

Yttrande från SLU:s vetenskapliga råd för djurskydd om hållande och hantering av fiskar i vattenbruk

Syfte och målgrupp

Detta yttrande är skrivet på uppdrag av Jordbruksverket efter en önskan om att SLU:s vetenskapliga råd för djurskydd, nedan benämnt Rådet, ska sammanställa aktuell vetenskaplig forskning på området hållande och hantering av fiskar i vattenbruk. I uppdraget ingår även att belysa om det finns kunskapsluckor på området. Yttrandet kommer att användas som grund för Jordbruksverkets översyn av djurskyddsföreskrifter för hållande och hantering av fisk.

Det vetenskapliga rådet består av:

- Charlotte Berg (ordförande), professor, Institutionen för tillämpad husdjursvetenskap och välfärd, SLU
- Susanne Eriksson, universitetslektor, Institutionen för husdjurens biovetenskaper
- Mikaela Lindberg, professor, Institutionen för tillämpad husdjursvetenskap och välfärd, SLU
- Frida Lundmark Hedman, universitetslektor, Institutionen för tillämpad husdjursvetenskap och välfärd, SLU
- Eva Sandberg, universitetslektor, Institutionen för husdjurens biovetenskaper, SLU
- Evgenij Telezhenko, forskare, Institutionen för biosystem och teknologi, SLU
- Ivar Vågsholm, professor, Institutionen för husdjurens biovetenskaper, SLU
- Anna Wallenbeck, universitetslektor, Institutionen för tillämpad husdjursvetenskap och välfärd, SLU
- Jenny Yngvesson, universitetslektor, Institutionen för tillämpad husdjursvetenskap och välfärd, SLU
- Elina Åsbjer, leg.vet., Nationellt centrum för djurvelfärd, SLU

Rådet vill uttrycka sin tacksamhet till expertgruppens medlemmar som utarbetat detta yttrande: Charlotte Axén, bitr. statsveterinär, Statens veterinärmedicinska anstalt, Albin Gräns, docent, Institutionen för tillämpad husdjursvetenskap och välfärd, Sveriges lantbruksuniversitet och Henrik Sundh, docent, Institutionen för biologi och miljövetenskap, Göteborgs universitet, samt Mikaela Lindberg och Elina Åsbjer från Rådet.

Sammanfattning

Fiskar är kännande varelser med förmåga att uppleva smärta, stress, obehag och lidande. Trots detta är kunskapsläget om deras välfärd inom vattenbruket fortfarande bristfälligt i flera avseenden. Svenskt vattenbruk domineras i dag av regnbåge, men flera andra arter förekommer i mindre omfattning. Olika fiskarter har olika fysiologiska och beteendemässiga behov, vilket innebär olika krav på hållningssystem och rutiner mellan arterna. Uppfödningssystemen inom vattenbruk skiljer sig åt beträffande grad av teknisk kontroll, grad av interaktion med den omgivande miljön, samt möjlighet till övervakning. För produktionen av matfisk domineras kassar i öppet vatten, medan landbaserade system, baserade på genomflöde eller recirkulation, i huvudsak används för uppfödning av yngel och småfisk. Recirkulerande akvakultursystem (RAS) förekommer även för hela produktionscykeln, dock i mindre skala, framför allt för varmvattenarter men även för vissa inhemska arter såsom abborre och gös, samt i begränsad omfattning för laxfisk.

Syftet med detta yttrande är att beskriva hur djurvälferden påverkas av centrala aspekter i hållande och hantering av fisk i svenskt vattenbruk, identifiera riskfaktorer och relevanta indikatorer, samt belysa kunskapsluckor. De arter som omfattas av yttrandet är atlantlax, fjällröding, regnbåge, europeisk ål, niltilapia, afrikansk vandarmal, stör, abborre och gös. Att redogöra för påverkan på djurvälferd i samband med bedövning och slakt/avlivning ingår inte i uppdraget.

Fiskars välfärd påverkas av faktorer som vattenkvalitet (till exempel syrehalt, temperatur, pH, ammonium- och koldioxidhalt), fisktäthet, utfodring, ljusförhållanden, social och strukturell miljö. Dessa faktorer påverkar fiskens fysiologi, beteende, hälsa och välfärd. Olika arter, och olika livsstadier hos respektive art, har olika behov som behöver tillgodoses för att fisken ska må bra och ha en god välfärd. Eftersom fiskar lever i vatten, andas vatten och har ett direkt utbyte av ämnen mellan vattnet och sitt eget blodsystem så är vattnet och vattnets kvalitet det som påverkar fiskars hälsa och välfärd allra mest. Vattenkvaliteten i vattenbrukssystem utgör ett känsligt och dynamiskt samspel mellan flera parametrar som samvarierar och tillsammans påverkar fiskarnas fysiologiska stabilitet och välfärd. En viktig aspekt av vattenkvalitet är att snabba förändringar generellt kan vara starkt stressande för fiskar, även när de sker inom artens toleransområde. Vid uppfödning i öppna kassar och dammar är miljön i hög grad ett resultat av miljön i omgivande vatten, medan RAS ger större möjlighet till kontroll av uppfödningssmiljön, men istället kan innebära andra potentiella risker för fiskarna, såsom ljudstörningar och snabba förändringar i vattenkvalitet.

Olika arter har olika behov och toleransnivåer, och kan reagera på olika sätt vid förändringar i uppfödningssmiljön. Exempelvis är röding mer känslig för höga temperaturer, medan niltilapia är mer känslig för låga temperaturer. Individskillnader förekommer också, vilket ytterligare understryker behovet av system som tillåter anpassning. Det är ofta svårt att uppges exakta gränsvärden för optimala eller tolererbara miljöförhållanden för olika arter. Detta beror dels på att olika parametrar samvarierar, dels på att viss forskning saknas, men också på att fiskarna kan vänja sig vid suboptimala förhållanden om förändringar sker gradvis, och för att påverkan på välfärden kan vara svår att detektera och mäta.

Indikatorer för välfärd

Vattenkvalitetsparametrar utgör värdefulla, snabba och känsliga indikatorer på förändringar i

miljöförhållanden som kan påverka fiskarnas välfärd. Genom att kontinuerligt övervaka exempelvis syrehalt, temperatur, koldioxidhalt och ammoniakkoncentration kan potentiella problem identifieras och åtgärdas innan de leder till fysiologisk stress eller beteendeförändringar hos fiskarna. Detta står i kontrast till djurbaserade välfärdsindikatorer, vilka i högre grad speglar kroniskt suboptimala förhållanden hos fisk och därmed ofta påvisar negativ påverkan först efter att fiskarnas välbefinnande redan har försämrats. En kombination av miljö- och djurbaserade indikatorer ger därmed en mer heltäckande och förebyggande strategi för att upprätthålla och utvärdera en god djurvälfärd i vattenbruk.

Bedömning av fiskvälfärd baseras på en rad olika indikatorer, vilka kan kategoriseras enligt följande:

- Fysiologiska mått (t.ex. kortisolnivåer, blodgassammansättning, osmoreglering)
- Beteendeförändringar (t.ex. rörelsemönster, foderintag, aggressionsnivåer)
- Förekomst av kannibalism
- Hälsoparametrar (t.ex. gälsjukdomar och skador, hud- och fenstatus, parasitbelastning)
- Produktion (t.ex. tillväxt, foderkonvertering, dödlighet)

En kombination av dessa indikatorer är nödvändiga för att göra en tillförlitlig välfärdsbedömning, och relevansen behöver alltid valideras för den specifika arten och den aktuella produktionsmiljön. Produktionsparametrar är ofta relativt lätta att mäta, men de är ospecifika och speglar i regel långvariga eller allvarliga välfärdsproblem snarare än tidiga varningssignaler. Pågående teknikutveckling, exempelvis biometriska sensorer och AI-baserad videoanalys av beteende, kan i framtiden möjliggöra mer precis och realtidsbaserad övervakning av fiskvälfärd på både individ- och gruppnivå.

Vattentemperatur

Vattentemperaturen påverkar fiskens biologiska processer, såsom tillväxt och immunförsvar, i stor utsträckning. Alla arter har ett temperaturintervall inom vilket de kan överleva, samt ett snävare intervall inom vilket de biologiska processerna fungerar optimalt. Olika livsstadier kan dessutom ha olika temperaturkrav. Kraftiga och snabba temperaturförändringar, även inom det optimala temperaturintervallet, har en negativ inverkan på individens hälsa och välfärd. Det är lämpligt att sträva efter en, för den aktuella arten, normal årscykel i temperaturvariation.

Ammoniak

Ammoniak är en naturlig avfallsprodukt från fiskens ämnesomsättning, och förekommer i två former: den toxiska, icke-joniserade ammoniaken (NH_3) och den mindre giftiga, joniserade ammoniumjonen (NH_4^+). Balansen mellan dessa former påverkas av vattnets temperatur, pH och salthalt. Ammoniakhalten i fisken måste vara högre än i vattnet för att kunna diffundera ut via gälarna. Om pH och ammoniakhalten i omgivande vatten är högre än i fiskens blod, förhindras utsöndringen, vilket kan få allvarliga fysiologiska konsekvenser och påverka fiskens hälsa och välfärd negativt.

Nitrit

Nitrit är en potentiellt mycket toxisk kväveförening för fisk, särskilt i sötvatten, där den kan tas upp över gälarna och orsaka methemoglobinemi, vilket försämrar syretransporten i blodet. I genomflödessystem kontrolleras nitritnivåer genom ökat vattenflöde. I RAS är halterna beroende av balansen mellan bakteriegrupperna i biofiltret. Om produktionen av nitrit överstiger omvandlingen av nitrit till nitrat, kan toxiska nivåer uppstå. Kloridtillskott i sötvatten är ett effektivt sätt att minska nitritupptaget. Nitrat är betydligt mindre giftigt än nitrit och ammoniak, men höga koncentrationer kan ändå leda till skadliga effekter som påverkar fiskens välfärd och tillväxt negativt. I ett välfungerande RAS bör både nitrit och nitrat övervakas regelbundet och kontrolleras genom god biofilterdrift och lämpliga vattenbyten.

Koldioxid

Koldioxid är en oundviklig biprodukt i vattenbruk och kan snabbt ackumuleras i uppfödningssystem. Halten och den fysiologiska effekten bestäms inte enbart av koncentrationen utan även av pH, temperatur och salinitet, vilka påverkar i vilken form koldioxiden förekommer. Vid förhöjda nivåer kan CO₂ ge upphov till acidosis (för lågt pH) i fiskens blod, försämrade syretransport och i förlängningen allvarliga välfärdsproblem och dödlighet. Även om fiskar kan kompensera för gradvisa öknings av CO₂ genom bikarbonatbuffring sker detta på bekostnad av jonbalansen. En god kontroll av CO₂-halten i uppfödningssystem är därför avgörande för att upprätthålla både fiskhälsa och djurvälfärd. För flera av arterna saknas väletablerade tröskelvärden av CO₂ i moderna RAS-miljöer, vilket motiverar ytterligare forskning.

pH

Kontroll och stabilisering av pH är essentiellt för en god fiskvälfärd. Trots etablerade riktlinjer för optimala pH-intervall hos vanliga arter inom vattenbruket kvarstår kunskapsluckor, särskilt gällande långtidseffekter och artspecifik tolerans under nordiska förhållanden. I synnerhet krävs mer data från recirkulerande system, där både belastning och teknisk komplexitet ökar risken för pH-variationer. En ökad förståelse för hur pH samverkar med andra faktorer, såsom ammoniak och metalltoxicitet, är avgörande för att utveckla robusta strategier för vattenkvalitetshantering och därigenom stärka fiskvälfärden i framtidens akvakultursystem.

Syre

Syrehalten i vatten utgör en av de mest avgörande faktorerna för fiskars fysiologi, hälsa och välfärd. En otillräcklig syretillgång kan snabbt få långtgående konsekvenser för både individ och population. Även om många fiskarter uppvisar anmärkningsvärd förmåga att anpassa sig till varierande syreförhållanden, innebär både syrebrist och syreöversättning betydande risker för stress, sjukdom och dödlighet. I moderna akvakultursystem, särskilt i RAS, finns stora möjligheter till precis styrning av syrenivåerna, men samtidigt kvarstår viktiga kunskapsluckor kring långsiktiga effekter av kroniska eller fluktuerande syrehalter samt om samspelet med andra vattenkemiska faktorer. För att säkerställa en god fiskvälfärd och hållbar produktion krävs därför fortsatt forskning, utveckling av robust övervakningsteknik, samt en fördjupad förståelse för artspecifika skillnader och fysiologiska toleransgränser.

Total gasmättnad

Även den totala gasmättnaden är av betydelse och det verkar finnas vissa skillnader i toleransnivå mellan olika livsstadier och arter, men de studier som identifierats är inte genomförda under identiska förhållanden och därmed kan detta inte säkerställas. En total gasmättnad runt 110–115 % verkar dock vara den undre gränsen för att dödlighet som är direkt orsakad av gasblåsesjuka ska uppstå, medan gasmättnadsnivåer på 100–110 % ger en låggradig kronisk påverkan som orsakar försämrad tillväxt och på sikt kan leda till sekundära problem som orsakar dödlighet. Av säkerhetsskäl bör därför den totala gasmättnaden hållas runt 100 %. Om syre behöver tryckas in i systemet behöver därför extra luftning göras för att få bort kvävgas så att den totala gasmättnaden hålls i balans.

Salinitet

Salinitet (salthalt) är en avgörande faktor i vattenbruk eftersom den påverkar fiskens osmoreglering och därmed hälsa och tillväxt. Sötvattensarter är anpassade till låg salthalt, medan saltvattensarter kräver motsatt reglering. Felaktig salinitet kan orsaka stress, sjukdomar och dödlighet. Vissa arter, såsom laxarter, kan växla mellan söt- och saltvatten efter genomgången smoltifiering (anadroma arter). Andra arter som niltilapia och ål har stor tolerans för varierande salthalter (euryhalina arter). Sötvattensarter som abborre, gös och röding tål endast begränsad salinitet, och arter som stör kräver långsam acklimatisering. Trots god kunskap om vissa arter, särskilt lax, saknas långtidsstudier om effekterna av uppfödning i bräckt vatten, särskilt i RAS-system.

Täthet

Trots att högre tätheter kan öka produktionseffektiviteten och därigenom potentiellt öka den finansiella avkastningen, kan högre täthet också påverka fiskens övergripande välfärd och därmed avkastningen negativt. Även alltför låg täthet kan vara negativt för djurvälståndet för vissa arter, och hänsyn måste tas till den specifika artens naturliga levnadsförhållanden (till exempel stim- respektive solitär levande art, behov av skydd). Högre tätheter förutsätter goda vattenförhållanden och vattenutbyte och risken för introduktion samt uppförökning av sjukdomsframkallande mikroorganismer måste beaktas. Vid suboptimala miljöförhållanden kan en annars ”bra” täthet snabbt bli alltför hög. Detta kräver en avvägning avseende belägningsgraden. I tillägg saknas i många fall data för vissa levnadsstadier hos respektive art, och användandet av ett antal olika enheter (kg/m^2 , kg/m^3 , fiskar/ m^2 , fiskar/ m^3 och fiskar/l) gör det omöjligt att jämföra data för de olika arterna. Detta i sig gör det idag omöjligt att sätta upp riktlinjer utifrån samma mått på täthet baserat på vetenskapliga studier.

Ljus

Ljusets betydelse för fisk sträcker sig långt bortom dess roll som en tillväxtreglerande faktor och utgör en central komponent i fiskens sensoriska och fysiologiska miljö. Även om fotoperiod, ljusstyrka och ljuskvalitet tydligt påverkar tillväxt, födosök och utveckling, är de direkta kopplingarna till hälsa och djurvälstånd ännu bristfälligt utforskade. Ej anpassade ljusregimer, såsom onaturligt stark belysning, abrupta förändringar eller kontinuerligt ljus, kan störa fiskens dygnsrytm, orsaka stress och försämma fysiologiska funktioner. En väl avvägd, artspecifik ljusmiljö som efterliknar naturliga variationer är därför sannolikt en viktig förutsättning för en god fiskvälfärd. För att möjliggöra evidensbaserad optimering av ljusmiljöer i akvakultur krävs dock fortsatt forskning som kopplar ljusexponering till validerade indikatorer för stress, hälsa och djurvälstånd.

Fysisk hantering

Fysisk hantering utgör en av de mest kritiska faktorerna för fiskvälfärd. Åtgärder såsom sortering, räkning, transport, vaccination och flyttning innebär ofta att fisken exponeras för luft, trängsel, utmattning, buller och andra potentiellt stressande faktorer, vilka sammantaget kan inducera en stressrespons hos fisken. Fiskars anatomi och fysiologi, inklusive känsliga gälar, ett tunt skyddande slemskikt på en känslig hud och stora behov av en stabil vattenmiljö, gör dem generellt sårbara för stresspåverkan. Negativa effekter kan uppstå även vid kortvarig hantering. Luftexponering är särskilt skadligt för de flesta fiskarter, och kan resultera i syreskuld (det vill säga en temporär oförmåga att täcka det fysiologiska syrebehovet), skador på hud, gälar och slemskikt, samt en försämrad djurvälfärd. Det är viktigt med en artanpassad hantering liksom att anpassa olika hanteringsmoment efter fiskens olika livsstadium.

Miljöberikning

Miljöberikning inom vattenbruk syftar till att förbättra fiskens välfärd genom att främja naturliga beteenden, minska stress och stärka hälsa och tillväxt. Strukturer som gömställen, varierade substrat, anpassad ljussättning och vattenflöden kan minska aggression, skador och sjukdomar, men effekterna varierar mellan olika arter. Bottenlevande arter som ål och stör gynnas av skydd, medan pelagiska arter som lax och regnbåge främst påverkas av ljus- och strömningsvariation. Att använda sig av olika berikningsmetoder innebär dock utmaningar då berikning kan försvåra rengöring, öka sjukdomsrisk och kan skapa konkurrens om resurser. Långtidseffekterna på hälsa och produktion är otillräckligt studerade, särskilt i RAS, varför mer forskning krävs.

Tillsyn

Tillsyn är viktigt för att upprätthålla ett gott djurskydd och en förutsättning för att säkerställa god fiskvälfärd. Även om grundläggande krav i svensk lagstiftning fastställer daglig kontroll och regelbunden övervakning av vattenkvalitet, är det tydligt att en effektiv tillsyn måste anpassas till artens specifika behov, produktionssystemets utformning och lokala miljöförhållanden. För att möta dessa krav krävs både utveckling av artspecifika välfärdsindikatorer och en ökad integration av teknik som möjliggör kontinuerlig och objektiv övervakning. På så vis kan tillsynen utvecklas från att enbart vara en lagstadgad rutin till att utgöra ett proaktivt verktyg för förbättrad djurhälsa, minskad stress och ökad hållbarhet i vattenbruket. I begreppet "tillsyn" ingår även skyldigheten att åtgärda de eventuella problem som upptäcks i samband med övervakningen, vilket kräver både eftertanke och planering.

Utfodring

Goda utfodringsrutiner är en central aspekt i vattenbruket, med stor betydelse för tillväxt, hälsa, beteende och miljöpåverkan. Anpassade strategier krävs för olika arter, beroende på deras fysiologiska behov, födosöksbeteenden och livsmiljö. Trots en ökande kunskapsbas kvarstår flera viktiga kunskapsluckor. Det finns ett särskilt behov av mer forskning om effekterna av automatisk jämfört med manuell utfodring hos arter som gös och stör, samt utveckling av beteenderelaterade indikatorer för mättnad och foderrelaterad stress i grupper med tydliga dominanshierarkier. För att kunna optimera både produktivitet och djurvälfärd i framtidens vattenbruk krävs att dessa områden prioriteras i kommande studier.

Kunskapsluckor och vidare forskningsbehov

Ett antal centrala kunskapsluckor har identifierades, bland annat:

- Art- och livsstadiespecifika gränsvärden för kritiska miljöfaktorer
- Beteendemässiga indikatorer på god djurvälstånd hos fisk
- Långtidseffekter av upprepade och kumulativa stressorer (t.ex. hantering vid höga vattentemperaturer)
- Betydelsen av naturliga beteenden (t.ex. stimbeteenden) för fiskvälfärd
- Välfärdskonsekvenser i nya produktionssystem (t.ex. offshoreuppfödning, semistängda kassar, RAS)
- Hur berikning kan användas praktiskt inom akvakultur för att stimulera positiva naturliga beteenden men undvika negativa naturliga beteenden eller konsekvenser.
- Kopplingen mellan vattenparametrar, olika system, fiskens naturliga beteenden och täthet.

För att stärka fiskvälfärden krävs både grundläggande forskning om fiskars biologiska behov och tillämpad forskning inriktad på att utveckla förbättrade rutiner, tekniker och övervakningsmetoder.

Etiska och samhällseliga aspekter

Djurvälstånd i vattenbruk är inte enbart en vetenskaplig eller teknisk fråga, utan även en etisk och samhällselig angelägenhet. Ökad efterfrågan på hållbart producerad mat, både inom Sverige och internationellt, ställer högre krav på transparens och ansvarstagande inom fiskuppfödningen. Detta ligger i linje med internationella initiativ såsom EU:s "Från jord till bord"-strategi och FAO:s hållbarhetsmål. Förtroendet för branschen kan stärkas genom en proaktiv välfärdsstrategi och en tydlig reglering baserad på vetenskap, erfarenhet och etik.

Slutsatser

Fiskar som hålls i vattenbruk påverkas av en rad faktorer som är centrala för deras välfärd. Det gäller exempelvis vattenkvalitet, systemdesign, artanpassning, belägningsgrad och tillsyn, samt ljus, temperatur och utfodringsrutiner. Ett viktigt resultat är att välfärden inte kan bedömas enbart genom att observera hälsostatus, tillväxt och överlevnad. Bristande djurvälstånd kan föreligga även i frånvaro av sjukdom eller dödlighet, genom till exempel förhöjda stressnivåer, beteendestörningar eller försämrade foderomvandling.

Vidare visas i denna rapport att det finns relativt god vetenskaplig kunskap om vissa arter och system, till exempel regnbåge i kassar, medan stora kunskapsluckor kvarstår för andra arter och för mer specialiserade system. Det gäller särskilt utpräglade rovfiskar och tropiska arter, där kunskapen om behov, stresskänslighet och indikatorer för välfärd ännu är bristfällig. Det saknas också vetenskapligt underbyggda rekommendationer för artanpassade tillsynsnivåer, ljusregimer, miljöberikning och belägningsgrad.

Bland de viktigaste slutsatserna kan lyftas:

- Centrala miljöparametrar såsom syre, temperatur, ammoniak, nitrit, koldioxid och pH samverkar på ett komplext sätt och bör därför övervakas och åtgärdas i relation till varandra och till fiskens fysiologiska behov.
- Utfodring och hantering är avgörande välfärdsfaktorer, vars effekter bör bedömas både direkt och indirekt, exempelvis via påverkan på vattenkvalitet och beteende.
- Strukturer som gömställen, varierade substrat, anpassad ljussättning och vattenflöde kan minska aggression, skador och sjukdomar, men effekterna varierar mellan olika arter.
- Både alltför hög och alltför låg täthet kan få negativa konsekvenser för fiskens välfärd. Tätheten måste anpassas till art, livsstadium och vattenförhållanden.
- Tillsyn och övervakning av fiskar bör utvecklas art- och systemspecifikt samt bygga på det aktuella vetenskapliga kunskapsläget.
- Det finns ett tydligt behov av att utveckla och validera artanpassade indikatorer för fiskvälfärd, inklusive indikatorer som fångar positiva aspekter av välfärd.

Det finns ett fortsatt behov av forskning för att fylla betydande kunskapsluckor, särskilt avseende de mindre vanligt förekommande arterna, intensiva produktionsformer och nya systemlösningar. Ytterligare data krävs för att möjliggöra evidensbaserade rekommendationer gällande tillsyn, beläggningsgrad, miljöberikning och andra centrala aspekter av fiskvälfärd i vattenbruk.

För att möjliggöra en hållbar och etiskt försvarbar utveckling av svenskt vattenbruk bör ett systematiskt arbete med fiskvälfärd integreras i produktionsprocesserna, med utgångspunkt i vetenskaplig evidens, artanpassade välfärdsindikatorer och välfungerande långsiktig dokumentation.

Rekommendationer

För att stärka fiskvälfärden inom svenskt vattenbruk bör branschen och de behöriga myndigheterna, inom sina respektive ansvarsområden, vidta följande åtgärder:

- Utveckla och implementera välfärdsbaserade riktlinjer för fiskhållning och hantering, med tydlig vetenskaplig förankring.
- Prioritera forskningsinsatser inom identifierade kunskapsluckor, särskilt avseende beteende, individvariation och långtidseffekter av olika rutiner och produktionssystem.
- Etablera en nationell struktur för uppföljning av hälsa, överlevnad och välfärd i vattenbruk, inkluderande systematisk rapportering.
- Främja utveckling och implementering av ny teknik som möjliggör kontinuerlig och individbaserad övervakning av fiskvälfärd.
- Främja utveckling och implementering av rutiner som säkerställer att fiskhantering, även av kortvarig karaktär, utförs med minsta möjliga grad av stresspåverkan och i vatten när detta är praktiskt möjligt.

Innehållsförteckning

Definitioner.....	11
1 Inledning.....	14
1.1 Uppdrag och frågeställning.....	14
1.2 Rådets avgränsningar.....	14
1.3 Begrepp av vikt för yttrandet och Rådets arbete.....	15
1.4 Litteratur	16
2 Vattenbruk i Sverige.....	16
3 Olika system för hållande av fisk	17
3.1 Öppna system	17
3.2 Slutna och delvis slutna system.....	17
4 Fiskvälfärd.....	18
5 Atlantlax (<i>Salmo salar</i>)	19
5.1 Biologi.....	19
5.2 Avel, reproduktion och smoltifiering	20
5.3 Uppfödningssystem	22
6 Fjällröding (<i>Salvelinus alpinus</i>)	22
6.1 Biologi.....	22
6.2 Avel, reproduktion och smoltifiering	22
6.3 Uppfödningssystem	23
7 Regnbåge (<i>Oncorhynchus mykiss</i>)	23
7.1 Biologi.....	23
7.2 Avel och reproduktion och smoltifiering.....	24
7.3 Uppfödningssystem	24
8 Europeisk ål (<i>Anguilla anguilla</i>)	24
8.1 Biologiska egenskaper	24
8.2 Avel och reproduktion	25
8.3 Uppfödningssystem	25
9 Niltilapia (<i>Oreochromis niloticus</i>)	25
9.1 Biologi.....	25
9.2 Avel och reproduktion	26
9.3 Uppfödningssystem	26
10 Afrikansk vandarmal (<i>Clarias gariepinus</i>)	26
10.1 Biologi	26
10.2 Avel och reproduktion	26
10.3 Uppfödningssystem	27
11 Stör (<i>Acipenser gueldenstaedtii</i> och <i>A. baerii</i>).....	27
11.1 Biologi	27
11.2 Avel och reproduktion	27
11.3 Uppfödningssystem	27
12 Abborre (<i>Perca fluviatilis</i>)	28
12.1 Biologi	28
12.2 Avel och reproduktion	28
12.3 Uppfödningssystem	28
13 Gös (<i>Sander lucioperca</i>)	28

13.1 Biologi	28
13.2 Avel och reproduktion	29
13.3 Uppfödningssystem	29
14 Indikatorer för bedömning av fiskvälfärd i vattenbruk	29
15 Faktorer och förutsättningar som påverkar fiskars hälsa och välfärd.....	30
16 Generellt om vattenparametrar	31
17 Temperatur	32
17.1 Konklusion.....	34
18 Exkretionsprodukter	35
19 Ammoniak/ammonium.....	36
19.1 Konklusion.....	37
20 Nitrat/nitrit.....	37
20.1 Konklusion.....	38
21 Koldioxid.....	39
21.1 Konklusion.....	40
22 pH.....	41
22.1 Konklusion.....	42
23 Syre.....	43
23.1 Konklusion.....	45
24 Total gasmättnad	47
24.1 Konklusion.....	49
25 Salthalt.....	49
25.1 Konklusion.....	50
26 Vattenvolym, gruppstorlek och beläggingsgrad.....	50
26.1 Konklusion.....	56
27 Ljus.....	56
27.1 Ljusstyrka	57
27.2 Fotoperiod.....	57
27.3 Ljuskvalitet	58
27.4 Konklusion.....	58
28 Miljöberikning.....	58
28.1 Konklusion.....	59
29 Utfodring och nutrition.....	60
29.1 Konklusion.....	60
30 Hantering	61
30.1 Konklusion.....	62
31 Tillsyn.....	62
31.1 Konklusion.....	63
32 Ekonomiska aspekter.....	63
33 Vidare forskningsbehov	64
34 Referenser.....	65

Definitioner

Anadrom	Fiskart som reproducerar sig i sötvatten men har sin tillväxtfas i brack-/saltvatten.
Dygnsgrader	Dagar x vattentemperatur. Ett mått för att beskriva tid för olika processer hos fisk, då metabolismen påverkas av vattentemperaturen. Ex. en process som tar fem dagar vid 10°C tar tio dagar vid 5°C, men antalet dygnsgrader för processen är konstant (50).
Euryterm	Art som tål stora temperaturvariationer. Motsats: stenoterm.
Foderkonvertering	Förmågan att tillgodogöra sig näringen i fodret, mäts som kg tillväxt/kg foder. Ju lägre siffra desto bättre foderkonvertering.
Genomflödessystem	Uppfödningssystem där vatten tas in utifrån (från älv, kommunalt, brunn), flödar genom uppfödningsanläggningen och sedan släpps ut i recipient.
Gulesäck	Energilager som ynglen lever på under embryoutvecklingen i romkornet och den första tiden efter kläckning.
Kannibalism	Kannibalism innebär att ett djur konsumerar en artfrände, ibland som en del av det naturliga beteendet. Fenomenet kan motiveras av födointag eller minskad konkurrens och förekommer vanligtvis hos exempelvis abborre och gös. Det bör noteras att kannibalism inte ska likställas med aggressivt beteende.
Katadrom	Fiskart som reproducerar sig i saltvatten och har sin tillväxtfas i sötvatten.
Kompensationsuppfödning	Uppfödning av fisk som kompensationsåtgärd för att motverka att flera laxfiskarter inte kan reproducera sig naturligt, eftersom vattenkraftdammar blockerar vandringsvägarna från uppväxtområden och lekplatser.

