring (Jonsson 1976). I båda fall studerades den ena otoliten hel och den andra otoliten lateralt slipad till centrum efter inbäddning i plast. Tolkningen av årsringar styrktes av att det bara var vinterprover som hade delvis genomskinliga vinterzoner i kanten (Jonsson 1976), vilka framträdde tydligast på de hela otoliterna. Åldersbestämning baserad på hela otoliter validerades också med hjälp av rödingar och kanadarödingar med känd ålder (Filipson 1967). Ibland utfördes åldersbestämning av röding med hjälp av både hela och delade otoliter (t.ex. Kristoffersen & Klemetsen 1991, Sandlund m.fl. 1992), eller med slipade otoliter (Power m.fl. 2002, Zick m.fl. 2007). För öring användes ofta både otoliter och fjäll för åldersbestämning och tillbakaräkning (t.ex. Jonsson 1985, Barlaup m.fl. 1989). I andra fall användes bara fjäll (t.ex. Vehanen m.fl. 1998), speciellt om öringarna skulle släppas tillbaka levande (Parra m.fl. 2011). Rödingfjäll användes i modern tid för tillbakaräkning av de första 4-6 årens

tillväxt (Rubin 1993, Cavalli m.fl. 2002), eller för storleksjämförelse av jämgamla fiskar (4+) mellan sjöar och tidsperioder (Milbrink m.fl. 2011).

Inom miljöövervakningen och IKEU togs vanligen bara otoliter (*sagittae*) av röding och öring. Otoliterna rengjordes vid provtagningen i fält. På laboratoriet lades de hela i en svart embryoskål med propylenglykol eller etanol för att klarna. Otoliterna analyserades sedan ur olika infallsvinklar i stereomikroskop med påfallande belysning. Åldern bestämdes genom att räkna de halvgenomskinliga vinterzoner som framstod som mörka. Ingen standardprocedur användes för slipning eller annan preparering av mer ogenomskinliga otoliter.

2.5 Nors och gers (otoliter)

Åldersbestämning av nors och gers rapporteras mer sällan än för de tidigare nämnda arterna. För nors användes antingen fjäll (t.ex. Bruce 1995, Krause & Palm 2008) eller otoliter (Horppila m.fl. 1996, Svagzdys 2009). Även för gers användes oftast antingen fjäll (Rösch & Schmid 1996, Lorenzoni m.fl. 2009) eller otoliter (Neja 1989, Kålås 1995, Winfield m.fl. 1996). De nämnda studierna av nors eller gers motiverade inte sitt val utifrån för- och nackdelar med alternativa vävnader. Rychter (1997) använde både fjäll och otoliter av gers från Vistulalagunen (Polen), och fann ingen systematisk skillnad mellan vävnader. I båda fall observerades en maxålder på 8 år.

I miljöövervakningen och IKEU valde vi från och med 1994 att alltid ta otoliter (*sagittae*) av nors från alla sjöar där arten förekommer. Vi tog också gersotoliter (*sagittae*) från enstaka år i några av de sjöar där gersen förekommer mer eller mindre talrikt. För både nors och gers motiverades valet av otoliter utifrån tidigare erfarenheter av andra arter (se 2.1-2.4).

De insamlade norsproverna analyserades relativt nyligen från några sjöar med långa tidsserier. För ett urval av individer från varje ny sjö jämfördes den ena otoliten hel med den andra otoliten som brändes och delades. I några sjöar

kunde de hela otoliterna generellt ge ett godtagbart resultat. I andra sjöar gjordes den slutliga bedömningen av ålder oftast först efter att den ena otoliten i ett par brändes och delades. Åldersbestämning av ett begränsat antal prover av gers gjordes alltid på brända och delade otoliter. Liksom för andra studerade arter gjordes åldersbestämningen med hjälp av stereomikroskop med påfallande ljus.

3 Åldersdata i NORS

År 1992 började Sötvattenslaboratoriet bygga en databas för sjöprovfisken med översiktsnät. Den fick namnet Nationellt Register över sjöprovfisken (NORS). Förvaltningen av databasen blev 1996 en del av det nya nationella datavärdskapet för fisk. I juli 2012 innehöll NORS 7477 registrerade provfisken från 3423 sjöar, varav 1939 sjöar hade provfiskats minst en gång med nuvarande europeiska standardmetod (CEN 2005), som baserades på en svensk metod (Appelberg 2000, Kinnerbäck 2001). Det innebar provfiske med översiktsnät av typ Norden, med 12 paneler av olika maskstorlek (från 5-55 mm maskstolpe). Fisket utfördes i juli-augusti. Antalet bottensatta nät bestämdes av sjöns area och maxdjup. Näten fördelades över hela sjön, stratifierat inom djupzoner. Fångsten registrerades som antal och biomassa av varje fiskart som fångades i varje enskilt nät, och dessutom registrerades totallängden av varje enskild fisk. Det standardiserade provfisket med bottensatta nät kan kompletteras med pelagiska nät. Ett annat rekommenderat tillägg är att ta stickprover av fångsten för åldersbestämning av de vanligaste fiskarterna.

Åldersprover togs alltid vid Sötvattenslaboratoriets provfisken inom nationell miljöövervakning och kalkningseffektuppföljning (se avsnitt 2), och mer sporadiskt vid provfisken av andra utförare och/eller för andra syften. En separat databas byggdes för ålder och andra individbaserade uppgifter, inklusive fiskens längd, vikt och kön. Åldersdata från nätprovfisken kopplades till övriga data i NORS via sjöns identitet (SMHI-koordinater och namn), provfiskedatum, fiskart och nätnummer. Sedan 2010 kunde befintliga åldersdata laddas ned från fiskdatavärdens hemsida (länk: <http://www.slu.se/sv/fakulteter/nl-fakulteten/om-fakulteten/institutioner/akvatiska-resurser/databaser/databas-for-sjoprovfiske-nors/>).

Tabell 1. Antal åldersbestämda individer av olika fiskarter, från trendsjöarna i den nationella miljöövervakningen (Nmö) respektive IKEU. Ytterligare kolumner visar antal av programmets nuvarande och tidigare sjöar som respektive fiskart fångades i vid minst ett provfiske (N sjöar (förekomst)), antal sjöar med minst en åldersbestämd individ (N sjöar (ålder)), samt antal sjöar med årliga åldersanalyser från tidsserier på minst fem år (N sjöar (årliga prover)).

Fiskart	N åldersbestämda			N sjöar (förekomst)			N sjöar (ålder)			N sjöar (årliga prover)		
	Nmö	IKEU	Summa	Nmö	IKEU	Summa	Nmö	IKEU	Summa	Nmö	IKEU	Summa
Abborre	21 412	26 984	48 396	42	33	75	34	32	66	13	21	34
Mört	15 268	15 593	30 861	36	21	57	26	20	46	12	14	26
Röding	3 033	3 673	6 706	5	6	11	5	6	11	2	5	7
Siklöja	1 963	2 901	4 864	5	3	8	3	3	6	1	3	4
Sik	2 730	1 311	4 041	8	1	9	5	1	6	4	1	5
Öring	251	3 016	3 267	2	12	14	2	11	13	1	5	6
Nors	780	2 200	2 980	8	3	11	2	3	5	2	3	5
Braxen	240	753	993	11	5	16	4	4	8	2	4	6
Gers	38	139	177	21	7	28	2	5	7	0	0	0
Gädda	0	12	12	42	23	65	0	1	1	0	0	0
Bäckröding	0	8	8	0	2	2	0	1	1	0	0	0
Lake	0	2	2	11	2	13	0	1	1	0	0	0
Stensimpa	0	2	2	0	2	2	0	1	1	0	0	0
Sarv	0	1	1	13	5	18	0	1	1	0	0	0
Summa	45 715	56 595	102 310									

I juli 2012 innehöll databasen uppgifter om över 160 000 fiskar, varav ca 124 000 åldersbestämda individer. De flesta åldersbestämda fiskarna kom från antingen miljöövervakningens trendsjöar eller IKEU-programmet. Totalt 28 fiskarter observerades vid provfisken i 45 trendsjöar och/eller 40 sjöar i nuvarande eller tidigare IKEU-program. Minst en åldersbestämd individ fanns för 14 av fiskarterna (Tabell 1). Abborre och mört var de i särklass mest analyserade fiskarterna. De dominerade ofta fångsterna i det sommaruppvärmda ytvattnet i sjöar där de förekom. Tillsammans med gädda va de också de vanligast förekommande arterna i svenska sjöar (Rask m.fl. 2000, Holmgren & Fölster 2010). Gädda fångades dock bara sporadiskt vid nätprovfisken på sommaren. Röding låg högt på listan av analyserade prover, trots att den bara förekom i 11 av de 85 utvalda sjöarna. Det motiverades av att den var enda fiskart eller en av få karaktärsarter i sjöar där den förekom. Röding, och ibland även öring, förekom bara i fjällsjöar eller i djupa sjöar med

kallt vatten i hypolimnion. Siklöja, sik och nors var andra karaktärsarter i några djupa sjöars hypolimnion. Alla dessa kallvattensarter analyserades med avseende på ålder, åtminstone i sjöar med årliga provfisken. Braxen, gers och sarv var sparsamt förekommande bland analyserade åldersprover, trots att de var ganska vanligt förekommande på lägre altitud i södra och mellersta Sverige. Dessa tre arter förekom vanligen tillsammans med både abborre och mört, i sjöar där de senare arterna oftast dominerade fångsten i både abundans och biomassa.

4 Variation i ålderstruktur, rekrytering och tillväxt

Mycket av tidigare publicerad kunskap om våra sjölevande fiskarters ålderstruktur, rekrytering och tillväxt baserades på fallstudier av en art i en eller några få sjöar, där resultaten diskuterades i relation till liknande fallstudier i andra sjöar. Den svenska åldersdatabasen är sannolikt unik med sin lagring och tillgänglighet av rådata på individnivå, från olika sjöar och fiskarter.

I detta avsnitt illustreras några typer av utdrag ur åldersdatabasen, med reflektioner till resultat och slutsatser från tidigare publicerade studier. Först behandlas åldersstruktur, som till exempel kan indikera avsaknad av eller dominans av unga fiskar. Sedan behandlas rekrytering av specifika årsklasser, vilket kan relateras till miljöförhållanden under olika år. Slutligen behandlas tillväxt upp till en viss ålder vid fångst, alternativt tillväxt vid tidigare ålder, tillbakaräknad via avstånd mellan årsringar på abborrens gällock.

4.1 Åldersstruktur

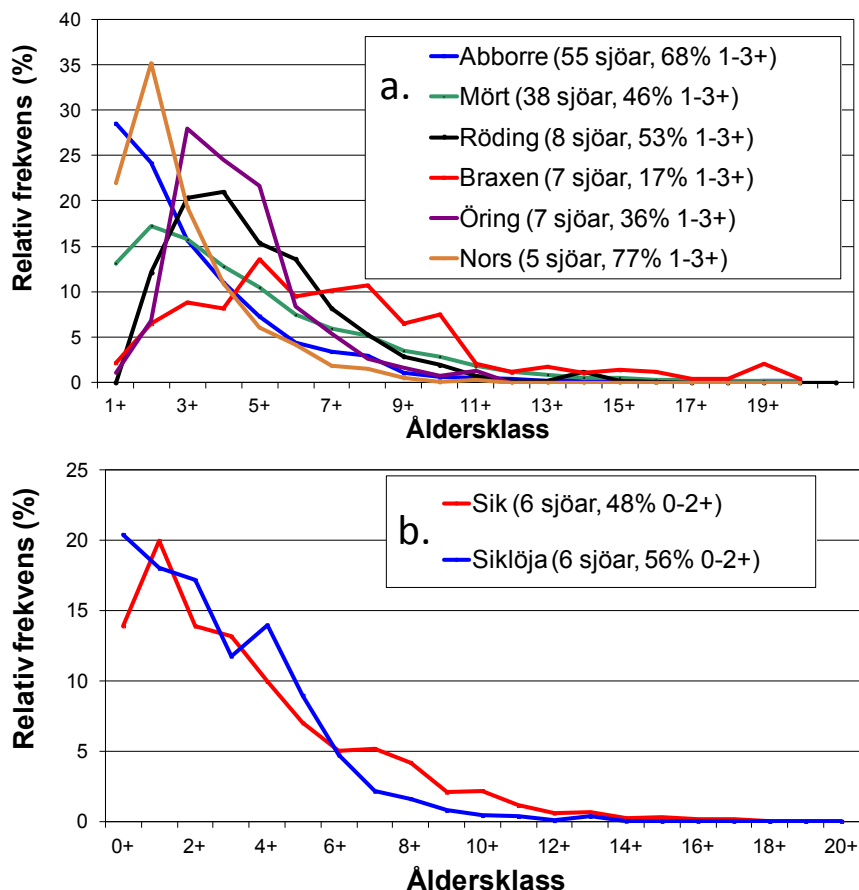
Med åldersstruktur menas fördelningen av individer i olika åldrar, angiven som absolut eller relativ frekvens i olika åldersklasser. Åldersfördelningen kan därför uppskattas vid enskilda tillfällen. Fördelningen kan indikeras via skattade parametrar som min-, median-, medel- eller maxvärden, eller som andelen över eller under någon typ av gränsvärden. Den observerade åldersfördelningen kan variera beroende på vilken storleksselektiv provtagning som används.

Miljöövervakningens åldersbestämda fiskar utgjorde stickprover ur fångster vid standardiserade provfisketillfällen, som i sin tur utgjorde ett mer eller mindre selektivt urval av de fiskar som fanns i sjön vid det aktuella provfisketillfället. I provtagningen eftersträvades åldersprover från alla 1 cm längdklasser av en fiskart, så att den relativa längdfördelningen i stickprovet liknade

längdfördelningen i fångsten. Om möjligt togs prover på alla individer i de största längdklasserna, som då blir medvetet överrepresenterade i stickprovet. Åldersfördelningen i den totala fångsten skattades via proportionerna av olika åldrar inom varje längdklass. För abborre, mört, röding och öring gjordes detta först efter en korrigering av längdfördelningen, via polynomiska funktioner för nätselektivitet hos Nordiska nät (se Tabell 5 i Kinnerbäck 2001, efter Kurkilahti 1999). Årsungar av de flesta fiskarter fångades bara sporadiskt vid provfisken med Nordiska översiktsnät i juli-augusti. Därför uteslöts årsungar vid jämförelser av relativa åldersfördelningar.

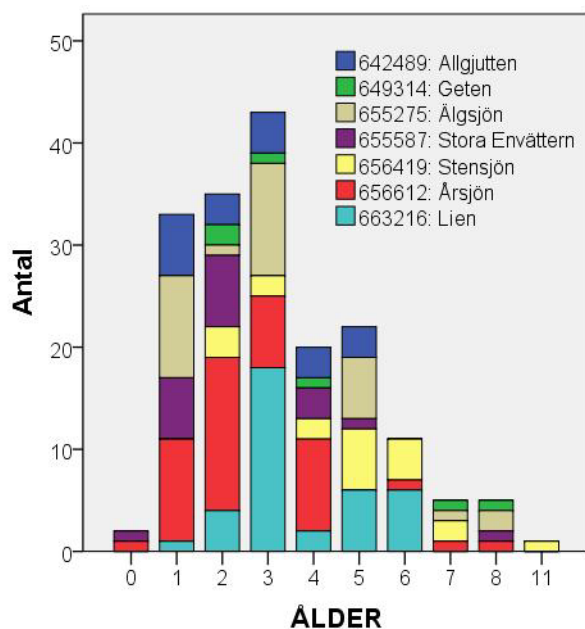
Åldersfördelningar varierade mellan sjöar, men också mellan år i samma sjö. Genomsnittliga åldersfördelningar för olika fiskarter (Figur 4) kunde användas som preliminära jämförelsevärden, i brist på kännedom om vad som är en normal åldersfördelning i en opåverkad sjö. Provfiskefångsterna av nors och abborre dominerades generellt av unga fiskar (åldrar 1-3+), i högre grad än fångsterna av röding, mört, och öring. I fångsterna av braxen utgjorde äldre fiskar en betydligt högre andel än för de andra arterna. Årsungar av sik och siklöja verkade fångas mer effektivt i de Nordiska översiktsnäten än årsungar av övriga åldersbestämda fiskarter. Därför var det mer relevant att ta med dem i en indikator på andel ung fisk (0-2+).

De redovisade åldersfördelningarna för abborre och mört ändrades obetydligt vid komplettering med data från fler sjöar eller provfisketillfällena. Därför kunde de representera fler svenska skogsjöar än de som ingår i de nationella övervakningsprogrammen. Data för andra fiskarter kom från betydligt färre sjöar, så genomsnittsbilden blev mer beroende av vilka sjöar som ingår.

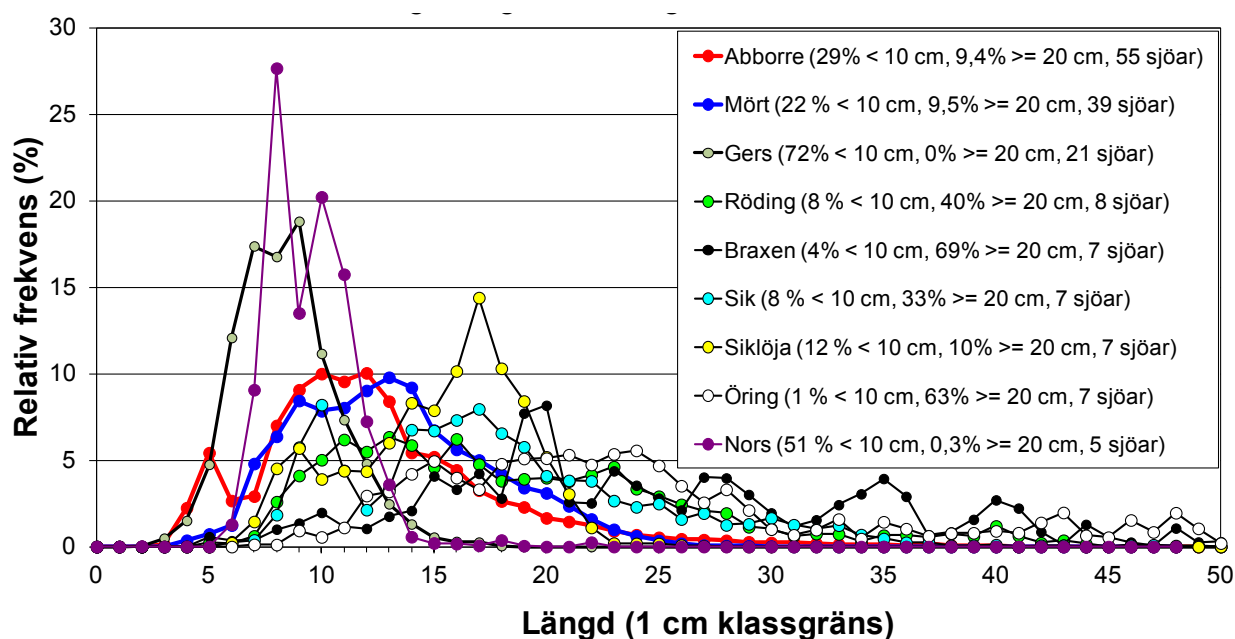


Figur 4. Genomsnittliga åldersfördelningar för olika fiskarter. Data kommer från sjöar med åldersanalyser från minst två års nätprovfisken. Relativa frekvenser beräknades först för fångster från enskilda år, sedan som medelvärden per sjö, och slutligen som medelvärden för alla sjöar. Fördelningar för a) fiskarter där årsungar (0+) uteslöts ur beräkningen, och b) fiskarter där årsungar inkluderades. I legenderna anges antal sjöar, och andelen ung fisk (ålder 1-3+ respektive 0-2+). X-axlarna är klippta vid ålder 20+ även om enstaka äldre fiskar förekommer.

Det begränsade antalet åldersbestämda gersar (Figur 5), antydde en åldersstruktur som liknade de genomsnittliga fördelningarna för abborre och nors. Likheten i ålderstruktur mellan abborre, nors och gers framgick inte vid jämförelser av längdfördelningar från provfiskefångster. Norsar och gersar nådde sällan en längd på 15 cm, medan abborrar större än 20 cm i genomsnitt utgjorde 9% av den selektivitetskorrigerade abborrfångsten (Figur 6).



Figur 5. Fördelning av samtliga åldersbestämda gersar från miljöövervakningens trendsjöar och IKEU (N = 177). Sjöarna identifieras via namn i SMHI:s sjöregister och X-koordinaten vid utloppet. Ålder på X-axeln ska egentligen anges med ett +, eftersom fiskarna fångades mitt i nästa tillväxtsäsong.



Figur 6. Genomsnittliga längdfördelningar för olika fiskarter. Data kommer från sjöar med minst två års nätprovfisken. Relativa frekvenser beräknades först för fångster från enskilda år, sedan som medelvärden per sjö, och slutligen som medelvärden för alla sjöar. X-axlarna är klippta vid 50 cm längd, även om enstaka större fiskar förekommer. I legenderna anges andel små (< 10 cm) respektive stora (> 20 cm) fiskar samt antal sjöar.

Genomsnittliga åldersfördelningar av abborre och mört användes först som underlag för att välja ut representativa åldersklasser till indikatorer på årsklasstyrka och rekrytering (Holmgren 2001, se avsnitt 4.2). Indikatorer från relativa åldersfördelningar användes sedan i flera utvärderingar av data från miljöövervakningen och IKEU-programmet. Vid engångsprovtagning i två sjöar i Padjelanta nationalpark hade rödingpopulationerna lägre andel ung fisk än rödingpopulationerna i fem sjöar i våra långsiktiga övervakningsprogram (Holmgren 2003a). I gengäld var mer än 30 % av rödingarna i Padjelanta 8+ eller äldre, jämfört med ca 7 % i det nuvarande jämförelsematerialet (Figur 4a). De två Padjelantasjöarna uppgavs ha varit mer eller mindre oexploaterade av fiske i minst 8-10 år före provfisket. I de flesta av jämförelsesjöarna förekom en varierande grad av fritidfiske parallellt med fortlöpande nätprovfisket.

Minskande medianålder och ökande andel ung fisk (ålder 1-3+) användes tillsammans med andra indikatorer på effekter av fiske (Holmgren 2003b). Trender testades på befintliga tidsserier av abborre (19 sjöar), mört (15 sjöar), röding (5 sjöar) och öring (3 sjöar). Helhetsintrycket var inga entydiga effekter av högre arealspecifikt fisketryck, mätt som nätareans andel av sjöns area, vid årliga provfisket. För rödingen i Abiskojaure antydde flera ålders- och storleksbaserade indikatorer snarare ett minskat fisketryck under 1994-2002. Sex av abborrpöpopulationerna och två av mörtpopulationerna visade signifikanta trender i andelen ung fisk, som i samtliga fall var ökande. Mönstret med antingen ökande eller icke signifikanta trender i andel ung fisk av abborre och mört kom igen vid utvärdering av längre tidsserier 1994-2007 (Holmgren 2009). Indikatorn andel ung fisk användes också vid jämförelse av fiskfaunan mellan grupper av sjöar baserat på geografi och surhet (Holmgren 2007). Andelen ung abborre var klart högre i neutrala-sydliga sjöar jämfört med både neutrala-nordliga och sura-sydliga sjöar, och en liknande tendens fanns för mört. Båda arter hade lägre variation i andel ung fisk mellan år i neutrala-sydliga sjöar än i de två andra sjögrupperna.

Våra indikatorvärden på åldersstruktur kunde inte jämföras med åldersdata från helt andra typer av fisken. Eftersom nätprovfiske är en europeisk standardmetod kunde våra provfiskedata jämföras med data från andra Europeiska länder (Mehner m.fl. 2007, Holmgren m.fl. 2010, Emmrich m.fl. 2011, Argillier m.fl. 2012), men det gemensamma datasetet saknade information om fiskarnas ålder. Storleksfördelningen i provfiskefångsterna varierade i en latitudgradient, med hög dominans av små fiskar i de sydligaste sjöarna och högre andel större fiskar i svenska och norska sjöar på högre latitud (Emmrich m.fl. 2011). Våra svenska data på andel ung fisk (1-3+) och andel liten fisk (< 10 cm längd) användes i en annan internationell sammanställning av klimateffekter på fisk (Jeppesen m.fl. 2010). Andelen små och unga abborrar minskade med ökad latitud, och båda indikatorer minskade även med minskande årsmedeltemperatur. För mört fanns en svag latitudeffekt på andelen ung fisk, men ingen signifikant effekt på andelen små mörtar. Våra data kompletterade därmed andra rapporter om latitud- och temperatureffekter på andel små fiskar. Slutsatsen blev att dominansen av små och unga fiskar kan komma att öka i ett varmare klimat, åtminstone för varmvattensarter som abborre och mört (Jeppesen m.fl. 2010). En sådan klimateffekt kan i så fall direkt motverka eller maskera positiva förändringar i pågående åtgärdsprogram i eutrofierade sjöar.

Uppgifter om maximalt observerad ålder kan ofta utläsas i den vetenskapliga litteraturen, trots att maxåldern är svår att uppskatta säkert. Osäkerheten i åldersbestämning är ju högst för de äldsta fiskarna (avsnitt 1.1 och 2). Dessutom är de äldsta fiskarna troligen sällsynta i sjön, och de låter sig kanske inte fångas med de använda fiskemetoderna. Livslängden begränsas av predation, fysiologi och reproduktionsstrategier, och är central i förvaltningen av fisk som naturresurs. Den förväntade livslängden i oexploaterade fiskbestånd ökar generellt med ålder vid könsmognad (Beverton 1992), en livshistoriekaraktär som dock bör mätas vid artspecifika lekperioder snarare än vid standardiserade sommarprovfisken.

I de svenska övervakningssjöarna hade alla nio fiskarter en observerad maxålder på över 11 år, och de allra äldsta fiskarna var braxen och mört på över 30 år (Tabell 2).

Tabell 2. Längd och ålder hos de största respektive äldsta observerade fiskarna, för nio fiskarter i miljöövervakningens trendsjöar (Nmö) och IKEU. För varje fisk anges i vilken sjö och vilket år den fångades, vilka vävnader som analyserades och hur otoliter preparerades.

Xkood	Ykood	Namn	År	Fiskart	Program	Längd (mm)	Ålder	Vävnad*	Preparering
664620	148590	Västra Skälsjön	1998	Abborre	IKEU	515	7+	oto+gl	bränd/delad
708512	152086	Degervattnet	1997	Abborre	Nmö	368	26+	oto+gl	bränd/delad
627443	149526	Brunnsjön	2007	Braxen	Nmö	543	40+	oto	sågad
661521	130182	Ulvsjön	2000	Braxen	Nmö	682			
656419	164404	Stensjön	2007	Gers	IKEU	130	11+	oto	bränd/delad
656612	164132	Årsjön	2006	Gers	IKEU	184	3+	oto	bränd/delad
615365	134524	Havgårdssjön	2005	Mört	Nmö	401	17+	oto+fj	sågad
742829	183168	Pahajärvi	2001	Mört	Nmö	267	34+	oto+fj	sågad
742829	183168	Pahajärvi	2001	Mört	Nmö	258	34+	oto+fj	sågad
663216	148449	Lien	1993	Nors	IKEU	253			
663216	148449	Lien	2007	Nors	IKEU	145	11+	oto	bränd/delad+hel
708619	162132	Remmarsjön	1994	Nors	Nmö	228	11+	oto	bränd/delad+hel
741340	153576	Njalakjaure	2001	Röding	Nmö	496	15+	oto	hel
758208	161749	Abiskojaure	2005	Röding	Nmö	670	9+	oto	hel
716717	158596	Stor-Arasjön	2001	Sik	Nmö	355	29+	oto	bränd/delad
742829	183168	Pahajärvi	2001	Sik	Nmö	615			
642489	151724	Allgjuttern	2005	Siklöja	Nmö	193	14+	oto	bränd/delad
655863	129783	Västra Solsjön	2001	Siklöja	Nmö	286	9+	oto	bränd/delad
653737	125017	Ejgdesjön	2006	Öring	IKEU	460	11+	oto	hel
664620	148590	Västra Skälsjön	2009	Öring	IKEU	720	10+	oto	hel

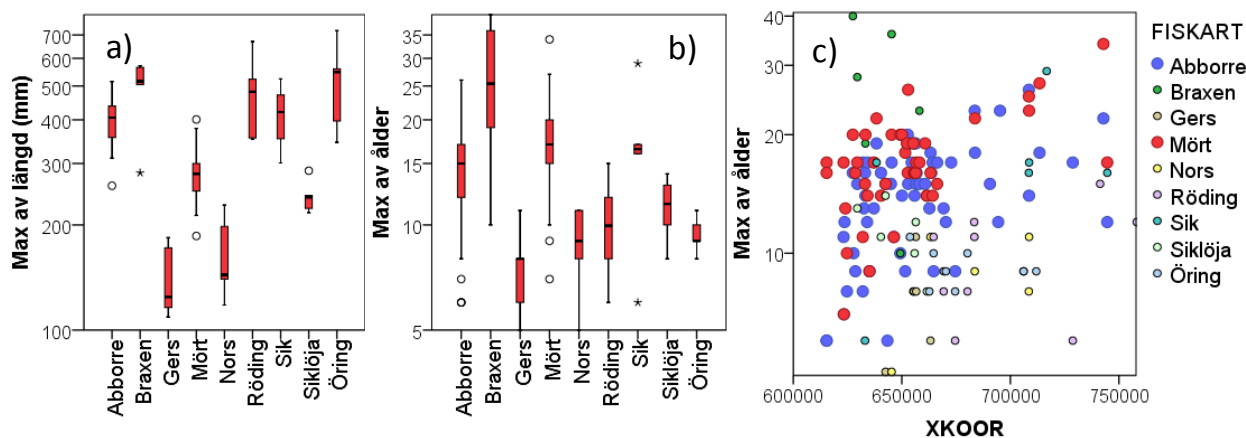
*oto = otolit (lapillus för mört och braxen, sagitta för övriga arter), gl = gällock, fj = fjäll

De observerade maxåldrarna (T_{max}) var högre än de högsta i FishBase (Froese & Pauly 2012) för abborre (22 år, Sverige), braxen (20 år, okänd källa), gers (10 år, Eurasien), mört (13,5 år, ryska floden Jenisej) och sik (15 år, Estland och Ryssland). För några av kallvattensarterna fanns högre T_{max} i FishBase, nämligen röding (32 år, okänd källa), siklöja (19 år i ryska Onega) och öring

(38 år i norska Viuvatn), och för nors saknades uppgift om T_{max} . I vissa sjöar verkar det vara extremt ovanligt med norsar äldre än 2 år, som i fjällprover från Peipsi (Krause & Palm 2008) och i otolitprover från Vesijärvi (Horppila m.fl. 1996). Norsotoliter från ett litauiskt floddelta antydde relativt högre överlevnad, upp till observerad maxålder på sex år (Svagzdys 2009).

FishBase innehåller ingen lättillgänglig information om vilka metoder som användes för åldersbestämning. De allra äldsta rödingarna i den svenska databasen bestämdes till 19-20 år på hela otoliter och kom från två av fiske oexploaterade sjöar i Padjelanta nationalpark (Holmgren 2003a). I den arktiska Ellasøen var den äldsta rödingen 25 eller 28 år beroende på om åldern lästes på hel eller delad otolit (Kristoffersen & Klemetsen 1991). Maxåldern för siklöja i våra sex sjöar bestämdes med otoliter till mellan 8 och 14 år. Det är jämförbart med 12 år för siklöja i den norska sjön Mjøsa (Aas 1972). I fem polska sjöar var de äldsta siklöjorna bara 3-5 år (Czerniejewski & Rybzyk 2008), med reservation för att åldern bestämdes via fjäll. Mer än 15 år gamla sikar förekom i fem av våra sex övervakningssjöar, där åldern lästes på brända och delade otoliter. Via sikfjäll från ett par sjöar i norra Finland noterades maxåldrar på 11-12 år (Salojärvi 1991, Tolonen 1998). I en annan finsk sjö (Muddusjärvi) observerades flera 14-15-åriga sikar, när fjäll och otoliter lästes parallellt (Kahilainen m.fl. 2003).

För de flesta av arterna var den äldsta fisken betydligt mindre än den största observerade fisken av samma art (Tabell 2). Inom fiskart varierade maxåldern oftast relativt mer mellan sjöar än maxlängden (Figur 7). Maxåldern ökade med latituden för de vanliga arterna abborre (Spearman's rangkorrelation, $\rho = 0,442$, $P < 0,001$, $N = 65$) och mört ($\rho = 0,393$, $P = 0,009$, $N = 43$), men för de andra arterna fanns inga signifikanta samband. Mört, gers och öring fanns med bland de arter som visade positiva samband mellan livslängd och latitud i en europeisk sammanställning (Blanck & Lamouroux 2007). En liknande tendens noterades för braxen i östeuropeiska sjöar och reservoarer (Shatunovskii m.fl. 2009), där maxåldern varierade från 6 till 22 år.