	Lekvandrande fisk fångas och dess rom och mjölke tas tillvara för konstgjord befruktning. Beroende på art kan ynglen antingen sättas ut kort efter kläckning eller födas upp till smoltstadiet innan de återutsätts i samma vattendrag som föräldrarna härstammar från.
Maskulinisering	När fisk som har honlig genotyp utvecklar mjölkesäckar och får hanlig fenotyp.
Matfisk	Fisk som odlas för humankonsumtion, för laxfisk från ca 1 års ålder.
Osmoreglering	Reglering av kroppens vätske- och saltbalans.
Parr	Livsstadium hos laxfiskungar efter yngelstadiet fram till dess att smoltifieringsprocessen påbörjas.
Post-smolt	Ung laxfisk efter genomgången smoltifiering som vandrat ut i havet eller överförs till saltvatten.
RAS	“Recirculating Aquaculture System”. Anläggning där vattnet renas och återanvänds om och om igen. Recirkulerings-(återanvändningsgraden) är oftast 90–96 %. Motsats till genomflödessystem.
Semislutna system	Uppfödningssystem med delvis recirkulation, delvis genomflöde (Ex 50 % recirkulation av vattnet). System i vatten (hav eller sjö) där en fysisk barriär (t.ex betong eller plast), separerar insida från utsida. Vatten pumpas in och möjliggör behandling (kontroll) av inkommande och utgående vatten.
Smolt	Ung laxfisk som har genomgått en fysiologisk, morfologisk och beteendemässig förändring så att den tål saltvatten och har antagit vuxna individers färgteckning och beteende.

Sättfisk

En fisk som föds upp för att sättas ut i naturliga vatten eller i andra vattenbruksanläggningar, snarare än att hållas kvar hela livscykeln för konsumtion.

Ögonpunktning/Ögonpunktad rom

Tidpunkten då ynglens ögon är utvecklade och synliga genom romkornets skal.

1 Inledning

1.1 Uppdrag och frågeställning

I detta uppdrag har Jordbruksverket önskat att SLU:s Vetenskapliga råd för djurskydd ska sammanställa aktuell forskning och ge en tydlig bild av det vetenskapliga läget på området hållning och hantering av fisk i vattenbruk. I uppdraget ingår även att belysa om det finns kunskapsluckor på området. Uppdraget omfattar inte bedövning och avlivning av fisk.

Mer specifikt gäller uppdraget följande:

- Uppdraget omfattar de fiskarter som är vanligast förekommande i svenskt vattenbruk (dvs. regnbåge, röding, öring, lax, tilapia, afrikansk ålmal, ål, stör, abborre och gös, se avgränsningar nedan), och ska fokuseras på fisk som hålls för livsmedelsproduktion och avel inför livsmedelsproduktion. Rådet får fokusera mer på de arter där det finns mer tillgänglig information. Uppdraget omfattar att utifrån aktuellt vetenskapligt läge belysa och bedöma hur fiskar bör hållas i öppna system (kassar, dammar, bassänger och tankar) och slutna och delslutna system (recirkulerande vattenbruk och akvaponi). För hållning i öppna system ska hållning under hela året beaktas.
- Detta inkluderar hur förutsättningar som vattenvolym, vattenkvalitet, ljus, utfodringsmängd och utfodringsrutiner, berikning, behov av tillsyn, gruppstorlekar, besättningstäthet, mm. påverkar fiskens djurvälfärd.
- Uppdraget omfattar också att utifrån aktuellt vetenskapligt läge belysa och bedöma hur fiskar i vattenbruk bör hållas och hanteras på ett sätt som främjar god djurvälfärd. Detta inkluderar till exempel risker kopplade till smoltifiering, avel och reproduktion samt hantering av fisk i vatten och i luft inklusive olika former av trängning, transport och pumpning.
- Uppdraget omfattar utöver denna riskanalys även en sammanställning av tänkbara indikatorer som kan användas av djurhållare och kontrollpersonal för att på plats bedöma fiskens välfärd i vattenbruk

Uppdragets omfattning har därefter preciserats till att exkludera öring och att endast i begränsad utsträckning omfatta en systematisk kartläggning av välfärdsindikatorer för fisk, eftersom detta behandlas inom ramen för det separata uppdraget från Jordbruksverket till RISE, "Välfärdsindikatorer för odlad fisk - En litteraturgenomgång av indikatorer och verktyg för att utvärdera fiskvälfärd för laxfisk, tilapia och clarias", Jordbruksverkets Dnr 3.3.11-19639/2022. Flera djurvälfärdsindikatorer berörs dock översiktligt i denna rapport.

1.2 Rådets avgränsningar

Rådet har tolkat Jordbruksverkets uppdrag att gälla följande arter: regnbåge, fjällröding, öring, atlantlax, niltilapia, afrikansk vandarmal, europeisk ål, stör, abborre och gös. Avseende stör har avgränsningar gjorts till de två vanligaste arterna i svensk störuppfödning, nämligen sibirisk stör (*Acipenser baerii*) och rysk stör (*Acipenser gueldenstaedtii*).

En ytterligare avgränsning är att rapporten inte behandlar hur olika typer av kassar, tankar eller vattenflöden påverkar fiskarnas välfärd. Detta område utgör i sig ett omfattande forskningsfält, och att inkludera det skulle göra uppdragets omfattning alltför brett.

1.3 Begrepp av vikt för yttrandet och Rådets arbete

Begreppen fiskuppfödning och fiskodling används ofta som synonymer och syftar båda på verksamheten att föda upp fisk i kontrollerade miljöer. I denna text har Rådet valt att konsekvent använda termerna fiskuppfödning och vattenbruk. Det gör vi för att tydliggöra att det handlar om uppfödning av levande djur och inte om odling i jordbrukets mening. Genom att använda ett språkbruk som bättre speglar verksamhetens biologiska och etiska karaktär vill vi bidra till en mer nyanserad och korrekt beskrivning av området.

I detta yttrande har begreppet "djurskydd" använts när det handlar om människans handlingar och ansvar; vad människor gör, inte gör eller borde göra för djuren. Ordet "djurvelfärd" används när det gäller det individuella djurets upplevelse och hur väl det kan hantera sin situation. Mer specifikt används den definition av djurvelfärd som Världsorganisationen för djurhälsa (WOAH) antagit, som anger att "Djurvelfärd syftar på det fysiska och mentala tillståndet hos ett djur i relation till de omständigheter under vilka det lever och dör" (WOAH, 2022). Yttrandet fokuserar på vetenskapliga rön om djurs välfärd och i viss utsträckning djurskydd, men det kan också vara lämpligt att belysa människans intressen, eller olika miljöaspekter, inom ramen för uppdraget.

"Stress" är ett allmänt begrepp som betecknar en serie standardmässiga fysiologiska reaktioner, ofta åtföljda av beteendeförändringar. Stress kan orsakas av många olika slags stimuli och olika individer kan reagera olika i samma situation. Det som avgör hur omfattande stressreaktionen blir är hur individen upplever situationen och individens förmåga att förutse och kontrollera situationen. Stress är en naturlig reaktion som syftar till att skydda individen, men kan bli ett välfärdsproblem om individens förmåga att hantera situationen överskrids. Upprepad eller långvarig stress orsakar en fysiologisk belastning vilket bland annat kan resultera i påfrestningar på hjärt-kärlsystemet och ett nedsatt immunförsvar vilket kan orsaka sjukdom. Stressreaktioner kan mätas och delvis förstås genom fysiologiska parametrar och beteendeobservationer.

"Lidande" är en mental upplevelse av en fysisk eller psykisk plåga av betydande intensitet och varaktighet. Lidande kan involvera stress, men måste inte göra det. Medan stressreaktioner ofta kan mätas kan individens subjektiva upplevelse – och därmed även graden av lidande – vara svårare att bedöma. Begreppet "onödigt lidande" används bland annat i den svenska djurskyddslagen (2018:1192), men det saknas en enhetlig definition av begreppet.

"Miljöberikning" innebär att förändringar görs i djurens miljö som främjar djurets biologiska funktionsförmåga och beteenderepertoar. Effekten kan påvisas genom förbättrad hälsa, psykiskt välbefinnande, ökad motståndskraft mot stress, samt en utveckling av beteendemässiga och kognitiva förmågor. För att uppnå berikningseffekter kan olika metoder användas, såsom att presentera foder på sätt som stimulerar födosöksbeteende, att dela upp inhysningsutrymmen i olika funktionella områden och att skapa dynamiska miljöer som främjar individens valmöjligheter, den sociala sammanhållningen, artspecifika rörelsemönster och kognitiv stimulans. En berikad miljö innehåller funktioner som går utöver de som krävs för att tillfredsställa en individs livsuppehållande och grundläggande beteendemässiga behov.

Rådet ska arbeta riskvärderande. I strikt bemärkelse är ”riskvärdering” (också kallat riskbedömning) ett ramverk för att på ett systematiskt, vetenskapligt och transparent sätt ge underlag för att hantera specifika problem genom att bedöma risken för framför allt de negativa (icke önskvärda) konsekvenserna. En fullständig riskvärdering tar hänsyn till alla kända faktorer som kan påverka de aktuella konsekvenserna, liksom sannolikheten för dessa konsekvenser ifall en eller flera faktorer förekommer. Den beräknade risken är en kombination av allvarligheten hos en konsekvens och sannolikheten för den i den undersökta populationen. Ju mer fullständig och tillförlitlig den tillgängliga vetenskapliga informationen är, desto säkrare blir riskvärderingen. Riskvärdering ska skiljas från ”riskhantering”, som istället handlar om hur riskerna hanteras och vilka beslut som eventuellt behöver fattas för att förebygga dem. Riskhantering ingår inte i Rådets uppdrag.

1.4 Litteratur

Litteratursökningar gjordes i bland annat Web of Science, Google Scholar och PubMed. Facklitteratur i bokform har också utnyttjats.

För att identifiera relevant litteratur användes ett brett urval av sökord, inkluderande olika böjningar, synonymer och kombinationer av termer kopplade till fiskvälfärd, vattenbrukssystem, artnamn och hanteringsmetoder. Sökningarna genomfördes främst i vetenskapliga databaser men kompletterades även med grå litteratur såsom myndighetsrapporter och branschdokument. Utöver de systematiska sökningarna granskades referenslistor i redan inkluderade artiklar och rapporter, vilket resulterade i ytterligare relevanta källor.

Totalt ingår 153 vetenskapliga artiklar samt 40 övriga rapporter, böcker, och andra hänvisningar i referenslistan.

2 Vattenbruk i Sverige

Svensk uppfödning av fisk domineras i mycket stor utsträckning av regnbåge, som år 2023 stod för cirka 85–87 % av den totala matfiskproduktionen i landet. Den totala mängden producerad regnbåge uppgick då till omkring 8 000 ton, varav merparten föddes upp i sötvattensmiljöer (Jordbruksverket, 2025). Näst efter regnbåge är fjällröding den mest betydande arten inom svenskt vattenbruk, med en produktion på 80 ton år 2022 (Jordbruksverket, 2025). I Sverige slaktas uppskattningsvis upp till sex miljoner fiskar årligen. Det saknas dock utförlig statistik över hur många fiskar som hålls i Sverige idag, vilket innebär att det också saknas systematisk information om exempelvis dödlighet och därmed möjligheten att följa utvecklingen av fiskhälsa över tid.

För övriga arter, som atlantlax, öring, niltilapia, afrikansk vandrarmal, stör, abborre och gös, är uppfödningen begränsad. Statistiken för dessa arter är ofta ofullständig eller sekretessbelagd, antingen på grund av låga produktionsvolymen eller få aktiva verksamheter. Det gör det svårt att redovisa exakta siffror (Kiessling & Hansen, 2024).

Sik och harr föds liksom lax och öring upp i kompenstationssyfte, men i mycket begränsad omfattning. Likaså förekommer uppfödning av bland annat karp i liten skala. Dessa arter är inte ytterligare belysta i detta dokument då de inte omfattas av Jordbruksverkets uppdrag.

3 Olika system för hållande av fisk

Inom vattenbruk används flera typer av uppfödningssystem som varierar i teknisk komplexitet, resursanvändning och möjlighet till kontroll över miljöförhållanden. Dessa system delas grovt in i öppna och slutna system, beroende på graden av kontakt med det omgivande vattnet.

3.1 Öppna system

Svensk uppfödning domineras av öppna system, där kassar är den vanligaste metoden. I Sverige har kassarna normalt en diameter på upp till 50 meter. Vattnet strömmar kontinuerligt genom nätkassarna med hjälp av naturliga vattenströmmar. Detta ger god syretillgång men innebär att foderrester, avföring och eventuella patogener (sjukdomsframkallande mikroorganismer) kan spridas till och från omgivningen.

En fördel med uppfödning i kassar är att det ofta är en kostnadseffektiv och energisnål metod, eftersom vattenflöde, syresättning och temperatur till stor del regleras naturligt. Samtidigt är kontrollen över vattenkvaliteten begränsad. Öppna system förekommer även på land, exempelvis för sättfisk eller kompensationsutsättning, där fisk hålls i kar eller tankar som förses med genomflöde av vatten från omgivningen. Likt öppna kassar kräver dessa system stora vattenmängder, och vattenkvaliteten avgörs främst av vattenutbytet och mängden fisk per kubikmeter vatten (kg/m³). I teorin kan vattenflödet i dessa system kontrolleras något mer effektivt än i kassar, men det beror på systemets konstruktion. Ett tredje öppet system är uppfödning i grävda dammar, som ibland har ett visst genomflöde eller fylls på vid behov. Dammarna kan vara tätade med exempelvis betong eller plastduk, men i Sverige används oftast otätade dammar (Kiessling & Hansen, 2024). Internationellt är dammbaserad uppfödning fortfarande den vanligaste formen av vattenbruk, särskilt i Asien och Afrika, ofta med karpfisk (Kiessling & Hansen, 2024).

En gemensam utmaning med öppna system är den begränsade möjligheten att kontrollera vattenkvaliteten, och miljöförhållanden på platsen är således avgörande för fiskens hälsa och välfärd.

3.2 Slutna och delvis slutna system

Recirkulerande vattenbrukssystem (RAS) är slutna system där vattnet renas och återanvänds flera gånger. RAS används ofta där öppna system inte är möjliga, till exempel på grund av klimat- eller miljökrav. Vattnet renas genom att det passerar mekaniska och biologiska filter, koldioxid luftas bort och nytt syre tillsätts. Vanligtvis byts 5–10 % av vattnet ut dagligen, men tekniken utvecklas kontinuerligt för att ytterligare minska vattenförbrukningen.

Fördelarna med RAS inkluderar hög kontroll över miljöparametrar såsom syre, temperatur och kväveföreningar. Utmaningar inkluderar behovet av teknisk kompetens och risken för systemstörningar om filtrering eller syresättning brister.

I Norge utvecklas även delvis slutna system för uppfödning i havsmiljö. Inneslutningen kan bestå av betong, glasfiber eller plast, och vatten pumpas in från djupare vattenlager vilket minskar risken för patogener och laxlus. Denna teknik har visat god effekt för att minska angrepp av den problematiska laxlusen i norskt vattenbruk. Eftersom svenskt vattenbruk nästan uteslutande sker i sötvatten där de problematiska arterna av laxlus inte kan överleva så är inte heller delvis slutna system vanligt förekommande i Sverige.

Både RAS och delvis slutna system ger möjlighet att behandla inkommande och utgående vatten, vilket minskar risken för smittspridning. De erbjuder också bättre skydd för fisken och större kontroll över vattenkvaliteten än i öppna system.

Akvaponi innebär en integrering av RAS med hydroponisk odling av växter, där fiskens metabola restprodukter används som näringskälla för växterna. Ur ett fiskvälfärdsperspektiv kan akvaponi innebära vissa fördelar, exempelvis en mer stabil vattenkvalitet genom växternas upptag av näringsämnen och därmed minskad risk för ackumulering av kväveföreningar. Samtidigt kan systemens komplexitet utgöra en nackdel, eftersom både fiskarnas och växternas behov måste tillgodoses samtidigt. Detta kan skapa konflikter kring optimala temperaturer, ljusförhållanden och vattenkemi, vilket i sin tur kan innebära risker för fiskarnas välfärd om driften inte är noggrant anpassad och övervakad.

4 Fiskvälfärd

Fiskar är kännande varelser med förmåga att uppleva smärta, stress och obehag (Jalmlöv *et al.*, 2011). Trots detta är kunskapsläget om deras välfärd inom vattenbruket fortfarande bristfälligt i flera avseenden. De flesta studier som undersöker effekter av olika hållningssystem, vattenkvalitet och olika rutiner inom vattenbruket fokuserar främst på överlevnad, tillväxt och avsaknaden av tydliga negativa effekter på fiskarna hälsa och välfärd. Detta tillvägagångssätt kan dock vara otillräckligt, eftersom det riskerar att förbise viktiga aspekter av fiskarnas välbefinnande. Att det saknas tydliga tecken på lidande, som ökad dödlighet, sjukdom eller hämmad tillväxt, innebär inte nödvändigtvis att fiskarna har en god djurvälfärd. God produktivitet eller frånvaro av sjukdom är inte ett bevis på att djuren mår bra, även om hälsa är en viktig del av djurvälfärdsbegreppet. Stress, mindre skador och avvikande beteenden kan förekomma utan att det märks i form av sjuklighet eller dödlighet. Om man enbart bedömer välfärd utifrån frånvaro av skador och fysisk ohälsa får man en alltför snäv och ofullständig bild av hur djuren faktiskt har det. Djurvälfärd handlar ytterst om djurets subjektiva upplevelse av sin miljö och situation. För att skapa en mer heltäckande bedömning bör således även positiva välfärdsindikatorer inkluderas, såsom nyfikenhet, undersökande beteenden och positiva sociala interaktioner, det vill säga beteenden som tyder på att djuret upplever sin omgivning som stimulerande och trygg. Vilka indikatorer som kan användas och hur de ska tolkas beror på art.

Vid bedömning av fiskars välfärd är det även avgörande att ta hänsyn till belastning över tid. Kortsiktiga studier riskerar att missa de långsiktiga effekterna av suboptimala förhållanden och stress. Mindre påfrestningar som upprepas eller kvarstår över tid kan utgöra en kronisk stress och negativt påverka immunförsvar och motståndskraft mot sjukdom och leda till försämrad välfärd. Även en fisk som inte visar några tydliga tecken på dålig hälsa kan ändå vara negativt påverkad, särskilt om miljön varit suboptimal under längre tid.

Fiskar som föds upp för livsmedelsproduktion har mycket varierande produktionscykler beroende på art och uppfödningssystem. För snabbväxande tropiska arter som niltilapia och afrikansk ålmal kan tiden från kläckning till utsättningsklart yngel vara så kort som 2–3 månader, och dessa fiskar når slaktvikt på omkring 1–1,5 kg redan efter 6–9 månader. Motsatsen gäller för kallvattensarter som regnbåge, fjällröding och atlantlax, där tiden till smoltifiering eller utsättningsklart yngel ofta är 10–18 månader och den totala produktionstiden fram till slakt kan sträcka sig från 1,5 upp till 3 år, beroende på miljöförhållanden och önskad slaktstorlek. Andra arter som abborre och gös når utsättningsklar yngelstorlek på 3–6 månader och slaktvikt först efter 1,5–2,5 år, medan långsamväxande arter, som till exempel stör, kan kräva flera år innan de uppnår marknadsstorlek. För europeisk ål är situationen speciell eftersom uppfödning fortfarande baseras på glasål infångad från naturen, vilket gör att någon motsvarighet till smoltstadium inte kan anges. Utöver matfiskproduktionen hålls i många anläggningar även ett mindre antal avelsdjur. Framför allt honor med hög romkvalitet kan behållas under lång tid, ibland upp till tio år.

Ju längre tid fiskar hålls i produktion, desto större blir risken för exponering för patogener och miljöfaktorer som kan påverka deras välfärd negativt. Samtidigt kan en mycket kort uppfödningstid innebära att tillväxten drivs på i snabb takt, vilket i sin tur kan ge upphov till fysiologiska och anatomiska problem med potentiella negativa effekter på välfärden.

5 Atlantlax (*Salmo salar*)

5.1 Biologi

Atlantlax förekommer i vilt tillstånd i länderna runt om Atlanten och även i de baltiska länderna runt Östersjön. Atlantlaxen är en rovfisk som i vilt tillstånd främst äter insekter och fisk. Atlantlax kan vara stimlevande i havet, speciellt när de jagar och äter, och har en tolerans för relativt tät bestånd. I kommersiella system är det vanligt att laxen går i stim med hög täthet, vilket minskar förekomsten av revirhävande beteenden. Arten växer bra och har en god hälsa även på foder med reducerad andel fiskmjöl och fiskolja, så länge fodret har god näringsmässig balans. Forskning pågår för att förbättra toleransen för vegetabiliska och marina alternativa råvaror samt utredning av näringsmässiga behov för optimering av näringssammansättningen i fodren (Aas *et al.*, 2022)

De vilda bestånden har minskat kraftigt på grund av utbyggnaden av vattenkraftverk i älvar där laxen reproducerar sig. Atlantlaxen är den vanligaste arten i uppfödning i norra Europa, där Norge är den största producenten.

Atlantlaxen är en anadrom art vilket innebär att den kläcks och tillbringar sin juvenila tid som parr i sötvatten i rinnande vattendrag som åar och älvar. Därefter vandrar den ut i havet som smolt där den kan växa sig stor och för att sedan återvända till älvarna för att leka.

Utvandringen till havet föregås av en biologisk process som kallas smoltifiering (se mer under 5.2). Detta är en pre-adaptation till ett liv i havet. Denna process styrs av ljus och temperatur. När parren har vuxit sig tillräckligt stor, i vilt tillstånd vanligtvis mellan 2 och 4 år när parren är >12 cm, så kommer det ökande dagsljuset under våren att stimulera parren att initiera smoltifieringen. Den förberedande omställningen innefattar morfologiska, fysiologiska och beteendemässiga förändringar. Parren förlorar sina karakteristiska, vertikala parrmärken och blir silvrig samtidigt som den blir mer långsmal och torpedliknande. Den ställer om fysiologiska mekanismer för att hantera sin salt-/vattenbalans, för att anpassa sig till det salta havet, samt börjar simma med strömmen istället för mot strömmen (Hoar, 1988).



Figur 1. Smoltifiering hos Atlantlax när parren genomgår fysiologiska, morfologiska och beteendemässiga förändringar till smolt, för att klara ett liv i det salta havet. Foto: Henrik Sundh

5.2 Avel, reproduktion och smoltifiering

Avelsfisk för kompensationsuppfödning fångas in när de återvänder till sitt vattendrag för att leka, och hålls i fångenskap från några veckor till ett par månader innan de är lekmogna. I samband med, eller strax efter det att man från sövd fisk tar rom och mjölke för artificiell befruktning, avlivs samtliga honor och oftast även hanarna. Enstaka anläggningar släpper ut hanarna i det vilda igen. Avlivning av honorna är nödvändigt för att upprätthålla lagstadgade krav på smittfri rom, vilket erhålls genom att honorna provtas för vertikalt överförbara infektioner (infektioner som kan överföras från föräldradjur till embryo).

I samband med lekmognadsprocessen blir laxen mer mottaglig för infektioner. Ett vanligt problem både i det vilda och i kompensationsanläggningar är att laxen drabbas av algsvampangrepp (saprolegnios). För att fisken ska överleva till lek krävs behandling, vilket i anläggningar görs genom så kallad formalinbadning, dvs. att formalin tillsätts till vattnet i en viss dos under en viss tid. Ofta behövs upprepade behandlingar.

Vid kompensationsuppfödning läggs fokus på att få en så naturlig smolt som möjligt. Yngel och parr går oftast i vatten från den älv de tillhör och med artificiellt ljus som efterliknar naturlig ljussättning, vilket gör att de får följa de naturliga årstidsvariationerna. Parren fodras dock inte med naturlig föda utan med kommersiellt foder, dvs. motsvarande det parr i uppfödning för matproduktion får. Tillväxten är därför snabbare än hos vild parr även om utfodringen inte är forcerad, och smoltifiering kan ske redan efter 1–2 år (jämfört med i naturen oftast 2–4 år). Smoltifieringsprocessen sätter igång automatiskt vid rätt tidpunkt på året om parren är redo att smoltifiera.

Vid uppfödning för matfiskproduktion läggs stort fokus på tillväxt och när fisken har kläckts hålls den i ljus dygnet runt för att den ska äta kontinuerligt och växa maximalt. Det finns inga indikationer på att välfärden påverkas negativt av kontinuerligt ljus i sig. Dock finns misstankar om att snabb tillväxt, som kontinuerligt ljus bidrar till, skulle kunna ligga bakom problem vid utvecklingen av vissa organ. Mer forskning behövs inom detta område för att reda ut orsak och verkan. I uppfödning initieras smoltifiering genom att korta ner dagslängden till 12 h under en period på flera veckor. Sedan utsätts parren för 24 h ljus igen vilket initierar och stimulerar smoltifieringen. När processen är avklarad och parren utvecklats till smolt överförs de till saltvatten (Noble *et al.*, 2018)

Intensifieringen av matfiskproduktion i framför allt Norge har lett till att det utvecklats många olika protokoll för produktion av smolt, där flertalet saknar vetenskapliga data på hur smoltens fysiologiska status vid flytt från söt- till saltvatten påverkar tillväxt och överlevnad i havet.

Det finns en rad risker kopplat till uppfödning av atlantlax. I Norge är den känsligaste fasen direkt efter kläckning där dödligheten på fisk under 3 g utgör 44 % av dödligheten i sötvattensfasen. Här tror man att utfodring, vattentemperatur och övergång till hållningskar inklusive hantering är avgörande faktorer. Då RAS-teknik används i stor utsträckning är även tekniska fel en bidragande orsak till dödlighet. Risken för sjukdom relaterad till vattnets gasmättnad är högre i RAS-anläggningar, där syremättnaden konstant hålls runt 100 % utan att till exempel kvävemättnaden mäts. Därmed finns risk för total gasövermättnad. Även vattenkvalitet med höga nivåer av koldioxid kan utgöra ett problem och tros ligga bakom njurförkalkningar som blir allt vanligare under sötvattensfasen. Intensifiering av uppfödningen med höga temperaturer över 12 °C ökar risken för gällocks- och ryggradsdeformationer (Moldal *et al.*, 2025).

Smoltifiering är en kritisk fas i livscykeln där laxen genomgår en fysiologisk omställning för att kunna överleva i saltvatten och det finns många faktorer i uppfödningssmiljön under smoltifieringsprocessen som kan kopplas till direkta negativa effekter på välfärden (Olsen & Finstad, 2024). Branschen har valt att göra egna tolkningar av fiskens biologi och manipulerar ljusregim, temperatur, fodertyp och ibland tillsats av salt- eller havsvatten utan att känna till de fulla konsekvenserna av dessa behandlingar efter att fisken satts ut i havet (Moldal *et al.* 2025). Eftersom denna kontrollerade process skiljer sig från det gradvisa och naturliga förloppet i det vilda, kan det göra fisken särskilt sårbar för stress och hälsopåverkan. Smoltifieringsprocessen sammanfaller också med andra belastande moment såsom vaccination, sortering och flytt mellan tankar. Sådana åtgärder innebär hantering, pumpning och ibland fasta, vilket i kombination med de fysiologiska förändringarna under smoltifieringen utgör en betydande påfrestning på fisken.

Tidig könsmognad hos hanar i uppfödning är ytterligare ett problem som kan uppstå. Detta är en naturlig process där strategin i det vilda är att, istället för att smoltifiera och vandra ut till havet, stanna i älven. De små hanarna (ca 10 cm) kan sedan smyga sig in i lekgrupparna utan att upptäckas av de lekande laxarna och befrukta rom i smyg (Hoar, 1988). Dessa hanar blir könsmogna under vintern, och samtidigt blir de mer infektionskänsliga. I uppfödningssanläggningar är det vanligt att de drabbas av svampinfektioner och dör. Infektionerna brukar inte sprida sig till övriga fiskar i karen. Eftersom hanarna inte

smoltifierar kan de inte heller flyttas till havsvatten tillsammans med övriga fiskar när tiden för detta är inne. För tidig könsmognad kan även inträffa efter smoltifiering. Fisken slutar då äta och stannar därmed av i tillväxten (Noble *et al.*, 2018). För tidig könsmognad hos atlantlax är ett välfärdsproblem både direkt (försämrat fysiskt tillstånd, ökad sjukdomsrisk, förändrat beteende) och indirekt (ökad risk för kasserade djur). Detta är därför något som vattenbruket aktivt försöker förebygga genom styrning av ljus, temperatur och utfodring samt genetisk selektion (Good & Davidsson, 2016; Noble *et al.*, 2018).

5.3 Uppfödningssystem

Kläckning och uppfödning av sättfisk sker i Sverige främst i genomströmningssystem med bassänger eller tankar, med vattentillförsel från närliggande vattendrag. Merparten av all atlantlax produceras i kompensationsuppfödningar, vilket innebär att laxen sätts ut i vattendraget när den smoltifierat. RAS-system för uppfödning av atlantlax har byggts med söt- respektive saltvatten beroende på livsstadium. RAS-system som har hållit vuxen lax i sötvatten har förekommit. I dessa fall har lax av svensk sötvattenslax (gullspångslax) hållits.

6 Fjällröding (*Salvelinus alpinus*)

6.1 Biologi

Fjällröding, hädanefter benämnd röding, har ett naturligt utbredningsområde över norra halvklotet. Arten förekommer framför allt i de arktiska regionerna men även i kalla sjöar på mer sydliga breddgrader i Europa, Nordamerika och Asien ner till 41 °N (Sydeuropa). I Sverige är det huvudsakliga utbredningsområdet sjöar och strömmande vatten i fjällkedjan, men bestånd finns även i flera djupa sjöar längre söderut i landet, till exempel Vättern. Vissa rödingbestånd är stationära medan andra är anadroma/havsvandrande. Havsvandrande röding förekommer till exempel i Norge, men i Sverige är all röding sötvattenlevande. Den havsvandrande formen och dess livsfaser kommer därför inte att beröras i det här yttrandet. Även sötvattenlevande röding genomgår dock en smoltifieringsprocess där kroppsform och färg övergår från parrens extremt välkamouflerade teckning till den vuxna rödingens karakteristiska grå-grön-bruna kropp med ljusa fläckar och rosa-röd buksida.

Rödingen är stimlevande och trivs i grupper med hög täthet. Aggressivitet kan uppstå om gruppstorleken är för liten i relation till utrymmet, om det är en avsevärd storleksvariation mellan de individuella fiskarna och om vattenflödet är för lågt och fodertillgången ojämn. Kannibalism förekommer sparsamt, och då under yngelstadiet om det är avsevärd storleksskillnad på ynglen (Brännäs *et al.*, 2011b). Arten uppvisar god tillväxt på foder där merparten av proteinet är av vegetabiliskt ursprung, men näringssammansättningen måste vara noggrant balanserad för att uppnå optimal hälsa och tillväxt, särskilt vad gäller fettsyrasammansättning.

6.2 Avel, reproduktion och smoltifiering

I det vilda leker rödingen under höst och tidig vinter, från augusti till januari. Rödinghonan kan producera runt 2 500 romkorn/kg kroppsvikt och äggen kläcks på våren.

Honor och hanar bör hållas tillsammans eftersom de stimulerar varandras könsmognad. Stress har betydelse för rom- och sannolikt även mjölke kvaliteten (Brännäs *et al.*, 2011a), där till exempel mycket hantering under leksäsongen (könssortering och separation, upprepade kontroller av lekmognad) och höga vattentemperaturer under sommar och höst kan påverka fisken negativt (Brännäs *et al.*, 2011a).

Efter kläckning tar sig ynglen neråt mot botten substratet. Ynglen lever på gulesäcken i ca 250–300 dygnsgrader och behöver under denna tid skydd att gömma sig i, något som hjälper dem att hålla balansen och positionen i vattnet så de kan lägga all energi på att växa. När 70–80 % av gulesäcken förbrukats börjar ynglen simma, tar in luft för att fylla simblåsan och är redo att börja utfodras. Vattenflödet i tanken bör anpassas till lämpligt motstånd för de uppsimmande ynglen, så att strömmen inte blir för stark. Vetenskapliga uppgifter om vilket spann i flödes hastighet som är lämpligt har inte kunnat identifieras.

För en beskrivning av smoltifieringsprocessen och potentiell påverkan på fiskens välfärd, se 5.2 (atlantlax).

6.3 Uppfödningssystem

I Sverige förekommer ingen kompensationsuppfödning av röding, dvs. ingen vild fisk tas in för avel utan all avelsfisk är uppfödd inom vattenbruksanläggningar. Ett intensivt avelsarbete har pågått under många år för att skapa en snabbväxande och tålig stam för matfiskproduktion.

Sättfisk av röding föds i Sverige främst upp i kalla genomströmningssystem med bassänger eller tankar, ofta med tillgång till kallt grund- eller ytvatten. I mindre omfattning används RAS, särskilt i samband med kläckning och yngelproduktion. Matfisk av röding föds upp i kassar. Avelsfisk hålls i kassuppfödning eller landbaserade system. Röding är känslig för höga vattentemperaturer, vilket begränsar användbarheten av öppna kassystem.

7 Regnbåge (*Oncorhynchus mykiss*)

7.1 Biologi

Regnbågen är en laxfisk som ursprungligen härstammar från Nordamerika men har introducerats i stora delar av världen, inklusive Sverige, för vattenbruk och sportfiske. Den är en anpassningsbar art med god tillväxtförmåga som tolererar ett brett temperaturintervall, men föredrar kallt, syrerikt vatten (Kiessling & Hansen, 2024). Regnbåge är en stimlevande art med hög täthetstolerans, vilket gör den väl lämpad för storskalig uppfödning. Hög fisktäthet kan till och med minska aggressivt beteende, vilket bidrar till stabila uppfödningförhållanden. Regnbåge har också visat god tillväxt och hälsa vid foder baserat på alternativa proteinkällor, såsom vegetabiliska ingredienser och insektsmjöl, vilket gjort den till en modellart i forskning kring hållbara foderlösningar. Den kan leva i både sötvatten och bräckt vatten men används i svenskt vattenbruk framför allt i sötvattenssystem. Regnbåge är en pelagisk fisk (fisk som lever i öppet vatten) som ofta uppvisar starka simbeteenden och har hög aktivitetsnivå. Regnbågen är en rovfisk som i vilt tillstånd främst äter insekter och fisk. Arten är känslig för låg syrehalt, höga ammoniaknivåer och plötsliga förändringar i miljöparametrar (Alabaster *et*

al., 1957; Beriner & Randall, 1998). Den är också känslig för hantering i luft, vilket gör det viktigt att minimera sådana moment.

7.2 Avel och reproduktion och smoltifiering

Avel sker i kontrollerade miljöer och ofta med könsmogna fiskar i selekterade populationer. Avelsmål inkluderar ökad tillväxt, minskad känslighet för stress, ökad sjukdomsresistens och ökad köttkvalitet. Regnbåge genomgår inte någon obligatorisk smoltifieringsprocess som atlantlax, men fysiologiska förändringar sker vid övergång mellan sötvatten, bräckt vatten och saltvatten.

7.3 Uppfödningssystem

Sättfisk av regnbåge föds i Sverige främst upp i genomströmningssystem med bassänger eller tankar, med vattentillförsel från närliggande vattendrag. Matfisk av regnbåge föds främst upp i kassar. I praktiken föds regnbåge för livsmedel i Sverige vanligtvis upp i sötvattensmiljöer under hela livscykeln (Kiessling & Hansen, 2024). Avelsfisk hålls i kassuppfödning eller landbaserade system. I mindre omfattning används RAS. I kassar hålls fisken ofta under hela produktionscykeln, medan landbaserade system är vanliga för yngelproduktion eller kortare tillväxtfaser. I vissa fall kombineras öppna och slutna system.

8 Europeisk ål (*Anguilla anguilla*)

8.1 Biologiska egenskaper

Den europeiska ålen är en katadrom art. Det innebär att den reproducerar sig i saltvatten och att tillväxten sker i sötvatten, dvs. livscykeln är omvänd den som anadroma fiskar har. Arten klassificeras som akut hotad enligt International Union for Conservation of Nature (IUCN) och EU har ett bevarandeprogram med åtgärder som ska öka artens chanser till överlevnad i det vilda och därmed på sikt öka populationsstorleken. Ål har ett brett toleransspektrum för många vattenparametrar, inklusive syre, pH och salinitet (Dalsgaard *et al.*, 2013). I naturen är ålen en solitär fisk. Glasål kan dock bilda stim i mynningsområdena när de ska ta sig från hav till sötvatten, och likaså kan utvandrande silverål uppträda i stim (Deelder, 1984). Ålen är nattaktiv och bottenorienterad och kräver tillgång till gömställen och låg konkurrens för att trivas i naturen. Trots dessa naturliga förutsättningar kan ål födas upp med bra tillväxt i relativt höga tätheter i kommersiella RAS-anläggningar (Dalsgaard *et al.*, 2013). Om detta påverkar ålens välfärd ur andra aspekter än att tillväxten är god anges dock inte i artikeln. Ålen kan andas luft via både hud och gälar, och klarar sig ovanför vatten under relativt långa perioder (vid 15 °C i åtminstone 20 timmar, vid 7 °C i veckor) under förutsättning att den kan hålla sig fuktig (Berg & Steen, 1965). Denna egenskap utnyttjas av ålen bland annat för att ta sig förbi vandringshinder. Det är också vanligt att ål transporteras utan vatten men med en isklump som bidrar med kyla och fukt i transportlådan. Ålar är karnivorer och asätare, med en naturlig diet bestående av annan fisk, kräddjur och blötdjur. Under uppfödningförhållanden behöver ålen animaliskt protein av hög kvalitet, och har visat låg tolerans för vegetabiliska ingredienser, vilket begränsar användningen av alternativa foderkällor.

Ålens livscykel är i stort kartlagd, men själva reproduktionen är fortfarande okänd. Man tror att ålen leker i östra Sargassohavet, baserat på 100 år gamla observationer samt sentida märkning av vuxen ål (Wright *et al.*, 2022). När ål-larverna kläckts transporteras de passivt med havsströmmarna mot Europa och norra Afrika. Efter cirka 2–3 år till havs genomgår de platta, lövliknande, genomskinliga larverna en metamorfos och förvandlas till glasål (Sjöberg, 2015). Glasålen är också genomskinlig men har samma kroppsform som en vuxen ål. Glasålen vandrar upp i söt- eller bräckvatten och antar en mörkt brungrå färg med ljusare buk, och kallas då gulål. Det finns också data på att ålar utvecklas och tillbringar hela tillväxtperioden i saltvatten (Tsukamoto *et al.*, 1998). Efter cirka 4–20 år utvecklas gulålen till silverål eller blankål (OSPAR, 2010; Sjöberg, 2015). Silverålen utmärks av en högre kontrast mellan ryggfärg (svart-brun) och bukfärg (silvervit) (Acou *et al.*, 2005). När ålen omvandlas till silverål och börjar sin vandring mot Sargassohavet för lek så slutar den helt att äta (OSPAR, 2010).

8.2 Avel och reproduktion

Eftersom det saknas fullständig kunskap om ålens reproduktion och den inte förökar sig i fångenskap förekommer inget avelsarbete. Glasål fångas in när de når europeiska kustvatten och flyttas till anläggningar för vidare uppfödning, antingen för senare kompensationsutsättningar eller uppfödning till matfisk.

8.3 Uppfödningssystem

I Sverige hålls glasål och gulål enbart i RAS-system. Glasålen fångas in när den börjar vandra upp i floder på den europeiska kontinenten, och säljs för kompensationsutsättning när den utvecklats till gulål eller vidare uppfödning till matfisk. Ålen som köps in till Sverige hålls först i karantän under 90 dagar för att påvisa frihet från smitta, främst avseende viruset infektiöst pankreasnekrosvirus. Därefter sätts mycket av gulålen ut som en del av det europeiska åtgärdsprogrammet för att bevara ål medan en del säljs för vidare uppfödning till matfisk utomlands eller hålls för inhemsk matfiskproduktion.

9 Niltilapia (*Oreochromis niloticus*)

9.1 Biologi

Niltilapia är en tropisk ciklid som ursprungligen kommer från Nilen och andra afrikanska vattendrag, och är idag en av världens mest uppfödda fiskarter (Kiessling & Hansen, 2024). Arten är robust, lätt att hålla och föda upp och är mycket anpassningsbar, men kräver varma temperaturer för god tillväxt. Den har hög tolerans för varierande syrehalter, pH och vattenkvalitet, men tillväxt och hälsa påverkas negativt av långvariga avvikelser från optimala förhållanden (Rebouças *et al.*, 2016). Niltilapia är en omnivor med naturligt födointag av växtmaterial, plankton och smådjur. Denna art används ofta som modellorganism i utvecklingen av vegetabiliskt baserade foder. Högt foderintag, god tillväxt och effektiv omvandling av växtbaserade ingredienser gör niltilapia till en av de mest hållbara arterna i akvakultur globalt. Den kan vara territoriell, särskilt under lektid, men uppvisar i uppfödning oftast låg aggressivitet i rätt gruppstorlek och under goda miljöförhållanden (Pedrazzani *et al.*, 2020).

9.2 Avel och reproduktion

Niltilapia är munruvare (skyddar rom och yngel i munnen) och mycket lätt att föröka i fångenskap. I kommersiella system sker avel ofta genom selektion för snabb tillväxt, hög foderomvandlingsförmåga och könssortering (då hanar växer snabbare). Reproduktion sker spontant i bassänger eller tankar under rätt temperaturförhållanden (Shoko *et al.*, 2016). Honan tar ägg och yngel i munnen och ruvar dem där tills de är frisimmande.

9.3 Uppfödningssystem

I Sverige är niltilapia främst begränsad till slutna eller delslutna system, som recirkulerande akvakultursystem (RAS) eller akvaponiska system, där temperaturen kan hållas på en konstant nivå året runt. På grund av artens behov av höga temperaturer lämpar den sig inte för utomhusuppfödning i svenska klimat. Uppfödningen sker ofta i flera faser, från yngelproduktion i mindre tankar till tillväxt i större RAS-anläggningar.

10 Afrikansk vandrarmal (*Clarias gariepinus*)

10.1 Biologi

Afrikansk vandrarmal är en sötvattensfisk med ursprunglig utbredning i Afrika och Mellanöstern. Arten har introducerats i fiskuppfödningar i Europa och Asien och finns nu på nästan alla kontinenter. Afrikansk vandrarmal är en av de mest produktionstoleranta fiskarterna i världen tack vare snabb tillväxt, förmåga att andas luft, hög täthetstolerans och robusthet mot miljövariationer (Babiker, 1984; Obirikorang *et al.*, 2025). Den är omnivor och klarar sig mycket bra på vegetabiliska foder eller blandfoder, vilket ur det perspektivet gör den lämplig för resurseffektiv och intensiv uppfödning (Olele & Tighiri, 2010). Arten är känd för sin höga robusthet och anpassningsförmåga. Den kan överleva i syrefattigt vatten tack vare ett accessoriskt andningsorgan (suprabranchiella organet) som möjliggör andning av atmosfärisk luft (Obirikorang *et al.*, 2025). Den trivs i varma temperaturer (Santi *et al.*, 2017). Vandrarmalen är nattaktiv och bottenorienterad. Den är mycket tålig mot variationer i vattenkvalitet, men god tillväxt och välfärd förutsätter stabila, varma och välskötta förhållanden. Arten kan uppvisa aggressivt och kannibalistiskt beteende, särskilt om fiskar av varierande storlek hålls tillsammans, eller vid foderbrist (Shoko *et al.*, 2016).

10.2 Avel och reproduktion

I det vilda sammanfaller leken med perioder av kraftigt regnfall och sker vanligtvis på natten i nyligen översvämmade områden. Arten skyddar inte sina ägg och larver utöver val av en lämplig lekplats. Inom vattenbruk sker avel av afrikansk vandrarmal oftast genom artificiell befruktning, där könsmognad kan induceras med hjälp av hormonbehandling (vanligen med så kallade GnRH-analoger). Ägg samlas från honan och befruktas med mjölke från hanen, som ibland samlas in efter avlivning. Äggen kläcks inom 24–36 timmar vid optimal temperatur och ynglen övergår snabbt till externt födointag (Britz & Hecht, 1987). Kannibalism i tidiga stadier är ett stort problem och kontrolleras genom sortering, tillräcklig utfodring och ofta mörkläggnings. Mörkläggnings fungerar eftersom vandrarmalens kannibalism till stor del är synbaserad. Genom att minska visuella stimuli dämpas både jaktbeteende och aggression, samtidigt som arten kan fortsätta växa och äta tack vare sina andra välutvecklade sinnen.

Yngel och små juvenila malar trivs i grunda vatten. Större juveniler föredrar tätbevuxna kantdammar och kan även röra sig ut i öppna områden på natten. Vuxna malar migrerar till grunt vatten på natten och till djupare vatten under dagen.

10.3 Uppfödningssystem

I Sverige hålls vandarmal i slutna recirkulerande system (RAS) med strikt temperatur- och ljuskontroll. Produktionen sker uteslutande inomhus. Dessa system möjliggör effektiv hantering av vattenkvalitet och minimerar miljöpåverkan. Vandarmalen föds ofta upp i etappsystem, från kläckning och yngeluppfödning i små tankar till tillväxt i större enheter. Akvaponi förekommer också i liten skala. Tätheten under uppfödningen kan vara mycket hög, men kräver kontinuerlig övervakning av vattenkvalitet, syrehalt och beteende.

11 Stör (*Acipenser gueldenstaedtii* och *A. baerii*)

11.1 Biologi

Störrar är urtida fiskar. Fiskgruppen har existerat i över 200 miljoner år, och kan enligt Havs- och vattenmyndigheten betraktas som levande fossil (Havs och Vattenmyndigheten, 2025). Störrar förekommer naturligt i Eurasien och Nordamerika. I vattenbruk används främst rysk stör (*Acipenser gueldenstaedtii*), sibirisk stör (*A. baerii*), samt olika hybrider, till exempel mellan sibirisk och rysk stör (Kiessling & Hansen 2024). De är bottenlevande och växer långsamt. Arterna är stimlevande och kan hållas i relativt hög täthet, men kräver god tillgång till bottenutrymme och syre. De kan tolerera alternativa foderingredienser, men likt andra rovfiskar behöver den protein av hög kvalitet. Både vegetabiliska och marina råvaror har använts med viss framgång, förutsatt att näringsformuleringen är rätt. Störrar är toleranta för en rad miljöparametrar men är känsliga för snabba förändringar och hantering i luft. De saknar benfjäll och har i stället rader av benplattor samt en mun som är anpassad för födosök längs med botten (Ruban, 2005). De är generellt lugna (icke aggressiva) i sitt beteende och kan hållas i hög täthet under rätt förhållanden (Jarić *et al.*, 2018). Stress och dålig vattenkvalitet kan dock leda till tillväxtstörningar och missbildningar.

11.2 Avel och reproduktion

Stören är svår att könsbestämma visuellt, och könsmognaden nås sent, ofta efter 5–10 år beroende på art och temperaturregim (Chebanov & Galich, 2013). Avel sker i kontrollerade system, och könsmognad hos honor induceras ibland med hormonbehandling för att stimulera ägglossning. När honorna nått könsmognad, töms rommen oftast kirurgiskt (stripning) eller efter avlivning (Chebanov *et al.*, 2011). I Sverige är stripning inte tillåten av djurskyddsskäl. Ett av de svenska företag som föder upp stör beskriver på sin hemsida att honornas könsmognad induceras genom en artificiell vinter (sänkt vattentemperatur) under ett par månader, varefter temperaturen åter höjs och honorna mognar. Därefter kan honorna mjölkas på rom utan några ingrepp. För humankonsumtion används rommen till kaviar.

11.3 Uppfödningssystem

I Sverige hålls störrar i landbaserade system, framför allt i RAS, vilket möjliggör kontroll av temperatur och vattenkvalitet året runt (Kiessling & Hansen, 2024). Uppfödningen sker i flera

faser: yngel, tillväxt och könsmognadsfas. Temperaturregim och ljuscykler används ofta för att påskynda tillväxt eller styra könsmognaden. Stör hålls ofta i runda eller långsmala tankar med mjuk botten och anpassade strömningsmönster. Då de är känsliga för skador på hud och fenor är utformningen av tankar och hanteringsutrustning viktig, men är inte något som hanteras ytterligare i detta yttrande (se Rådets avgränsningar, 1.2). Utrymme för naturligt bottensökande beteende samt låg ljusintensitet främjar välfärd.

12 Abborre (*Perca fluviatilis*)

12.1 Biologi

Abborren är en rovfisk som är naturligt förekommande i hela Sverige. Den är anpassad till sötvattensmiljöer men tolererar även bräckt vatten. Arten är euryterm (tål stora temperaturvariationer), men tillväxten är bäst vid temperaturer på 20–24 °C (Thorpe, 1977). Abborren har relativt höga krav på vattenkvalitet och är känslig för syrebrist, höga nivåer av ammoniak, och plötsliga förändringar i temperatur och pH. Abborren är en solitär och aggressiv art med låg tolerans för hög täthet. Den kräver strukturer och tillräckligt utrymme för att undvika stress och dominansbeteende (Thorpe, 1977). Abborre är en aktiv jägare med ett tydligt hierarkiskt och territoriellt beteende. Den har en stark benägenhet till kannibalism, särskilt under yngel- och tillväxtstadierna, vilket gör sortering och tillräcklig utfodring avgörande (Thorpe, 1977). Beteendet är också kopplat till stress och till att stora tillväxtvariationer i uppfödningen kan leda till att fisk av olika storlek hålls tillsammans.

12.2 Avel och reproduktion

Avel sker genom selektion för snabb tillväxt, hög överlevnad och minskad kannibalism. Abborre leker naturligt på våren i sötvatten. I uppfödning utomlands används ofta hormonstimulering för att synkronisera könsmognad och lek i hanterliga tidsfönster. Äggläggningen sker i bandformade strukturer som klibbar fast vid växtlighet eller substrat, vilket imiteras vid uppfödning. Kläckning sker inom 5–10 dagar beroende på temperatur (Shephard, 1987). Yngelstadiet är känsligt för näringsbrist och kannibalism, problem som kan minimeras genom intensiv tillsyn, sortering och utfodring med levande foder (till exempel *Artemia* eller rotatorier) i tidiga stadier.

12.3 Uppfödningssystem

I Sverige hålls abborre i slutna recirkulerande system (RAS), vilket möjliggör temperaturkontroll och noggrann styrning av miljöparametrar (Kiessling & Hansen, 2024). Det förekommer försök med abborre i akvaponisystem, men dessa är ännu under utveckling.

13 Gös (*Sander lucioperca*)

13.1 Biologi

Gösen är en rovfisk som naturligt förekommer i svenska insjöar och i bräckta vatten i Östersjön. Gösen är känslig för låga syrehalter, höga ammoniaknivåer och dålig vattenkvalitet, särskilt i yngelstadiet (Kozłowski & Piotrowska, 2024). Den är ljuskänslig och föredrar svagt

upplysta eller mörka miljöer. Den är känslig för både miljömässig stress och social interaktion. Gösen är en solitär, aggressiv art med revirhävande beteende, särskilt under uppväxtfasen, och låg tolerans för täta bestånd. I kombination med ett tydligt rovbeteende är kannibalism ett stort problem vid uppfödning, särskilt vid otillräcklig utfodring eller med storleksvariationer inom gruppen (Colchen *et al.*, 2019; Kozłowski & Piotrowska, 2022). I fråga om foder kräver gös en hög andel animaliskt protein och visar låg tolerans för vegetabiliska råvaror, vilket gör det utmanande att formulera alternativa foder med bibehållen tillväxt och hälsa. Arten är också känslig för hantering i luft och vid förflyttning.

13.2 Avel och reproduktion

Gös leker naturligt på våren i sötvatten. I uppfödning sker avel antingen genom naturlig lek i kontrollerade miljöer eller med hjälp av hormonstimulering (utomlands) för att inducera könsmognad och lek. Honan lägger sina ägg på ett substrat som hanen sedan vaktar fram tills kläckning. I kontrollerade system sker kläckning i inkubatorer eller specialdesignade kammare. Ynglen är mycket känsliga för näringsbrist. De kräver inledningsvis levande foder (till exempel *Artemia*) innan de successivt vänjs vid torrfoder. Kannibalism är särskilt utbredd i denna fas.

13.3 Uppfödningssystem

I Sverige hålls gös främst i RAS, där temperaturen och vattenkvaliteten kan kontrolleras noggrant (Kozłowski & Piotrowska, 2022). Uppfödningssmiljön är ofta mörklagd eller svagt belyst, och tankarna är utformade för att möjliggöra god cirkulation och skydd mot stress och kannibalism. Forskning pågår kring selektiv avel för att minska kannibalism och förbättra foderupptag.

14 Indikatorer för bedömning av fiskvälfärd i vattenbruk

Syftet med välfärdsindikatorer i vattenbruk är att möjliggöra systematisk uppföljning av djurens hälsotillstånd och välfärd över tid, att identifiera problem i ett tidigt skede samt att stärka kontrollen och den interna egenkontrollen inom verksamheten (Ashley, 2007; Aunsmo *et al.*, 2023). Indikatorerna fungerar även som stöd för att kunna utforma artanpassade förbättringsåtgärder baserat på observerade behov (Huntingford *et al.*, 2006).

För att vara effektiva bör indikatorerna vara vetenskapligt validerade, enkla att observera eller mäta, möjliga att tillämpa direkt på plats och anpassade till den aktuella arten (Arechavala-Lopez *et al.*, 2022; Aunsmo *et al.*, 2023). Indikatorer delas ofta in i tre huvudkategorier:

- resursbaserade indikatorer, såsom vattenkvalitet och systemdesign (Martins *et al.*, 2012)
- djurbaserade indikatorer, som till exempel beteende, förekomst av skador och tillväxt, samt
- skötselbaserade indikatorer, som rutiner, täthet och foderstrategier (Ashley, 2007).

Exempel på artanpassade indikatorpaket inkluderar fenstatus, ytbeteende, foderintag och syrehalt för regnbåge; apati, låg tillväxt och CO₂-nivåer för röding; samt smoltstatus, skador efter hantering och ammoniaknivåer för atlantlax (Huntingford *et al.*, 2006; Martins *et al.*,

2012). Detaljerade välfärdsmanualer med en sammanställning av alla nu existerande indikatorerna för atlantlax och regnbåge finns att tillgå (Noble *et al.*, 2018; Noble *et al.*, 2020). Dessa manualer innehåller också en detaljerad beskrivning av hur varje indikator kan användas och hur den mäter välfärden.

För tilapia är foderrester, ögonstatus och dominansbeteende viktiga att bevaka, medan vandrarmal kräver särskild uppmärksamhet kring hudskador, effekter av höga densiteter och behov av mörker (Arechavala-Lopez *et al.*, 2022). För ål är rörelsemönster, tillgång till gömställe och ljusmiljö centrala indikatorer, medan stör bör övervakas med avseende på hudskador, buksymmetri och foderrespons. Hos abborre är aggression, storleksvariation och skador viktiga välfärdsindikatorer, och hos gös är apati, ögonproblem och hög grad av kannibalism särskilt relevanta att följa (Colchen *et al.*, 2019).

Även om flera indikatorer används praktiskt i dagens vattenbruk saknas det vetenskapligt validerade indikatorer för vissa arter och system. Det finns särskilt ett behov av robusta indikatorer för rovfiskar som gös och abborre i intensiv produktion, där välfärdsproblem ofta är svårupptäckta. Dessutom behövs utveckling av indikatorer som speglar positiva tillstånd, såsom lekbeteende, lekfullhet eller normala sociala interaktioner, inte enbart stress och sjukdom. Digitala verktyg för övervakning av välfärd är också underutvecklade, särskilt för småskaliga system (Martins *et al.*, 2012; Aunsmo *et al.*, 2023).

Vattenkvalitetsparametrar utgör värdefulla snabba och känsliga indikatorer på förändringar i miljöförhållanden som kan påverka fiskarnas välfärd. Genom att kontinuerligt övervaka exempelvis syrehalt, temperatur, koldioxidhalt och ammoniakkoncentration kan potentiella problem identifieras och åtgärdas innan de leder till fysiologisk stress eller beteendeförändringar hos fiskarna. Detta står i kontrast till djurbaserade välfärdsindikatorer, vilka i högre grad speglar kroniskt suboptimala förhållanden och därmed ofta påvisar påverkan först efter att fiskarnas välbefinnande redan försämrats. En kombination av miljö- och djurbaserade indikatorer ger därmed en mer heltäckande och förebyggande strategi för att upprätthålla god djurvälfärd i vattenbruk.

15 Faktorer och förutsättningar som påverkar fiskars hälsa och välfärd

Eftersom fiskar lever i vatten, andas vatten och har ett direkt utbyte av ämnen mellan vattnet och sitt eget blodsystem så är vattnet och vattnets kvalitet det som påverkar fiskars hälsa allra mest. Vattenkvaliteten bestäms av parametrar såsom lösta syrenivåer, koldioxid, ammoniak, fosfor, nitrit, salthalt och pH med flera. Vissa parametrar kan vara en del av den lokala vattenkemin och därför svåra att kontrollera, exempelvis tungmetallkoncentration och vattnets hårdhet. Dessutom kan andra gårds- eller platsrelaterade faktorer påverka vattnet, såsom föroreningar och bekämpningsmedel. Nivåerna av koldioxid, pH, nitriter och nitrater, grumlighet och total mängd lösta ämnen är förhållandevis lätta att mäta, och det finns många kommersiellt tillgängliga instrument för detta. Korrekt kalibrering är viktig, och det är även förståelsen för att parametrarna ofta är sammanlänkade med varandra. Exempelvis kan ökad grumlighet på grund av organiskt material höja vattentemperaturen och minska syremättnaden (Jane *et al.*, 2024). Därför bör vattenkvalitetsparametrarna mätas och tolkas noggrant.

En viktig aspekt av vattenkvalitet är att snabba förändringar kan vara starkt stressande för fiskar, även när de sker inom artens toleransområde. Till exempel kan ett långsamt sjunkande pH ner till skadliga nivåer tolereras bättre än en hastig förändring som egentligen ligger inom det normala intervallet. På samma sätt kan plötsliga variationer i syrehalten orsaka uttalad stress och påverka fiskens respiration, även när den resulterande syrenivån i sig är tolererbar (Wu, 2002; Claireaux & Chabot, 2016). Likaså kan en snabb temperaturökning på bara några grader framkalla akuta fysiologiska reaktioner såsom ökad hjärt- och ventilationsfrekvens, trots att sluttemperaturen fortfarande ligger inom artens normala spann (Brett, 1971; Donaldson *et al.*, 2008). Därför bör även korrigeringar från suboptimala förhållanden mot mer optimala förhållanden alltid ske gradvis, för att undvika onödig belastning på fisken.

16 Generellt om vattenparametrar

Vattenkvaliteten i vattenbrukssystem utgör ett känsligt och dynamiskt samspel mellan flera parametrar som samvarierar och tillsammans påverkar fiskarnas fysiologiska stabilitet och välfärd (Brown *et al.*, 2025). Löst syre, koldioxid, pH, ammoniak och nitrit samverkar direkt. Exempelvis kan låg syrenivå och hög koldioxidhalt försämra syreupptaget i gälarna medan högt pH och hög temperatur ökar andelen giftig ammoniak (Lindholm-Lehto, 2023; Brown *et al.*, 2025). Samtidigt kan nitrit påverka syretransporten i blodet, särskilt när pH är lågt. Vattnets hårdhet påverkar dess buffertkapacitet avseende pH och därmed stabiliteten i systemet, vilket i sin tur styr toxiciteten hos flera ämnen. Salthalten påverkar hur mycket energi fisken behöver lägga på att upprätthålla sin osmotiska balans och även hur fisken hanterar andra stressfaktorer. Tungmetaller och bekämpningsmedel kan förstärka negativa effekter från övriga parametrar genom att försvaga immunförsvaret eller störa hormonella system. Sammantaget innebär detta att även små rubbningar i en parameter kan förstärkas genom interaktioner med andra parametrar, vilket ställer höga krav på integrerad och kontinuerlig övervakning av *hela* vattenmiljön för att säkerställa god djurvälfärd (Mramba & Kahindi, 2023).

Just detta komplexa samspel gör det svårt att ge generella rekommendationer för exakta nivåer av varje enskild parameter, vad som är en tolerabel syrehalt eller ammoniaknivå i ett system kan vara ohälsosamt i ett annat, beroende på övriga faktorer (Brown *et al.*, 2025). Bedömningar av vattenkvalitet och gränsvärden måste därför göras kontextuellt, med hänsyn till systemets helhet, artens specifika toleranser och produktionsförhållandena i stort.

Samtidigt är det viktigt att beakta att fiskar, i likhet med många andra vattenlevande organismer, uppvisar en betydande fysiologisk anpassningsförmåga om miljöförändringar sker gradvis och över tid. Dock är kunskapsläget fortfarande begränsat när det gäller hur långsamma men kroniska försämringar i vattenkvaliteten påverkar fiskars hälsa och välfärd över tid. Fler långtidsstudier och artanpassade bedömningsverktyg behövs för att förstå och hantera dessa subtila men potentiellt allvarliga välfärdsrisker.