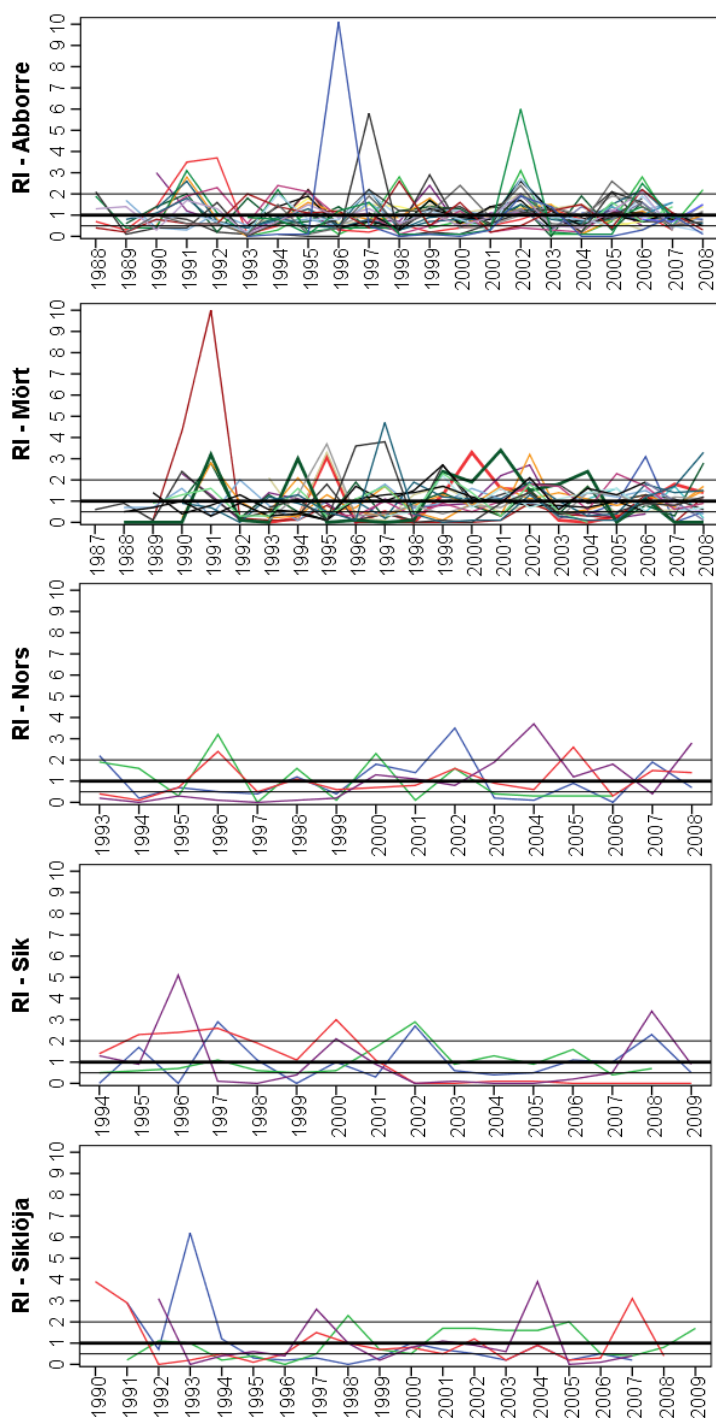


Figur 7. Variation mellan sjöar inom fiskarter i maximalt observerad längd (a, mm) respektive ålder (b), för sjöar med mer än 10 längdmätta och åldersbestämda fiskar per art. I c) visas maxåldern för enskilda sjöar i relation till latitud, uttryckt som X-koordinat vid sjöns utlopp. Antalet sjöar per art är 65 (abborre), 6 (braxen), 6 (gers), 43 (mört), 5 (nors), 10 (röding), 6 (sik), 6 (siklöja) respektive 9 (öring). Y-axlarna visas på \log_2 -skalar för att illustrera relativ variation mellan sjöar inom indikator och fiskart.

4.2 Rekrytering

Fiskars rekrytering uttrycks vanligen som abundans vid en specifik ålder, till exempel när de normalt är stora nog att fångas i en viss typ av redskap. Med passiva metoder som nätprovfiske anges abundansen i relation till ansträngningen. Det absoluta antalet rekryter ett givet år är ofta mindre intressant än hur rekryteringen varierar mellan år i en tidsserie. För att i denna sammanställning reducera slumpmässig variation i hur bra ett års rekryter fångas ett enskilt år, så togs för varje årsklass ett medelvärde av skattad abundans under tre år i rad. Ett dimensionslöst rekryteringsindex (RI) beräknades sedan genom dividera årsklassens medelabundans med medelvärdet för alla årsklasser i tidsserien. För abborre, mört och nors användes abundansen vid åldrarna 1+, 2+ och 3+. För sik och siklöja användes istället åldrarna 0+, 1+ och 2+, analogt med resonemangen i avsnitt 4.1.

Rekryteringsindex (RI) varierade från 0 till maximalt ca 10 (Figur 8). Minimivärdet 0 förekom i minst en sjö för var och en av de fem fiskarterna.



Figur 8. Tidsserier av rekryteringsindex (RI) för abborre (31 sjöar), mört (23 sjöar), nors (4 sjöar), sik (4 sjöar) och siklöja (4 sjöar). Observera att antalet år varierar mellan x-axlarna! Den tjocka horisontella referenslinjen ligger vid värdet 1, som representerar genomsnittet i varje tidsserie. Tunnare referenslinjer vid värden 0,5 och 2 indikerar halva respektive dubbla rekrytabundanser jämfört med genomsnittet.

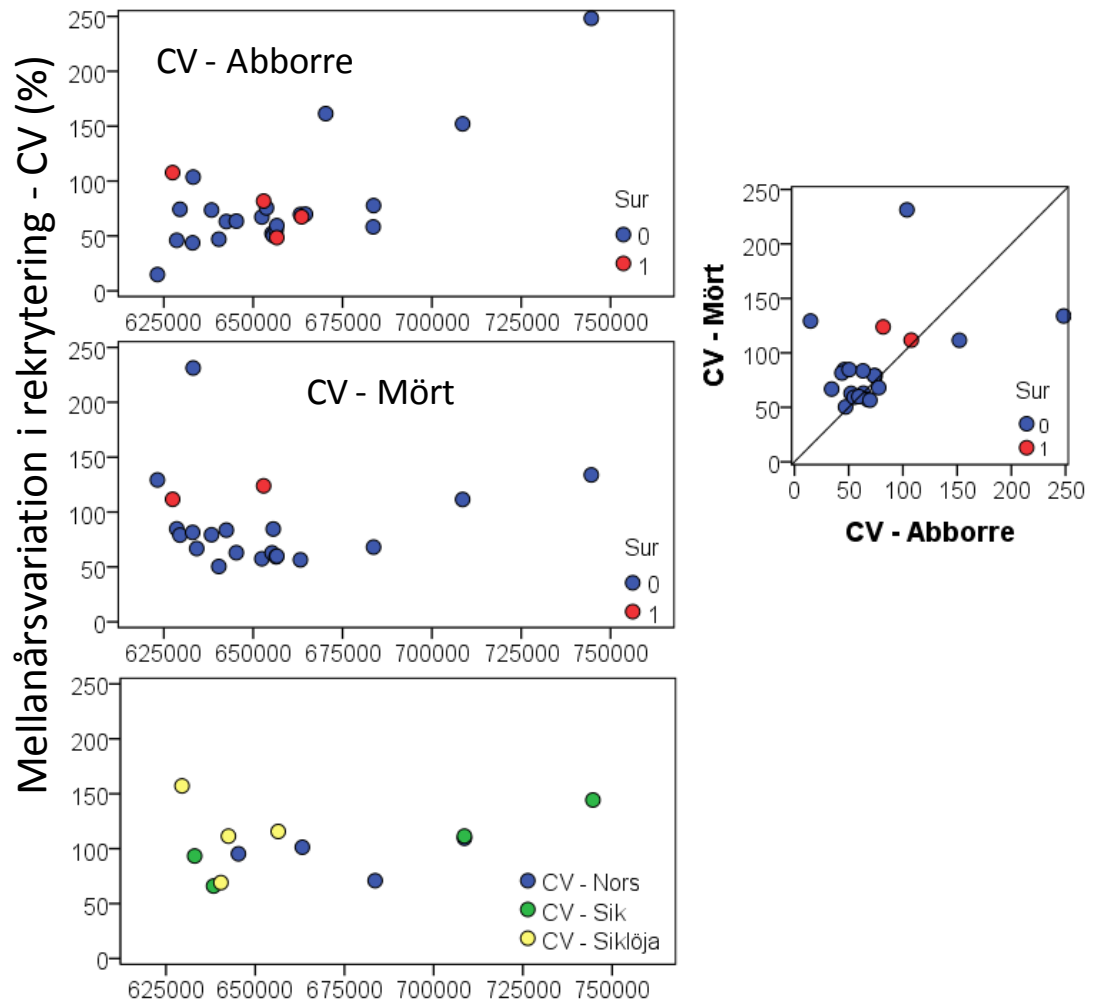
Maxvärdet för abborre hade årsklassen från 1996 i Jutsajaure, den nordligast belägna sjön som ligger mitt i Norrbottens inland. För mört noterades maxvärdet för årsklass 1991 i den kalkade Gyslättsjön. Den lyckade rekryteringen kom ett par år efter att mörten återintroducerades i sjön (Appelberg 1995), men därefter bestod mörtrekryteringen bara av ett fåtal individer av och till under tidsserien. I de fåtaliga tidsserierna av nors, sik och siklöja fanns maximala RI-värden på mellan knappt 4 och drygt 6. Rekryteringen hos siklöja anses ofta oscillera i cykler på två eller flera år, kopplat till interaktioner mellan årsklasser (t.ex. Hamrin & Persson 1986, Sandlund m.fl. 1991). Någon sådan tendens fanns inte i de fyra tidsserierna av siklöja som redovisas här.

Rekryteringsindex varierade i viss mån synkroniserat mellan sjöar (Figur 8). Till exempel var rekryteringsindex för abborre och mört oftast högre än genomsnittet för årsklasser födda de relativt varma somrarna 2002 och 2006 (Holmgren 2009). I tidigare studier från kortare tidsserier i färre sjöar beräknades relativ årsklasstyrka enligt Kempe (1962). Den relativa årsklasstyrkan av både abborre och mört var positivt korrelerad med ytvattnets medeltemperatur i maj-september (Holmgren 2007), vilket ungefär motsvarar tillväxtsåsen för dessa varmvattensarter. I svagt sura sjöar med mört kan också mellanårsvariation i pH och oorganiskt aluminium påverka variationen i mörtens rekrytering (Holmgren 2011). Det åldersbaserade rekryteringsindexet ger en tydligare koppling till vattenkemin under enskilda år jämfört med enklare storleksbaserade indikatorer som t.ex. förekomst av små mörtar (< 10 cm) i sommarprovfisken med nordiska översiktsnät (Holmgren & Buffam 2005). Det är svårare att upptäcka någon synkronisering mellan de fåtaliga tidsserierna av nors, sik och siklöja. Rekryteringen av dessa kallvattensarter påverkas sannolikt också av mellanårsvariation i temperatur och andra klimatrelaterade faktorer. I tidsserier från finska sjöar varierade rekrytering av siklöja synkront mellan sjöar på 100-300 km avstånd från varandra (Marjomäki m.fl. 2004), och synkroniseringen var starkare mellan sjöar på samma latitud.

Siklöjan i Vänern hade högst rekrytering under år med sen islossning, medan norsen gynnades av relativt hög temperatur i april (Jeppesen m.fl. 2012). I Vättern visade abundansen av norsungar istället ett negativt samband med temperaturen i juli. De två norrländska miljöövervakningssjöarna Remmarsjön och Jutsajaure hade en närmast obefintlig rekrytering av sik flera år i rad på 2000-talet.

Variation i rekrytering eller årsklasstyrka kan också uttryckas som variationskoefficient (CV = standardavvikelsen angiven som % av medelvärdet), som för de dataserier som redovisas i FishBase (Froese & Pauly 2012). För att illustrera mellanårsvariation i årsklasstyrka i de svenska övervakningssjöarna, så användes CV av årsklassernas medelabundans inom varje tidsserie. CV för abborre tenderade att öka med ökad latitud (Spearman's rangkorrelation, $\rho = 0,365$, $P = 0,067$, $N = 26$), och fyra sura sjöar avvek inte direkt från okalkade eller kalkade sjöar med pH över 6 (Figur 9). För mört fanns inget tydligt samband mellan CV och latitud ($P > 0,10$, $N = 21$). Mörtens CV var över 100 % både för två kalkade och två sura sjöar i söder och för de två nordligaste sjöarna. Tidsserierna för nors, sik och siklöja kom från bara fyra sjöar vardera. CV var i genomsnitt högst för siklöja (113 %), följt av sik (104 %) och nors (94 %), vilket var högre än genomsnittet för mört (88 %) och abborre (72 %).

Det fanns inget signifikant samband mellan CV för abborre och mört i samma sjö (Spearman's $\rho = 0,340$, $P = 0,143$, $N = 20$, Figur 9). Mörtens CV var oftast ungefär lika hög eller högre än CV för abborre (Figur 9, Tabell 3), vilket även indikerades i ett mindre sjöurval (Holmgren 2001). CV för siklöja var alltid högre än CV för både abborre och mört. I flera sydsvenska sjöar var CV för nors och sik också högre än för abborre och mört.



Figur 9. Mellanårsvariation i rekrytering (CV i %) i relation till latitud, uttryckt som X-kordinat vid sjöns utlopp. Varje punkt representerar en tidserie med uppskattad rekrytering för minst 5 årsklasser. För abborre (överst, N = 26) och mört (i mitten, N = 21) markeras sjöar med medel-pH över eller under 6 med blåa respektive röda symboler. Alla tidsserier av nors, sik och siklöja (nederst, N = 4 sjöar per art) kommer från sjöar med medel-pH över 6, med eller utan hjälp av kalkning. Till höger visas också parade observationer av CV för abborre och mört i samma sjö (N = 20 sjöar), tillsammans med 1:1-linjen.

Tabell 3. Variation i årsklasstyrka (CV i %) för sjöar med årliga provfisken och minst en analyserad fiskart utöver abborre och mört. Sjöarna är ordnade från söder till norr. För varje sjö anges antal år med analyserade åldersprover (N år). Om tidsserierna är kortare för en eller flera av arterna anges antal analyserade år inom parentes.

Xkoor	Ykoor	Namn	N år	CV - Abborre	CV - Mört	CV - Nors	CV - Sik	CV - siklöja
629489	133906	Gyltigesjön	17	74	79			157
633025	142267	Fiolen	16	44	81		93	
638317	138010	Stengårdshultasjön	22	74 (19)	79		66 (15)	
640364	129240	Stora Härsjön	21	47 (19)	50			69 (19)
642489	151724	Allgjuttern	20	63 (19)	83			111 (19)
645289	128665	Fräcksjön	19	64	63	95 (16)		
656419	164404	Stensjön	20	55	59 (18)			116 (16)
663216	148449	Lien	19	70	57	101 (14)		
683582	154935	Källsjön	20	58		71 (16)		
708619	162132	Remmarsjön	16	152	112	109	111	
744629	167999	Jutsajaure	16	248	134		144	

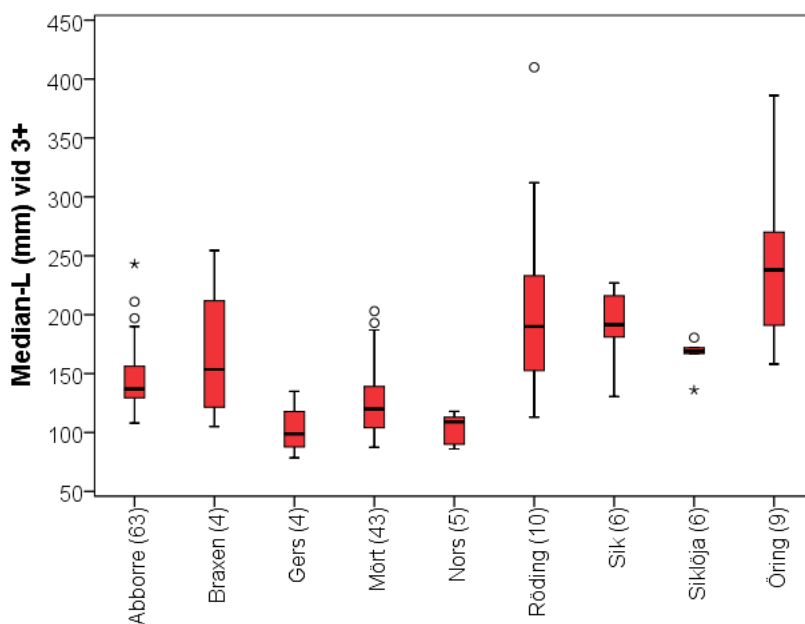
Fiskars rekrytering kan uppenbarligen variera ganska mycket mellan år i samma sjö. Denna variation påverkar naturligtvis enklare mått som total fiskabundans och andra indikatorer i nuvarande bedömningsgrunder för ekologisk status (Holmgren m.fl. 2007). Den naturliga variationen i rekrytering bidrar således till osäkerheten i bedömning av fiskfaunans status utifrån provfisken från enstaka år.

4.3 Tillväxt

Fiskars tillväxt i naturliga vatten beskrivs ofta som uppnådd storlek vid given ålder. För jämförelser mellan sjöar, mellan år eller mellan fiskarter är det lämpligt att använda en eller flera åldersklasser som fångas effektivt med den använda provtagningsmetoden. Vid ålder 3+ fångades de flesta av de åldersbestämda fiskarterna någorlunda effektivt vid standardiserade sommarprovfisken med Nordiska översiktsnät (se avsnitt 4.1, Figur 4). Längd vid ålder 3+ valdes därför för att illustrera skillnader i tillväxt mellan fiskarter i miljöövervakningens trendsjöar och IKEU-programmet. De flesta av de

utvalda fiskarterna hade stor variation i tillväxt mellan sjöar, med den största medianlängden mer än dubbelt så hög som den lägsta (Figur 10).

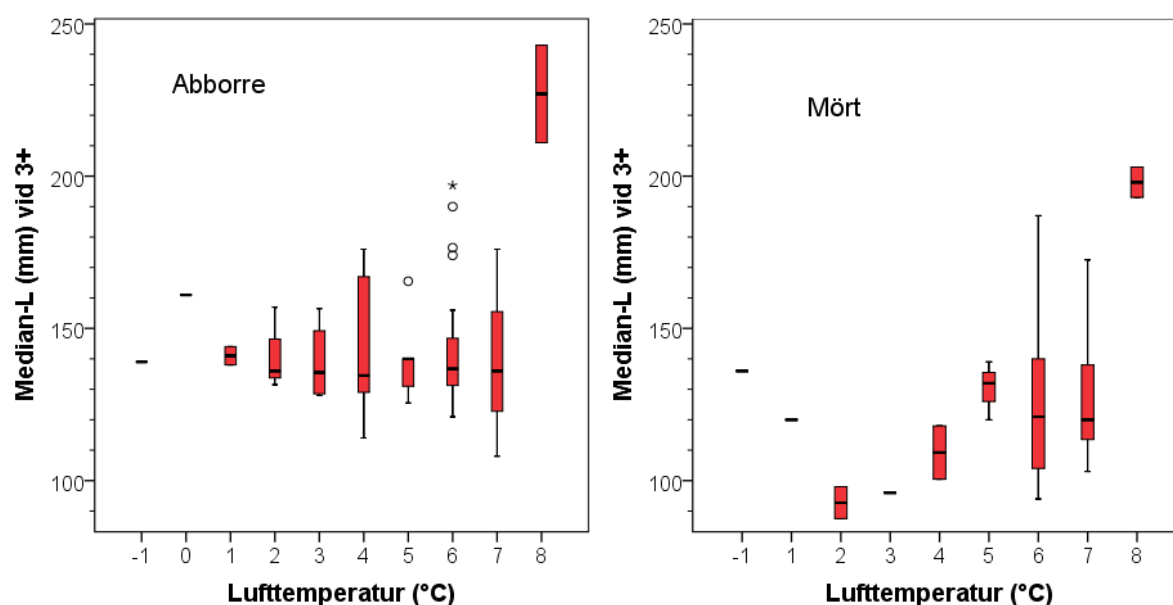
De höstlekande laxartade fiskarterna (röding, sik, siklöja och öring) växte förhållandevis snabbt de första åren. I de flesta sjöarna nådde de en medianlängd på över 150 mm vid åldern 3+ (Figur 10). Gers, mört och nors växte vanligen långsammare, och ibland var medianlängden mindre än 100 mm under den fjärde sommaren.



Figur 10. Variation i medianlängd (mm) vid ålder 3+ mellan sjöar och fiskarter. Data från nätprovfisken i juli-augusti. Antalet sjöar med minst tre fiskar av angiven ålder anges inom parentes.

Temperatur och födotillgång är av grundläggande betydelse för fiskars storleksberoende tillväxt, vilket lättast påvisas i kontrollerade experiment (Elliott m.fl. 1995, Strand 2009). I naturen tillkommer flera faktorer som kan begränsa den realiserade tillväxten, t.ex. konkurrens inom och mellan arter, och att hög predationsrisk kan reducera sökandet efter föda.

Vattentemperaturen i sjöar varierar både säsongsmässigt och vertikalt. Ytvattentemperaturen är starkt korrelerad med lufttemperaturen (t.ex. Holmgren 2002). Årsmedelvärdet i lufttemperatur är en indirekt indikator på tillväxtsångens längd, åtminstone för varmvattensarter som abborre och mört. Lufttemperaturen varierar geografiskt inom landet, genom att minska med ökad latitud och ökad altitud. Från våra övervakningssjöar fanns data för abborre från 63 sjöar och för mört från 43 sjöar, i båda fall från Skåne i söder till Norrbottens inland. Temperaturen betydelse för tillväxten framträder bara delvis genom medianlängden vid ålder 3+ i relation till årsmedelvärde i lufttemperatur (Figur 11).



Figur 11. Variation i medianlängd (mm) vid ålder 3+ för abborre (vänster) och mört (höger), mellan sjöar inom klasser av årsmedelvärde i lufttemperatur (°C, SMHI:s medelvärden för 1961-1990). Data från nätprovfisken i juli-augusti. Antalet sjöar per temperaturklass är 1-24 för abborre och 1-18 för mört, i båda fall med de flesta sjöarna i klass 6 och 7.

Den högsta tillväxten hos unga abborrar och mörtar observerades i två skånska sjöar (årsmedeltemperatur 8 °C). I de kallaste områdena (-1-3 °C) varierade tillväxten relativt lite mellan sjöar. Vid intermediär temperatur (4-7 °C) fanns sjöar med de allra lägsta medianlängderna, men också den största variationen i

tillväxt mellan sjöar. För mört fanns ett liknande mönster med stor variation i områden med flest sjöar (6-7 °C) och högst tillväxt i de två skånska sjöarna. Resultaten indikerar att tillväxten under de 3-4 första åren ofta begränsas av andra lokala faktorer än vattentemperatur.

I några tidigare studier användes längd vid ålder 2+ som tillväxtindikator för abborre och röding, och längd vid ålder 3+ för mört och öring. Tre studier fokuserade på trender i tillväxt och andra samhälls- och populationsindikatorer (Holmgren 2003b, 2009, Holmgren & Fölster 2006). I de flesta sjöar noterades inga monotont minskande eller ökande trender i tillväxtindikatorerna. Tillväxtförändringar hos några få populationer av abborre, mört och röding kunde inte kopplas till sjöar med högre eller lägre fisketryck (Holmgren 2003b). Frekvensen signifikanta trender i tillväxt var inte heller vanligare i kalkade än i okalkade sjöar, eller i sura jämfört med neutrala sjöar (Holmgren & Fölster 2006, Holmgren 2009). I en studie jämfördes tre grupper av sjöar inom utbredningsområdet för abborre och mört; sura respektive neutrala sjöar i södra Sverige och neutrala sjöar i Norrland (Holmgren 2007). Då var det ingen signifikant skillnad i genomsnittlig tillväxt mellan sjögrupper för varken abborre eller mört. Abborrens längd vid 2+ varierade dock mer mellan år i de norrländska sjöarna och i de sura sjöarna jämfört med de neutrala sjöarna i söder.

Data från de svenska övervakningssjöarna användes i ett försök att identifiera vilka abiotiska och biotiska faktorer som bäst förklarar variation mellan sjöar i abborrens storleksberoende tillväxt (Holmgren & Appelberg 2001). Studien baserades på tillbakaräkning av individernas längdökning från år till år. Maximal årlig längdökning minskade linjärt med abborrens längd vid tillväxtsången start. Detta empiriska förhållande användes för att uttrycka observerad tillväxt som en proportion av den maximala tillväxtpotentialen. Biomassa av medelstor abborre och total fiskbiomassa förklarade skillnader

mellan sjöar i storleksberoende tillväxt bättre än abiotiska faktorer, som t.ex. sjöns morfometri, geografiska läge, surhet, näringsämnen och temperatur.

Tillbakaräknad tillväxt användes också för jämförelse av abborrens storleksspecifika tillväxt mellan tre sjöar med abborre och mört och tre sjöar där det dessutom fanns pelagisk siklöja (Beier 2001). I den minsta storleksklassen var abborrens tillväxt lägre i sjöar med än i sjöar utan siklöja, men vid större storlek växte abborrarna snabbare i närvaro av siklöja. För små abborrar var siklöjan troligen en konkurrent om djurplanktonföda, medan tillväxten hos större abborrar gynnades av siklöja som ytterligare en potentiell bytesfisk. Det finns fler exempel där mängden potentiella konkurrenter hade negativ inverkan på abborrens födointag och/eller tillväxt (t.ex. Hjelm m.fl. 2000, Estlander m.fl. 2012). Låg konkurrens antogs tidigt som förklaring till hög tillväxt hos abborre i en del sura sjöar (Rask 1983, Raitaniemi m.fl. 1988).

Med data från tidsserier i samma sjö eller vattendrag kan det vara lättare att urskilja effekter av temperatur på fiskars tillväxt och rekrytering. Den positiva effekten av högre temperatur på varmvattensfiskars tillväxt framträder ofta tydligast under fiskens allra första tillväxtsäsong (Pereira m.fl. 1995). I tidsserier från våra övervakningssjöar var abborrens tillväxt under första året ofta positivt korrelerad med vattentemperaturen under maj-september (Holmgren 2012, Jeppesen m.fl. 2012). I flera av sjöarna ökade både abborrarnas tillväxt och vattentemperaturen under den studerade perioden 1993-2009. Eftersom vi inte rutinmässigt mäter tillväxtzoner på fjällen av mört och andra åldersbestämda fiskarter, så har vi tyvärr inga dataset för tillbakaräkning av första årets tillväxt. I sex engelska vattendrag fångades mört med finmaskig not i september under 1984-2008 (Nunn m.fl. 2010). Mellanårsvariationen i årsungarnas längd varierade synkroniserat mellan olika vattendrag. I ett av vattendragen gjordes elfisken under samma period som underlag till ett mått på rekrytering. Där fanns ett positivt samband mellan tillväxt och rekrytering fram till 1999, men inte 2000-2008. Under den första

perioden fanns ett starkt negativt samband mellan antal graddagar och antal dagar med extremt hög vattenföring, och då gynnades mörtens tillväxt och rekrytering under år med relativt varmare och torrare somrar. Den senare perioden var både temperaturen och mörtens tillväxt mer konstant. Vattenföring och rekrytering fluktuerade mer än tidigare, med relativt starkare respektive svagare årsklasser vart annat år.

Sammanfattningsvis verkade tillbakaräknad tillväxt under första året vara den mest lovande indikatorn för uppföljning av klimatförändring, vilket borde motivera framtida mätningar på fler arter än abborre.

5 Åldersdata och ekologisk status

Sjöar med årliga sjöprovfisken och åldersdata från minst fem år i rad inventerades först med avseende på mellanårsvariation i abundans (NPUE, antal/nät) och biomassa (BPUE, g/nät), i de totala fångsterna med bottensatta nät. Variationen uttrycktes som variationskoefficient (CV) i % av medelvärdet. Tre av 39 inventerade sjöar hade CV på minst 60 % i total NPUE och/eller BPUE. Dessa tre sjöar valdes till fallstudier, och två av de utvalda sjöarna jämfördes med en närliggande respektive en på annat sätt likartad sjö. Bedömning av ekologisk status med fiskindexet EQR8 och dess samhällsindikatorer (Tabell 4), kompletterades med undersökning av minst en åldersbaserad indikator.

Tabell 4. Beskrivning av de åtta samhällsindikatorer som ingår i fiskindexet EQR8. Koderna betecknar respektive indikators Z-värde, som används i Figur 12, 14 och 16. För indikatorer med "lg" i koden beräknas avvikelserna på \log_{10} -transformerade indikatorvärden.

Kod	Beskrivning (mätenhet)
Zniart	Antal inhemska fiskarter
ZSDn	Artdiversitet: Simpson's D (antal)
ZSDw	Artdiversitet: Simpson's D (biomassa)
ZlgWiart	Relativt antal av inhemska fiskarter (antal / bottennät)
ZlgNiind	Relativ biomassa av inhemska fiskarter (g / bottennät)
ZlgMeanW	Medelvikt i totala fångsten (g)
Zandpis	Andel potentiellt fiskätande abborrfiskar
ZlgAbCyW	Kvot abborre / karpfiskar (biomassa)

I fallstudierna undersöktes tidsserier av EQR8, tillsammans med Z-värden av de indikatorer som indexet baseras på. Z-värdena representerar standardiserade residualer, dvs. avvikelser från sjöspecifika referensvärden beroende på sjöns area, maxdjup, altitud, årsmedelvärde i lufttemperatur och position över eller under högsta kustlinjen (Holmgren m.fl. 2007).

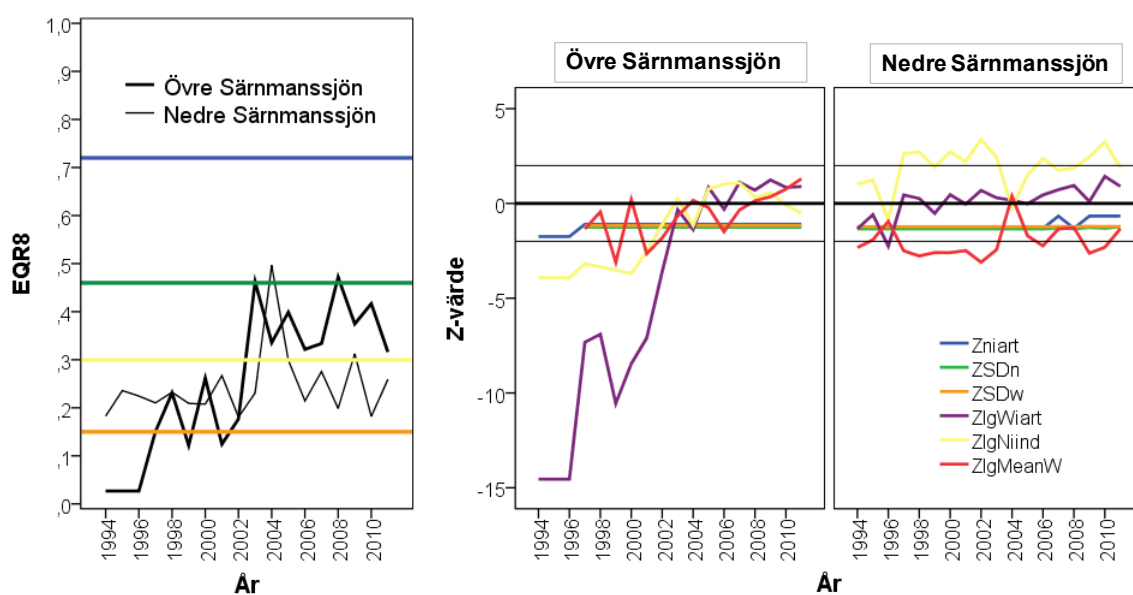
Standardiseringen innebär att referensvärdet för Z-värdet alltid är noll. Positiva eller negativa avvikelser är skalade till standardavvikelse för indikatorernas fördelning i de referenssjöar som användes vid kalibrering av modellerna. Sjöarna behandlas i var sitt stycke, i fallande ordning efter den observerade mellanårsvariationen.

5.1 Övre Särnanssjön och Nedre Särnanssjön

Övre Särnanssjön rinner till Nedre Särnanssjön. Sjöarna ligger på Fulufjäll, 952 respektive 951 m över havet. Båda sjöarna ingick tidigare i IKEU-programmet. Den övre sjön var från början en sur referens till den nedre sjön, som kalkades första gången 1972. Vid kalkningarna 2001 och 2002 fördelades kalken av misstag i båda sjöarna istället för bara i den nedre. Variationen i total NPUE och BPUE var 104 respektive 107 % mellan 18 års provfiskeri i Övre Särnanssjön 1994-2011. Röding var den enda fiskart som fångades under tidsserien. Efter några års provfiskeri med noll fångade fiskar, så dök den första rödingen upp 1997. I den regelbundet kalkade Nedre Särnanssjön fångades röding varje år, och under 2007-2011 fångades också enstaka elritsor.

Fiskindexet EQR8 låg under klassgränsen god-måttlig status under nästan hela mätserien i både Övre och Nedre Särnanssjön (Figur 12). I den nedre sjön pendlade EQR8-värdena mellan 0,2 och 0,3, med undantag av ett betydligt högre värde 2004. Tidsserien i den övre sjön kunde separeras i tre tidsperioder; 1994-1996 med EQR8-värden nära noll, 1998-2002 med EQR8 mer i nivå med värdena i den nedre sjön, och 2003-2011 då indexvärdena oftast var ännu högre. EQR8 är egentligen inte anpassat för fjällsjöar utan naturlig förekomst av varmvattensarter som abborre, mört och andra karpfiskar. Tre av åtta indikatorer kan beräknas även om ingen fisk fångas, och ytterligare tre tillkommer om det finns minst en individ av en fiskart. I båda Särnanssjöarna fick de tre diversitetsindikatorerna konstanta och negativa Z-värden under år med bara röding i fångsten. De modellerade referensvärdena är troligen överskattade, eftersom det sannolikt aldrig fanns någon fiskart utöver röding

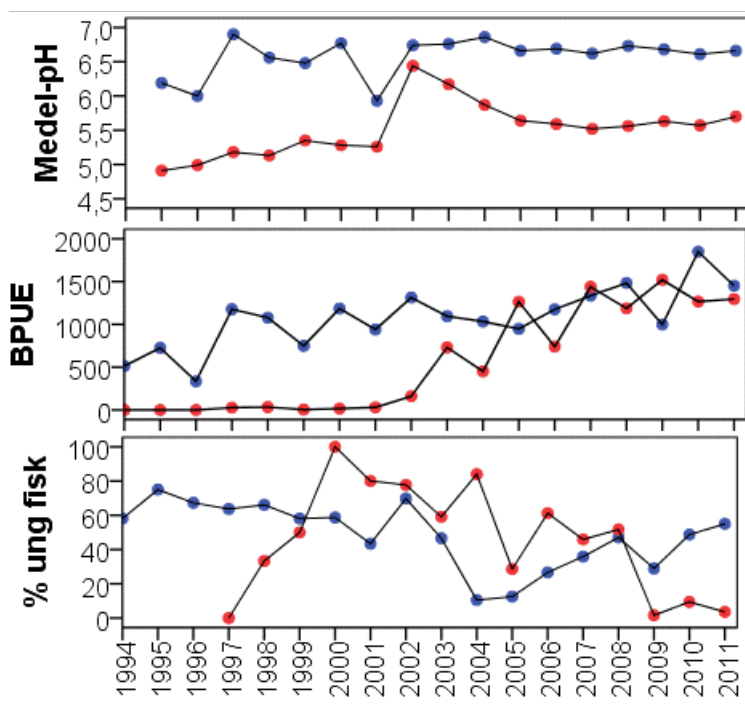
under 1900-talet (Reizenstein 2002). I den nedre sjön var den relativa biomassan nära referensvärdet. Däremot var antalet individer nästan alltid högre än förväntat, vilket sammanföll med oväntat låg medelvikt, i båda fall med Z-värden som avvek mer än 2 SD från referensvärdet. När väl rödingen hade etablerat sig i den övre sjön (2003-2011) låg Z-värdena för både biomassa, antal individer och medelvikt ofta inom ± 1 SD från referensvärdena.