I kapitel 17–25 redogörs för de olika vattenparametrarna och deras påverkan på fiskars hälsa och välfärd.

17 Temperatur

De allra flesta fiskarterna är växelvarma. Detta innebär att de inte själva kan reglera sin kroppstemperatur, utan kroppen håller samma temperatur som det omgivande vattnet. Vattentemperatur är därför en viktig faktor för fiskars termoreglering och fysiologiska funktioner, inklusive tillväxt (Neuheimer & Taggart, 2007). Varje art har ett temperaturspann för när överlevnad är möjligt. Inom temperaturspannet för överlevnad finns ett mindre spann som är artens temperaturoptimum. Om temperaturen inte är inom det optimala intervallet kan det påverka flera faktorer såsom ämnesomsättning, andning, blodets pH-balans, osmoreglering (kontroll av fiskens vätske- och elektrolytbalans) och tolerans mot hantering, samt öka känsligheten för sjukdomar (Frisk *et al.*, 2012; Ogunji & Awoke, 2017; Yang *et al.*, 2021; Korus *et al.*, 2024). Vid lägre temperaturer avstannar fiskens ämnesomsättning och immunförsvarets aktivitet minskar. Vid högre temperaturer ökar ämnesomsättningen och immunförsvarets aktivitet men också syreförbrukningen. Utanför det optimala intervallet kommer fiskens normala fysiologiska processer att påverkas negativt (temperaturstress). De kan till exempel få en minskad tolerans för hypoxi (syrebrist) när vattentemperaturen är hög (Skov *et al.*, 2011). När temperaturen är högre än övre gränsen för fiskens optimum utsöndras stresshormoner, som dämpar aptiten och sänker immunförsvaret. Det innebär att oavsett om temperaturen är under eller över det optimala spannet blir fisken mer infektionskänslig. Ju närmare temperaturgränsen för överlevnad man kommer desto större blir den negativa påverkan på fisken.

Snabba förändringar i temperaturen innebär också en temperaturstress, även inom det optimala temperaturintervallet. Storleken (antalet grader) och tidsspannet på temperaturförändringen påverkar hur stressad fisken blir. Många fiskar kan uppfatta temperaturvariationer på $<0,5^{\circ}\text{C}$ (Brett, 1971; Beitinger & Fitzpatrick, 1979). Laxfiskar reagerar ofta med ökad syreförbrukning och ökad aktivitet vid snabba temperaturförändringar (Bellgraph *et al.*, 2010; Folkedal *et al.*, 2012a; Folkedal *et al.*, 2012b). Det är inte säkert att effekten av temperaturförändringen syns direkt, men långtidsöverlevnaden påverkas vid för snabba och/eller för stora temperatursvängningar (Ligon *et al.*, 1999). De kroppsliga processerna (fysiologiskt och beteendemässigt) för aklimatisering till nya temperaturer tar dagar till veckor (Brett & Groves, 1979; Jobling, 1994).

Även om temperaturförändringar kan vara stressande behöver fisken den årscykel i temperaturvariation som den är evolutionärt anpassad till för att må bra. Detta är också viktigt ur aspekten att om de inte utsätts för en temperaturvariation blir de sannolikt mindre tåliga för förändringar, det vill säga att en plötslig tvågradig förändring sannolikt kan tolereras bättre av en fisk som tidigare utsatts för normal temperaturvariation jämfört med en fisk som alltid hållits vid konstant temperatur. Helt utebliven temperaturvariation kan alltså också vara stressande, och att hålla en helt konstant temperatur i RAS för att få en kontinuerlig och jämn tillväxt är därför inte önskvärt från välfärds- och hälsosynpunkt, utan kan vara direkt kontraproduktivt.

Det optimala temperaturspannet varierar mellan arter men också mellan olika levnadsstadium inom respektive art, så att till exempel rom/embryon har ett snävtare temperaturspann än vuxen fisk. Inom respektive art kan det dessutom finnas populationer som lever under olika miljöbetingelser och därmed har olika optimala temperaturspann. Det gäller kanske främst

arter med stor naturlig geografisk spridning, som till exempel abborre, där nordliga bestånd torde vara mer acklimatiserade till låga vattentemperaturer. Hos tilapia har populationer som är anpassade till 17–24 °C, andra som är anpassade till 22–34 °C och enstaka populationer som är anpassade till >40 °C identifierats (Nivelle *et al.*, 2019).

För salmonider påverkar högre vattentemperaturer än de som är optimala, under perioden för romsäckarnas utveckling (vitellogenesen), rommens kvalitet avsevärt. Detta är oavsett om temperaturen sedan sjunker till optimala nivåer under de sista månaderna innan lek. Både rommens fertilitet/befruktningsgrad och andel av den befruktade rommen som överlever till ögonpunktning (Watts *et al.*, 2004) eller kläckning (Brännäs *et al.*, 2011b) påverkas. Inkubering av rom vid fel temperatur ger sämre överlevnad till kläckning och påverkar organens bildning och utveckling. För höga temperaturer gör att organutvecklingen sker för fort. Detta kan orsaka avvikelser i olika inre organ, till exempel i hjärtats anatomi och funktion (Brijs *et al.*, 2020). Brännäs och medförfattare (2011b) skriver att både temperaturer under och över det optimala spannet visats orsaka skelettdeformationer hos ett antal arter. Att höja temperaturen vid rominkubering för att skynda på kläckningen är därmed suboptimalt oavsett art. Det är inte omöjligt att även snabba svängningar i temperatur under organutvecklingen påverkar embryona negativt.

Även för ål har försök med vattentemperaturens påverkan på romsäckarnas utveckling genomförts. En vattentemperatur på 15 °C gav långsammare mognad av romsäckarna men bättre kvalitet på rommen, jämfört med vattentemperaturer på 18 respektive 21 °C (Kucharczyk *et al.*, 2016).

Hos vissa fiskarter med gonochorism (individen är antingen hona eller hane) kan vattentemperaturen påverka könsutvecklingen så att exponering för höga temperaturer kan framkalla maskulinisering hos individer som genetiskt är honor. Detta gäller till exempel niltilapia och vandrarmal. Hos niltilapia orsakar vattentemperaturer över 32 °C under minst 10 dygn från dag 10 efter befruktning en maskulinisering (Baroiller *et al.*, 2009). Vandrarmalen är känslig för maskulinisering de 23 första dygna efter kläckning, med högst känslighet dag 6–8 (Santi *et al.*, 2017). För båda arterna har experiment med vattentemperaturer på 36–36,5 °C visats ge höggradig maskulinisering (60–100 %) hos genetiska honor, jämfört med kullsyskon i kontrollgrupper hållna vid 27–28 °C (Baroiller *et al.*, 2009; Santi *et al.*, 2017; Nivelle *et al.*, 2019). Författarna konstaterar att det samtidigt finns en tydlig ärftlig effekt på hur känsliga individer är för temperaturpåverkan/maskulinisering.

Något förhöjda temperaturer (30–32 °C) har visats dämpa aggressivitet hos ung vandrarmal, men detta bedöms av författarna vara en effekt av temperaturstress, då ett antal negativa effekter som slöhet och ointresse för föda också noterades vid dessa temperaturer (Ibrahim *et al.*, 2023).

Av de fiskarter som hålls inom svenskt vattenbruk idag är naturligtvis de varmvattenlevande arterna mest toleranta för höga temperaturer, och kallvattenlevande mest tåliga för låga temperaturer. Referenser beskriver 42 °C som dödlig temperatur för niltilapia (Leonard & Skov, 2022) och för afrikansk vandrarmal ligger den dödliga temperaturen över 50 °C (Babiker, 1984). Av våra inhemska arter verkar ål vara mest tålig för varma temperaturer med

dödlig temperatur på 39 °C (Sadler, 1979). Det ska dock noteras att detta är de direkt dödliga vattentemperaturerna, och att gränsen för när fiskarna börjar få problem med sina fysiologiska funktioner och drabbas av värmestress ligger ett antal grader under den direkt dödliga temperaturen. Ålens övre optimala temperatur, innan de fysiologiska processerna börjar påverkas negativt, är till exempel 25 °C, och den kritiska temperaturen, det vill säga där det börjar bli allvarliga problem med att upprätthålla normal fysiologisk balans och där dödligheten ökar drastiskt, är 33 °C (Sadler, 1979).

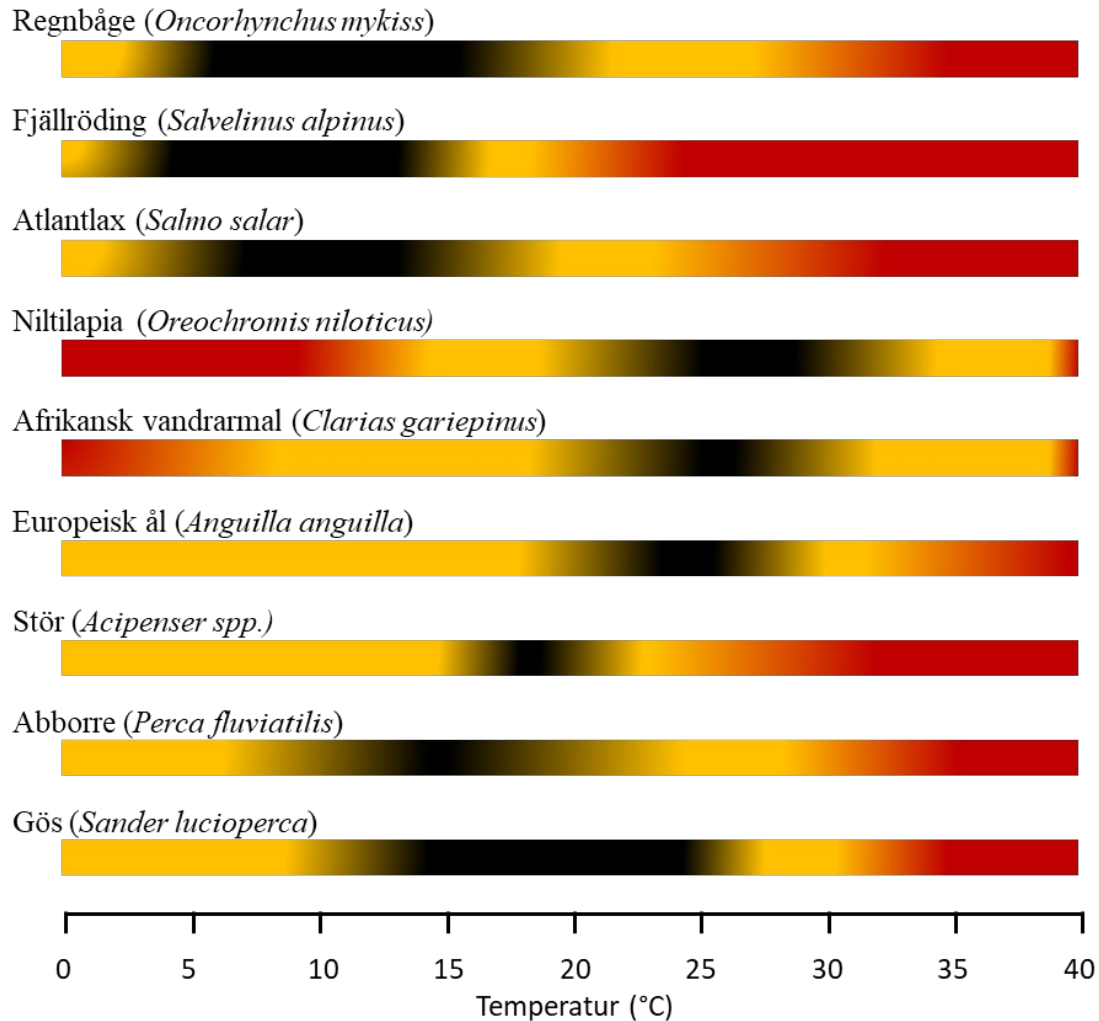
Ett observandum är att flera studier har visat att fisk som drabbats av en infektion har en tendens att dra sig mot något varmare vatten än vad den normalt vistas i. Eftersom detta höjer fiskens kroppstemperatur tolkas det som ett sätt för fisken att inducera feber (så kallad beteendeinducerad feber), något som triggar immunförsvaret och därmed hjälper kroppen att bekämpa infektionen (Gräns *et al.*, 2012; Cerqueira *et al.*, 2016; Mohammed *et al.*, 2016).

En sammanställning av generella riktlinjer för rekommenderade och tolererbara nivåer av temperatur för fiskarter i svenskt vattenbruk presenteras i Figur 2.

17.1 Konklusion

Vattentemperaturen påverkar fiskens biologiska processer såsom tillväxt och immunförsvaret i stor utsträckning. Alla arter har ett temperaturintervall inom vilket de kan överleva, samt ett snävare intervall inom vilket de biologiska processerna fungerar optimalt. Kraftiga och snabba temperaturförändringar, även inom det optimala temperaturintervallet, har en negativ inverkan på individens välfärd och hälsa. Olika livsstadier kan ha olika temperaturkrav. Fiskuppfödare bör sträva efter att ha en för den aktuella arten normal årscykel i temperaturvariation.

Toleransområde för temperatur



Figur 2. Rekommenderade (svart), tolererade (gult) och dödliga (rött) miljöförhållanden för fiskarter som förekommer i svenskt vattenbruk. Värdena baseras på publicerade källor (Thorpe, 1977; Sadler, 1979; Britz & Hecht, 1987; Lehtonen, 1996; Pyka & Kolman, 2003; Frisk et al., 2012; Sandblom et al., 2016; Castellano et al., 2017; Ogunji & Awoke, 2017; Yang et al., 2021; Korus et al., 2024, samt de referenser som nämns i texten ovan) och ska betraktas som generella riktlinjer. De kan variera beroende på art, livsstadium, andra vattenkvalitetsparametrar och lokala uppfödningförhållanden. Intervallen ovan är inte "skarpa gränsvärden" utan riktvärden för stabil drift. Snabba förändringar (även inom toleransområdena) kan vara stressande och bör undvikas.

18 Exkretionsprodukter

All näring som fisken tillgodogör sig omsätts (metaboliseras) förr eller senare i kroppen, och restprodukterna från denna metabolism utsöndras i vattnet. Även fisk som inte äter producerar utsöndringsprodukter, eftersom de under fasta eller svält mobiliserar energi från kroppens fett- och glykogenreserver. Fett och kolhydrater metaboliseras till koldioxid (CO₂) som diffunderar ut genom gälarna. Proteiner, peptider och aminosyror genomgår deaminering (d.v.s. en

aminogrupp avlägsnas från en molekyl) i levern, vilket leder till bildning av ammoniak (NH_3). Denna ammoniak transporteras via blodet till gälarna, där den utsöndras till omgivningen. Väl i vattnet kan ammoniaken modifieras av den omgivande vattenkemin eller av bakterier, och omvandlas till andra kväveformer såsom ammonium, nitrit eller nitrat. Kolledjorna från proteinet omvandlas huvudsakligen till koldioxid (Brown *et al.*, 2025).

19 Ammoniak/ammonium

I sötvatten producerar laxfiskar cirka 25–30 gram kväve i form av ammoniak per kilogram foder. Ammoniak (NH_3) är mycket giftigt för fisk och därför måste koncentrationerna i vattnet hållas så låga som möjligt. I vattenmiljöer omvandlas ammoniak till den betydligt mindre giftiga formen ammonium (NH_4^+), enligt jämviktsreaktionen: $\text{NH}_3 + \text{H}^+ \rightleftharpoons \text{NH}_4^+$.

Även om det är ammoniak som är toxiskt för fisken, mäts vanligtvis total ammoniak (TAN, total ammonia nitrogen) vid vattenanalyser – vilket inkluderar både NH_3 och NH_4^+ . Den exakta andelen av den toxiska formen (NH_3) kan då beräknas. Förhållandet mellan ammoniak och ammonium är pH-beroende, men påverkas även av temperatur och salinitet (Boyd, 2017). Lågt pH (hög koncentration av vätejoner) gynnar omvandling till ammonium. På samma sätt leder låg temperatur och hög salthalt till ökad andel ammonium. I fiskens blod förekommer det mesta kvävet som ammonium, men utsöndringen till omgivningen sker i form av ammoniak genom diffusion över gälarna (Chew *et al.*, 2005).

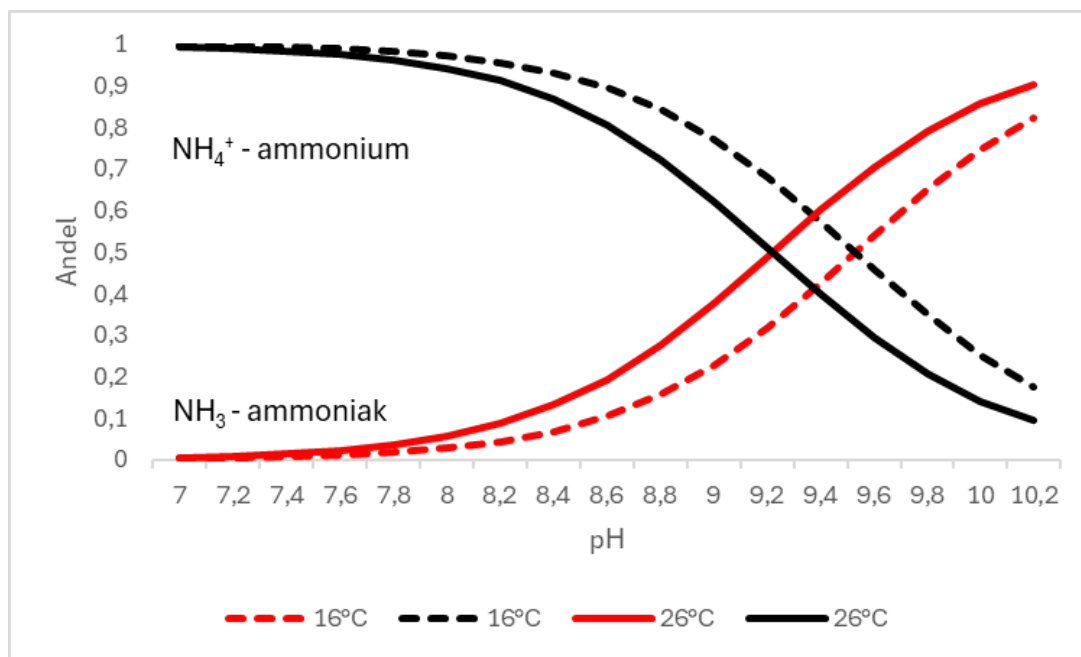
Diffusionen av ammoniak från blodet till vattnet beror på koncentrationsskillnaden mellan dessa två miljöer. När ammoniakhalten i vattnet stiger minskar denna skillnad, vilket saktar ner utsöndringen och leder till ansamling av ammoniak i blodet. Om pH och ammoniakhalten i omgivande vatten är högre än i fiskens blod, förhindras utsöndringen, vilket kan få allvarliga fysiologiska konsekvenser (Wedemeyer, 1996). Ansamling av ammoniak kan bli toxisk, framför allt på fiskens centrala nervsystem, och kan skada både cellmembran och enzymer vilket påverkar flera livsnödvändiga funktioner.

Vid akuta höjningar av ammoniaknivåer har man observerat nedsatt aptit och simaktivitet, oregelbundna simrörelser, apati, ökad andningsfrekvens, balanssvårigheter samt ökad dödlighet (Chew *et al.*, 2005). Långvarig exponering för förhöjda halter leder till dålig tillväxt, minskad stresstålighet och försämrad fertilitet. De negativa effekterna påverkas också av fiskens aktivitetsnivå, stress och näringsstatus (Randall & Tsui, 2002). Regnbåge dör när ammoniakhalterna uppnår 36 μM (Chew *et al.*, 2005).

Även icke dödliga koncentrationer av ammoniak kan skada gälarna, försvaga immunförsvaret och därmed öka mottagligheten för infektioner. Hög fiskbeläggning, begränsat vattenutbyte eller bristfällig vattenrening i RAS leder ofta till en ansamling av ammoniak.

I RAS-system hanteras ammoniak effektivt genom kontinuerlig vattenrening, övervakning av pH och optimering av biofiltrets funktion. I genomflödessystem är det möjligt att transportera bort ammoniaken genom att öka vattenflödet. I RAS (recirkulerande akvakultursystem), där vatten återanvänds, är risken för ackumulering av kväveföreningar större. För att bibehålla låga ammoniaknivåer i dessa system krävs välfungerande biofilter som effektivt omvandlar

ammoniak till nitrit och därefter till nitrat som är betydligt mindre problematisk för fisken. Genom att reglera pH-värdet i vattnet kan man dessutom förskjuta jämvikten så att en större andel av kvävet förekommer i den mindre giftiga, joniserade formen ammonium (se Figur 3).



Figur 3. Figuren visar förhållandet mellan pH och temperatur på NH₃/NH₄⁺ förhållandet i sötvatten.

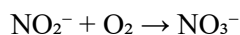
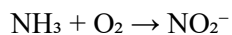
19.1 Konklusion

Ammoniak är en naturlig avfallsprodukt från fiskens ämnesomsättning som förekommer i två former: den toxiska, icke-joniserade ammoniaken (NH₃) och den mindre giftiga, joniserade ammoniumjonen (NH₄⁺). Balansen mellan dessa former påverkas av vattnets temperatur, pH och salthalt. Ammoniakhalten i fisken måste vara högre än i vattnet för att kunna diffundera ut via gälarna. Om pH och ammoniakhalten i omgivande vatten är högre än i fiskens blod, förhindras utsöndringen, vilket kan få allvarliga fysiologiska konsekvenser och påverka fiskens hälsa och välfärd negativt.

20 Nitrat/nitrit

Nitrit (NO₂⁻) och nitrat (NO₃⁻) kan i vissa fall förekomma som föroreningar i inkommande vatten, exempelvis till följd av jordbruksavrinning eller utsläpp från avloppsreningsverk. Den vanligaste källan till dessa föreningar i fiskuppfödning är dock intern, det vill säga de bildas som ett resultat av mikrobiell nedbrytning av ammoniak från fiskens ämnesomsättning, avföring och foderrester (Boyd, 2017).

Omvandlingen av ammoniak till nitrit och vidare till nitrat sker via nitrifikation, en biologisk process där två bakteriegrupper är centrala: *Nitrosomonas* spp., som oxiderar ammoniak (NH₃) till nitrit (NO₂⁻), och *Nitrobacter* spp., som vidare oxiderar nitrit till nitrat (NO₃⁻). Processerna kan beskrivas med följande reaktioner:



I genomflödessystem är ackumuleringen av nitrit och nitrat ovanlig tack vare det kontinuerliga vattenflödet. I RAS (recirkulerande akvakultursystem), där vattnet återanvänds, kan dessa kväveföreningar däremot ackumuleras om biofiltret är underdimensionerat, felaktigt skött eller överbelastat (Wedemeyer, 1996).

Nitrit är betydligt mer giftigt än nitrat och utgör en särskild risk i sötvattensmiljöer. En anledning är att nitrit liknar kloridjoner (Cl^-) som fisken aktivt tar upp över gälarna i sötvatten för att ersätta joner som de kontinuerligt förlorar via diffusion till det omgivande vattnet på grund av att fisken är mycket saltare än sin omgivning. Jontransportören för Cl^- inte kan skilja denna jon från nitrit, så när nitrit finns i vattnet kan det därför konkurrera med och i viss mån ersätta klorid vid upptaget, vilket leder till att nitrit tas upp i blodet. En välkänd strategi för att motverka detta är att tillsätta extra kloridjoner till vattnet, eftersom det minskar nitritens upptag genom så kallad kompetitiv inhibition (Jensen, 2003). Denna mekanism förklarar också varför nitrit är betydligt mindre problematisk i saltvatten, där fisken inte har något aktivt upptag av joner över gälarna.

När nitrit tas upp av blodet kan det oxidera järnjonen i hemoglobinet i de röda blodkropparna från Fe^{2+} till Fe^{3+} , vilket resulterar i bildandet av methemoglobin. Detta ämne kan inte binda syre, vilket försämrar blodets syretransporterande förmåga och leder till ett tillstånd som kallas methemoglobinemi. Fisken drabbas då av syrebrist, vilket i sig borde innebära ett obehag då den uppvisar beteendeförändringar som respons på tillståndet (Wang *et al.*, 2023b), och i svåra fall kan leda till dödlighet (Banerjee *et al.*, 2023).

Förhöjda nitritnivåer kan dessutom orsaka gälskador (Wedemeyer & Yasutake, 1978). Toxiska koncentrationer varierar beroende på art – salmonider är känsliga redan vid 0,3 mg/L, medan arter som till exempel prickig dvärgmal (*Ictalurus punctatus*) kan tåla betydligt högre nivåer (13 mg/L) (Wedemeyer, 1996).

Nitrat betraktas som betydligt mindre giftigt än både ammoniak och nitrit. I experimentella studier har kronisk exponering för natriumnitrat upp till 200 mg/L inte haft negativa effekter på tillväxten hos mal (Colt & Armstrong, 1981). Akuta dödlighetsnivåer (96-timmars LC_{50} , det vill säga den koncentration av ett ämne som är dödlig för 50 % av populationen inom 96 timmar) för natriumnitrat ligger mellan 1 000 och 3 000 mg/L för laxfiskar och andra arter. Negativa effekter av nitrat är därför sällsynta och uppstår främst vid mycket höga nivåer, där osmoregleringen kan påverkas. Det finns dock studier som visar att även måttligt förhöjda koncentrationer kan ge skadliga effekter, såsom försämrad tillväxt, nedsatt reproduktionsförmåga och ökad känslighet för stress (Yavuzcan Yildiz *et al.*, 2017).

20.1 Konklusion

Nitrit är en potentiellt mycket toxisk kväveförening för fisk, särskilt i sötvatten, där den kan tas upp över gälarna och orsaka methemoglobinemi. I genomflödessystem kontrolleras nitritnivåer genom ökat vattenflöde. I RAS är halterna beroende av balansen mellan bakteriegrupperna i biofiltret – om produktionen av nitrit överstiger omvandlingen till nitrat,

kan toxiska nivåer uppstå. Klorid tillskott i sötvatten är ett effektivt sätt att minska nitritupptaget. Nitrat är betydligt mindre giftigt än nitrit och ammoniak, men höga koncentrationer kan ändå leda till skadliga effekter som påverkar fiskens välfärd och tillväxt negativt. I ett välfungerande RAS bör både nitrit och nitrat övervakas regelbundet och kontrolleras genom god biofilterdrift och lämpliga vattenbyten.

21 Koldioxid

Allt ytvatten innehåller låga halter av koldioxid (CO_2) som löst sig från atmosfären eller bildats genom mikrobiell nedbrytning av organiskt material. I fiskuppfödning är dock den dominerande källan till koldioxid fiskens egen ämnesomsättning. Exempelvis producerar laxfiskar cirka 1,4 mg CO_2 för varje mg syre (O_2) de förbrukar, vilket innebär att CO_2 -koncentrationerna snabbt kan stiga i vattnet även vid måttlig simaktivitet och syreförbrukning.

Fisken andas ut koldioxid via gälarna, och denna diffusion drivs av skillnaden i partialtryck mellan blod och vatten – från högre till lägre tryck. För att fisken ska kunna utsöndra CO_2 effektivt måste alltså partialtrycket av CO_2 vara lägre i omgivande vatten än i fiskens blod. Eftersom partialtrycket är proportionellt mot CO_2 -koncentrationen i vatten, används mg/L som en praktisk måttenhet.

Koldioxid som löser sig i vatten reagerar med vattenmolekyler och bildar en blandning av CO_2 , kolsyra (H_2CO_3), bikarbonat (HCO_3^-) och karbonat (CO_3^{2-}). Dessa föreningar står i jämvikt med varandra enligt följande kemiska reaktionsserie:



Lösligheten av koldioxid i vatten är temperatur- och salinitetsberoende, och är omvänt proportionell mot båda faktorerna. Högre temperaturer och salthalt minskar CO_2 -lösligheten och förskjuter jämvikten åt vänster, vilket innebär att en större andel av koldioxiden förekommer i gasform (Thorarensen & Farrell, 2011).

Koldioxidens påverkan på fiskens fysiologi är starkt pH-beroende. Vid pH under 5 förekommer nästan all koldioxid som löst CO_2 , vilket är den mest toxiska formen. Mellan pH 7 och 9 dominerar den betydligt mindre skadliga bikarbonatformen (HCO_3^-), medan vid pH över 11 ökar andelen karbonat (CO_3^{2-}). Vid ett pH mellan 6 och 9 förekommer alltså den största delen av den producerade koldioxiden i formen HCO_3^- , vilket anses vara fysiologiskt ofarligt för fisken. Men eftersom CO_2 leder till ökad vätejonkoncentration (H^+) sjunker pH successivt i både vatten och fiskens blod om inte CO_2 ventileras bort. Om pH i vattnet sjunker under 6 kommer en större andel av koldioxiden att föreligga som fritt CO_2 , vilket är skadligt för fisken.

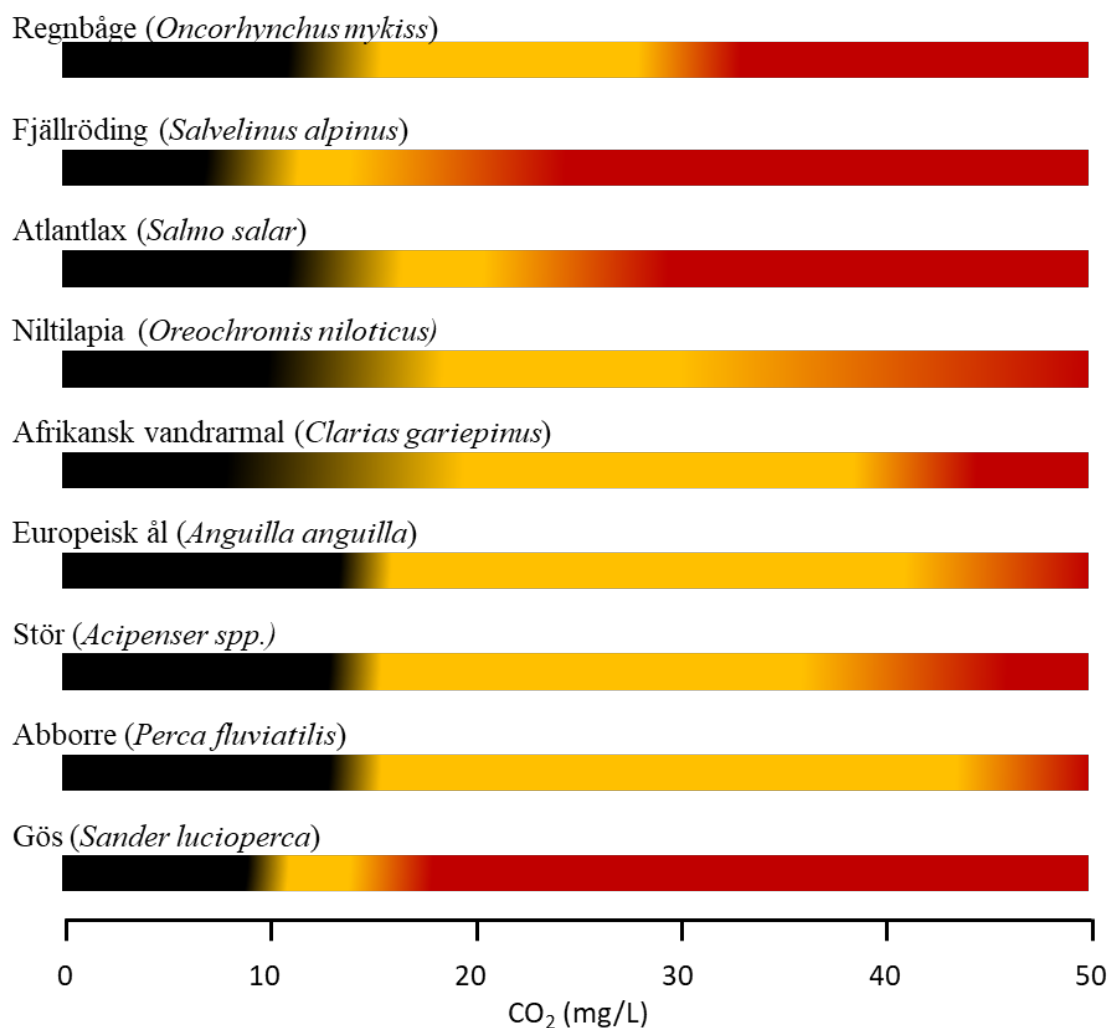
Koldioxid är känt för att ha en sederande effekt på fisk, och kan vara akut dödligt vid höga koncentrationer (Wedemeyer, 1996; Bernier & Randall, 1998). När CO_2 -nivåerna i vattnet ökar, stiger även halten i blodet och pH sjunker då i blodet. Detta påverkar hemoglobinet affinitet (dragningskraft) för syre negativt via Bohr-effekten, vilket försvårar syreupptaget från vattnet vid gälarna. I uppfödningsmiljöer kan fiskar anpassa sig till gradvis ökande CO_2 -halter

genom att buffra blodet med bikarbonat och därmed motverka pH-sänkningen (Wedemeyer, 1996). Denna kompensation sker dock på bekostnad av kloridjoner (Cl^-) eftersom fisken byter bikarbonatjoner från vattnet mot en kloridjon från blodet (Wedemeyer, 1996). Denna obalans kan således mätas som lägre kloridjoner i blodet. En sammanställning av generella riktlinjer för rekommenderade och tolererbara nivåer av koldioxid för fiskarter i svenskt vattenbruk presenteras i Figur 4.

21.1 Konklusion

Koldioxid är en oundviklig biprodukt i vattenbruk och kan snabbt ackumuleras i uppfödningsmiljöer. Halten och den fysiologiska effekten bestäms inte enbart av koncentrationen utan även av pH, temperatur och salinitet, vilka påverkar i vilken form koldioxiden förekommer. Vid förhöjda nivåer kan CO_2 ge upphov till acidosis (försurning) i fiskens blod, försämrade syretransport och i förlängningen allvarliga välfärdsproblem och dödlighet. Även om fiskar kan kompensera för gradvisa ökningar genom bikarbonatbuffring sker detta på bekostnad av jonbalansen. En god kontroll av CO_2 -halten i uppfödningssystem är därför avgörande för att upprätthålla både fiskhälsa och djurvälstånd. För flera av arterna saknas väletablerade tröskelvärden i moderna RAS-miljöer, vilket motiverar ytterligare forskning.

Toleransområde för koldioxid



Figur 4. Rekommenderade (svart), tolererade (gult) och dödliga (rött) miljöförhållanden för fiskarter som förekommer i svenskt vattenbruk. Värdena baseras på publicerade källor (Alabaster et al., 1957; Fivelstad et al., 1998; McKenzie et al., 2003; Baker et al., 2009; Good et al., 2010; Fivelstad, 2013; Belão et al., 2015; Sæther et al., 2016; Steinberg et al., 2017; Fivelstad et al. 2018; Mota et al., 2020; Drábiková et al., 2023; Hamad et al., 2024; Obirikorang et al., 2025) och ska betraktas som generella riktlinjer. De kan variera beroende på art, livsstadium, andra vattenkvalitetsparametrar och lokala uppfödningförhållanden. Intervallen ovan är inte "skarpa gränsvärden" utan riktvärden för stabil drift. Snabba förändringar (även inom toleransområdena) kan vara stressande och bör undvikas.

22 pH

Vattnets pH är en av de mest fundamentala kemiska parametrarna i akvakulturmiljöer och har direkt påverkan på fiskens fysiologi, beteende och långsiktiga hälsa. Trots att många arter uppvisar viss tolerans mot variationer, kan även måttliga pH-förändringar leda till allvarliga fysiologiska störningar och nedsatt välfärd, särskilt vid långvarig exponering eller snabba svängningar. I detta avsnitt behandlas pH som en central miljöfaktor i vattenbruk, med fokus på dess biologiska konsekvenser, interaktioner med andra vattenkemiska parametrar och betydelse för olika fiskarters känslighet och anpassningsförmåga.

Vattnets pH i vattenbruk påverkar, och påverkas av, koldioxid (CO_2), ammoniak/ammonium ($\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$), buffertkapacitet (alkalinitet), temperatur, vattnets hårdhet och metallhalter. Vidare är vattnets pH centralt för syra-basbalansen över gälarna, osmoreglering, enzymfunktioner, gasutbyte samt biofiltrens nitrifikationskapacitet i RAS (Wedemeyer, 1996; van Rijn, 2013; Boyd, 2017; Martins *et al.*, 2010). Två huvudsakliga mekanismer bakom pH-sänkning bör särskiljas, förurning orsakad av mineraliska syror respektive förurning orsakad av koldioxid. Förurning orsakad av mineraliska syror (till exempel svavel- eller salpetersyra) sänker pH och ökar metallmobiliseringen, särskilt av aluminium, vilket skadar gälar, rubbar elektrolytbalansen och kan leda till chock (Wedemeyer, 1996; Yavuzcan Yildiz *et al.*, 2017). CO_2 -driven förurning i slutna system ger i stället en respiratorisk acidosis hos fisken där förhöjt CO_2 sänker blodets pH, påverkar hemoglobinet syrebindning via Bohr-effekten och försämrar gasutbytet. Effekterna är ofta reversibla genom luftning/avgasning och ökat vattenutbyte, och mobilisera inte metaller (Wedemeyer, 1996; Fivelstad, 2013).

I praktiken är stabilitet viktigare än exakta pH-nivåer. Snabba pH-skiften är i sig stressande även inom "toleransområdet", varför korrigeringar bör ske långsamt och buffrat (Wedemeyer, 1996; Boyd, 2017). Fisken livsstadium är också avgörande. Embryon och yngel har snävare optimala pH-fönster än äldre fisk, vilket återspeglas i rekommendationer om ett pH runt 7 för tidiga stadier hos regnbåge och en stabil drift kring cirka 7,4–8,0 för fjällröding i RAS (Molleda *et al.*, 2007; Woynarovich *et al.*, 2011). Dessutom hänger CO_2 , NH_3 och pH intimt samman där lägre pH minskar andelen giftig, icke-joniserad ammoniak men ökar CO_2 -belastningen. Driftsäker hantering bygger därför mer på god alkalinitet, effektiv luftning/avgasning och adekvat vattenutbyte än på att "jaga" pH-värden (Wedemeyer, 1996; van Rijn, 2013). Artskillnaderna är tydliga: tilapia och clarias tolererar bredare pH-variationer, medan stör generellt presterar bäst i neutralt till svagt alkaliskt vatten och salmonider gynnas av stabilt, circumneutralt pH (Olele & Tighiri, 2010; Chebanov *et al.*, 2011; Woynarovich *et al.*, 2011; Rebouças *et al.*, 2016; Jarić *et al.*, 2018). För percider (abborre och gös) finns

samtidigt kunskapsluckor i moderna RAS-miljöer, men tidiga stadier av abborre är dokumenterat känsliga för lågt pH genom effekter på äggen (Shephard, 1987).

Förändringar i pH påverkar inte bara fysiologi utan även beteende och reproduktion. I sura miljöer har minskad aptit och tillväxt samt försämrade reproduktionsparametrar, inklusive spermiekvitet, observerats, vilket understryker reproduktionens särskilda känslighet för pH-störningar (Shephard, 1987; Dockray *et al.*, 1996). Vid högt pH ökar samtidigt andelen icke-joniserad ammoniak (NH_3), vilket kan ge för höga ammoniaknivåer i blodet med påverkan på centrala nervsystemet och jonbalansen (Yavuzcan Yildiz *et al.*, 2017).

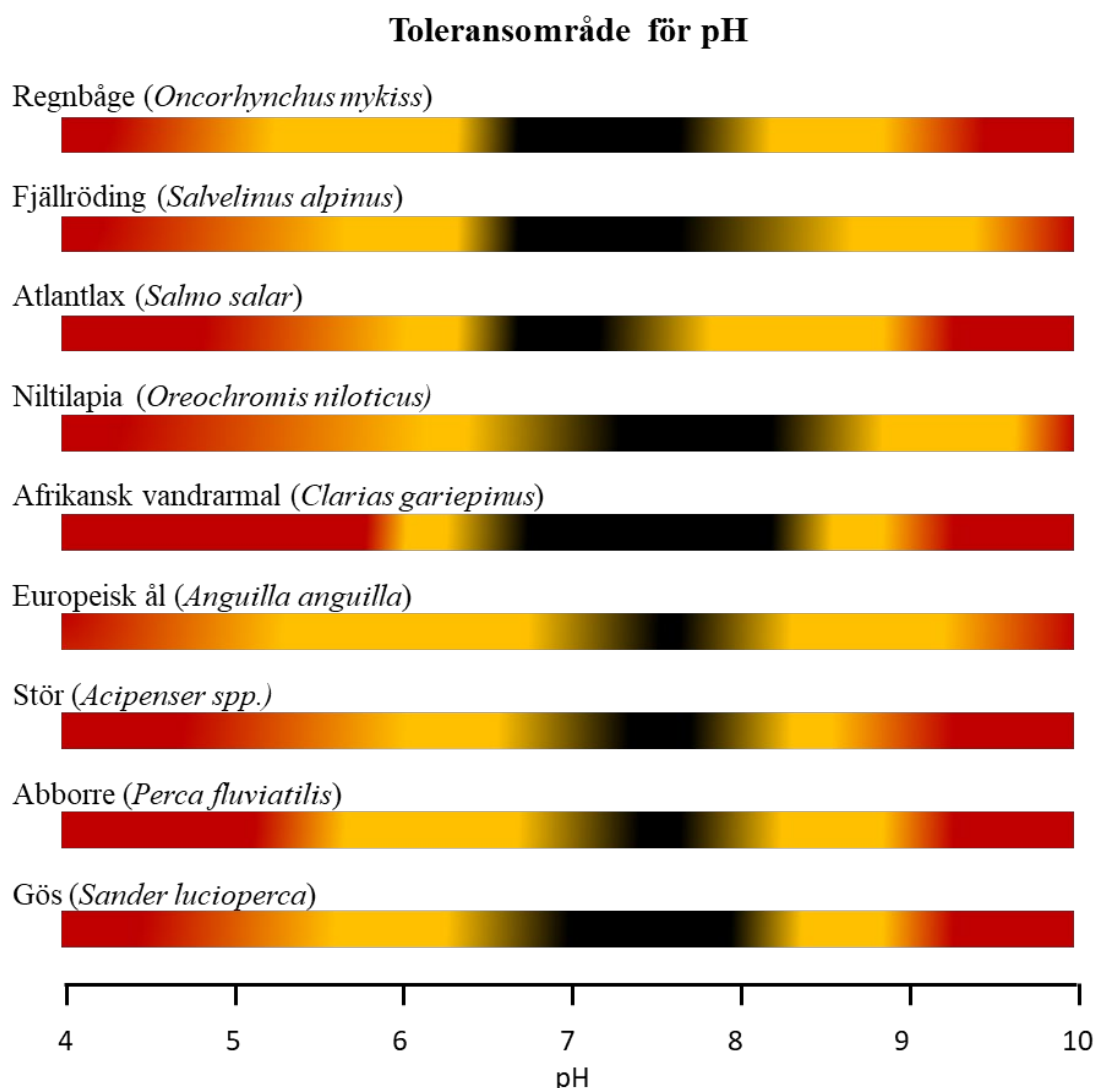
I akvaponiska system kan en målkonflikt uppstå mellan växternas behov av optimalt pH för näringsupptag och fiskens krav på goda vattenkvalitetsförhållanden för hälsa och välfärd. För att nitrifikationen i biofiltren, omvandlingen av ammoniak till nitrat, ska fungera effektivt krävs ofta ett pH över 7, vilket i vissa fall kan innebära suboptimala förhållanden för fisken med potentiella negativa konsekvenser för välfärd och hälsa. Växterna gynnas däremot av ett lägre pH, omkring 5–6, för optimalt näringsupptag. Detta skapar en risk för konflikt mellan ambitionen att maximera en hållbar växtproduktion och samtidigt säkerställa en god fiskvälfärd. Ett sätt att minska denna risk är att använda separata vattenkretsloppen för fisk respektive växter (Monsees *et al.*, 2017).

En effektiv pH-hantering kräver regelbunden övervakning, aktiv buffring av alkalinitet och långsamma, kontrollerade korrigeringar. I RAS är luftning/ CO_2 -stripping och tillräckligt vattenutbyte centrala verktyg för att balansera CO_2 - och NH_3 -risker, och systemets kemiska profil bör matchas med artval och livsstadium för att minimera välfärdsrisker och optimera prestation (Molleda *et al.*, 2007; Woynarovich *et al.*, 2011; Chebanov & Galich, 2013; Rebouças *et al.*, 2016).

En sammanställning av generella riktlinjer för rekommenderade och tolererbara nivåer av pH för fiskarter i svenskt vattenbruk presenteras i Figur 5.

22.1 Konklusion

Sammantaget visar aktuell forskning att kontroll och stabilisering av pH är en nyckelkomponent i det förebyggande välfärdsarbete inom vattenbruket. Trots etablerade riktlinjer för optimala pH-intervall hos vanliga uppfödningsslag kvarstår kunskapsluckor, särskilt gällande långtidseffekter och artspecifik tolerans under nordiska förhållanden. I synnerhet krävs mer data från recirkulerande system, där både belastning och teknisk komplexitet ökar risken för pH-variationer. En ökad förståelse för samverkan mellan pH och andra stressfaktorer, som ammoniak och metalltoxicitet, är avgörande för att utveckla robusta strategier för vattenkvalitetshantering och därigenom stärka fiskvälfärden i framtidens akvakultursystem.



Figur 5. Rekommenderade (svart), tolererade (gult) och dödliga (rött) miljöförhållanden för fiskarter som förekommer i svenskt vattenbruk. Värdena baseras på publicerade källor (Shephard, 1987; Wedemeyer 1996; Molleda et al., 2007; El-Sherif & El-Feky 2009; Olele & Tighiri 2010; Chebanov et al., 2011; Woynarovich et al., 2011; Rebouças et al., 2016; Jarić et al., 2018) och ska betraktas som generella riktlinjer. De kan variera beroende på art, livsstadium, andra vattenkvalitetsparametrar och lokala uppfödningförhållanden. Intervallen ovan är inte "skarpa gränsvärden" utan riktvärden för stabil drift. Snabba förändringar (även inom toleransområdena) kan vara stressande och bör undvikas.

23 Syre

Syrehalt är en av de mest centrala vattenkemiska parametrarna i akvakultur, med direkt påverkan på fiskens fysiologi, beteende, tillväxt och överlevnad. Eftersom vatten innehåller betydligt mindre syre än vad luft gör, är fiskar beroende av högeffektiva gasutbytesmekanismer och anpassningar för att upprätthålla homeostas under varierande syreförhållanden. Detta avsnitt sammanfattar aktuella kunskaper om syrets roll för fiskvälfärd,

med särskilt fokus på toleransnivåer, fysiologiska effekter av hypoxi (syrebrist), artskillnader samt utmaningar och möjligheter i recirkulerande akvakultursystem (RAS).

Syrehalten i vattnet är en av de mest avgörande faktorerna för fiskars fysiologi och välfärd, då otillräcklig syresättning kan påverka metabolism, tillväxt, immunförsvar, beteende, samt leda till ökad stresskänslighet och mortalitet (Wedemeyer, 1996; Colt, 2006). Syre tas upp genom gälarna, men effektiviteten i upptaget och toleransen för låga nivåer varierar mellan arter. Då vattnets syrgashalt minskar med stigande temperatur, kräver varmvattensarter ofta högre vattenomsättning för att undvika syrebrist (Colt, 2006).

Gälarna, fiskens huvudsakliga andningsorgan, är högt specialiserade strukturer där syre diffunderar genom tunna membran till blodet. För att tillgodose sitt syrebehov pumpar fiskar ofta stora mängder vatten över gälarna, ibland upp till tio gånger blodvolymen, vilket innebär att syrebrist snabbt kan leda till energikrävande kompensatoriska beteenden.

Syrekoncentrationen i vatten påverkas av flera faktorer. Hög temperatur, ökad salinitet (salthalt) och hög fiskdensitet minskar det tillgängliga syret och ökar fiskens metaboliska efterfrågan. Biologisk syreförbrukning, särskilt vid eutrofiering (övergödning) eller dålig vattenomsättning, kan ytterligare försämra tillgången.

Övervakning av både absolut syrehalt (mg/L) och syremättnad (%) är avgörande, och ger tillsammans en mer korrekt bild av den akvatiska miljön (Boyd, 2017). Enbart mätning av syrehalt kan vara missvisande om vattentemperaturen eller saliniteten varierar, då fiskens fysiologiska behov inte enbart styrs av mängden syre utan även av dess löslighet och tillgänglighet. Omvänt kan en hög syremättnad indikera god syrgasstatus trots låg faktisk halt, exempelvis i varmt vatten. En korrekt tolkning kräver därför parallella mätningar av syrehalt, mättnad, temperatur och tryck.

Vid hypoxi uppvisar fiskar en rad beteendeanpassningar för att minska syreförbrukningen. Aktiviteten minskar, fiskarna söker sig till syrerika områden eller kallare vatten, och andningsfrekvensen ökar. Genom förändrad kroppsställning kan fiskarna också optimera vattenflödet över gälarna (Wang *et al.*, 2023b). Även om dessa strategier förbättrar syreupptaget kan de vara energikrävande och stressframkallande. Fysiologisk stress till följd av syrebrist aktiverar det neuroendokrina stresssystemet, med förhöjda nivåer av stresshormoner som kortisol. Detta påverkar aptit, beteende och immunfunktion negativt (Wedemeyer, 1996). Långvarig hypoxi kan därmed leda till tillväxthämning, sjukdom och död.

I vattenbruk kan hypoxi uppstå vid hög belastning eller vid tekniska fel i luftnings- och cirkulationssystem, särskilt i RAS. Dessa system möjliggör dock finjustering av syrenivåer och är därmed väl lämpade för noggrann styrning, även om det kräver god teknisk driftsäkerhet (Fivelstad, 2013). Luftningssystem, oxygeninjektion och övervakningssystem är centrala komponenter för att undvika akuta syredippar och konsekvenser därav.

Att förstå fiskars fysiologiska och beteendemässiga svar på varierande syrehalt är avgörande för en välfärdsorienterad akvakultur. Genom att optimera syrenivåer kan tillväxt, hälsa och produktionsutfall förbättras samtidigt som risken för stressrelaterade problem minskar.

Många fiskarter har relativt breda toleransområden för syre, men långvarig exponering för låga eller övermättade nivåer kan ändå medföra hälsorisker (Boyd, 2017).

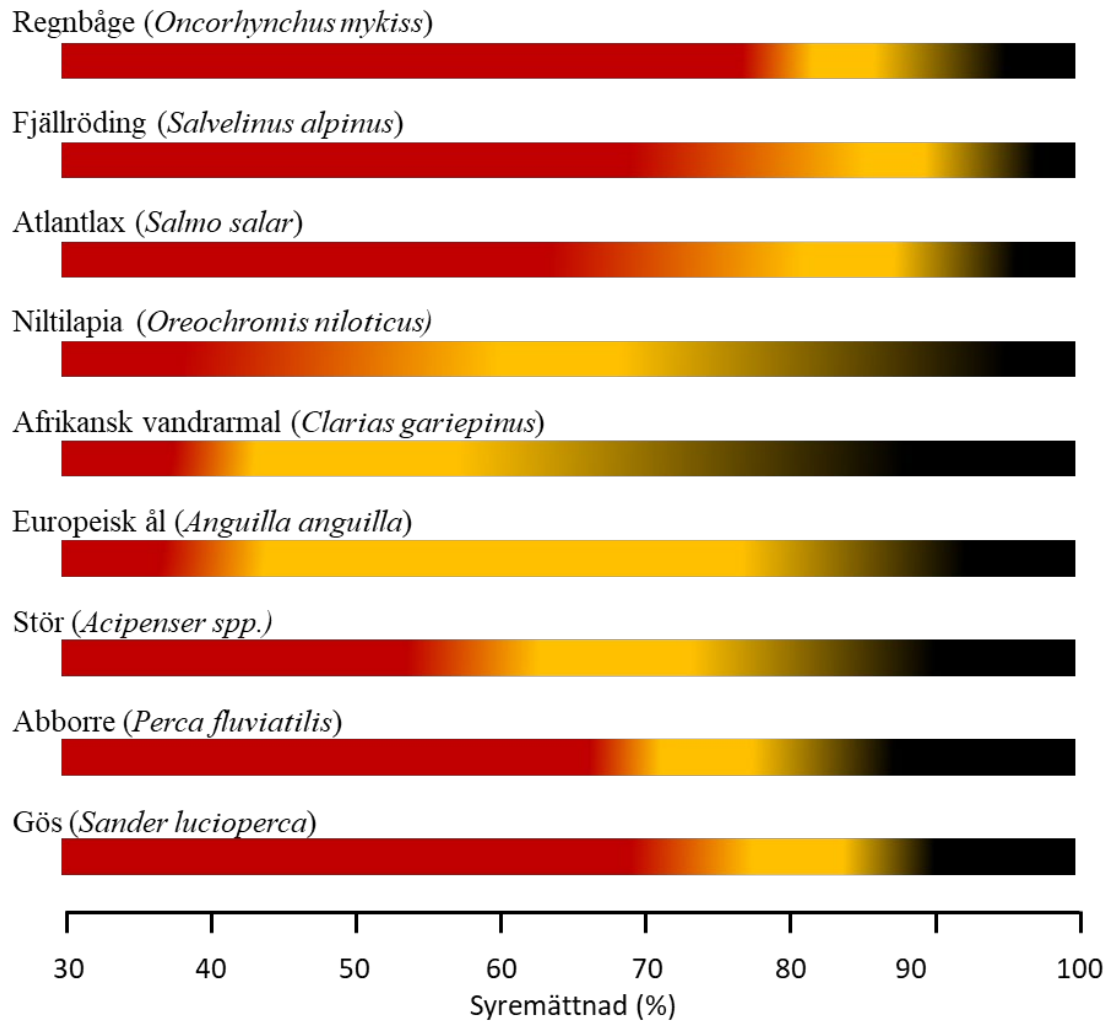
Samverkan mellan syre, temperatur och koldioxid, och dess påverkan på fysiologi och välfärd, är ett forskningsområde med stort behov av vidare studier (van Rijn, 2013; Fivelstad, 2013). Trots många väldefinierade riktlinjer för syreförsörjning i vattenbruk kvarstår betydande kunskapsluckor framför allt gällande långsiktiga effekter i RAS, där syrefluktuationer är vanliga. Fler studier behövs om hur fiskar av olika arter och i olika livsstadier påverkas av kronisk eller fluktuerande syrebrist, särskilt i RAS-system där komplexa interaktioner mellan syre, koldioxid, ammoniak och biofiltrering förekommer. En fördjupad förståelse för dessa samband är nödvändig för att säkerställa god fiskvälfärd och hållbar produktion under framtidens intensiva uppfödningförhållanden.

En sammanställning av generella riktlinjer för rekommenderade och tolererbara nivåer av syremättnad för fiskarter i svenskt vattenbruk presenteras i Figur 6.

23.1 Konklusion

Syrehalten i vatten utgör en av de mest avgörande faktorerna för fiskars fysiologi, hälsa och välfärd, och en otillräcklig syretillgång kan snabbt få långtgående konsekvenser för både individ och population. Även om många fiskarter uppvisar anmärkningsvärd förmåga att anpassa sig till varierande syreförhållanden, innebär både hypoxi och övermättnad betydande risker för stress, sjukdom och mortalitet. I moderna akvakultursystem, särskilt i RAS, finns stora möjligheter till precis styrning av syrenivåer, men samtidigt kvarstår viktiga kunskapsluckor kring långsiktiga effekter av kroniska eller fluktuerande syrehalter samt samspelet med andra vattenkemiska faktorer. För att säkerställa god fiskvälfärd och hållbar produktion krävs därför fortsatt forskning, utveckling av robust övervakningsteknik samt en fördjupad förståelse för artspecifika skillnader och fysiologiska toleransgränser.

Toleransområde för syremättnad



Figur 6. Rekommenderade (svart), tolererade (gult) och dödliga (rött) miljöförhållanden för fiskarter som förekommer i svenskt vattenbruk. Värdena baseras på publicerade källor (Alabaster et al., 1957; Wedemeyer, 1996; Tesch & Thorpe, 2003; Molleda et al., 2007; Olele & Tighiri, 2010; Chebanov et al., 2011; Woynarovich et al., 2011; Boyd & Tucker, 2012; Remen et al., 2012; Kestemont et al., 2015; Pedrazzani et al., 2020) och ska betraktas som generella riktlinjer. De kan variera beroende på art, livsstadium och lokala uppfödningförhållanden. Intervallen ovan är inte "skarpa gränsvärden" utan riktvärden för stabil drift. Snabba förändringar (även inom toleransområdena) kan vara stressande och bör undvikas.

24 Total gasmättnad

Utöver de enskilda gaserna så kan det totala innehållet av lösta gaser såsom syre, kväve och koldioxid i vattnet påverka fiskens hälsa, och tillståndet gasblåsesjuka (samma fysiologiska process som vid människans dykarsjuka) har beskrivits hos ett stort antal arter. Som nämnts ovan under avsnittet om syre påverkar vattnets temperatur och salthalt, men även det atmosfäriska trycket, dess förmåga att lösa gaser. Gasövermättnad uppstår när gastrycket i vattnet är högre än dess förmåga att lösa gas vid aktuellt atmosfäriskt tryck och temperatur (mer än 100 % gasmättnad). Det kan vara en enskild gas, till exempel kväve eller syre, eller samtliga lösta gaser som förekommer i överskott. Orsaker till gasövermättnad kan till exempel vara tillförsel av för mycket syre, tillförsel av otillräckligt luftat vatten, otäta packningar som orsakar att luft sugas in i systemet, en plötslig temperaturökning i vattnet eller kraftiga algblomningar som producerar stora mängder syre.

När gasövermättnad uppstår bildas små gasbubblor på alla ytor i en tank, och stoppar man ner ett föremål kommer små bubblor bildas på dess yta. Även fisken drabbas av gasövermättnad då blodets förmåga att lösa gaser är lägre än vad tryck och temperatur medger. Via gälarna tar fisken upp vattnets lösta gaser, och gasmättnaden i blodet är detsamma som i vattnet. Små bubblor bildas i blodkärlen och ute i vävnaderna. Gasbubblorna som bildas i blodkärlen kan fastna och orsaka proppar (embolier), vilket skapar en syrebrist i de olika organen. Detta kan lättast observeras i gälarna genom direktmikroskopering. De mindre bubblorna kan ackumuleras och sammanfogas till större bubblor. Vid akut gasblåsesjuka kan bubblor observeras i huden på både kropp och fenor, samt ofta i ögonen. Ibland bildas gasbubblor bakom ögonen, vilket leder till exoftalmi (utstående ögon). Beroende på hur akut gasblåsesjukan är kan det leda till direkt dödlighet eller att fisken blir nedsatt och mer mottaglig för infektioner.

I fiskens blod binds syre och koldioxid till de röda blodkropparna medan kväve förblir löst. Därmed orsakar kväve sannolikt problem vid lägre nivåer av övermättnad än vad syre gör. En gammal studie (Dawley & Ebel, 1975) fann att kritisk nivå för att dödlighet skulle uppstå hos parr av kungslax (*O. tshawytscha*) och regnbåge var vid 111 % total gasmättnad, där kväve (N₂) och argon (Ar) (den tredje vanligaste gasen i atmosfären efter kväve och syre) hade en total mättnad av 115 % och syre (O₂) 95 % mättnadsgrad. Dödligheten var högre hos regnbåge. Man fann också att en något låg syremättnad i samband med en övermättnad av kväve och argon (116 % N₂ + Ar, 88,2 % O₂, total gasmättnad 110 %) inte orsakade dödlighet under 35 dagars exponering, medan högre syremättnad (98,8 % O₂) vid samma tryck av N₂ + Ar (total gasmättnad 112 %) orsakade 50 % dödlighet på 20 dagar. En låg syremättnad skulle därmed kunna skydda fisken mot en övermättnad av andra gaser. Dawley och Ebel (1975) visade också att exponering för 105–115 % mättnad av N₂ + Ar påverkade fiskens tillväxt negativt.

För stillahavsstammarna av laxfisk (*Onchorhynchus* sp.) anger Meyers och medförfattare (2008) att regnbåge är känsligast och utvecklar kroniska förändringar vid 102 – 103 % total gasmättnad, medan silverlax (*O. kisutch*) är minst känslig och behöver utsättas för nivåer runt 115 – 116 % total gasmättnad innan kroniska förändringar uppstår (Meyers *et al.*, 2008). Ung fisk är mer känslig än vuxen fisk för gasmättnad. I övrigt anges generella gasövermättnadsnivåer för laxfiskyngel enligt tabell 1.

Tabell 1. Nivåer av gasmättnad som orsakar problem för laxfiskyngel (*Onchorhynchus* sp.). Översatt från Meyers *et al.*, 2008. https://www.adfg.alaska.gov/static/species/disease/pdfs/fish_disease_book.pdf. Observera att de värden som anges i tabellen är generella och kan variera beroende på specifika förhållanden.