Figur 12. Tidsserier 1994-2011 från Övre Särnanssjön och Nedre Särnanssjön, för fiskindexet EQR8 och Z-värden för de sex indikatorer som kan beräknas när provfiskefångsten består av bara en fiskart. Horisontella referenslinjer längs EQR8-axeln representerar klassgränserna för hög-god (blå), god-måttlig (grön), måttlig-otillfredsställande (gul), respektive otillfredsställande-dålig (orange) ekologisk status. I de två högra panelerna motsvarar den tjocka svarta referenslinjen det förväntade $Z = 0$, och tunnare svarta linjer ± 2 standardavvikelse (SD) i indikatorernas referensfördelningar.

Den viktiga frågan är om och hur någon åldersbaserad indikator kan hjälpa oss att förstå rödingens utveckling i de två angränsande sjöarna, och hur det i så fall relaterar till skillnader mellan sjöarna i försurnings- och kalkningshistoria. De senaste tio åren låg årsmedelvärdet av pH konstant över 6,5 i den kalkade Nedre Särnanssjön (Figur 13). I den övre sjön noterades en kraftig pH-ökning efter de tillfälliga kalkningarna. Efter två år med pH över 6 klingade kalkningseffekten av, och pH stabiliserades till årsmedelvärdet strax

över 5,5, och vårvärden ner mot 5,0. De enstaka rödingar som fångades 1997-2001 varierade i ålder från 2+ till 9+. Sedan ökade biomassan (BPUE, g/nät) under flera år, med en relativt hög andel ung fisk (ca 30-80% av ålder 1-3+) till och med provfisket 2009. Antingen vandrade relativt unga fiskar från den nedre till den övre sjön under flera år, eller så lyckades rödingen också reproducera sig i den övre sjön. Biomassan av röding var ungefär lika hög i båda sjöarna under 2005-2011, men andelen ung fisk var mycket låg i den övre sjön de senaste tre åren.



Figur 13. Tidsserier i Nedre Särnmanssjön (blått) och Övre Särnmanssjön (rött), av medel-pH (7-8 mätningar / år), röding-BPUE (g /nät) och % ung fisk (röding av ålder 1-3+).

Den tillfälliga kalkningen i Övre Särnmanssjön snabbade onekligen på återetableringen av röding, och nu verkar pH ha stabiliserats på en högre nivå än på 1990-talet. Vi kan dock inte utesluta att vattenkemin fortfarande kan nå kritiska nivåer för rödingens fortlevnad. I en norsk sjö var rödingens årsklasstyrka positivt korrelerad med pH på vår-försommar, då pH under åren 1968-1979 minskade från ca 4,9 till 4,7 (Hesthagen m.fl. 1995). Tidigare

studier på Fulufjäll indikerade att rödingen tolererade pH-värden på 5,0-5,5, men försvann när pH blev lägre (Lindström & Andersson 1981). Längs svenska västkusten verkade rödingens reproduktion störas vid pH mindre än 5,2 (Almer & Hansson 1980). Unga, icke könsmogna individer (10-17 cm) visade beteendestörningar vid pH 5 och lägre (Jones m.fl. 1995).

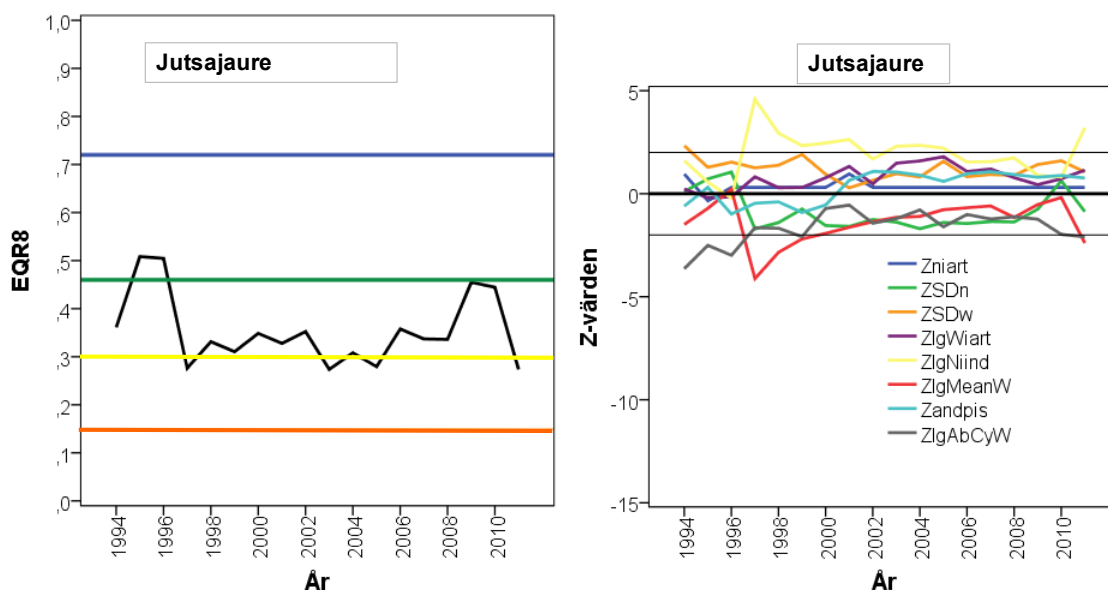
Denna fallstudie visade potentialen av andel ung fisk, som indikator på rekryteringsproblem under senare tid. För att uppskatta rekryteringen av den årsklass som eventuellt föddes det allra sista året i mätserien, skulle prover behöva tas i ytterligare tre år (se avsnitt 4.2).

5.2 Jutsajaure

Jutsajaure är en av Sötvattensprogrammets trendsjöar med årliga provfisken sedan 1994. Det är en skogssjö med 113 ha sjöarea och på 422 m över havet i Norrbottens inland. Sjöns pH var över 6 vid alla provtagningstillfällen sedan 1984. NPUE varierade med 77 % mellan 18 års provfisken 1994-2011, medan BPUE hade en betydligt lägre CV på 27 % mellan år. Abborre, mört och sik fångades varje år, trots att sjön ligger ganska perifert i nordvästra delen av utbredningsområdet för abborre och speciellt för mört (Rask m.fl. 2000). Även gädda fångades nästan varje år, och enstaka individer av harr och småspigg noterades under tidsserien.

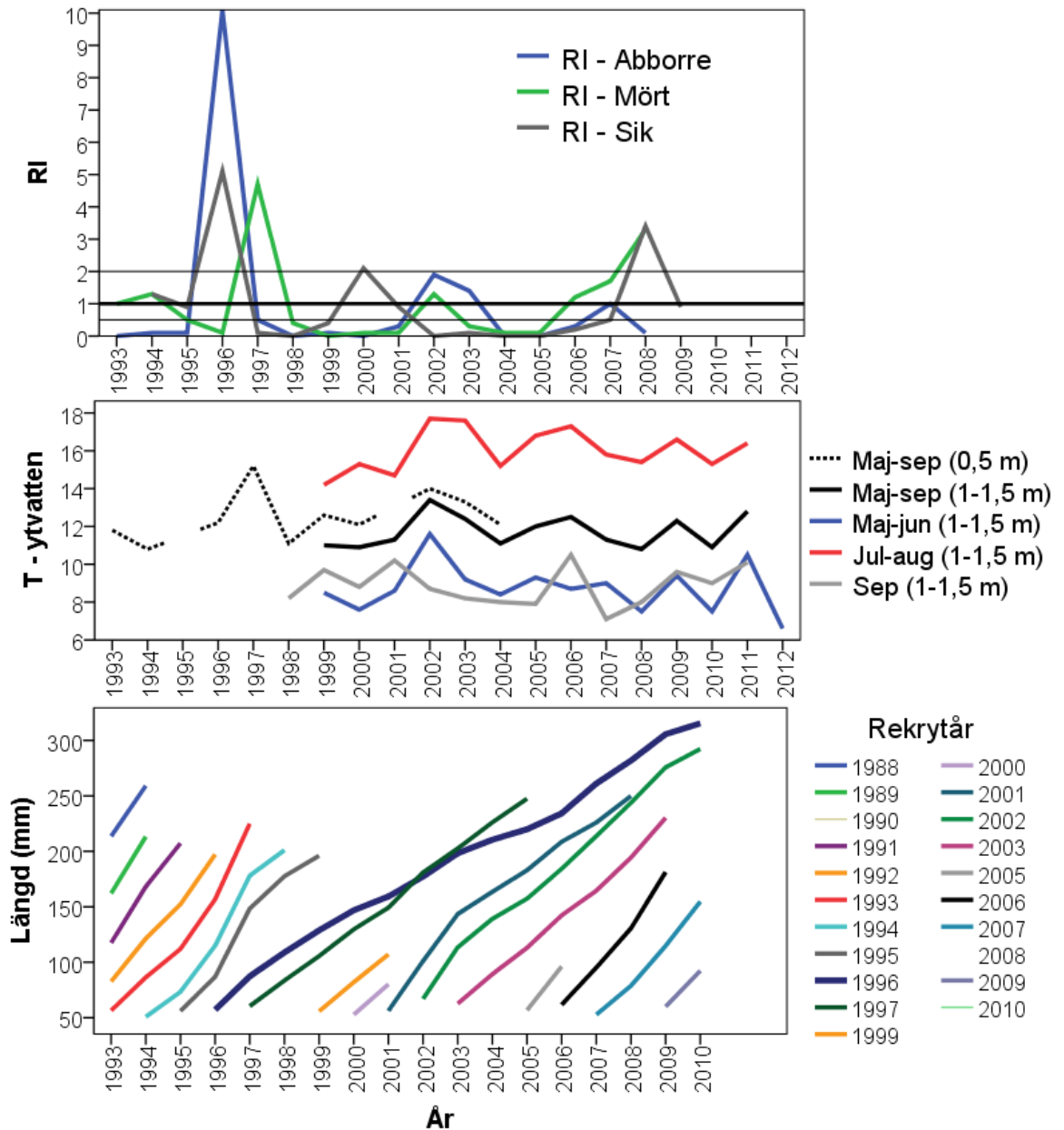
Tidsserien av EQR8 hade värden omkring god-måttlig status 1995-1996 och 2009-2010, och vid måttlig-otillfredsställande status både före och efter dessa tvåårsperioder (Figur 14). I denna sjö kunde alla åtta indikatorer beräknas för varje provfisketillfälle. De flesta indikatorer låg alltid eller oftast inom ± 2 SD från referensvärdena, och huvudsakligen inom ± 1 SD under åren med de högsta EQR8-värdena. I Jutsajaure var antalet inhemska fiskarter generellt enligt förväntan. Individtätheten var däremot ofta betydligt högre än referensvärdet. Det sammanföll ofta med förhållandevis låga värden för medelvikt, numerär diversitet och biomassekvoten mellan abborre och

karpfiskar (i detta fall mört). Exempelvis varierade kvoten mellan abborre och mört mellan 0,5 (1994) och 14 (2001), vilket alltid var lägre än det uppskattade referensvärdet på 26.



Figur 14. Tidsserier 1994-2011 från Jutsajaure, för fiskindexet EQR8 och Z-värden för de åtta indikatorerna. Horisontella referenslinjer representerar klassgränser för EQR8 respektive $Z = 0 \pm 2$ SD på samma sätt som i Figur 12.

Både abborre, mört och sik hade hög mellanårsvariation i rekrytering jämfört med andra mer sydligt belägna sjöar (Tabell 3). Rekryteringen varierade dock utan uppenbar koppling till ytvattnets temperatur (Figur 15), som alltid var lägre än i andra sjöar med årliga provfisken och förekomst av både abborre och mört (Holmgren 2009, 2012). Enligt erfarenheter från sydligare vatten behövs en temperatur på minst 10 °C för att abborre och mört ska kunna växa (Mooij m.fl. 1994). Med temperaturloggar placerade på 1-1,5 m djup i Jutsajaure uppmättes minst 10 °C under 90-111 dygn per år under åren 1999-2011. Vid god födotillgång kompenserades den korta tillväxtsäsongen nog delvis av att det var ljust dygnet runt under sommarmånaderna, vilket ger konstant möjlighet att söka och hitta föda.



Figur 15. Tidsserier från Jutsajaure av rekryteringsindex (RI) för abborre, mört och sik (överst), av olika mått på ytvattentemperatur (T, °C, mitten), och av tillbakaräknade tillväxtkurvor för olika årsklasser (=rekrytår) av abborre (nederst). På RI-axeln finns horisontella referenslinjer som i Figur 8. T-värden är antingen medelvärden vid månatlig vattenprovtagning på 0,5 m djup i maj-september, eller medelvärden av dygnsmedelvärden från loggar placerade på 1-1,5 m djup. Medelvärden av tillbakaräknad längd visas upp till den ålder det finns värden från minst fem individer.

Populationer som lever i den nordliga utkanten av sitt utbredningsområde kan möjligen ha speciella anpassningar för att tillväxa effektivt på kort tid

(Conover 1990). Under 1997 verkade den relativt varma tillväxtsåsongen gynna tillväxten hos de ganska fåtaliga abborrar som var inne på sina 3-5-e tillväxtsåsonger (Figur 15). Åldrarna 0+ och 1+ växte mer medelmåttigt under 1997. Dessa mycket mer talrika årsklasser från 1996 och 1997 växte sedan långsammare än tidigare årsklasser under flera år, sannolikt beroende på hög konkurrens från varandra.

Liksom för sjöarna på Fulufjäll finns det skäl att misstänka att de modellerade referensvärdena för Jutsajaure inte är optimalt anpassade. De flesta sjöar som användes för att kalibrera modellerna låg på sydligare breddgrader (Holmgren m.fl. 2007), med längre tillväxtsåsonger för abborre, mört och andra varmvattensarter.

I Torne älvs avrinningsområde gav de svenska bedömningsgrunderna oftast lägre ekologisk status än de finska bedömningsgrunderna (Sairanen m.fl. 2008), och den finska metoden var mer harmoniserad med bedömningar utifrån växtplankton och makrofyter. Den höga mellanårsvariationen i rekrytering av de tre vanligaste fiskarterna i Jutsajaure ledde också till hög variation mellan år i flera andra av samhällsindikatorerna i bedömningsgrunderna, jämfört med andra referenssjöar i miljöövervakningen (Holmgren 2007). Det innebär möjligen att inte bara de modellerade referensvärdena kan vara tveksamma, utan kanske också de standardavvikelser som används för transformering av indikatorer till Z-värden och P-värden.

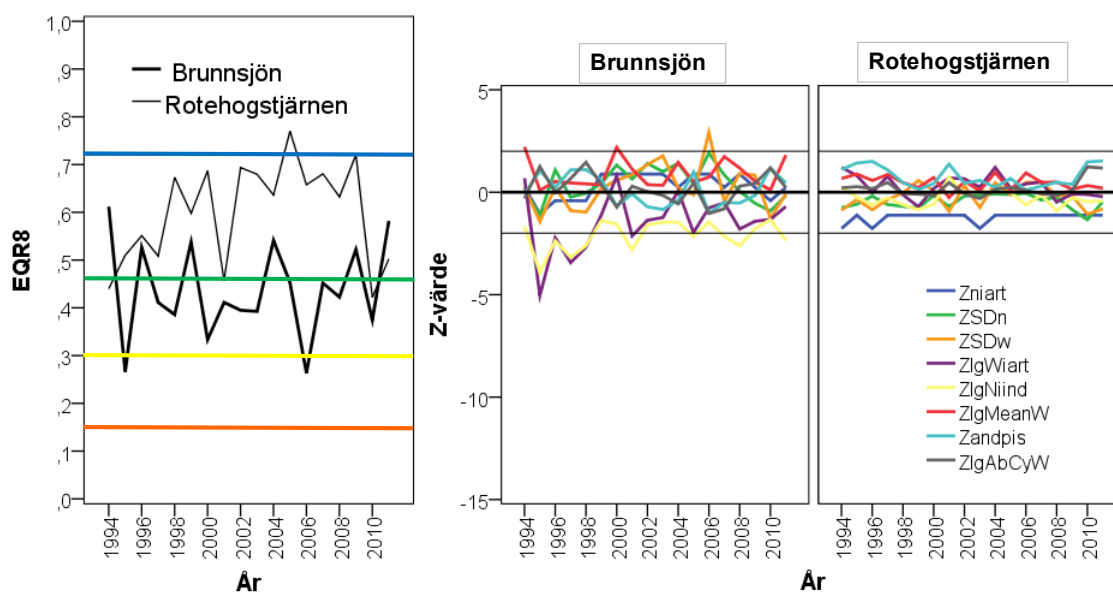
I denna fallstudie kunde rekryteringsindex och tillbakaräknade tillväxtkurvor förklara en del av dynamiken bakom den stora variationen i provfiskefångster. Bedömningsgrunderna behöver troligen modifieras för sjöar i utkanten av utbredningsområdet för abborre och mört, men vi måste också räkna med hög naturlig variation mellan år i fiskindexet EQR8 och dess indikatorer.