Total % löst gas jämfört med vattnets kapacitet (100 %)	Resultat av övermättnaden
100 - 106 %	Embolier och påföljande skador uppträder
≥103 %	Ynglen hos vissa laxfiskarter stressas, dödliga förändringar kan på sikt utvecklas (koagulering av gulesäck, fenröta mm.)
>120 %	Akuta nivåer, ynglen dör utan yttre symptom som indikerar orsaken

En experimentell studie studerade effekten av gasövermättnad på atlantlax (Espmark *et al.*, 2010). Gasmättnaden ökades stegvis i de två exponerade grupperna, från 110 % via 140 % till 190 %, respektive från 130 % via 160 % till 220 % under tre veckor. De första symptomen på gasblåsesjuka (gasbubblor i huden) uppträdde dag 14 i den högexponerade gruppen, dvs. efter en vecka vid 130 % och en vecka vid 160 % gasmättnad. Från dag 16 noterades symptom även i den lågexponerade gruppen. Efter tre veckor hade 87 % respektive 90 % av den låg- respektive högexponerade fisken utvecklat symptom på gasblåsesjuka. Dödlighet förekom endast under den tredje och sista veckan, och var 10 % i den högexponerade gruppen och 0,7 % i den lågexponerade gruppen. Beteendemässigt förekom ökad frekvens av panikattacker, då fisken simmar extremt snabbt eller försöker hoppa, jämfört med kontrollgruppen under vecka 1 och 2 (högexponerad) och vecka två (lågexponerad). Då gasövermättnaden ökades successivt är det svårt att uttala sig om vilken nivå som krävs för att atlantlax ska drabbas av sjukliga förändringar. Beteendeförändringar observerades redan vid 110 % gasmättnad vilket tyder på att det är tillräckligt för att påverka arten negativt.

För övriga arter som är aktuella inom svenskt vattenbruk finns beskrivet att ål och karp kan drabbas av gasblåsesjuka, men utan angivelse av några gasmättnadsnivåer (Hoffman, 1993; Liewes & Haenen, 1993). Dawley och Ebel (1975) hänvisar i sin artikel till studier av Egusa (1959; 1969) avseende ål och karpfamiljen ruda. I den första artikeln (Egusa, 1959) ska det ha varit hög dödlighet på guldfisk vid total gasmättnad på 123 % (132 % N₂ + Ar och 75 % O₂) och på ål vid total gasmättnad på 112 % (124 % N₂ + Ar och 66 % O₂). I den andra artikeln av Egusa (1969) ska det ha krävts 400–500 % syremättnad för att orsaka dödlighet på arterna när kvävemättnaden var ungefär 100 % och den totala gasmättnaden 160–180 %. Egusa (1959) har dock inte kunnat nås. Egusa (1969) tolkades delvis via Google Translate. Det framgår att försöken bedömdes av författaren som metodologiskt bristfälliga med få fiskar. Resultaten är därför osäkra och tillförlitligheten till datan låg.

Ett fall har rapporterats för vuxen niltilapia, där 40 % drabbades av symptom och dödligheten var 25 %. Den totala gasmättnaden låg på ca 111–113 %, med övermättnad av kväve och undermättnad av syre (Saeed & al-Thobaiti, 1997).

Gasblåsesjuka har även beskrivits hos asiatisk vandrarmal (*Clarias batrachus*) och lungmal (*Heteropneustes fossilis*) (Kulshrestha & Mandal, 1982). Inga nivåer avseende gasmättnad beskrivs i artikeln, men detta visar att även malar som har möjlighet att andas luft kan drabbas av tillståndet.

24.1 Konklusion

Det verkar finnas vissa skillnader i toleransnivå mellan olika livsstadier och arter, men de studier som identifierats är inte genomförda under identiska förhållanden och därmed kan detta inte säkerställas. En total gasmättnad runt 110–115 % verkar dock vara gränsen för att dödlighet som är direkt orsakad av gasblåsesjuka ska uppstå, medan gasmättnadsnivåer på 100–110 % ger en låggradig kronisk påverkan som orsakar försämrad tillväxt och på sikt kan leda till sekundära problem som orsakar dödlighet. Av säkerhetsskäl bör därför den totala gasmättnaden hållas runt 100 %, och om man behöver trycka in syre i systemet behöver extra luftning göras för att få bort kvävgas så att den totala gasmättnaden hålls i balans.

25 Salthalt

Salinitet, eller salthalt, är en viktig miljöfaktor i vattenbruk eftersom den direkt påverkar fiskens osmoreglering – förmågan att upprätthålla en stabil balans av salter och vatten i kroppen (Evans, 2008). Fiskarter har olika osmotiska behov beroende på sin naturliga livsmiljö. Sötvattenlevande arter tenderar att förlora salter och ta upp vatten, vilket kräver aktiv saltupptagning och utsöndring av överskottsvatten, medan saltvattensarter tvärtom tenderar att förlora vatten och ta upp salter, vilket kräver motsatt fysiologisk anpassning (Evans, 2008). En felaktig salinitet kan orsaka osmoregulatorisk stress, försämrat immunförsvar, tillväxtstörningar och till och med dödlighet vid akuta förändringar (Fivelstad *et al.*, 2007). För vissa sötvattenlevande arter kan en mild ökning av saliniteten, exempelvis till bräckt vattennivåer, förbättra både osmoreglering och tillväxt, medan andra är strikt bundna till en sötvattensmiljö (Ern *et al.*, 2014).

Anadroma arter som atlantlax och regnbåge växlar naturligt mellan söt- och saltvatten när de övergår från att leva i sötvatten till att leva i saltvatten, men kräver en särskild fysiologisk omställning (smoltifiering) för att klara övergången (McCormick *et al.*, 1998; Fivelstad *et al.*, 2007). Sötvattensarter som abborre, gös och röding trivs bäst i låg salinitet men kan tolerera viss nivå av bräckt vatten. Euryhalina arter (arter som kan leva i varierande salthalt) såsom niltilapia, vandrarmal och ål har stor tolerans för varierande salinitet (Evans, 2008). Bottenlevande fiskar med viss havskoppling, såsom vissa arter av stör, kan också tolerera bräckt vatten men kräver långsam acklimatisering för att undvika stress och fysiologiska störningar.

Salthaltens påverkan på fiskvälfärd är väl belagd för vissa arter, särskilt anadroma arter såsom atlantlax, men flera kunskapsluckor kvarstår. Det saknas långtidstudier kring låggradig salinitetsexponering och dess subtila effekter på tillväxt och immunsvaret hos sötvattenlevande

arter, särskilt i slutna RAS-system där även andra faktorer, som CO₂ och vattenkemi, påverkar utfallet (Fivelstad *et al.*, 2007). Smoltifieringsprocessen är väl studerad hos lax (McCormick *et al.*, 1998), men hanteringen av regnbåge i bräckt vatten under svenska förhållanden kräver mer data.

25.1 Konklusion

Salinitet är en avgörande faktor i vattenbruk eftersom den påverkar fiskens osmoreglering och därmed hälsa och tillväxt. Sötvattensarter är anpassade till lågt salthalt, medan saltvattensarter kräver motsatt reglering, och felaktig salinitet kan orsaka stress, sjukdomar och dödlighet. Vissa arter, såsom anadroma laxarter, kan växla mellan söt- och saltvatten efter genomgången smoltifiering, medan euryhalina arter som niltilapia och ål har stor tolerans för varierande salthalter. Sötvattensarter som abborre, gös och röding tål endast begränsad salinitet, och arter som stör kräver långsam acklimatisering. Trots god kunskap om vissa arter, särskilt lax, saknas långtidsstudier om effekterna av uppfödning i bräckt vatten, särskilt i RAS-system.

26 Vattenvolym, gruppstorlek och beläggningsgrad

I 26 kap. 4 § Statens jordbruksverks föreskrifter och allmänna råd (SJVFS 2019:9) om försöksdjur, saknr L150, står följande: ”Gruppstorlek och sammansättning ska anpassas efter de olika arternas sociala struktur och behov. Djurtätheten ska baseras på fiskarnas sammantagna behov när det gäller miljöförhållanden, hälsa och välbefinnande”. I de allmänna råden till paragrafen står det ”Fisk bör ha minst en liter vatten per fisk som är mindre än 5 cm lång och minst 4 liter vatten per fisk som är 5–10 cm lång. Fisk som är kraftig i förhållande till sin längd bör ha större vattenvolym per fisk”. Motsvarande riktlinjer för uppfödd fisk inom akvakultur saknas i Statens jordbruksverks föreskrifter (SJVFS 2019:6) om odling av fisk (saknr L15).

Den fisk som föds upp för utsättning eller livsmedel måste tolerera hållande i grupp för att produktionen ska vara effektiv. Det är dock långt ifrån alla fiskar inom vattenbruket som av naturen är stimbildande. Gruppstorleken och tätheten (kg fisk/m³) måste därför anpassas utifrån art, men även utifrån storlek på tank/kasse och fiskens storlek. Aggressivt beteende är ett problem som kan uppstå under vissa förhållanden och i större utsträckning hos vissa arter, till exempel gös och clarias som naturligt ägnar sig åt kannibalism, och som orsakar skador eller dödlighet i den påverkade gruppen (Ashley, 2007; van de Nieuwegiessen, 2009). Mindre uppenbara tecken på att tätheten påverkar fisken negativt är fysiologiska stresspåslag, bland annat ökade kortisolnivåer i blodet, som leder till ett försämrat immunförsvar (Wendelaar Bonga, 1997), samt sämre tillväxt på grund av minskat foderintag och/eller sämre foderkonvertering (Ashley, 2007; Baldwin, 2011).

Några saker är viktiga att notera avseende de data som identifierats. För det första avser den täthet som anges den initiala tätheten, dvs. den täthet på fisk som uppmättes vid studiens början. Tätheten ändras hela tiden som en följd av tillväxt och eventuell dödlighet. I en uppfödningssanläggning korrigeras tätheten genom sortering (vid ojämn tillväxt) och/eller delning av grupperna vid behov. För det andra finns flera olika mått på täthet, till exempel kg fisk/m³ (i vissa fall m² = kg fisk/m² yta i karet/kassen) och antal fiskar/m³. Måttet kg fisk/m³⁽²⁾ är inte direkt översättningsbart till antal fiskar/m³ eftersom antalet fiskar med en viss total vikt

påverkas av storleken på fisken. Exempelvis kan man vid en täthet på 100 kg/m³ ha 100 fiskar som väger ett kilo vardera eller 10 000 fiskar som väger 10 g vardera. Nedan anges artspecifika data som identifierats.

Ytterligare en sak som är viktig att notera är att man vid utvärdering av resultat från dessa experimentella studier behöver beakta studie-specifika förhållanden som typ av uppfödningssystem, vattenkvalitet, vattentemperatur, med mera. Detta visade Ellis och medförfattare (2002) i en reviewartikel av 43 studier avseende täthet vid hållande av regnbåge. Författarna presenterar data från ett antal studier, som sammantaget rekommenderade tätheter på 4 – ≥55 kg/m³ för regnbåge i kassar, 43 – ≥267 kg/m³ för regnbåge i kar/bassänger och 8–160 kg/m³ i avlångs dammar/tankar med genomflöde, så kallade raceways (Ellis *et al.*, 2002, se tabell 2 för mer detaljerad information). Förhållandet mellan välfärdsindikatorerna dödlighet, foderintag, foderkonvertering, näringsstatus (kroppskondition och förhållandet levervikt/kroppsvikt), tillväxt, storleksvariation, hälsa (inklusive fenstatus), och olika stressindikatorer (t. ex blodkortisol och blodglukos) och täthet sammanfattades och utvärderades. Författarna konstaterade att det saknas bevis för att höga tätheter orsakar ökad sjuklighet, dödlighet eller stresspåslag men att negativa effekter på födointag, foderkonvertering, tillväxt, kondition och fenstatus är tydliga. Författarna påpekar också att en för låg täthet kan resultera i försämrad välfärd genom dålig respons (att de inte reagerar lika hungrigt) vid utfodring och ett ökat aggressivt beteende. Som en del av sin litteratursammanställning genomförde Ellis och medförfattare (2002) en statistisk analys, där effekterna av ”studie” och ”täthet” (som i sig är studiespecifik) på indikatorerna dödlighet, tillväxthastighet, foderkonversion och kroppskondition undersöktes. För både ”studie” och ”täthet” fanns ett signifikant samband för samtliga indikatorer. För ”studie” innebär detta att utfallet avseende en indikator beror på de specifika förhållandena i den studie där effekten har mätts. Eftersom ”täthet” var specifik inom varje studie innebär signifikansen för denna variabel att effekten av täthet på fiskens välfärd var beroende av de studie-specifika förhållandena. Med andra ord, en täthet som är ”bra” under vissa förhållanden kan vara ”dålig” under andra förhållanden.

I en senare studie på juvenil regnbåge (North *et al.*, 2006) visades att varken tillväxt eller dödlighet skiljde mellan de tre försöksgrupperna (10, 40 och 80 kg fisk/m³) men fisken som hölls vid 10 kg/m³ hade högre nivåer av stresshormon i blodet, generellt lägre konditionsfaktor (motsv. vårt BMI) och en större variation i storlek vid studiens slut. Samtidigt hade de två grupperna med högre täthet mer nedslitning av fenorna. I alla tre försöksgrupperna förekom en subpopulation med fina rygg- och stjärtfenor men sämre kroppskondition än övriga fiskar. Författarna tolkade detta som att en grupp fiskar hade lagt sig till med en mindre kompetitiv födostrategi. Författarnas slutsats var att 80 kg/m³ inte påverkade tillväxt eller fysiologiska stressindikatorer negativt men däremot påverkade välfärden ur perspektivet fenstatus. I likhet med Ellis och medförfattare (2002) drog North och medförfattare (2006) slutsatsen att (för) låga tätheter orsakar ett mer utbrett dominansbeteende så att låga tätheter likväl som för höga tätheter kan påverka regnbågens välfärd negativt.

En bulgarisk studie på juvenil regnbåge visade tvärt emot att ännu lägre tätheter (ca 0,6 och 1,2 kg/m³, fisken vägde 20,5 g vid studiens början och de hölls vid tätheterna 29 respektive 57 individer/m³) kunde användas, och att överlevnaden och tillväxten var högre vid den lägre

tätheten (Sirakov & Ivancheva, 2008). Artikeln var kortfattad och icke uttömmande men har ändå inkluderats i detta material.

Ett försök med parr av atlantlax (ca 8,5 g storlek vid försökets början), där en täthet på 80–310 kg/m³ uppnåddes efter 80 dagar vid 17,5°C, visade att tillväxten och foderkonverteringen var sämre i grupperna med täthet på mer än 146 kg/m³ (Soderberg *et al.*, 1993).

Hos post-smolt av atlantlax har tätheter på 50–125 kg/m³ visats ge sämre foderkonvertering och sämre tillväxt jämfört med en täthet på 25 kg/m³. Mekaniska skador ökade vid täthet på 100 kg/m³ och högre, och vid 125 kg/m³ noterades ett signifikant stresspåslag vid analys av olika blodparametrar efter 8 veckor (Calabrese *et al.*, 2017). Författarna drar slutsatsen att post-smolt kan hållas vid max 75 kg/m³ utan att det påverkar välfärd och tillväxt negativt vid den temperatur (12 °C) som hölls genom försöket. Andra temperaturer kan ge andra resultat för vilka tätheter som är optimala, då temperaturen påverkar fiskens hälsa och välfärd.

En annan studie som genomfördes under 10 månader på atlantlax i kassar i en uppfödningsanläggning med tätheter på 9,7–34 kg/m³, visade på att negativa effekter på fiskens välfärd uppstod när tätheten översteg 22 kg/m³. Författarna noterade dock att även tidpunkten för provtagning och kassens lokalisering inom anläggningen i förhållande till tätheten påverkade välfärden (Turnbull *et al.*, 2005).

Rödingyngel trivs vid höga tätheter. I ett experiment följdes yngel från startfodring och hölls vid sju olika tätheter från 25 till 250 yngel/l (Wallace *et al.*, 1988b). De fem högsta tätheterna (70–250 yngel/l) hade signifikant högre tillväxt och något lägre dödlighet än yngel som hölls vid tätheter på 25–50 yngel/l. Samma författare undersökte också effekten av täthet på yngel som vägde i snitt 5,5 g vid försökets början, och använde då tätheterna 5,3, 15,9 och 37 kg fisk/m³. Här syntes också ett positivt samband mellan täthet och tillväxt, dvs. högre täthet gav bättre tillväxt. Författarna drog slutsatsen att högre tätheter minskade konfliktbeteende och istället stimulerade stimbeteende, vilket är ett positivt beteende.

För röding av storleken ca 55 g har tätheter på 60–120 kg/m³ visats ge ett ökat stimbeteende, ökad aptit och bättre tillväxt än en täthet på 15 kg/m³. Det fanns inga skillnader i aggressivitet eller stresspåslag mellan grupperna (Jørgensen *et al.*, 1993).

Brännäs och medförfattare (2011b) anger att vanlig täthet för röding inom svensk och norsk fiskuppfödning (tillväxt i kassar) är 40–60 kg/m³, men utvecklar inte något resonemang kring dessa siffror.

I ett akvaponisystem hade tilapia-yngel som sattes in i systemet med en täthet på 106 fiskar/m³ bättre tillväxt, foderkonvertering, överlevnad och slutlig produktion (kg fisk/m³) än yngel vid tätheterna 142 och 177 fiskar/m³ (Rahmatullah *et al.*, 2010). I en annan studie av tilapia jämfördes fyra olika tätheter (150–300 fiskar/m³) i ett hybridsystem mellan bioflock och RAS med vanlig RAS och standardiserad bioflock-teknologi (BFT), de båda senare med 150 fiskar/m³ (Pai *et al.*, 2024). Alla tätheterna i hybrid-RAS-systemet hade bättre tillväxt och foderutnyttjande än tilapia i RAS och BFT. Inom hybridsystemet hade fisken vid de två lägre tätheterna (150 och 200 fiskar/m³) signifikant högre värden av matsmältningsenzymer och blodproteiner (albumin, globulin och totalprotein) samt bättre motståndskraft vid ett

infektionsförsök med bakterien *Aeromonas hydrophila*. Gruppen med högst densitet (300 fiskar/m³) hade högre värden avseende muskel- och leverenzymmer. Baserat på insamlade data modellerades 229 fiskar/m³ fram som ett riktvärde för maximal täthet av tilapia i en hybrid-bioflock-RAS. Inga studier av optimala tätheter för tilapia i renodlade RAS, vilket i dagsläget är det mest relevanta för Sverige, har identifierats.

Uppfödningstätheten hos afrikansk vandrarmal påverkar deras hälsa och välbefinnande avsevärt, vilket inverkar på tillväxt, stressreaktioner och immunfunktion. Forskning visar att lägre beläggningstäthet generellt främjar bättre tillväxt- och välfärdsresultat jämfört med högre densitet. Det bör påpekas att gruppstorleken i en tank inte bör vara för låg eftersom detta kan leda till ökat aggressivt beteende och kannibalism, men det saknas vetenskapligt underlag för att ange en exakt minsta gruppstorlek. För yngel var en densitet på 0,4 kg (250 fiskar á ca 1,66 g/m²) optimal, med högre överlevnad och jämnare tillväxt än vid högre tätheter (0,83–1,66 kg/m²) (Kareem *et al.*, 2013). Fiskar som föddes upp vid låg (3 fiskar/m³) och medelhög (6 fiskar/m³) densitet visade en betydligt högre viktökning och slutlig genomsnittlig vikt än de som föddes upp vid hög densitet (9 fiskar/m³), men det bör påpekas att i denna studie hölls afrikansk vandrarmal tillsammans med tilapia, vilket försvårar tolkningen i relation till att arterna hålls var för sig (Shoko *et al.*, 2016). I kontrollerade miljöer minskade tillväxten med ökad densitet, utan signifikanta skillnader mellan de två lägre tätheter (35 och 65 kg/m³) som användes i försöket (Dai *et al.*, 2011). Högre tätheter (95 och 125 kg/m³) ledde till ökade kortisolnivåer och stressreaktioner, även om vissa immunfunktioner förblev stabila (Dai *et al.*, 2011; Wang *et al.*, 2017). En annan studie visade också på sämre tillväxt vid högre tätheter (17 respektive 53 kg/m³) (Boerriqter *et al.*, 2016). Samma artikel visade också på att aggressionsnivåerna var förhöjda i grupperna med hög densitet om det fanns skydd/grottor (PVC-rör) tillgängliga jämfört med både hög- (53 kg/m³) och lågdensitetsgrupper (17 kg/m³) utan tillgängligt skydd. Detta tolkades som att det handlade om en konkurrenssituation vid höga tätheter, vilket innebär att det inte är närvaron av skydd utan en otillräcklig mängd tillgängliga skydd som är problematisk. Hög densitet och närvaro av skydd minskade också stresstoleransen och ledde till ökad aggressivitet vid exponering för luft (Boerriqter *et al.*, 2016).

Hos ål har populationstäthet beskrivits påpeka könsfördelningen. Det finns dock inga ordentliga experimentella studier, utan slutsatsen baseras på data från vilda populationer eller från observationer i uppfödningssmiljö (Davey & Jellyman, 2005). Författarna menar att det är oklart om höga tätheter i uppfödningen orsakar en maskulinisering (fenotypiskt odifferentierade ålar som antar strategin för hanar att "växa och mogna snabbt"), eller om det hänger ihop med en ökad konkurrens där hanarna växer snabbare och konkurrerar ut de mindre honorna genom svält och/eller kannibalism. För kommersiella recirkulerande system anger Dalsgaard och medförfattare (2013) att lämpliga tätheter är 50–120 kg/m³ för ål under tillväxt (gulål), men också att tätheter på över 120 kg/m³ är vanligt förekommande och ger bra avkastning. Artikeln anger också att för juvenil ål (som precis genomgått metamorfos från glasål till gulål) bör densiteten inte överstiga 25 kg/m³. Någon slags bedömning av vilken täthet ålen klarar av i olika utvecklingsfaser har alltså gjorts, men den finns ingen information om hur bedömningen gjorts och hur ålens hälsa och välfärd påverkas av olika tätheter. Referenserna till täthetsbedömningen går inte heller att spåra utan har varit någon form av personlig kommunikation, liksom en manual som inte går att återfinna.

En studie på kinesisk stör (*A. sinensis*) anger att för juvenil stör (ca 760 g) var optimal täthet 4,8–9 kg/m² (Long *et al.*, 2019). Stör som hölls vid dessa tätheter hade bättre tillväxt och lägre nivåer av kortisol, glukos och mjölksyra i blodet jämfört med den stör som hölls vid en täthet på 12,7 kg/m². Ytterligare studier avseende stör har inte identifierats och det är därför svårt att avgöra vad som är optimal täthet för de störsarter som hålls inom svenskt vattenbruk.

Abborryngel bör hållas vid en relativt hög täthet för att undvika kannibalism. Direkt efter kläckning anges 20–50 yngel/l som vanligt förekommande, men upp till 100 yngel/l kan fungera bra och ger signifikant mindre kannibalism än 10 yngel/l. Efter avvänjningen (från levande föda/artemia) bör tätheten minskas (Toner & Rougeot, 2008). En studie med två täthetsexperiment på gösyngel (dag 4–18 efter kläckning med 25, 50 eller 100 individer/l vatten samt dag 19–39 efter kläckning med 6, 10 respektive 15 fiskar/liter vatten) visade en signifikant bättre tillväxt och överlevnad vid de lägre tätheterna i båda experimenten. I den äldre åldersgruppen var dödlighet orsakad av kannibalism det som främst orsakade högre dödlighet vid högre täthet, dvs. kannibalismen ökade med ökad täthet. Samtidigt bedömdes inte skillnaderna vara så stora att de högsta tätheterna (100 individer/l för det yngre åldersspannet respektive 15 individer/l vatten för det äldre åldersspannet) inte kunde rekommenderas (Szkudlarek & Zakęś, 2007). En studie på ettårig gös (7,6 g vid studiens början) visade också att tillväxten var bättre, men utan skillnad i överlevnad, vid lägre densitet (50 fiskar/m² jämfört med 60 respektive 70 fiskar/m²) (Lyutikov *et al.*, 2025, endast abstract tillgängligt på engelska). Varken för abborre eller gös har studier på äldre fisk identifierats.

Tabell 2. Rekommenderade tätheter för olika arter enligt identifierade studier. Observera att i många fall rekommenderas inte någon specifik täthet av författarna, utan den täthet som anges i tabellen var den som gav bäst utfall i studien utan att författarna specifikt angett att det är en täthet som därför rekommenderas eller är optimal.

Fiskart	Livsstadium	Rekommenderad täthet enligt studien	Specifik förutsättning i studien	Referens
Regnbåge	Siffran 8–35 (raceways) gäller fisk som väger 0,5–30 g	≤40, ≥55, >45, 20–25, 4–18	Kasse	tabell IV i Ellis <i>et al.</i> , 2002
		≥267, 40–80, 196–261/<147, >50, 43	Kar	tabell IV i Ellis <i>et al.</i> , 2002
		160, 40–50, 90, 8–35, ≥88,5	Raceways	tabell IV i Ellis <i>et al.</i> , 2002
	Startvikt ca 180 g	40–80 kg/m ³	Utsortering för att upprätthålla biomassan genom försöket (9 mån)	North <i>et al.</i> , 2006
	Juveniler ca 20g	<1,2 kg/m ³		Sirakov & Ivancheva, 2008

Röding	Startfodring(<1 g) 5,5 g Ca 55 g	70–250 fiskar/l 60–120 kg/m ³ 40-60 kg/m ³	 Kassodling	Wallace <i>et al.</i> , 1988b Wallace <i>et al.</i> , 1988b Jørgensen <i>et al.</i> , 1993 Brännäs <i>et al.</i> , 2011b
Atlantlax	Parr Post-smolt Post-smolt	80–145 kg/m ³ ≤ 75 kg/m ³ ≤ 22 kg/m ³	17,5°C 12°C Tidpunkt för provtagning och placering gentemot andra kassar påverkade också välfärden	Soderberg <i>et al.</i> , 1993 Calabrese <i>et al.</i> , 2017 Turnbull <i>et al.</i> , 2005
Niltilapia	0,76 g Ca 4.8 g	106 fiskar/m ³ <229 fiskar/m ³	Akvaponi Hybrid bioflock-RAS	Rahmatullah <i>et al.</i> , 2010 Pai <i>et al.</i> , 2024
Afrikansk vandarmal	Yngel Juveniler Juveniler Oklart	0,4 kg/m ² 35-65 kg/m ³ 17 kg/m ³ 3-6 fiskar/m ³	 Fisken hölls tillsammans med tilapia	Kareem <i>et al.</i> , 2013 Dai <i>et al.</i> , 2011, Wang <i>et al.</i> , 2017. Boerrigter <i>et al.</i> , 2016 Shoko <i>et al.</i> , 2016
Europeisk ål	Juveniler Gulål	≤ 25 kg/m ³ 50–120 kg/m ³		Dalsgaard <i>et al.</i> , 2013
Stör	Juveniler	4.8–9 kg/m ²	Kinesisk stör, inga studier avseende arter i svensk akvakultur identifierade	Long <i>et al.</i> , 2019
Abborre	Yngel (<20–24 dagar)	20–100 yngel/l		Toner & Rougeot, 2008

Gös	Yngel <18 dagar Yngel 19–39 dagar Ettårig gös (ca 8 g)	<100 yngel/l vatten <15 yngel/l vatten <50 fiskar/m ²		Szkudlarek & Zakęs, 2007 Szkudlarek & Zakęs, 2007 Lyutikov <i>et al.</i> , 2025
-----	--	--	--	---

26.1 Konklusion

Trots att högre tätheter kan öka produktionseffektiviteten och den finansiella avkastningen, kan de också påverka fiskens övergripande välfärd och därmed avkastningen negativt. Även alltför låg täthet kan vara negativt för djurvälfärden för vissa arter, och hänsyn måste tas till den specifika artens naturliga levnadsförhållanden (till exempel stim- respektive solitärt levande art, behov av skydd). De siffror som presenteras i studierna ovan förutsätter också bra vattenförhållanden, och till exempel vattenutbyte och risk för introduktion samt uppförökning av patogener måste beaktas då en under optimala förhållanden ”bra” täthet snabbt kan bli alltför hög om förhållandena i anläggningen är suboptimala. Detta kräver en avvägning avseende beläggningsgraden. I tillägg saknas i många fall data för vissa levnadsstadier hos respektive art, och användandet av ett antal olika enheter (kg/m², kg/m³, fiskar/m², fiskar/m³ och fiskar/l) gör det omöjligt att jämföra data för de olika arterna. Detta i sig gör det omöjligt att sätta upp riktlinjer utifrån samma mått på täthet baserat på vetenskapliga studier. Eftersom effekterna (positiva och negativa) av täthet varierar beroende på miljöförhållanden kan användandet av rekommenderade intervall från experimentella studier bli fel i konventionella uppfödningssystem. De siffror som presenteras som underlag avseende tätheter i detta yttrande måste därför tolkas med försiktighet. Det är sannolikt bättre att fastställa rekommenderade intervall snarare än tillåtna intervall avseende täthet, med tillägg att välfärdsindikatorer såsom till exempel fensador och foderintag bör utvärderas kontinuerligt för eventuell justering av tätheter i en anläggning.

27 Ljus

Effekten av ljus på fisk är komplex och påverkas av flera olika egenskaper hos ljuset, vilka verkar både individuellt och i samverkan. De viktigaste egenskaperna är ljusintensitet (styrka, mätt i lux [lx]), ljuskvalitet (våglängd, mätt i nanometer [nm]) samt fotoperiod (förhållandet mellan ljus och mörker över dygnet). I uppfödningssmiljöer utsätts fiskar ofta för snabba och stora skiftningar i ljusmiljön, vilket i naturen sällan sker på samma sätt (Boeuf & le Bail, 1999). Fisken rör sig dessutom vertikalt i vattnet, och eftersom vatten både absorberar och sprider ljus, förändras ljusets intensitet och spektrum snabbt. Kortvågigt ljus (till exempel blått) tränger djupare ned i vattnet än långvågigt ljus (till exempel rött), vilket gör det svårt att isolera vilken ljusegenskap – intensitet eller våglängd – som är mest biologiskt relevant för fisken (Boeuf & le Bail, 1999).

Tillväxt är den parameter som oftast används för att utvärdera ljusets effekter, medan andra hälsoparametrar som kan spegla stress eller välfärd används mer sällan, vilket gör att man kanske inte får en fullständig bild av ljusets påverkan på fiskens välfärd. Ljusets inverkan på

fiskens hälsa och välfärd beskrivs fortfarande som ett forskningsområde med kunskapsluckor (*et al.*, 2023a).