5.3 Brunnsjön och Rotehogstjärnen

Brunnsjön ligger i Kalmar län. Det är den till ytan minsta (10 ha) av Sötvattensprogrammets trendsjöar med årligt provfiske sedan 1994. Det är också den mest humösa sjön, med årsmedelvärde i TOC på ca 20 mg/l, färgtal över 200 mg Pt/l och pH på ca 5,5. BPUE varierade mer mellan år än NPUE, med CV på 60 % respektive 38 % under 1994-2011. Abborre och mört fångades varje år. De flesta år fångades även sarv, braxen och gädda. Tidsserier från Brunnsjön redovisas lämpligen tillsammans med data från Rotehogstjärnen i Västra Götalands län. Rotehogstjärnen är också en liten (16 ha), sur (pH ca 5,5) och relativt humös sjö (TOC ca 12 mg/l) i den mest försurningsdrabbade sydvästra delen av landet. NPUE och BPUE varierade dock betydligt mindre mellan år (CV = 26 respektive 25 %) jämfört med i Brunnsjön. Även i Rotehogstjärnen fångades abborre och mört varje år, och de flesta år också gädda.

I Brunnsjön varierade indexet EQR8 ganska mycket från år till år (Figur 16), motsvarade allt från två år med otillfredsställande status till sex år med god ekologisk status. Antalet individer var alltid, och biomassan var oftast, mer än 1 SD lägre än referensvärdet. Låga värden i dessa indikatorer är en typisk respons i andra sura sjöar (Holmgren m.fl. 2007). Vid den första bottennoteringen 1995 bestod fångsten av extremt få fiskar med låg biomassa. En andra bottennotering kom 2006, då de största avvikelserna från referensvärden istället låg i höga värden i två diversitetsindex. Rotehogstjärnen hade ofta EQR8 nära gränsen till hög ekologisk status. Antalet arter låg konstant under referensvärdet, med lägre värden de år ingen gädda fångades. Alla andra indikatorer låg med få undantag väl samlade omkring sina referensvärden, och de varierade följaktligen också relativt lite mellan år. Både Brunnsjön och Rotehogstjärnen provfiskas med en standardinsats på vardera åtta Nordiska nät per år. De totala fångsterna låg på 19-106 fiskar per år i Brunnsjön (medelvärde 72), jämfört med 129-335 fiskar i Rotehogstjärnen

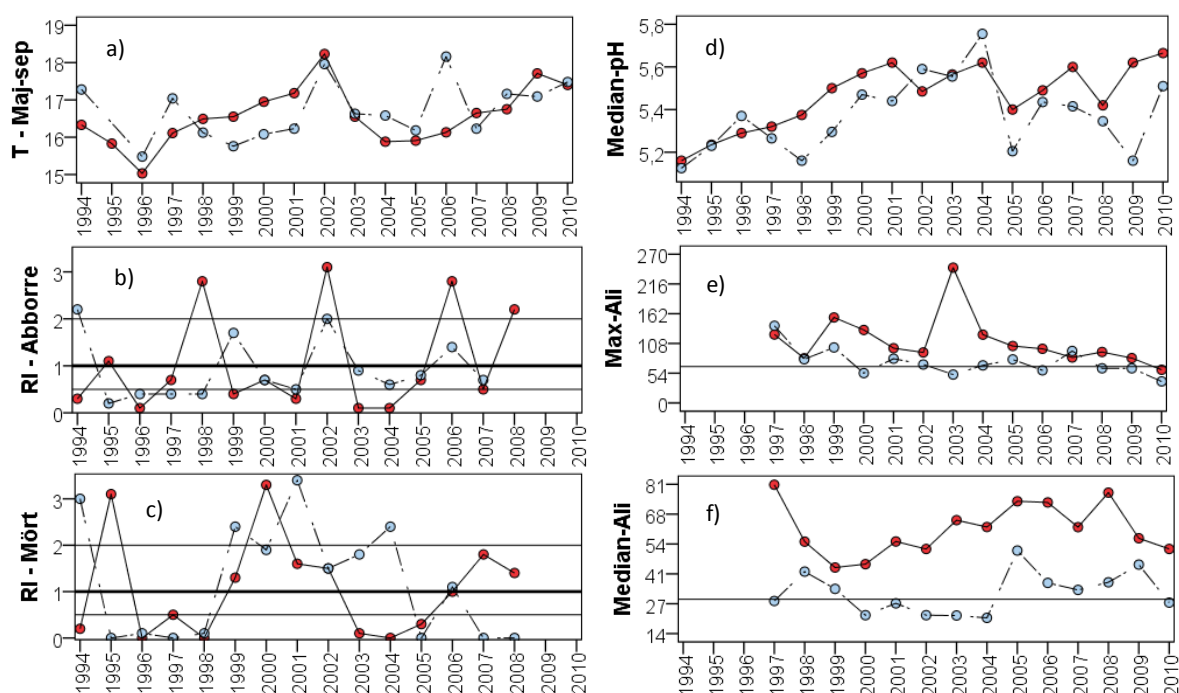
(medelvärde 193). Den låga tätheten av fisk i Brunnsjön gör att en slumpmässig fångst eller avsaknad av enstaka stora individer av braxen och/eller gädda får orimligt stor inverkan på flera av indikatorernas variation mellan år.



Figur 16. Tidsserier 1994-2011 från Brunnsjön och Rotehogstjärnen, för fiskindexet EQR8 och Z-värden för de åtta indikatorerna. Horisontella referenslinjer representerar klassgränser för EQR8 respektive $Z = 0 \pm 2$ SD på samma sätt som i Figur 12.

Rekryteringsindex för abborre och mört fluktuerade utan trend i båda sjöarna (Figur 17). Abborrens rekrytering fluktuerade mer mellan år i Brunnsjön än i Rotehogstjärnen, med CV på 108 respektive 82 %. Rekryteringen av mört hade istället högre CV i Rotehogstjärnen (124 %) än i Brunnsjön (112 %). Under 1994-2010 tenderade både ytvattentemperaturen i maj-september och medianvärdet av pH att öka i båda sjöar. Trenderna var dock bara signifikanta i Brunnsjön ($N = 17$ år, Kendall's tau = 0,421 respektive 0,613, $P = 0,019$ respektive 0,001). Från och med 1997 kunde vi modellera halten av oorganiskt aluminium (Ali) för varje provtagningstillfälle (se Sjöstedt m.fl. 2010, Holmgren 2011). Maxvärdet av Ali minskade under 14 år i båda sjöarna

(Kendall's tau = -0,451 och P = 0,025 i Brunnsjön, tau = -0,407 och P = 0,043 i Rotehogstjärnen), medan medianvärdet av Ali varierade utan signifikant trend. I Rotehogstjärnen noterades däremot ett negativt samband mellan mörtens rekrytering och median-Ali (N = 12 år, Kendall's tau = -0,465 och P = 0,042).



Figur 17. Tidsserier 1994-2010 från Brunnsjön (röda symboler) och Rotehogstjärnen (blåa symboler), för a) medeltemperatur (°C) i maj-september på 1-1,5 m djup, b) rekryteringsindex (RI) för abborre, c) RI för mört, d) median av pH, e) max av modellerat oorganiskt aluminium (Ali, µg/l), och f) median av Ali. På RI-axlarna i b) och c) finns horisontella referenslinjer som i Figur 8. De horisontella referensvärdena i e) och f) är uppskattade kritiska värden (enligt Holmgren, 2011) för att påträffa små mörtar (< 10 cm lång) vid standardiserat provfiske med Nordiska nät.

Mörten är mer känslig än abborre för surt vatten och höga halter av aluminium (Milbrink & Johansson 1975, Rask m.fl. 1995, Poleo m.fl. 1997). Mört förekom i 50 svenska sjöar med observerat min-pH < 6 (Holmgren 2011). Tidseriesjöarna Brunnsjön och Rotehogstjärnen avvek extremt från andra svagt sura sjöar. De var nämligen de enda sjöarna med förekomst av små mörtar vid median-pH lägre än 5,6. Via logistiska regressioner uppskattades följande kritiska värden för 50 % sannolikhet att hitta små mörtar (< 10 cm

längd); min-pH 5,2, median-pH 5,7, max-Ali 66 µg/l och median-Ali 29 µg/l. Under 1994-2010 låg median-pH i princip alltid under det kritiska värdet, och i Brunnsjön låg även max- och median-Ali konstant över gränserna (Figur 17).

Både Brunnsjön och Rotehogstjärnen tillhör de mest humösa sjöarna i miljöövervakningen. Lokalbefolkningen ifrågasatte bedömningen av hög-god status i Rotehogstjärnen (Valinia m.fl 2012). Deras intryck av försämrad status förknippades med minskat siktdjup. Miljöövervakningsdata sedan början av 1980-talet visade en gradvis ökning av både pH och totalt organiskt kol (TOC), parallellt med minskningar av siktdjup och sulfathalt. Rekonstruktion via sedimentproppar (Nära Infraröd Spektroskopi, NIRS) antydde snarare en mer långsiktig minskning av TOC-halten till en miniminivå mellan 1900 och 1950. Valinia m.fl. (2012) påtalade därför ett mer generellt problem, med såväl identifiering av ett idealiserat referenstillstånd som bedömning av avvikelser från detsamma.

Åldersanalyser visade att mörtens rekrytering i Rotehogstjärnen skedde under år då median-Ali var lägre än det uppskattade kritiska värdet. Lyckad mörtrekrytering sex år i rad gav också en rimlig förklaring till höga värden på fiskindexet EQR8 under 1999-2008. Däremot förblev mörtens förekomst och sporadiska rekrytering i Brunnsjön delvis en gåta. Den låga totala tätheten av fisk i Brunnsjön jämfört med Rotehogstjärnen avspeglas också i låg abundans av unga fiskar, inklusive de unga fiskar som rekryteringsindexen grundades på. Det bidrar sannolikt till svårigheten att se samband mellan mörtrekryteringen och vattenkemins variation mellan år, likväl som till stor slumpmässig variation mellan år i EQR8 och dess indikatorer.

Fallstudien av de små, humösa och sura sjöarna illustrerade betydelsen av åldersanalyser, speciellt för att kunna relatera rekryteringen av den mest surhets känsliga mört till variationen i vattenkvalitet mellan år.

5.4 Sammanfattande slutsatser och förslag

De tre fallstudierna kompletterade mer övergripande erfarenheter från avsnitt 4. De visade hur indikatorer på åldersstruktur och rekrytering kan öka förståelsen för varför enklare samhällsindikatorer fluktuerar eller gradvis förändras med tiden, ibland med tydlig koppling till variation i fiskens abiotiska miljö. En fördel med andel ung fisk är att indikatorn kan beräknas för varje enskilt provfisketillfälle, inklusive det sista året i en tidsserie. Rekryteringsindex lämpar sig ibland bättre för årliga data i längre tidsserier, speciellt för att söka förklaringar till varför rekryteringen av specifika årsklasser var ovanligt höga eller låga. Dessa två indikatorer är relaterade, genom att fiskpopulationer med hög mellanårsvariation i rekrytering också får hög variation i andel ung fisk.

Fallstudierna illustrerade också några svagheter med de befintliga bedömningsgrunderna, som baseras på generaliserade modeller för hur de enkla samhällsindikatorerna i genomsnitt varierar med sjöns storlek och geografiska läge. Ju mer historisk kunskap som finns om fiskarterna i en given sjö, och ju längre tidsserier av standardiserad övervakning, på desto bättre grund kan vi ifrågasätta en del av de referensvärden som uppskattas via de multipla regressionsmodellerna. Sådan kompletterande information behövs vid expertbedömning, för att motivera att en strikt användning av fiskindexet EQR8 verkar ge en orimlig bedömning av fiskfaunans ekologiska status.

Fiskars tillväxt begränsas ofta av konkurrens både inom och mellan arter, vilket gör det svårt att förutse generella tillväxtförändringar som direkta effekter av miljöförändringar. Tillbakaräknad tillväxt under första levnadsåret är dock en lovande indikator för uppföljning av klimatförändring.

Oavsett vilka indikatorer som används, så är det ofta en fördel att använda flera enskilda indikatorer för tolkning av tillstånd och trender. Enklare samhällsindikatorer kan exempelvis indikera ”normal” abundans men avvikande biomassa eller tvärtom. Åldersanalyser kan ytterligare indikera om avvikelsen beror på extremt låg eller hög rekrytering, tillväxt eller mortalitet

hos någon dominerande fiskart. Fiskens medelålder ingick tillsammans med konditionsfaktor (förhållande mellan vikt och längd) och fekunditet (antal ägg) i ett förslag till bedömning av fiskars hälsotillstånd (Munkittrick & Dixon 1989). Beroende på vilken eller vilka av de tre indikatorerna som ökade eller minskade, så kunde den kombinerade förändringen spåras till ändringar i fisketryck, rekrytering, födobegränsning, habitatkvalitet eller mer än en störning. Författarna hävdade att miljöeffekter kunde identifieras med denna typ av enkel information som ingick i pågående övervakningsprogram. För de flesta nätprovfisken i svenska sjöar saknas dock underlag för beräkning av både medelålder, konditionsfaktor och fekunditet.

Föreliggande rapport kan förhoppningsvis stimulera insamling och leverans till datavärd, av åldersdata från fler sjöar med standardiserade provfisken. Därmed ökar möjligheten att inkludera åldersbaserade indikatorer i framtida bedömningsgrunder. Ett bredare dataunderlag kan definitivt ge en säkrare bild av den naturliga variationen i andelen ung fisk av vanliga fiskarter i sjöar av olika karaktär.

6 Erkännande

Rapporten togs fram via ett uppdrag från Havs- och Vattenmyndigheten (Överenskommelse 2-2012-7, Diarienummer 2690-12). Beräkning av åldersbaserade indikatorer utfördes delvis inom ramen för långsiktiga miljöövervakningsuppdrag inom Sötvattensprogrammet och IKEU. Den slutliga revisionen utfördes delvis inom forskningsprogrammet WATERS, som finansieras av Naturvårdsverket. Data hämtades från datavärdarna på SLU (<http://www.slu.se/sv/miljoanalys/statistik-och-miljodata/datavardskap/>), inom Institutionen för vatten och miljö (vattenkemi) respektive Institutionen för akvatiska resurser (fisk). Ett stort tack till all fältpersonal som under många år har samlat in alla provfiskedata och åldersprover, och inte minst till gruppen av åldersläsare (Bilaga 1) som hjälptes åt att analysera alla prover. Anders Kinnerbäck, Birgitta Ekstrand-Söör, Björn Ardestam, Eva Bergstrand, Magnus Kokkin, Maja Reizenstein, Olof Filipsson, Tanja Martins och Ulrika Beier hjälpte till med att förbättra tidigare manuskript. Den slutliga rapporten förbättrades ytterligare tack vare bra synpunkter från granskarna Magnus Appelberg och Erik Petersson.

7 Referenser

- Aas, P. 1972. Age determination and year-class fluctuations of cisco, *Coregonus albula* L., in the Mjøsa hydroelectric reservoir, Norway. Report of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm 52: 5-22.
- Alm, G. 1959. Connection between maturity, size and age in fishes. Reports from the Institute of Freshwater Research, Drottningholm 40: 1-145.
- Almer, B. & M. Hansson. 1980. Förurningseffekter i Västkustsjöar. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm, Nr , 43 sidor.
- Appelberg, M. 1995. Liming strategies and effects: the Lake Gyslättsjön case study. In: Henrikson, L. & Y.W. Brodin (eds.). Liming of acidified surface waters. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp. 353-361.
- Appelberg, M. 2000. Swedish standard methods for sampling freshwater fish with multi-mesh gillnets. Fiskeriverket Informerar 2001:1, 27 sidor.
- Appelberg, M., H.-M. Berger, T. Hesthagen, E. Kleiven, M. Kurkilahti, J. Raitaniemi & M. Rask. 1995. Development and intercalibration of methods in Nordic freshwater fish monitoring. Water, Air and Soil Pollution 85: 401-406.
- Appelberg, M., N. Formigo, A.J. Geffen, C. Hammer, W. McCurdy, J. Modin, E. Moksness, H. Mosegaard, B. Morales-Nin, H. Troadec & P. Wright. 2005. A cooperative effort to exchange age reading experience and protocols between European fish institutes. Fisheries Research 76: 167-173.
- Argillier, C., S. Caussé, M. Gevrey, S. Pédrón, J. De Bortoli, S. Brucet, M. Emmrich, E. Jeppesen, T. Lauridsen, T. Mehner, M. Olin, M. Rask, P. Volta, I.J. Winfield, F. Kelly, T. Krause, A. Palm & K. Holmgren. 2012. Development of a fish-based index to assess the eutrophication status of European lakes. Hydrobiologia DOI 10.1007/s10750-012-1282-y.
- Arlinghaus, R., T. Mehner & I.G. Cowx. 2002. Reconciling traditional inland fisheries management and sustainability in industrialized countries, with emphasis on Europe. Fish and Fisheries 3: 261-316.
- Atkinson, D. & R.M. Sibly. 1997. Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. Trends in Ecology and Evolution 12: 235-239.