Tillväxt hos fisk är starkt beroende av foderintag. Om fisk som födosöker dagtid inte kan se fodret ordentligt, påverkas intaget negativt, vilket i sin tur begränsar tillväxtpotentialen. Hos arter som är beroende av syn för att hitta föda så är ljus därför centralt. Samtidigt finns några arter, till exempel ål, som helst födosöker i mörker och därmed är beroende av mörka perioder för tillräckligt födointag. Det kan därför vara svårt att avgöra om ljusets effekt på tillväxt är direkt (via fotoreceptorer i ögon eller epifys) eller indirekt, via förbättrat födosök.

Det finns ett tydligt samband mellan fotoperiod, födotillgång och tillväxt, där ljuset möjliggör längre perioder av födosök. Samtidigt kan förlängda fotoperioder leda till onormal utveckling, särskilt under larvstadier (Boeuf & le Bail, 1999).

27.1 Ljusstyrka

Fiskarter skiljer sig åt i hur känsliga de är för ljus. Havsabborre (*Dicentrarchus labrax*) är ungefär 10 gånger ljuskänsligare (dvs. reagerar på lägre ljusstyrka) än atlantlax, och torsk (*Gadus morhua*) uppvisar cirka 100 gånger högre ljuskänslighet än lax (Migaud *et al.*, 2006; Vera *et al.*, 2010). Det finns generellt ett lägsta tröskelvärde för ljusstyrka under vilket normal utveckling och tillväxt inte upprätthålls. Många arter klarar sig inom ett intervall på 50–600 lx, medan arter som naturligt lever i grumliga miljöer eller öppet hav kan tolerera så lite som 1–10 lx.

Ljusstimulans under larvfasen är avgörande för synutveckling, födosöksbeteende och normal neurofysiologisk utveckling (Boeuf & le Bail, 1999). För atlantlax krävs en ljusstyrka på minst 10 lx för normal tillväxt i parrstadiet, medan tillväxthastigheten inte skiljer sig mellan 30 och 1000 lx (EFSA, 2008). Smoltifiering har observerats vid intensiteter mellan 27 och 715 lx (Stefansson *et al.*, 1993).

Yngre atlantlax (<1 g) visade bäst tillväxt vid 700 lx jämfört med 200, 50 och 10 lx, medan röding på 1,4 g växte bäst vid 50 lx (Wallace *et al.*, 1988a). Hos regnbåge ledde 42,8 lx till lägre fysiologisk stressnivå och lugnare simbeteende jämfört med högre intensiteter (Liu *et al.*, 2025).

För tilapia i RAS förbättrades tillväxten vid 2000 lx jämfört med både 1000 och 3000 lx (Wang *et al.*, 2023a). Ljusstyrkan påverkade även den mikrobiella vattenmiljön: vid 0 lx ökade förekomsten av bakterier och uttrycket av inflammatoriska gener, medan överlevnaden var högre vid 100–500 lx (Qu *et al.*, 2022).

27.2 Fotoperiod

Fotoperioden, det vill säga förhållandet mellan ljus och mörker över dygnet, är tätt kopplad till både födosök och tillväxt. Ljus möjliggör för fisken att lokalisera och inta foder, och längre ljusperioder ökar därmed möjligheten till näringsintag och tillväxt redan under larvstadiet.

Förutom att påverka tillväxten reglerar fotoperioden även fysiologiska utvecklingsstadier. Hos atlantlax används artificiell ljusstyrning i RAS för att styra smoltifiering, vilket gör det möjligt att producera smolt utanför den naturliga vårperioden (Stefansson *et al.*, 1993). Direkta välfärdseffekter kopplade till artificiell fotoperiod är relativt outforskade (EFSA, 2008). Däremot kan fotoperiod indirekt påverka fiskens välfärd eftersom fotoperioden är starkt kopplat till t.ex. anadroma fiskars utveckling (smoltifiering). För atlantlax används kontinuerligt ljus som metod att få fram en saltvattenstolerant smolt, baserat på att fisken blir silvrig som en smolt när den når en viss storlek, något som kontinuerligt ljus orsakar genom att snabba på tillväxten. Det finns indikationer på att dessa smoltprotokoll inte förbereder fisken på ett korrekt sätt, fysiologiskt, utan leder till stress och sämre tillväxt efter överföring till havet (Moldal *et al.*, 2025). Det finns också misstankar om att för snabb tillväxt, stimulerad av kontinuerligt ljus, kan leda till försämrad funktion i fiskens organsystem vilket påverkar hälsa och välfärd negativt (EFSA, 2008). Detta är ett område där det krävs mer forskning för att kunna dra slutsatser. Generellt bör en optimal fotoperiod tillhandahållas för normal utveckling och tillväxt, och denna bör vara artspecifik i enlighet med fiskens biologi (Al-Emran *et al.*, 2024).

27.3 Ljuskvalitet

Traditionellt har vitt ljus använts i uppfödning, men med introduktionen av LED-teknik har forskare kunnat studera effekter av specifika våglängder. I en studie på arten ayu (*Plecoglossus altivelis*) ökade blått ljus födosök och tillväxt, medan rött ljus visade negativa effekter på båda parametrarna (Hsieh *et al.*, 2023). Dessa effekter är sannolikt artspecifika och beror på både ögats och epifysens fotoreceptorers spektrala känslighet. Det saknas forskning på området för att kunna dra några direkta slutsatser om hur kvaliteten på ljuset påverkar välfärden positivt eller negativt.

27.4 Konklusion

Ljusets betydelse för fisk sträcker sig långt bortom dess roll som en tillväxtreglerande faktor och utgör en central komponent i fiskens sensoriska och fysiologiska miljö. Även om fotoperiod, ljusstyrka och ljuskvalitet tydligt påverkar tillväxt, födosök och utveckling, är de direkta kopplingarna till hälsa och välfärd ännu bristfälligt utforskade. Ej anpassade ljusregimer, såsom onaturligt stark belysning, abrupta förändringar eller kontinuerligt ljus, kan störa fiskens dygnsrytm, orsaka stress och försämra fysiologiska funktioner. En väl avvägd, artspecifik ljusmiljö som efterliknar naturliga variationer är därför sannolikt en viktig förutsättning för god fiskvälfärd. För att möjliggöra evidensbaserad optimering av ljusmiljöer i akvakultur krävs dock fortsatt forskning som kopplar ljusexponering till validerade indikatorer för stress, hälsa och djurvälfärd.

28 Miljöberikning

Miljöberikning inom vattenbruk syftar till att förbättra fiskarnas livsmiljö genom att stimulera naturliga beteenden och därigenom öka deras välbefinnande. En varierad och stimulerande miljö kan minska stress, aggression och beteendestörningar (Zhang *et al.*, 2019; Ojelade *et al.*, 2022; Prentice *et al.*, 2025). I kommersiella uppfödningssystem hålls fisk ofta i täta populationer med begränsad miljömässig komplexitet, vilket kan ha negativa effekter på både

hälsa och beteende (Ashley, 2007). Detta gäller särskilt i intensiva recirkulerande akvakultursystem (RAS), där en monoton miljö i vissa fall kan bidra till utveckling av stereotypa beteenden (Näslund & Johnsson, 2016; Arechavala-Lopez *et al.*, 2022). Miljöberikning kan införas på olika sätt, till exempel genom strukturer som erbjuder gömställen, varierade bottensubstrat eller anpassade lekområden. Även förändringar i den fysiska och sociala miljön, såsom kontraster på väggarna, zoner med olika vattenflöden, skuggade områden eller reglerad täthet och storlekssortering, kan bidra till att stimulera naturliga beteenden och minska risken för sjukdom (Arechavala-Lopez *et al.*, 2022; Zhang *et al.*, 2022; Zhang *et al.*, 2024).

Trots de dokumenterade fördelarna med miljöberikning finns flera praktiska och biologiska utmaningar. Individuell variation innebär att fiskar kan reagera olika på samma typ av berikning, där vissa arter eller individer gynnas medan andra upplever ökad stress eller konkurrens (Prentice *et al.*, 2025). Berikning kan i vissa fall stimulera territoriellt beteende och resursförsvär, vilket ökar risken för skador (Manley *et al.*, 2014). Dessa effekter uppstår ofta när resurser som skydd, revir eller födosöksområden är begränsade i förhållande till populationens täthet. Även praktiska aspekter utgör hinder för implementering. Berikningsstrukturer kan försvåra rengöring, hälsoövervakning och hantering vid exempelvis sortering eller slakt. De kan dessutom ackumulera biofilm, patogener och organiskt material, vilket påverkar vattenflöde och kvalitet negativt, särskilt i RAS-system (Ashley, 2007).

Ett flertal studier har visat att miljöberikning kan ha positiva effekter för flera arter av uppfödd fisk. Effekterna omfattar minskad aggression och kannibalism, förbättrad fenhälsa, minskad förekomst av skador, ökad utforskande aktivitet och mer stabil tillväxt (Huntingford *et al.*, 2006; Näslund & Johnsson, 2016). Hos regnbåge har enkla strukturella berikningar, såsom skydd eller varierade bottensubstrat, visat sig minska stress och aggression samt förbättra kognitiv förmåga och tillväxt (Brunet *et al.*, 2022; Gesto *et al.*, 2022). Liknande effekter har observerats hos fjällröding och atlantlax, där artificiella gömställen och berikade uppväxtmiljöer främjar naturligt beteende, morfologisk utveckling och välfärd (Prentice *et al.*, 2025). Även hos andra arter, såsom niltilapia, afrikansk vandrarmal, europeisk ål, stör, abborre och gös, har miljöberikning associerats med förbättrad tillväxt, lägre stressnivåer, minskad aggressivitet och förbättrad hälsa, inklusive gynnsammare tarmflora hos yngel (Neto *et al.*, 2020; Cooney *et al.*, 2021; Ojelade *et al.*, 2022; Fazekas *et al.*, 2023; Espírito-Santo *et al.*, 2024; Yanes-Roca *et al.*, 2024).

Trots de positiva resultaten krävs ytterligare forskning för att optimera berikningsmetoder för olika arter och livsstadier, samt för att bedöma långsiktiga effekter på hälsa, beteende och produktivitet. Det saknas särskilt långtidsstudier inom recirkulerande system, liksom kunskap om hur berikning samverkar med faktorer som ljusregim, täthet och foderstrategi (Arechavala-Lopez *et al.*, 2022). Genom att adressera dessa kunskapsluckor kan vattenbrukssektorn utveckla evidensbaserade riktlinjer för implementering av miljöberikning och därmed främja både fiskvälfärd och hållbar produktion.

28.1 Konklusion

Miljöberikning inom vattenbruk syftar till att förbättra fiskens välfärd genom att främja naturliga beteenden, minska stress och stärka hälsa och tillväxt. Strukturer som gömställen,

varierade substrat, anpassad ljussättning och vattenflöde kan minska aggression, skador och sjukdomar, men effekterna varierar mellan olika arter. Bottenlevande arter som ål och stör gynnas av skydd, medan pelagiska arter som lax och regnbåge främst påverkas av ljus- och strömningsvariation. Att använda sig av olika berikningsmetoder innebär dock utmaningar då berikning kan försvåra rengöring, öka sjukdomsrisk och kan skapa konkurrens. Långtidseffekterna på hälsa och produktion är otillräckligt studerade, särskilt i RAS, varför mer forskning krävs.

29 Utfodring och nutrition

Utfodring i vattenbruk handlar inte enbart om att tillhandahålla tillräcklig näring, utan också om på vilket sätt, när och hur ofta fodret ges, vilket har stor inverkan på fiskens tillväxt, foderomvandlingskvot (FCR), sociala beteenden som konkurrens och aggression, samt stressnivåer och hierarkibildning (Cho & Bureau, 2001). Dessutom påverkar utfodringsstrategin vattenkvaliteten, då överskottsfoder kan brytas ner till metaboliter som belastar systemet (Cho & Bureau, 2001).

Rätt diet är avgörande för fiskvälfärden då olika arter har skilda metaboliska behov och känslighet för foderråvaror. Hos regnbåge har ersättning av fiskmjöl med alternativa proteinkällor visats kunna ske utan negativa effekter på stressnivåer (Cardinaletti *et al.*, 2022). För niltilapia har både näringsbalans och utfodringsstrategier kopplats till välfärdsindikatorer som hälsa, aptit och mortalitet (Schrama *et al.*, 2012; Fattah *et al.*, 2021). Även hos europeisk ål har utfodringsregimer visat sig påverka beteende och vattenkvalitet på ett sätt som främjar välfärden (Abdel-Hay *et al.*, 2019). För arter som gös, abborre och stör finns färre välfärdsinriktade foderstudier, men principer kring balanserade aminosyror och fettsyror är centrala för att stödja både hälsa och tillväxt.

Även felaktiga utfodringrutiner kan få olika negativa konsekvenser. Underutfodring leder till hämmad tillväxt, nedsatt immunförsvar och ökad risk för kannibalism, medan överutfodring kan orsaka fettlever, foderförlust och försämrad vattenkvalitet (Cho & Bureau, 2001; Timmons & Ebeling, 2010).

Rovfiskar som gös och abborre kräver frekvent utfodring för att undvika dominansbeteenden och aggression. Snabbväxande tropiska arter som tilapia och vandrarmal tolererar höga foderintag men är känsliga för låg proteinkvalitet i fodret (El-Araby *et al.*, 2020).

Kallvattensarter som regnbåge, röding och lax har generellt ett lägre utfodringsbehov, särskilt vid lägre vattentemperaturer. Bottenlevande arter som stör och ål behöver sjunkande pellets och utfodras ofta bäst i mörker eller vid låg belysning för att främja ett naturligt födosöksbeteende.

29.1 Konklusion

Sammanfattningsvis är utfodringsrutiner en central aspekt av fiskvälfärd i vattenbruket, med stor betydelse för tillväxt, hälsa, beteende och miljöpåverkan. Anpassade strategier krävs för olika arter, beroende på deras fysiologiska behov, födosöksbeteenden och livsmiljö. Trots en ökande kunskapsbas kvarstår flera viktiga kunskapsluckor. Det finns ett särskilt behov av mer forskning om effekterna av automatisk jämfört med manuell utfodring hos arter som gös och

stör, samt utveckling av beteenderelaterade indikatorer för mättnad och foderrelaterad stress i grupper med tydliga dominanshierarkier (Cho & Bureau, 2001). För att kunna optimera både produktivitet och djurvälstånd i framtidens vattenbruk krävs att dessa områden prioriteras i kommande studier.

30 Hantering

Hantering av fisk omfattar alla moment där djuren utsätts för miljöförändringar, fysisk påverkan eller förflyttning, såsom sortering och vägning, förebyggande hälsokontroller eller vaccination, trängning och håvning, pumpning eller rörtransport, transport mellan anläggningar samt luftkontakt vid lyft (Huntingford *et al.*, 2006; Ashley, 2007). Dessa moment innebär ofta akut stress, vilket kan resultera i fysiologiska förändringar som kortisolstegring, syra-basstörningar och osmotisk obalans, samt mekaniska skador i form av skador på slemskiktet, hudlesioner, fenförslitning och sårbildning (Conte, 2004). Stress i samband med hantering kan även öka mottagligheten för bakteriella infektioner och långsiktigt bidra till försämrade tillväxt och välfärd (Ashley, 2007). För att minimera riskerna är det avgörande att hanteringsmoment planeras och genomförs med hänsyn till artens specifika biologi, eftersom olika arter uppvisar varierande känslighet (Huntingford *et al.*, 2006).

Ett vanligt moment är sortering, som är nödvändig för att minska storleksskillnader och därmed risken för aggression och kannibalism. Sortering innebär dock att fisken trängs ihop, vilket särskilt hos laxartade arter kan orsaka syrebrist, hudskador och stressrelaterade fysiologiska förändringar. Luftkontakt är en annan välkänd riskfaktor som redan vid kort exponering kan leda till störningar i osmoregleringen, sviktande gälfunktion och akut stress. Lax, regnbåge, fjällröding, abborre och gös är särskilt känsliga, medan arter som tilapia, vandrarmal och ål generellt är mer toleranta men ofta ljuskänsliga (Martins *et al.*, 2012). Pumpning och rörtransport kan vara skonsamma alternativ i moderna system, men riskerar att orsaka skador vid för höga flödeshastigheter eller turbulens, och toleransen varierar mellan arter: tilapia och regnbåge hanterar detta relativt väl, medan stör och gös är mer känsliga (Ashley, 2007; Martins *et al.*, 2012). Vid transport över längre sträckor tillkommer ytterligare risker i form av syrebrist, ammoniakupbyggnad och temperaturvariationer, vilket kräver noggrann reglering av syresättning, temperatur, täthet och pH.

Specifika hanteringsmoment som vaccinering innebär ytterligare belastning, eftersom fiskarna då oftast hanteras individuellt, bedövas och injiceras intraperitonealt (i bukhålan). Detta kan orsaka kortvarig men betydande stress samt en bukhinneinflammation (peritonit) med påföljande eventuell smärta och adherenser/sammanväxningar i bukhålan som ett svar på injektionen. Vaccinering kan dock ses som ett nödvändigt ont eftersom det innebär att fiskens immunförsvar byggs upp, och kan vara avgörande som sjukdomsförebyggande åtgärd, då infektioner kan orsaka hög sjuklighet och dödlighet (Adams, 2019). Vissa vaccin, t. ex. mot yersinios, kan administreras som badbehandling i vissa livsstadier, men det kräver ändå viss hantering eftersom fisken måste flyttas till mindre byttor/tankar eller att vattennivåerna måste sänkas för att kunna minska mängden vaccin som behövs för korrekt dos/vattenkoncentration. I Sverige genomförs bara vaccinering av laxfisk, och då antingen av fisk som ska födas upp i brackvatten (ett ”måste” eftersom vibrios och furunkulos är vanligt förekommande allvarliga

infektioner där), eller i anläggningar som har specifika sjukdomsproblem. Rutinmässig vaccinering av all fisk inom svenskt vattenbruk genomförs alltså inte.

Även under mognadsfasen inför lek och vid smoltifiering är fiskar särskilt känsliga för hantering. Avelsfisk utsätts för upprepade ingrepp som könsbestämning och kontroll av mognadsgrad, vilket kan påverka hormonbalansen, och därefter stripning av rom och mjölke. Laxartade fiskar som genomgår smoltifiering är fysiologiskt instabila och bör därför hanteras med stor försiktighet (Conte, 2004; Ashley, 2007).

Artspecifika skillnader understryker behovet av anpassade rutiner. Regnbåge, fjällröding och atlantlax reagerar starkt på trängning och luftkontakt, medan niltilapia och afrikansk vandrarmal är mer robusta men utsatta för aggressionsproblem vid hög täthet (Martins *et al.*, 2012). Europeisk ål är känslig för mekaniska skador på den slemmiga huden (Esteve-Gassent *et al.*, 2003), och stör är särskilt utsatt vid pumpning och rörtransport (Ashley, 2007). Avseende gös och abborre finns ännu begränsad kunskap, men studier pekar på att även kortvarig trängsel kan leda till stress och nedsatt immunfunktion (Roques *et al.*, 2010).

I en svensk kontext är det relevant att framhålla att vi saknar fiskuppfödning i områden innehållande laxlus (*Lepeophtheirus salmonis*), vilket innebär att vi inte behöver genomföra de omfattande avlusningsbehandlingar som i andra länder är en betydande välfärdsutmaning. Därmed är vi heller inte beroende av användning av putsarfiskar, vilka i sig ofta utsätts för hög stress och dödlighet i samband med denna typ av hantering (Overton *et al.*, 2019). I svenska vatten finns dock andra löss, till exempel karplöss (*Argulus foliaceus*), siklöss (*Argulus coregoni*) samt olika gällöss (*Ergasilus* sp., *Salmincola* sp.), som inte är värdspecifika och som kan orsaka stora välfärdsproblem om de får fäste i en anläggning.

30.1 Konklusion

Hantering är ett oundvikligt inslag i vattenbruk, men varje moment innebär en potentiell risk för försämrad fiskvälfärd. Genom att förstå artspecifika skillnader i känslighet och anpassa rutiner för trängning, sortering, transport och vaccination, kan negativa effekter minimeras. Särskilt viktigt är att reducera luftkontakt, undvika överbelastning vid trängning och tillämpa tekniska lösningar som är anpassade för respektive art. Den svenska situationen, utan förekomst av laxlus och därmed utan behov av putsarfiskar och avlusningsbehandlingar, ger en fördel ur välfärdssynpunkt jämfört med många andra länder. En fortsatt utveckling av skonsamma och artanpassade hanteringsstrategier är avgörande för att stärka både djurvälfärd och hållbarheten i svenskt vattenbruk.

31 Tillsyn

Enligt svenska djurskyddsregler ska fisk i vattenbruk kontrolleras minst en gång dagligen, och oftare vid misstanke om problem. Vid tillsynen ska man särskilt observera fiskarnas aptit, beteende, förekomst av skador eller färgförändringar samt antal döda individer. Man ska också kontrollera vattentemperatur, vattenflöde och att teknisk utrustning som utfodring och pumpar fungerar som de ska. Döda fiskar ska avlägsnas dagligen, och vattenkvalitetsparametrar som syre, pH och ammoniak ska mätas så ofta det behövs för att säkerställa god djurvälfärd.

Behovet av tillsyn i vattenbruk skiljer sig markant mellan arter beroende på deras biologiska känslighet, beteendemönster och miljökrav. Vissa arter reagerar mycket redan på små avvikelser i vattenkvalitet eller störningar i miljön, vilket kräver att välfärdsindikatorer och övervakningsverktyg anpassas artspecifikt. Många certifieringssystem underbetonar beteendemässiga och affektiva aspekter av fiskvälfärd (Browning, 2023). Samtidigt är kunskapen om fiskars sociala interaktioner, aggressivitet och stressreaktioner fortfarande bristfällig för många arter, vilket försvårar implementeringen av artanpassad tillsyn i praktiken.

Oavsett art bör tillsynen i vattenbruk omfatta flera grundläggande komponenter: kontinuerlig övervakning av vattenkvalitet (t.ex. syrenivåer, temperatur, pH och ammoniak), observation av fiskens beteenden (som förändringar i simmönster, foderintag eller social interaktion), anpassning av foder och utfodringsstrategier efter fiskens hälsa och tillväxtstadium, samt regelbunden hälsokontroll genom visuell inspektion av skador eller sjukdomstecken. Dessutom är sortering viktig för att minimera kannibalism och aggression, särskilt hos arter som afrikansk vandrarmal och gös. För att effektivisera denna tillsyn och höja fiskvälfärden kan automatiserade system och sensorer användas, såsom datorvisionsbaserad beteendeigenkänning (Wang *et al.*, 2021) eller algoritmer för abnormalitetsdetektion i fiskbeteende (Li *et al.*, 2022). Eftersom tillsynsbehovet också beror på produktionssystem och lokala förhållanden bör varje anläggning utveckla ett skräddarsytt tillsynsprogram för de specifika behoven hos de arter som hålls och de system som används.

31.1 Konklusion

Tillsyn är en central komponent i vattenbrukets djurskyddsarbete och en förutsättning för att säkerställa en god fiskvälfärd. Även om grundläggande krav i svensk lagstiftning fastställer daglig kontroll och regelbunden övervakning av vattenkvalitet, är det tydligt att en effektiv tillsyn måste anpassas till artens specifika behov, produktionssystemets utformning och lokala miljöförhållanden. För att möta dessa krav krävs både utveckling av artspecifika välfärdsindikatorer och en ökad integration av teknik som möjliggör kontinuerlig och objektiv övervakning. På så vis kan tillsynen utvecklas från att enbart vara en lagstadgad rutin till att utgöra ett proaktivt verktyg för förbättrad djurhälsa, minskad stress och ökad hållbarhet i vattenbruket.

32 Ekonomiska aspekter

Fiskvälfärd har fått allt större uppmärksamhet, både inom forskning och i samhällsdebatten. Konsumenter och lagstiftare ställer i dag högre krav än tidigare, och det räcker inte längre att enbart undvika död och sjukdom. Ett vattenbruk som inte aktivt arbetar med att främja fiskars välbefinnande riskerar att ifrågasättas, vilket i sin tur kan påverka både branschens trovärdighet och konsumenternas förtroende för produkterna. Samtidigt kan eventuella framtida krav och regleringar komma att påverka lönsamheten i branschen, i synnerhet på kort sikt.

33 Vidare forskningsbehov

Trots ökad medvetenhet och forskningsinsatser kring fiskvälfärd i vattenbruk kvarstår flera betydande kunskapsluckor. Dessa omfattar både artanpassning av rutiner, utveckling av artspecifika välfärdsindikatorer och anpassning till nya produktionssystem. För att kunna säkerställa god djurvälfärd krävs vetenskapligt validerade, lättillgängliga och praktiskt tillämpbara indikatorer, inte bara för att identifiera negativa tillstånd såsom stress eller sjukdom, utan även för att kunna följa positiva tillstånd som välmående och naturligt beteende (Huntingford *et al.*, 2006).

Flera arter är fortfarande otillräckligt studerade. Särskilt gäller detta rovfiskar som gös och abborre, där bristande kunskap om beteende, hanteringskänslighet och indikatorer för god välfärd försvårar artanpassad övervakning. Även för arter vanligt förekommande i fiskuppfödning som regnbåge, röding och tilapia finns behov av ytterligare validering av indikatorpaket anpassade till olika produktionsförhållanden (Arechavala-Lopez *et al.*, 2022).

Vidare finns det ett stort behov av forskning kring hur olika vattenbrukssystem, såsom kassuppfödning, genomströmningssystem, recirkulerande akvakultursystem (RAS) och akvaponik, påverkar fiskvälfärden, och hur välfärdsindikatorer kan anpassas till dessa (Martins *et al.*, 2012). I synnerhet kräver RAS en bättre förståelse för samspelet mellan vattenkvalitet, teknik och beteendeindikatorer, samt verktyg för övervakning i realtid (Martins *et al.*, 2012). Digitala lösningar och automatiserade välfärdssystem har stor potential, men är ännu sällan tillgängliga för småskalig produktion.

Sammanfattningsvis finns ett stort behov av fortsatt och breddad forskning, inte minst för att stödja utvecklingen av hållbara, artanpassade och etiskt godtagbara uppfödningssystem inom framtidens vattenbruk.

34 Referenser

- Aas, T.S., Åsgård, T. & Ytrestøyl, T. (2022). Utilization of feed resources in the production of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Norway: An update for 2020. *Aquaculture Reports* 26, 101316. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2022.101316>
- Abdel-Hay, A.H.M., Hamed, S.A., Zayd, M.M., Abouelenien, F.A., Rehan, I.F., El-Kassas, S. & Mohamed, R.A. (2019). Night feeding regime improves water quality, growth performance and feeding behaviour of European eels, *Anguilla anguilla*. *Slovenski Veterinarski Zbornik*, 56 (22-Suppl). <https://doi.org/10.26873/SVR-799-2019>
- Acou, A., Boury, P., Laffaille, P., Crivelli, A.J. & Feunteun, E. (2005). Towards a standardized characterization of the potentially migrating silver European eel (*Anguilla anguilla*, L.). *Archiv für Hydrobiologie*, 164(2), 237-255.
- Adams, A. (2019). Progress, challenges and opportunities in fish vaccine development. *Fish & shellfish immunology*, 90, 210-214.
- Alabaster, J.S., Herbert, D.W.M. & Hemens, J. (1957). The survival of rainbow trout (*Salmo gairdnerii* Richardson) and perch (*Perca fluviatilis* L.) at various concentrations of dissolved oxygen and carbon dioxide. *Annals of Applied Biology*, 45(1), 177-188.
- Arechavala-Lopez, P., Cabrera-Álvarez, M.J., Maia, C.M. & Saraiva, J.L. (2022). Environmental enrichment in fish aquaculture: A review of fundamental and practical aspects. *Reviews in Aquaculture*, 14(2), 704-728.
- Ashley, P.J. (2007). Fish welfare: Current issues in aquaculture. *Applied Animal Behaviour Science*, 104(3-4), 199-235.
- Aunsmo, A., Persson, D., Stormoen, M., Romstad, S., Jamtøy, O. & Midtlyng, P.J. (2023). Real-time monitoring of cause-specific mortality- and losses in industrial salmon farming. *Aquaculture*, 563, 738969.
- Babiker, M.M. (1984). Aspects of the biology of the catfish *Clarias lazera* (Cuv. & Val.) related to its economic cultivation. *Hydrobiologia*, 110, 295-304.
- Baker, D.W., Matey, V., Huynh, K. T., Wilson, J. M., Morgan, J. D. & Brauner, C. J. (2009). Complete intracellular pH protection during extracellular pH depression is associated with hypercarbia tolerance in white sturgeon, *Acipenser transmontanus*. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 296(6), R1868-R1880.
- Baldwin, L. (2011). The effects of stocking density on fish welfare. *The Plymouth Student Scientist*, 4(1), 372-383.
- Banerjee, P., Garai, P., Saha, N.C., Saha, S., Sharma, P. & Maiti, A.K. (2023). A critical review on the effect of nitrate pollution in aquatic invertebrates and fish. *Water, Air, & Soil Pollution*, 234(6), 333.

- Baroiller, J.F., D'Cotta, H., Bezault, E., Wessels, S. & Hoerstgen-Schwark, G. (2009). Tilapia sex determination: Where temperature and genetics meet. *Comparative Biochemistry Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 153, 30-38.
- Beitinger, T.L. & Fitzpatrick, L.C. (1979). Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish. *American Zoologist*, 19(1), 319-329.
- Belão, T.C., Zeraik, V.M., Florindo, L.H., Kalinin, A.L., Leite, C.A.C. & Rantin, F.T. (2015). Control of cardiorespiratory function in response to hypoxia in an air-breathing fish, the African sharptooth catfish, *Clarias gariepinus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 187, 130-140.
- Bellgraph, B.J., McMichael, G.A., Mueller, R.P. & Monroe, J.L. (2010). Behavioural response of juvenile Chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* during a sudden temperature increase and implications for survival. *Journal of Thermal Biology*, 35, 6-10.
- Berg, T. & Steen, J.B. (1965). Physiological mechanisms for aerial respiration in the eel. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 15, 469-484.
- Bernier, N.J. & Randall, D.J. (1998). Carbon dioxide anaesthesia in rainbow trout: effects of hypercapnic level and stress on induction and recovery from anaesthetic treatment. *Journal of Fish Biology*, 52(3), 621-637.
- Boerrigter, J.G., van den Bos, R., van de Vis, H., Spanings, T. & Flik, G. (2016). Effects of density, PVC-tubes and feeding time on growth, stress and aggression in African catfish (*Clarias gariepinus*). *Aquaculture Research*, 47(8), 2553-2568.
- Boeuf, G. & le Bail, P.Y. (1999). Does light have an influence on fish growth? *Aquaculture*, 177(1-4), 129-152. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00074-5](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00074-5)
- Boyd, C. E. (2017). General Relationship between Water Quality and Aquaculture Performance in Ponds. I: *Fish Diseases*, 147-166. Jeney, G. (red). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804564-0.00006-5>
- Boyd, C.E. & Tucker, C.S. (2012). *Pond aquaculture water quality management*. Springer Science & Business Media.
- Brett, J.R. (1971). Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *American Zoologist*, 11(1), 99-113.
- Brett, J.R. & Groves, T.D.D. (1979). Physiological energetics. *Fish physiology*, 8(6), 280-352.
- Brijs, J., Hjelmstedt, P., Berg, C., Johansen, I.B., Sundh, H., Roques, J.A. & Gräns, A. (2020). Prevalence and severity of cardiac abnormalities and arteriosclerosis in farmed rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 526, 735417.