Auvinen, H. 1987. Growth, mortality and management of whitefish (*Coregonus lavaretus* L. s.l.), vendace (*Coregonus albula* L.), roach (*Rutilus rutilus* L.) and perch (*Perca fluviatilis* L.) in Lake Pyhäjärvi (Karelia). Finnish Fisheries Research 8: 38-47.

Auvinen, H. 1995. Intra- and interspecific factors in the dynamics of vendace (*Coregonus albula* (L.)) populations. Finnish Fisheries Research. 15: 87-96.

Barlaup, B.T., Å. Åtland, G.G. Raddum & E. Kleiven. 1989. Improved growth in stunted brown trout (*Salmo trutta* L.) after reliming of Lake Hovvatn, southern Norway. Water, Air and Soil Pollution 47: 139-151.

Beamish, R.J. & G.A. McFarlane. 1983. The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. Transactions of the American Fisheries Society 112: 735-743.

Beier, U. 2001. Habitat distribution and size structure in freshwater fish communities: effects of vendace on interactions between perch and roach. Journal of Fish Biology 59: 1437-1454.

Beverton, R.J.H. 1992. Patterns of reproductive strategy parameters in some marine teleost fishes. Journal of Fish Biology 41 (Supplement B): 137-160.

Beverton, R.J.H. & S.J. Holt. 1959. A review of the lifespans and mortality rates of fish in nature, and their relation to growth and other physiological characteristics. p. 142-180. In G.E.W. Wolstenholme and M. O'Connor (eds.) CIBA Foundation colloquia on ageing: the lifespan of animals. volume 5. J & A Churchill Ltd, London.

Blanck, A. & N. Lamouroux. 2007. Large-scale intraspecific variation in life-history traits of European freshwater fish. Journal of Biogeography 34: 862-875.

Brett, J.R. 1979. Environmental factors and growth In: Hoar, W.S., D.J. Randall & J.R. Brett (Eds.). Fish Physiology, Vol. VIII. Academic Press, New York, pp. 677-743.

Bruce, W.J. 1995. Some aspects of the biology of landlocked smelt, *Osmerus eperlanus mordax* (Mitchill) 1815, in selected Avalon Peninsula lakes. Department of the Environment, Fisheries and Marine Service, Newfoundland region, Technical Report Series No. New/1-75-2, 107 p.

Cavalli, L., N. Pech, L. Tron & R. Chappaz. 2002. Growth patterns of Arctic charr in five high altitude lakes in a French Alpine massif. Journal of Fish Biology 60: 453-465.

- CEN. 2005. Water quality – sampling of fish with multi-mesh gillnets. EN 14757: 2005, 27 p.
- Conover, D.O. 1990. The relation between capacity for growth and length of growing season: evidence for and implications of countergradient variation. *Transactions of the American Fisheries Society* 119: 416-430.
- Czerniejewski, P. & A. Rybczyk. 2008. Variations in age and length growth rates of vendace, *Coregonus albula* (L.), from selected lakes in western Pomerania. *Archives of Polish Fisheries* 16: 63-74.
- Easey, M.W. 2003. Standard operating procedure. Training in age determination. Version 1.1, 1 May 2003. The Centre for Environment, Fisheries & Aquatic Sciences (CEFAS), Lowestoft, Suffolk, England, 14 p.
- Easey, M.W. & R.S. Millner. 2008. Improved methods for the preparation of fish otoliths for age determination. Science Series Technical Report, Cefas Lowestoft 143, 12 pp.
- Economo, E.P., A.J. Kerkoff & B.J. Enquist. 2005. Allometric growth, life-history invariants and population energetics. *Ecology Letters* 8: 353-360.
- Elliott, J.M., M.A. Hurley & R.J. Fryer. 1995. A new improved growth model for brown trout, *Salmo trutta*. *Functional Ecology* 9: 290-298.
- Eltink, A.T.G.W., A.W. Newton, C. Morgado, M.T.G. Santamaria & J. Modin. 2000. Guidelines and tools for age reading. (PDF document version 1.0 October 2000) Internet: <http://www.efan.no>
- Emmrich, M., S. Brucet, I.J. Winfield, E. Jeppesen, T.L. Lauridsen, P. Volta, C. Argillier, S. Pedron, K. Holmgren, T. Hesthagen, D. Ritterbusch & T. Mehner. 2011. WISER Deliverable 3.4-2.: Changes in size structure of fish in European lakes along eutrophication and hydromorphological pressure gradients. Published at <http://www.wiser.eu/download/D3.4-2.pdf>.
- Europeiska Gemenskaperna. 2000. Europaparlamentets och rådets direktiv 2000/60/EG av den 23 oktober 2000 om upprättande av en ram för gemenskapens åtgärder på vattenpolitikens område. Europeiska gemenskapernas officiella tidning. L 327/1, 72 sidor.
- Filipson, O. 1967. Åldersbestämning av röding med hjälp av otoliter. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (1967) 5: 1-10.
- Francis, R.I.C.C. 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. *Journal of Fish Biology* 36: 883-902.

- Froese, R. and D. Pauly (Editors). 2012. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (06/2012).
- Gregersen, F., L.A. Vøllestad, K. Østbye, P. Aas & O. Hegge. 2011. Temperature and food-level effects on reproductive investment and egg mass in vendace, *Coregonus albula*. *Fisheries Management and Ecology* 18: 263-269.
- Haddon, M. 2001. Modelling and quantitative methods in fisheries. Revised printing. Chapman & Hall/CRC. 406 p.
- Hamrin, S.F. & L. Persson. 1986. Asymmetric competition between age classes as a factor causing population oscillations in an obligate planktivorous fish species. *Oikos* 47: 223-232.
- Hansson, S. 1985. Local growth differences in perch (*Perca fluviatilis* L.) in a Baltic archipelago. *Hydrobiologia* 121: 3-10.
- Hesthagen, T., K. Hindar, B. Jonsson, J.-O. Ousdal & H. Holthe. 1995. Effects of acidification on normal and dwarf Arctic charr *Salvelinu alpinus* (L.) in a Norwegian lake. *Biological Conservation* 74: 115-123.
- Hjelm, J., L. Persson & B. Christensen. 2000. Growth, morphological variation and ontogenetic niche shifts in perch (*Perca fluviatilis*) in relation to resource availability. *Oecologia* 122:190-199.
- Hofstede, A.E. 1974. Studies on growth, ageing and back-calculation of roach *Rutilus rutilus* (L.), and dace *Leuciscus leuciscus* (L.). pp. 137-147 in: Bagenal, T.B. (editor). Ageing of Fish. Proceedings of an International symposium. Unwin Brothers Limited, The Gresham Press, Old Woking, Surrey, England.
- Holmgren, K. 2001. Variation i rekrytering av abborre och mört i kalkade, sura och neutrala sjöar sedan 1980-talet. *Vann* 36(4B): 433-440.
- Holmgren, K. 2002. Erfarenheter av temperaturloggar i sjöar inom Integrerad KalkningsEffekt-Uppföljning och nationell miljöövervakning. SLU, Institutionen för Miljöanalys, Rapport 2002:19, 24 sidor.
- Holmgren, K. 2003a. Sjöprovfisket i Tuottarjaure och Apmeljaure. Sid. 34-42 I: Wilander, A. (redaktör). Skyddad natur. En undersökning av två sjöar och deras utloppsbäckar i Padjelanta 2002. SLU, Institutionen för Miljöanalys, Rapport 2003: 11.
- Holmgren, K. 2003b. Är små svenska sjöar påverkade av fiske? - Exempel från Integrerad KalkningsEffektUppföljning (IKEU) och nationell miljöövervakning. *Fiskeriverket Informerar* 2003:8, 28 s.

- Holmgren, K. 2003c. Omitted spawning in compensatory-growing perch. *Journal of Fish Biology* 62: 918-927.
- Holmgren, K. 2007. Fiskfaunans variation inom och mellan sjöar av olika karaktär. *Fiskeriverket Informerar* 2007: 1, 44 sidor.
- Holmgren, K. 2009. 2A:5. Trender i IKEU-sjöarnas fiskfauna och jämförelser med okalkade referenssjöar. Sid. 215-238 i: Munte, J. & A. Jöborn (redaktörer). *Utvärdering av IKEU 1990-2006. Syntes och förslag. Naturvårdsverket Rapport 6302.*
- Holmgren, K. 2011. Effekter av oorganiskt aluminium på mört i sjöar. ”Slutrapport” av ett Fokusprojekt inom IKEU (F5-11: Utvärdering av effekter av oorganiskt aluminium på fisk i sjöar), utfört på uppdrag av Naturvårdsverket och Havs- och Vattenmyndigheten (Ärendenr. NV-05015-11). PM 2011-12-30, 15 sidor.
- Holmgren, K. 2012. Increasing first year growth of perch in Swedish forest lakes. Pp. 75-77 In: Schmidt-Kloiber, A., A. Hartmann, J. Strackbein, C. Feld & D. Hering (editors). *Current questions in water management. Book of Abstracts to the WISER final conference, Tallin, Estonia, 25-26 January 2012.*
- Holmgren, K. & M. Appelberg. 2001. Effects of environmental factors on size-related growth efficiency of perch, *Perca fluviatilis*. *Ecology of Freshwater Fish* 10:247-256.
- Holmgren, K. & I. Buffam. 2005. Critical values of different acidity indices – as evaluated by fish communities of Swedish lakes. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 29: 654-660.
- Holmgren, K. & J. Fölster. 2006. Trender i fisksamhällen i försurade sjöar i relation till kemisk återhämtning. Del i slutrapportering av ”Trender i fiskförekomst i okalkade vatten i relation till kemisk återhämtning”, Överenskommelse enligt Naturvårdsverkets diarienummer 235-4684-06 Nv. Skickat till Naturvårdsverket 2006-10-24, 16 sidor.
- Holmgren, K. & J. Fölster. 2010. Biologisk och vattenkemisk variation i kalkningsverksamhetens målsjöar - ett förbättrat underlag för bedömning av IKEUsjöarnas representativitet. SLU, Institutionen för vatten och miljö. Rapport 2010:11, 27 sidor.
- Holmgren, K., A. Kinnerbäck, M. Olin, T. Hesthagen, F. Kelly, M. Rask & R. Saksgård. 2010. Intercalibration of fish assessments of ecological status in Northern lakes - results from a pilot study. (In English with Swedish summary). *Fiskeriverket Informerar* 2010: 1, 37 p.

Holmgren, K., A. Kinnerbäck, S. Pakkasmaa, B. Bergquist & U. Beier. 2007. Bedömningsgrunder för fiskfaunans status i sjöar – utveckling och tillämpning av EQR8. Fiskeriverket Informerar 2007: 3, 54 sidor.

Horppila, J. & K. Nyberg. 1999. The validity of different methods in the backcalculation of the lengths of roach - a comparison between scales and cleithra. *Journal of Fish Biology* 54: 489-498.

Horppila, J., K. Nyberg, H. Peltonen & T. Turunen. 1996. Effects of five years of intensive trawling on a previously unexploited smelt stock. *Journal of Fish Biology* 49: 329-340.

Houde, E.D. 1994. Differences between marine and freshwater fish larvae: implications for recruitment. *ICES Journal of Marine Sciences* 51: 91-97.

Houde, E.D. 2008. Emerging from Hjort's shadow. *Journal of the Northwest Atlantic Fisheries Science* 41: 53-70.

Huusko, A. & P. Hyvärinen. 2005. A high harvest rate induces a tendency to generation cycling in a freshwater fish population. *Journal of Animal Ecology* 74: 525-531.

Jackson, J.R. 2007. Earliest references to age determination of fishes and their early application to the study of fisheries. *Fisheries* 32: 321-328.

Jellyman, D.J. 1980. Age, growth, and reproduction of perch, *Perca fluviatilis* L., in Lake Pounui. *New Zealand Journal of Marine & Freshwater Research* 14: 391-400.

Jensen, A.L. 1996. Beverton and Holt life history invariants result from optimal trade-off of reproduction and survival. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 820-822.

Jeppesen, E., M. Meerhoff, K. Holmgren, I. Gonzalez-Bergonzoni, F. Teixeira-de Mello, S. Declerk, L. DeMeester, M. Søndergaard, T.L. Lauridsen, R. Bjerring, J.M. Conde-Porcuna, N. Mazzeo, C. Iglesias, M. Reizenstein, H. Malmquist, Z. Liu, D. Balayla & X. Lazzaro. 2010. Impacts of global warming on fish community structure and dynamics, and potential ecosystem effects. *Hydrobiologia* 646: 73-90.

Jeppesen, E., T. Mehner, I.J. Winfield, K. Kangur, J. Sarvala, D. Gerdeaux, M. Rask, H.J. Malmquist, K. Holmgren, P. Volta, S. Romo, R. Eckmann, A. Sandström, S. Blanco, A. Kangur, H. Ragnarsson-Stabo, M. Tarvainen, A.-M. Ventelä, M. Søndergaard, T.L. Lauridsen & M. Meerhoff. 2012. Impacts of climate warming on the long-term dynamics of key fish species in 24 European lakes. *Hydrobiologia* 694: 1-39.

- Jones, K.A., T.J. Hara & E. Scherer. 1985. Behavioral modifications in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) chronically exposed to sublethal pH. *Physiological Zoology* 58: 400-412.
- Jonsson, B. 1976. Comparison of scales and otoliths for age determination in brown trout, *Salmo trutta* L. *Norwegian Journal of Zoology* 24: 295-301.
- Jonsson, B. 1985. Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *Transactions of the American Fisheries Society* 114: 182-194.
- Kahilainen, K., H. Lehtonen & K. Könönen. 2003. Consequence of habitat segregation to growth rate of two sparsely rakered whitefish forms (*Coregonus lavaretus* (L.)) in a subarctic lake. *Ecology of Freshwater Fish* 12: 275-285.
- Kempe, O. 1962. The growth of the roach (*Leuciscus rutilus* L.) in some Swedish lakes. Report of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm 44: 42-104.
- Kinnerbäck, A. 2001. Standardiserad metodik för provfiske i sjöar. *Fiskeriverket Informerar* 2001:2, 33 s.
- Klumb, R.A., M.A. Bozek & R.V. Frie. 2001. Validation of three back-calculation models by using multiple oxytetracycline marks formed in the otoliths and scales of bluegill x green sunfish hybrids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 352-364.
- Krause, T. & A. Palm. 2008. Dynamics of smelt (*Osmerus eperlanus*) numbers in Lake Peipsi over a decade. *Estonian Journal of Ecology* 57: 111-118.
- Kristoffersen, K. & A. Klemetsen. 1991. Age determination of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from surface and cross section of otoliths related to otolith growth. *Nordic Journal of Freshwater Research* 66: 98-107.
- Kurkilahti, M. 1999. Nordic multimesh gillnet – robust gear for sampling fish populations. Academic Dissertation. University of Turku, Finland.
- Kålås, S. 1995. The ecology of ruffe, *Gymnocephalus cernuus* (Pisces: Percidae) introduced to Mildevatn, western Norway. *Environmental Biology of Fishes* 42: 219-232.
- Le Cren, E.D. 1947. The determination of the age and growth of the perch (*Perca fluviatilis*) from the opercular bone. *Journal of Animal Ecology* 16: 188-204.

- Lehtonen, H. & E. Niemelä. 1998. Growth and population structure of whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in mountain lakes of northern Finland. *Archives of Hydrobiology Special Issues Advances in Limnology* 50: 81-95.
- Lindström, T. & G. Andersson. 1981. Population ecology of salmonid populations on the verge of extinction in acid environments. *Reports from the Institute of freshwater Research, Drottningholm* 59: 81-96.
- Lorenzoni, M., G. Giovinazzo, M. Mearelli & M. Natali. 1993. Growth and biology of perch (*Perca fluviatilis* L.) in Lake Trasimeno (Umbria, Italy). *Polish Archives of Hydrobiology* 40: 313-328.
- Lorenzoni, M., R. Pace, G. Pedicillo, P. Viali & A. Carosi. 2009. Growth, catches and reproductive biology of ruffe *Gymnocephalus cernuus* in Lake Piediluco (Umbria, Italy). *Folia Zoologica* 58: 420-435.
- Maceina, M.J., J. Boxrucker, D.L. Buckmeier, R.S. Gangl., D.O. Lucchesi, D.A. Isermann, J.R. Jackson & P.J. Martinez. 2007. Current status and review of freshwater fish aging procedures used by state and provincial fisheries agencies with recommendations for future directions. *Fisheries* 32: 329-340.
- Maceina, M.J. & S.M. Sammons. 2006. An evaluation of different structures to age freshwater fish from a northeastern US river. *Fisheries Management and Ecology* 13: 237-242.
- Machiels, M.A.M. & J. Wijsman. 1996. Size-selective mortality in an exploited perch population and the reconstruction of potential growth. *Annales Zoologici Fennici* 33: 397-401.
- Marjomäki, T.J., H. Auvinen, H. Helminen, A. Huusko, J. Sarvala, P. Valkeajärvi, M. Viljanen & J. Karjalainen. 2004. Spatial synchrony in the inter-annual population variation of vendace (*Coregonus albula* (L.)) in Finnish lakes. *Annales Zoologici Fennici* 41: 225-240.
- Mehner, T., K. Holmgren, T.L. Lauridsen, E. Jeppesen & M. Diekmann. 2007. Lake depth and geographical position modify lake fish assemblages of the European 'Central Plains' ecoregion. *Freshwater Biology* 52: 2285-2297.
- Milbrink, G. & N. Johansson. 1975. Some effects of acidification on roe of roach, *Rutilus rutilus* L., and perch, *Perca fluviatilis* L. - with special reference to the Åvaå lake system in eastern Sweden. *Reports from the Institute of Freshwater Research, Drottningholm*. 54: 52-62.
- Milbrink, G., T. Vrede, L.J. Tranvik & E. Rydin. 2011. Large-scale and long-term decrease in fish growth following the construction of hydroelectric reservoirs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 68: 2167-2173.

Mooij, W.M., E.H.R.R. Lammens & W.L.T. van Densen. 1994. Growth rate of 0+ fish in relation to temperature, body size, and food in shallow eutrophic Lake Tjeukemeer. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 516-526.

Mosegaard, H., M. Appelberg & C. Ångström-Klevbom. 1989. Skillnader i åldersbestämning från fjäll och otoliter hos mört. *Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm* (1989) 3: 19-27.

Mosegaard, H., H. Svedäng & K. Taberman. 1988. Uncoupling of somatic and otolith growth rates in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) as an effect of differences in temperature response. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 1514-1524.

Müller, R., M. Breitenstein, M. Mbuemo Bia, C. Rellstab & A. Kirchhofer. 2007. Bottom-up control of whitefish populations in ultra-oligotrophic Lake Brienz. *Aquatic Sciences* 69: 271-288.

Mc Cormick, J.H. & R.L. Leino. 1999. Factors contributing to first-year recruitment failure of fishes in acidified waters with some implications for environmental research. *Transactions of the American Fisheries Society* 128: 265-277.

Munkittrick, K.R. & D.G. Dixon. 1989. A holistic approach to ecosystem health assessment using fish population characteristics. *Hydrobiologia* 188/189: 123-135.

Myers, R.A. 1998. When do environment-recruitment correlations work? *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 8: 285-305.

Myers, R.A. & N.J. Barrowman. 1996. Is fish recruitment related to spawner abundance? *Fishery Bulletin* 94: 707-724.

Myers, R.A., J. Bridson & N.J. Barrowman. 1995. Summary of worldwide spawner and recruitment data. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences* No. 2020, 312 p.

Neja, Z. 1989. The growth rate of ruffe, *Gymnocephalus cernuus* (L., 1758) in the Szczecin Lagoon, the Odra mouth and Lake Dabie. *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 19: 3-19.

Nordeng, H. 1961. On the biology of char (*Salvelinus alpinus* (L.) in Salangen North Norway. I. Age and spawning frequency determined from scales and otoliths. *Nytt Mag. F. Zoologi* 10: 67-123.

- Nunn, A.D., P.A. Frear, M. Lee & I.G. Cowx. 2010. Is there evidence for a shift in fish growth and recruitment success linked to climate change. *Journal of Fish Biology* 77: 1780-1792.
- Nyberg, P. 1979. Production and food consumption of perch, *Perca fluviatilis* L., in two Swedish forest lakes. Reports from the Institute of Freshwater Research, Drottningholm 58: 140-157.
- Panfili, J., H. Pontual, H. Troadec & P.J. Wright (editors). 2002. Manual of fish sclerochronology. Brest, France: Ifremer-IRD coedition, 464 p.
- Parra, I., A. Almodovar, D. Ayllon, G.G. Nicola & B. Elvira. 2011. Ontogenetic variation in density-dependent growth of brown trout through habitat competition. *Freshwater Biology* 56: 530-540.
- Pauly, D., 1978. A preliminary compilation of fish length growth parameters. *Ber. Inst. Meereskd. Christian-Albrechts-Univ. Kiel* 55:1-200.
- Pereira, D.L., C.S. Anderson, P.J. Radomski, T. Sak & A. Stevens. 1995. Potential to index climate with growth and recruitment of temperate fish, p. 709-717. *In* R.J. Beamish (ed.) *Climate change and northern fish populations*. - Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences 121.
- Poleo, A.B.S., K. Østbye, S.A. Øxnevad, R.A. Andersen, E. Heibo, & L.A. Vøllestad. 1997. Toxicity of aluminium-rich water to seven freshwater fish species: a comparative laboratory study. *Environmental Pollution* 96: 129-139.
- Power, M., G. Power, F. Caron, R.R. Doucett, & K.R.A. Guiguer. 2002. Growth and diet niche in *Salvelinus alpinus* and *Salvelinus fontinalis* as revealed by stable isotope analysis. *Environmental Biology of Fishes* 64: 75-85.
- Raitaniemi, J., E. Bergstrand, L. Fløystad, E. Kleiven, M. Rask, M. Reizenstein, R. Saksgård & C. Ångström. 1998. The reliability of whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) age determination - differences between methods and between readers. *Ecology of Freshwater Fish* 7: 25-35.
- Raitaniemi, J. & O. Heikinheimo. 1998. Variability in age estimates of whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) from two Baltic populations - differences between methods and between readers. *Nordic Journal of Freshwater Research* 74: 101-109.
- Raitaniemi, J., M. Rask & P.J. Vuorinen. 1988. The growth of perch, *Perca fluviatilis* L., in small Finnish lakes at different stages of acidification. *Annales Zoologici Fennici* 25: 209-219.

- Rask, M. 1983. Differences in growth of perch (*Perca fluviatilis* L.) in two small forest lakes. *Hydrobiologia* 101: 139-144.
- Rask, M., Appelberg, M., Hesthagen, T., Tammi, J., Beier, U. & Lappalainen, A. 2000. Fish Status Survey of Nordic Lakes - Species Composition, Distribution, Effects of Environmental Changes. TemaNord 2000:508. Nordic Council of Ministers, Copenhagen.
- Rask, M., J. Mannio, M. Forsius, M. Posch & P. J. Vuorinen. 1995. How many fish population in Finland are affected by acid precipitation? *Environmental Biology of Fishes* 42: 51-63.
- Reist, J.D, F.J. Wrona, T.D. Prowse, M. Power, J.B. Dempson, J.R. King & R.J. Beamish. 2006. An overview of effects of climate change on selected Arctic freshwater and anadromous fishes. *Ambio* 35: 381-387.
- Reizenstein, M. 2002. Fiskfaunans utveckling under 1900-talet i sjöar inom Integrerad KalkningsEffekt-Uppföljning. Examensarbete 20 p. SLU, Institutionen för Miljöanalys, Rapport 2002:12, 32 sidor.
- Reizenstein, M. (redaktör). 2012. Metodhandbok för åldersbestämning av fisk. Institutionen för akvatiska resurser, SLU: Havsfiskelaboratoriet, Kustlaboratoriet, Sötvattenslaboratoriet. Utgåva 10, 2012-07-03, 40 sidor.
- Ricker, W.E. 1979. Growth rates and models. In: Hoar, W.S., D.J. Randall & J.R. Brett (Eds.). *Fish Physiology*, Vol. VIII. Academic Press, New York, pp. 677-743.
- Rubin, J.-F. 1993. The exceptional growth of the Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) in Lake Geneva. *Aquatic Sciences* 55: 76-86.
- Rychter, A. 1997. Selected elements of the biology of ruffe (*Gymnocephalus cernuus* L.) in of the Vistula Lagoon. *Bulletin of the Sea Fisheries Institute* 141: 55-65.
- Rösch, R. & W. Schmid. 1996. Ruffe (*Gymnocephalus cernuus* L.), newly introduced into Lake Constance: preliminary data on population biology and possible effects on whitefish (*Coregonus lavaretus* L.). *Annales Zoologici Fennici* 33: 467-471.
- Sairanen, S., M. Rask, S. Stridsman & K. Holmgren. 2008. Part II. A. Fish communities. Fish communities of 15 lakes in River Torne basin: aspects of lake typology and ecological status. Pp. 65-88 in: Luokkanen, E., Olofsson, P., H. Ville & B. Sundström (eds.). *TRIWA II Management of an international river basin district – Torne River*. The Finnish Environment 10/2008, ISBN 978-952-11-3041-0, ISSN 1238-7312.

- Salojärvi, K. 1991. Compensation in a whitefish (*Coregonus lavaretus* L. s.l.) population maintained by stocking in Lake Kallioinen, northern Finland. Finnish Fisheries Research 12: 65-76.
- Sandlund, O.T., K. Gunnarsson, P.M. Jónasson, B. Jonsson, T. Lindem, K.P. Magnússon, H.J. Malmquist, H. Sigurjónsdóttir, S. Skúlason & S.S. Snorrason. 1992. The arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn. Oikos 64: 305-351.
- Sandlund, O.T., B. Jonsson, T.F. Næsje & P Aas. 1991. Year-class fluctuations in vendace, *Coregonus albula* (Linnaeus): Who's got the upper hand in intraspecific competition? Journal of Fish Biology 38: 873-885.
- Sandström, O., P. Karås & E. Neuman. 1991. Pulp mill effluent effects on species distributions and recruitment in Baltic coastal fish. Finnish Fisheries Research 12: 101-110.
- Shatunovskii, M.I., Y.Y. Dgebuadze, A.E. Bobyrev, E.L. Sokolova, M.A. Usatii, O.I. Crepis, A.M. Usatii & A.S. Cebanu. 2009. Some regularities of population structure and dynamics variability in bream *Abramis brama* in water bodies of eastern Europe. Journal of Ichthyology 49: 503-515.
- Sjöstedt, C.S., J.P. Gustafsson, J.P. & S.J. Köhler. 2010. Chemical equilibrium modeling of organic acids, pH, aluminum, and iron in Swedish surface waters. Environmental, Science and Technology 44: 8587-8593. DOI: 10.1021/es102415r.
- Skurdal, J., L.A. Vøllestad & T. Qvenild. 1985. Comparison of scales and otoliths for age determination of whitefish *Coregonus lavaretus*. Fisheries Research 3: 237-243.
- Steinmetz, B. 1974. Scale reading and back-calculation of bream *Abramis brama* (L.) and rudd *Scardinius erythrophthalmus* (L.). pp. 148-157 in: Bagenal, T.B. (editor). Ageing of Fish. Proceedings of an International symposium. Unwin Brothers Limited, The Gresham Press, Old Woking, Surrey, England.
- Strand, Å. 2009. The growth and energetics of perch (*Perca fluviatilis* L.) in intensive culture. Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, Doctoral thesis No. 2009:71, Faculty of Forest Sciences, Umeå, Sweden.
- Svagzdys, A. 2009. Impact of environmental conditions on smelt catch fluctuations in the Nemunas River and the Curonian Lagoon. Ekologija 55: 204-214.

- Söderberg, K. 2003. Jämförelse mellan fjäll och otoliter vid åldersbestämning av sik, *Coregonus* sp. Fiskeriverket Informerar 2003(6): 1-36.
- Thomas, G. & E. Eckmann. 2007. The influence of eutrophication and population biomass on common whitefish (*Coregonus lavaretus*) growth – the Lake Constance example revisited. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 64: 402-410.
- Tolonen, A. 1998. Size-specific food selection and growth in benthic whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.), in a subarctic lake. Boreal Environment Research 2: 387-399.
- Trenkel, V.M. & M.-J. Rochet. 2010. Combining time trends in multiple metrics for identifying persistent changes in population processes or environmental stressors. Journal of Applied Ecology 47: 751-758.
- Valinia, S., H.-P. Hansen, M.N. Futter, K. Bishop, N. Sriskandarajah & J. Fölster. 2012. Problems with the reconciliation of good ecological status and public participation in the Water Framework Directive. Science of the Total Environment 433: 482-490.
- Vehanen, T., P. Hyvärinen & A. Huusko. 1998. Food consumption and prey orientation of piscivorous brown trout (*Salmo trutta*) and pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in a large regulated lake. Journal of Applied Ichthyology 14: 15-22.
- Vila-Gispert, A., R. Moreno-Amich & E. Garcia-Berthou. 2002. Gradients of life-history variation: an intercontinental comparison of fishes. Reviews in Fish Biology and Fisheries 12: 417-427.
- Von Bertalanffy, L. 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. The Quarterly Review of Biology 32: 217-231.
- Wallin, O. 1957. On the growth structure and developmental physiology of the scale of fishes. Report from the Institute of Freshwater Fish Research, Drottningholm 38: 385-447.
- Winfield, I.J., C.E. Adams & J.M. Fletcher. 1996. Recent introductions of the ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) to three United Kingdom lakes containing *Coregonus* species. Annales Zoologici Fennici 33: 459-466.
- Zick, D, Gassner, H.,M. Rinnerthaler, P. Jäger & R.A. Patzner. 2007. Application of population size structure indices to Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in Alpine lakes in Austria. Ecology of Freshwater Fish 16: 54-63.

Ziliukiene, V. & V. Ziliukas. 2011. Growth rate of freshwater bream (*Abramis brama* (L.)) in Lake Rubikiai (Lithuania). *Acta Zoologica Lituanica* 21: 3-9.

8 Bilagor

Bilaga 1. Lista över de åldersläsare som har analyserat prover av olika fiskarter från miljöövervakningens trendsjöar och IKEU-programmet insamlade 1989-2012.

Namn	Abborre	Braxen	Gers	Mört	Nors	Röding	Sik	Siklöja	Öring
Bengt-Åke Jansson		X		X					
Birgitta Ekstrand-Söör	X			X			X	X	
Björn Ardestam	X			X	X				
Carin Ångström	X	X		X		X	X	X	X
Eva Bergstrand				X	X		X	X	
Johan Hammar						X			
Magnus Kokkin	X	X		X			X	X	
Maja Reizenstein	X			X					
Malin Hällbom							X	X	
Olof Filipsson						X			X
Tanja Martins	X		X				X	X	

Bilaga 2. Resultat av kalibreringar mellan åldersläsare. Jämförelserna gjordes med metoder beskrivna i avsnitt 2 för respektive fiskart.

Fiskart	Utfört år	Antal läsare	Provomgång	Antal prover	Åldrar min-max	Procent enighet	Maximal avvikelse (+/-, år)	Precision i ålder (CV i %)
Abborre	2004	2	Remmarsjön 1999	72	0+ - 8+	97,9	1	0,5
Abborre	2004	2	Stora Skärsjön 1998	70	1+ - 9+	100,0	0	0,0
Abborre	2005	2	Humsjön 1997	70	0+ - 9+	99,3	1	0,2
Abborre	2005	2	Humsjön 2002	70	0+ - 8+	99,3	1	0,1
Abborre	2006	3	Fräcksjön 2002	70	0+ - 8+	99,0	1	0,4
Abborre	2007	2	Stensjön Åva 2005	72	0+ - 14+	98,6	1	0,5
Abborre	2007	2	Bornsjön 2004	71	0+ - 16+	97,7	1	0,3
Abborre	2009	4	Jutsajaure 2006	70	1+ - 10+	98,2	1	0,5
Abborre	2011	5	Skifsen 2008	70	1+ - 14+	98,0	2	0,4
Mört	2004	2	Fiolen 1995	70	1+ - 7+	98,6	1	0,3
Mört	2004	2	Fiolen 1997	69	1+ - 8+	97,1	1	0,6
Mört	2004	2	Långsjön Örebro 1997	70	1+ - 15+	97,1	1	0,5
Mört	2005	3	Stensjön Åva 2003	70	1+ - 14+	98,6	1	0,3
Mört	2005	2	Bysjön 1999	70	1+ - 17+	98,6	1	0,2
Mört	2005	2	Remmarsjön 2002	71	3+ - 20+	92,3	2	1,1
Mört	2007	4	Stensjön Delsbo 2002	70	2+ - 20+	98,9	1	0,2
Mört	2007	4	Havgårdssjön 2005	70	1+ - 17+	98,6	1	0,2
Mört	2009	4	Långsjön Åva 2008	67	1+ - 17+	98,9	1	0,2
Mört	2011	4	Lillasjön 2010	70	1+ - 7+	99,6	1	0,3
Sik	2010	3	Degervattnet 2008 & 2009	96	0+ - 16+	97,2	1	1,0