- Britz, P.J. & Hecht, T. 1987. Temperature preferences and optimum temperature for growth of African sharptooth catfish (*Clarias gariepinus*) larvae and postlarvae, *Aquaculture*, 63(1-4), 205-214.
- Brown, A.R., Wilson, R.W. & Tyler, C.R. (2025). Assessing the benefits and challenges of recirculating aquaculture systems (RAS) for Atlantic Salmon production. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 33(3), 380-401.
- Browning, H. (2023). Improving welfare assessment in aquaculture. *Frontiers in Veterinary Science*, 10, 1060720.
- Brunet, V., Guindre-Parker, S., Brown, C. & Trompf, L. (2022). Environmental enrichment improves cognition and reduces stress in farmed rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 547, 737516.
- Brännäs, E., Nilsson, J. & Eriksson, L-O. (2011a). Rödingavel. En summering av det svenska avelsprogrammet från 1982-2011. Sveriges Lantbruksuniversitet Rapport 9. Institutionen för Vilt, Fisk och Miljö, Sveriges lantbruksuniversitet.
- Brännäs, E., Larsson, S., Sæther, B.S., Siikavuopio, S.I., Thorarensen, H., Sigurgeirsson, Ó. & Jeuthe, H. (2011b). Arctic charr farming Production of juveniles; a manual. Sveriges Lantbruksuniversitet Rapport 10. Institutionen för Vilt, Fisk och Miljö, Sveriges lantbruksuniversitet.
- Calabrese, S., Nilsen, T.O., Kolarevic, J., Ebbesson, L.O.E., Pedrosa, C., Fivelstad, S., Hosfeld, C., Stefansson, S.O., Terjesen, B.F., Takle, H., Martins, C.I.M., Sveier, H., Mathisen, F., Imsland, A.K. & Handeland, S.O. (2017). Stocking density limits for post-smolt Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) with emphasis on production performance and welfare. *Aquaculture*, 468, 363-370.
- Cardinaletti, G., Di Marco, P., Daniso, E., Messina, M., Donadelli, V., Finoia, M.G., ... & Tibaldi, E. (2022). Growth and welfare of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in response to graded levels of insect and poultry by-product meals in fishmeal-free diets. *Animals*, 12(13), 1698.
- Castellano, M., Silva-Álvarez, V., Fernández-López, E., Mauris, V., Conijeski, D., Villarino, A. & Ferreira, A.M. (2017). Russian sturgeon cultured in a subtropical climate shows weakened innate defences and a chronic stress response. *Fish & Shellfish Immunology*, 68, 443-451.
- Cerqueira, M., Rey, S., Silva, T., Featherstone, Z., Crumlish, M. & MacKenzie, S. (2016). Thermal preference predicts animal personality in Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. *Journal of Animal Ecology*, 85, 1389-1400.
- Chebanov, M.S. & Galich, E.V. (2013). Sturgeon hatchery manual. *FAO fisheries and aquaculture technical paper*, 558, 1-17.

- Chebanov, M., Rosenthal, H., Gessner, J., Van Anrooy, R., Doukakis, P., Pourkazemi, M. & Williot, P. (2011). Sturgeon hatchery practices and management for release. Guidelines. *FAO fisheries and aquaculture technical paper*, 570.
- Chew, S.F., Wilson, J.M., Ip, Y.K. & Randall, D.J. (2005). Nitrogen Excretion and Defense Against Ammonia Toxicity. I: *Fish Physiology, Volume 21: The Physiology of Tropical Fishes*, s. 307-395. Val, L.A., De Almeida-Val, V.M.F. & Randall, D.J. (red.) Elsevier.
- Cho, C.Y. & Bureau, D.P. (2001). A review of diet formulation strategies and feeding systems to reduce excretory and feed wastes in aquaculture. *Aquaculture Research*, 32, 349-360.
- Claireaux, G. & Chabot, D. (2016). Responses by fishes to environmental hypoxia: integration through Fry's concept of aerobic metabolic scope. *Journal of Fish Biology*, 88(1), 232-251.
- Colchen, T., Fontaine, P., Ledoré, Y., Teletchea, F. & Pasquet, A. (2019). Intra-cohort cannibalism in early life stages of pikeperch. *Aquaculture Research*, 50(3), 915-924.
- Colt, J. (2006). Water quality requirements for reuse systems. *Aquacultural Engineering*, 34(3), 143-156.
- Colt, J.E. & Armstrong, D.A. (1981). Nitrogen toxicity to crustaceans, fish and molluscs. I: *Proceedings of the Bioengineering Symposium for Fish Culture Section*, s. 34-47. Allen, L.J. & Kinneey, E.C (red.). American Fisheries Society.
- Conte, F.S. (2004). Stress and welfare in cultured fish. *Applied Animal Behaviour Science*, 86(3-4), 205-223.
- Cooney, R., McCarthy, I.D. & Bostock, J. (2021). Hatchery practices, environmental enrichment and welfare of juvenile European perch (*Perca fluviatilis*). *Aquaculture*, 535, 736334.
- Dai, W., Wang, X., Guo, Y., Wang, Q. & Ma, J. (2011). Growth performance, hematological and biochemical responses of African catfish (*Clarias gariepinus*) reared at different stocking densities. *African Journal of Agricultural Research*, 6(28), 6177-6182.
- Dalsgaard, J., Lund, I., Thorarinsdottir, R., Drengstig, A., Arvonen, K. & Pedersen, P.B. (2013). Farming different species in RAS in Nordic countries: Current status and future perspectives. *Aquacultural Engineering*, 53, 2-13.
- Davey, A.J. & Jellyman, D.J. (2005). Sex determination in freshwater eels and management options for manipulation of sex. *Reviews in fish biology and fisheries*, 15(1), 37-52.
- Dawley, E.M. & Ebel, W.J. (1975). Effects of various concentrations of dissolved atmospheric gas on juvenile chinook salmon and steelhead trout. *Fishery Bulletin*, 73(4), 787-796.
- Deelder, C.L. (1984). Synopsis of biological data on the eel *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758). *FAO Fisheries Synopsis*, 80, Revision 1.

- Dockray, J.J., Reid, S.D. & Wood, C.M. (1996). Effects of elevated summer temperatures and reduced pH on metabolism and growth of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) on unlimited ration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53(12), 2752-2763.
- Donaldson, M.R., Cooke, S.J., Patterson, D.A. & Macdonald, J.S. (2008). Cold shock and fish. *Journal of Fish Biology*, 73(7), 1491-1530.
- Drábiková, L., Fjelldal, P.G., Yousaf, M.N., Morken, T., De Clercq, A., McGurk, C. & Witten, P.E. (2023). Elevated water CO₂ can prevent dietary-induced osteomalacia in post-smolt Atlantic salmon (*Salmo salar*, L.). *Biomolecules*, 13(4), 663.
- EFSA. (2008). Scientific Opinion of the Panel on Animal Health and Welfare on a request from the European Commission on Animal welfare aspects of husbandry systems for farmed Atlantic salmon. *The EFSA Journal*, 736, 1-31.
<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.2903/j.efsa.2008.736/epdf>
- Egusa, S. (1959). The gas disease of fish due to excess of nitrogen. *Journal of the Faculty of Fisheries Animal Husbandry, Hiroshima University*, 2, 157-182.
- Egusa, S. (1969). Yozon sanso kajo ni yoru sakana no gasu-byo ni tsuite (Gas disease of fish due to excess dissolved oxygen). *Fish Pathology*, 4, 59-69. (Partial translation, Bureau of Sport Fisheries and Wildlife, Western Fish. Disease Laboratory, Seattle, Washington.)
- El-Araby, D.A., Amer, S.A. & Khalil, A.A. (2020). Effect of different feeding regimes on the growth performance, antioxidant activity, and health of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture*, 528, 735572.
- Ellis, T., North, B., Scott, A.P., Bromage, N.R., Porter, M., Gadd, D. (2002). The relationships between stocking density and welfare in farmed rainbow trout. *Journal of Fish Biology*, 61, 493-531.
- El-Sherif, M.S. & El-Feky, A.M.I. (2009). Performance of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) Fingerlings. I. Effect of pH. *International journal of Agriculture and Biology*, 11(3), 297-300.
- Ern, R., Huong, D.T.T., Cong, N.V., Bayley, M. & Wang, T. (2014). Effect of salinity on oxygen consumption in fishes: a review. *Journal of Fish Biology*, 84(4), 1210-1220.
- Espírito-Santo, C., Moreira-Silva, J., Moreira, A.R. & Rodrigues, A.C. (2024). Exercise training modulates immunity and oxidative status in European eel (*Anguilla anguilla*). *Fish & Shellfish Immunology*, 145, 108991.
- Espmark Å.E., Hjelde, K. & Baeverfjord, G. (2010). Development of gas bubble disease in juvenile Atlantic salmon exposed to water supersaturated with oxygen. *Aquaculture*, 306, 198-204.

- Esteve-Gassent, M.D., Nielsen, M.E. & Amaro, C. (2003). The kinetics of antibody production in mucus and serum of European eel (*Anguilla anguilla* L.) after vaccination against *Vibrio vulnificus*: development of a new method for antibody quantification in skin mucus. *Fish & Shellfish Immunology*, 15(1), 51-61.
- Evans, D.H. & Claiborne, J.B. (2008). *Osmotic and ionic regulation in fishes: Cells and Animals*, s 295-366. CRC press.
- Fattah, A.F.A., Ahmed, F.A., Said, E.N. & Farag, M.R. (2021). Impact of feeding system on the behaviour and performance of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Aquaculture*, 538, 736514.
- Fazekas, G., Fazekas, A., Bercsényi, M. & Varga, D. (2023). Environmental enrichment in sterlet (*Acipenser ruthenus*): Effects on survival, behaviour and welfare. *Applied Animal Behaviour Science*, 259, 105793.
- Fivelstad, S. (2013). Long-term carbon dioxide experiments with salmonids. *Aquacultural Engineering*, 53, 40-48.
- Fivelstad, S., Haavik, H., Løvik, G. & Olsen, A. B. (1998). Sublethal effects and safe levels of carbon dioxide in seawater for Atlantic salmon postsmolts (*Salmo salar* L.): ion regulation and growth. *Aquaculture*, 160(3-4), 305-316.
- Fivelstad, S., Hosfeld, C. D., Medhus, R. A., Olsen, A. B. & Kvamme, K. (2018). Growth and nephrocalcinosis for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) post-smolt exposed to elevated carbon dioxide partial pressures. *Aquaculture*, 482, 83-89.
- Fivelstad, S., Kvamme, L.K., Handeland, S.O. & Stefansson, S.O. (2007). Long-term effects of carbon dioxide on Atlantic salmon smolts in water of different salinity and alkalinity. *Aquaculture*, 269, 228-238.
- Folkedal, O., Stien, L.H., Torgersen, T., Oppedal, F., Olsen, R.E., Fosseidengen, J.E., Braithwaite, V.A. & Kristiansen, T.S. (2012a). Food anticipatory behaviour as an indicator of stress response and recovery in Atlantic salmon post-smolt after exposure to acute temperature fluctuation. *Physiology & Behavior*, 105, 350-356.
- Folkedal, O., Torgersen, T., Olsen, R.E., Fernö, A., Nilsson, J., Oppedal, F., Stien, L.H. & Kristiansen, T.S. (2012b). Duration of effects of acute environmental changes on food anticipatory behaviour, feed intake, oxygen consumption, and cortisol release in Atlantic salmon parr. *Physiology & Behavior*, 105, 283-291.
- Frisk, M., Skov, P.V. & Steffensen, J.F. (2012). Thermal optimum for pikeperch (*Sander lucioperca*) and the use of ventilation frequency as a predictor of metabolic rate. *Aquaculture*, 324-325, 151-157. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.10.024>.

- Gesto, M., López-Patiño, M. A., Hernández, J., Soengas, J. L. & Míguez, J. M. (2022). Simple shelters improve welfare indicators in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 560, 738560.
- Good, C. & Davidson, J. (2016). A Review of Factors Influencing Maturation of Atlantic Salmon, *Salmo salar*, with Focus on Water Recirculation Aquaculture System Environments. *Journal of the World Aquaculture Society*, 47, 605-632. <https://doi.org/10.1111/jwas.12342>
- Good, C., Davidson, J., Welsh, C., Snekvik, K. & Summerfelt, S. (2010). The effects of carbon dioxide on performance and histopathology of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* in water recirculation aquaculture systems. *Aquacultural Engineering*, 42(2), 51-56.
- Gräns, A., Rosengren, M., Niklasson, L. & Axelsson, M. (2012). Behavioural fever boosts the inflammatory response in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Journal of fish biology*, 81(3), 1111-1117.
- Hamad, M.I., Damsgaard, C., Munubi, R.N. & Skov, P.V. (2024). Acid-base disturbances and effects on oxygen uptake rates in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) following acute and prolonged CO₂ exposure. *Aquaculture*, 590, 741038.
- Havs och Vattenmyndigheten. (2025) [Störar - Arter och livsmiljöer - Havs- och vattenmyndigheten](#) Använd 2025-10-22.
- Hoar, W.S. (1988). The physiology of smolting salmonids. I: *Fish Physiology: Vol. Volume 11*, s. 275-343. W.S. Hoar & D. J. Randall (red.). Academic Press.
- Hoffman, R. (1993). The veterinary approach to carp. I: *Aquaculture for veterinarians: fish husbandry and medicine*. Brown, L (red). Pergamon Press Ltd, Oxford.
- Hsieh, Y.J., Ho, Y.S. & Wang, Y.S. (2023). Illumination of different light wavelengths on growth performance and physiological response of juvenile sweetfish, *Plecoglossus altivelis*. *Aquaculture Reports*, 30, 101569. <https://doi.org/10.1016/J.AQREP.2023.101569>
- Huntingford, F.A., Adams, C., Braithwaite, V.A., Kadri, S., Pottinger, T.G., Sandoe, P. & Turnbull, J.F. (2006). Current issues in fish welfare. *Journal of Fish Biology*, 68(2), 332-372.
- Ibrahim, A., Umar, A.M. & Burak, L-N. (2023). Effects of Temperature Variation on Behaviour and Growth Performance of African Catfish *Clarias gariepinus*. *Journal of Environmental Microbiology and Toxicology*, 11(1), 14-17.
- Jalmlöv, M., Steen, M & Röcklinsberg, H. (2011). Kan fiskar känna smärta och/eller uppleva lidande? *Nationellt centrum för djurvelfärd (SCAW)*. <https://res.slu.se/id/publ/34616>
- Jane, S.F., Detmer, T.M., Larrick, S.L., Rose, K.C., Randall, E.A., Jirka, K.J. & McIntyre, P. B. (2024). Concurrent warming and browning eliminate cold-water fish habitat in many temperate lakes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 121(2), e2306906120.

Jarić, I., Riepe, C. & Gessner, J. (2018). Sturgeon and paddlefish life history and management: Experts' knowledge and beliefs. *Journal of Applied Ichthyology*, 34(2), 244-257.

Jensen, F.B. (2003). Nitrite disrupts multiple physiological functions in aquatic animals. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 135(1), 9-24.

Jobling, M. (1994). *Fish Biogenetics*. Chapman & Hall, London.

Jordbruksverket (2025). [Startsida - Jordbruksverket.se](https://start sida - jordbruksverket.se) Använd 2025-10-22

Jørgensen, E.H., Christiansen, J.S. & Jobling, M. (1993). Effects of stocking density on food intake, growth performance and oxygen consumption in Arctic char (*Salvelinus alpinus*). *Aquaculture*, 110, 191-204.

Kareem, O., Olanrewaju, A. & Agbelege, O. (2013). Optimum Stocking Density of Clarias gariepinus Fingerlings in Outdoor Tanks in Semi-Arid Zone, NIGERIA. *Journal of Field Aquatic Studies*, 9, 14-24.

Kestemont, P., Dabrowski, K. & Summerfelt, R. C. (2015). *Biology and culture of percoid fishes*. Springer.

Kiessling, A. & Hansen, W. (2024). Akvakultur i Världen och i Sverige. Rapporter från institutionen för tillämpad husdjursvetenskap och välfärd, 4.

Korus, J., Filgueira, R. & Grant, J. (2024). Influence of temperature on the behaviour and physiology of Atlantic salmon (*Salmo salar*) on a commercial farm. *Aquaculture*, 589, 740978.

Kozłowski, M. & Piotrowska, I. (2022). Effect of size grading on growth, survival, and cannibalism in larval and juvenile pike, *Esox lucius* (L.), reared in recirculating systems. *Aquaculture International*, 30(5), 2231-2244.

Kozłowski, M. & Piotrowska, I. (2024). Effect of stocking density on growth, survival and cannibalism of juvenile pikeperch, *Sander lucioperca* (L.), in a recirculating aquaculture system. *Aquaculture International*, 32(3), 3587-3595.

Kucharczyk, D., Czarkowski, T., Nowosad, J., Targońska, K., Kupren, K., Wyszomirska, E., Kujawa, R., Horváth, L. & Müller, T. (2016). Influence of Temperature on Successful European Eel Female Maturation under Controlled Conditions. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 16, 477-482.

Kulshrestha, A.K. & Mandal, P.K. (1982). Pathology of gas bubble disease in two air-breathing catfishes (*Clarias batrachus* Linn. and *Heteropneustes fossilis* Bloch.) *Aquaculture*, 27, 13-17.

Lehtonen, H. (1996). Potential effects of global warming on northern European freshwater fish and fisheries. *Fisheries Management and Ecology*, 3(1), 59-71.

- Leonard, J.N. & Skov, P.V. (2022). Capacity for thermal adaptation in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*): Effects on oxygen uptake and ventilation. *Journal of Thermal Biology*, 105, 103206.
- Li, X., Hao, Y., Akhter, M. & Li, D. (2022). A novel automatic detection method for abnormal behavior of single fish using image fusion. *Computers and Electronics in Agriculture*, 203, 107435.
- Liewes, E. & Haenen, O. (1993) The veterinary approach to eels. I: *Aquaculture for veterinarians: fish husbandry and medicine*. Brown, L (red). Pergamon Press Ltd, Oxford.
- Ligon, F., Rich, A., Rynearson, G., Thornburgh, D. & Trush, W. (1999). *Report of the scientific review panel on California forest practice rules and salmonid habitat. Prepared for the Resources Agency of California and the National Marine Fisheries Service*. Sacramento.
- Lindholm-Lehto, P. (2023). Water quality monitoring in recirculating aquaculture systems. *Aquaculture, Fish and Fisheries*, 3(2), 113-131.
- Liu, X., Huang, L., Li, Y. & Guan, J. (2025). Effects of light intensity on the behavioural response and physiological parameters of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquacultural Engineering*, 109, 102510. <https://doi.org/10.1016/J.AQUAENG.2024.102510>
- Long, L., Zhang, H., Ni, Q., Liu, H., Wu, F. & Wang, X. (2019). Effects of stocking density on growth, stress, and immune responses of juvenile Chinese sturgeon (*Acipenser sinensis*) in a recirculating aquaculture system. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*, 219, 25-34. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2019.02.002>
- Lyutikov, A.A., Lyutikova, N.A. & Korolev, A.E. (2025). Cultivation of two-year-old pikeperch (*Sander lucioperca* L.) in cages with different stocking density: fish-breeding indicators and growth model. *Rybovodstvo i rybnoe hozjajstvo (Fish Breeding and Fisheries)*. DOI: [10.33920/sel-09-2502-02](https://doi.org/10.33920/sel-09-2502-02). Artikeln är på ryska, abstract på engelska finns på Researchgate.
- Manley, C.B., Rakocinski, C.F. & Lee, P.G. (2014). Stocking density effects on aggressive and cannibalistic behaviors in hatchery-reared spotted seatrout. *Aquaculture*, 420-421, 89-94.
- Martins, C.I.M., Eding, E.H., Verdegem, M.C., Heinsbroek, L.T., Schneider, O., Blancheton, J.P. & Verreth, J.A.J. (2010). New developments in recirculating aquaculture systems in Europe: A perspective on environmental sustainability. *Aquacultural engineering*, 43(3), 83-93.
- Martins, C.I.M, Galhardo, L., Noble, C., Damsgård, B., Spedicato, M. T., Zupa, W. & Kristiansen, T. (2012). Behavioural indicators of welfare in farmed fish. *Fish Physiology and Biochemistry*, 38(1), 17-41.
- McCormick, S.D., Hansen, L.P., Quinn, T.P. & Saunders, R.L. (1998). Smolt development in Atlantic salmon: Physiology, behavior, and endocrinology. *Fish Physiology and Biochemistry*, 19, 265-277.

- McKenzie, D.J., Piccolella, M., Valle, A.D., Taylor, E.W., Bolis, C.L. & Steffensen, J.F. (2003). Tolerance of chronic hypercapnia by the European eel *Anguilla anguilla*. *Journal of Experimental Biology*, 206(10), 1717-1726.
- Meyers, T., Burton, T., Bentz, C. & Starkey, N. (2008). Gas bubble disease (GBD). I: *Common diseases of wild and cultured fishes in Alaska*, s. 90-91. Alaska Department of Fish and Game, Fish Pathology Laboratories.
- Migaud, H., Taylor, J.F., Taranger, G.L., Davie, A., Cerdá-Reverter, J.M., Carillo, M., Hansen, T. & Bromage, N.R. (2006). A comparative ex vivo and in vivo study of day and night perception in teleosts species using the melatonin rhythm. *Journal of Pineal Research*, 41, 42-52.
- Mohammed, R.S., Reynolds, M., James, J., Williams, C., Mohammed, A., Ramsubhag, A., van Oosterhout, C. & Cable, J. (2016). Getting into hot water: sick guppies frequent warmer thermal conditions. *Oecologia*, 181, 911-917.
- Moldal, T., Wiik-Nielsen, J., Oliveira, V., Svendsen, J. & Sommerset, I. (2025). *Norwegian fish health report 2024*.
- Molleda, M.I., Thorarensen, H. & Johannsson, R. (2007). Water quality in recirculating aquaculture systems for arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) culture. United Nation University, Reykjavik.
- Monsees, H., Kloas, W. & Wuertz, S. (2017). Decoupled systems on trial: eliminating bottlenecks to improve aquaponic processes. *PLoS ONE* 12, e0183056.
- Mota, V.C., Nilsen, T.O., Gerwins, J., Gallo, M., Kolarevic, J., Krasnov, A. & Terjesen, B.F. (2020). Molecular and physiological responses to long-term carbon dioxide exposure in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*, 519, 734715.
- Mramba, R.P. & Kahindi, E.J. (2023). Pond water quality and its relation to fish yield and disease occurrence in small-scale aquaculture in arid areas. *Heliyon*, 9(6), e16753. doi: 10.1016/j.heliyon.2023.e16753.
- Neto, J.F., Teles, A.O. & Oliveira, R.F. (2020). Environmental enrichment and dietary tryptophan supplementation improve welfare in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Aquaculture Reports*, 16, 100255.
- Neuheimer, A.B. & Taggart, C.T. (2007). The growing degree-day and fish size-at-age: the overlooked metric. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64(2), 375-385.
- Nivelle, R., Gennotte, V., Kalala, E.J.K., Ngoc, N.B., Muller, M., Mélard, C. & Rougeot, C. (2019). Temperature preference of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) juveniles induces spontaneous sex reversal. *PLoS One*, 14(2):e0212504. doi: 10.1371/journal.pone.0212504.
- Noble, C., Gismervik, K., Iversen, M.H., Kolarevic, J., Nilsson, J., Stien, L.H. & Turnbull, J.F. (red.) (2018). Welfare Indicators for farmed Atlantic salmon: tools for assessing fish welfare.

Noble, C., Gismervik, K., Iversen, M.H., Kolarevic, J., Nilsson, J., Stien, L.H. & Turnbull, J.F. (red.) (2020). Welfare Indicators for farmed rainbow trout: tools for assessing fish welfare.

North, B.P., Turnbull, J.F., Ellis, T., Porter, M.J., Migaud, H., Bron, J. & Bromage, N.R. (2006). The impact of stocking density on the welfare of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 255, 466-479. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.01.004>

Näslund, J. & Johnsson, J.I. (2016). Environmental enrichment for fish in captive environments: effects of physical structures and substrates. *Fish and Fisheries*, 17(1), 1-30.

Obirikorang, K.A., Viala, E.A., Akrokoh, J., Mensah, D.K., Adjei, H.O., Bediako, J.O. & Skov, P.V. (2025). Air-breathing behaviour of the African catfish (*Clarias gariepinus*) in response to different hypoxia, hypercapnia and temperature regimes. *Environmental Biology of Fishes*, 1-14.

Ogunji, J.O. & Awoke, J. (2017). Effect of environmental regulated water temperature variations on survival, growth performance and haematology of African catfish, *Clarias gariepinus*. *Our Nature*, 15(1-2), 26-33. <https://doi.org/10.3126/on.v15i1-2.18791>

Ojelade, O.C., Durosaro, S.O., Akinde, A.O., Abdulraheem, I., Oladepo, M.B., Sopein, C.A. & Olateju, M. (2022). Environmental enrichment improves the growth rate, behavioral and physiological response of juveniles of *Clarias gariepinus* under laboratory conditions. *Frontiers in Veterinary Science*, 9, 980364.

Olele, N.F. & Tighiri, O.H. (2010). Mono and Polyculture of *Clarias gariepinus* and *Oreochromis niloticus* at Various Stocking Ratios, s. 9. Fisheries Department, Delta State University, Nigeria.

Olsen, R.E. & Finstad, B. (2024). Fiskefysiologi, 2nd ed. Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet.

OSPAR. Background Document for European eel *Anguilla anguilla*. OSPAR commission, Biodiversity Series 2010. [Microsoft Word - P00479_european_eel.doc](#)

Overton, K., Dempster, T., Oppedal, F., Kristiansen, T.S., Gismervik, K. & Stien, L.H. (2019). Salmon lice treatments and salmon mortality in Norwegian aquaculture: a review. *Reviews in aquaculture*, 11(4), 1398-1417.

Pai, M., Verma, A.K., Krishnani, K.K., T Varghese, T., Hittinahalli, C.M. & Verma, M.K. (2024). Stocking density optimization and its impact on growth and physiological responses of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) reared in hybrid biofloc-RAS culture system. *Aquaculture* 588, 740920. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2024.740920>.

Pedrazzani, A.S., Quintiliano, M.H., Bolfe, F., Sans, E.C.D.O. & Molento, C.F.M. (2020). Tilapia on-farm welfare assessment protocol for semi-intensive production systems. *Frontiers in Veterinary Science*, 7, 606388.

- Prentice, P.M., Chivite Alcalde, M., Císař, P. & Rey Planellas, S. (2025). Early-life environmental enrichment promotes positive animal welfare for juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in aquaculture research. *Scientific Reports*, 15(1), 5828.
- Pyka, J. & Kolman, R. (2003). Feeding intensity and growth of Siberian sturgeon *Acipenser baerii* Brandt in pond cultivation. *Archives of Polish Fisheries*, 11(2), 287-294.
- Qu, B., Zhao, H., Chen, Y. & Yu, X. (2022) Effects of low-light stress on aquacultural water quality and disease resistance in Nile tilapia. *PLoS ONE*, 17(5), e0268114.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0268114>
- Rahmatullah, R., Das, M. & Rahmatullah, S.M. (2010). Suitable stocking density of tilapia in an aquaponic system. *Bangladesh Journal of Fish Research* 14(1-2), 29-35.
- Randall, D.J. & Tsui T.K.N. (2002). Ammonia toxicity in fish. *Marine Pollution Bulletin*, 45, 17-23.
- Rebouças, V.T., Lima, F.R.D.S., Cavalcante, D.D.H. & Sá, M.V.D.C.E. (2016). Reassessment of the suitable range of water pH for culture of Nile tilapia *Oreochromis niloticus* L. in eutrophic water. *Acta Scientiarum. Animal Sciences*, 38(4), 361-368.
- Remen, M., Oppedal, F., Torgersen, T., Imsland, A.K. & Olsen, R.E. (2012). Effects of cyclic environmental hypoxia on physiology and feed intake of post-smolt Atlantic salmon: initial responses and acclimation. *Aquaculture*, 326, 148-155.
- Roques, J.A.C., Abbink, W., Geurds, F., van de Vis, H. & Flik, G. (2010). Tailfin clipping, a painful procedure: Studies on Nile tilapia and common carp. *Animal Welfare*, 19(2), 123-130.
- Ruban, G.I. (2005). The Siberian sturgeon, *Acipenser baerii* Brandt: species structure and ecology. *World Sturgeon Conservation Society, Special Publication No. 1.*, 203 p.
- Sadler, K. (1979). Effects of temperature on the growth and survival of the European eel *Anguilla anguilla* L. *Journal of Fish Biology*, 15(4), 499-507.
- Saeed, M.O. & al-Tobaiti, S.A. (1997). Gas bubble disease in farmed fish in Saudi Arabia, *Veterinary Record*, 140(26), 682-684.
- Sæther, B. S., Siikavuopio, S. I. & Jobling, M. (2016). Environmental conditions required for intensive farming of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)). *Hydrobiologia*, 783(1), 347-359.
- Sandblom, E., Clark, T.D., Gräns, A., Ekström, A., Brijs, J., Sundström, F., Odelström, A., Adill, A., Aho, T. & Jutfelt, F. (2016). Physiological constraints to climate warming in fish follow principles of plastic floors and concrete ceilings. *Nature Communications*, 7:11447.
- Santi, S., Rougeot, C., Toguyeni, A., Gennotte, V., Kebe, I. & Melard, C. (2017). Temperature preference and sex differentiation in African catfish, *Clarias gariepinus*. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, 327(1), 28-37.

Schrama, J.W., Saravanan, S., Geurden, I., Heinsbroek, L.T.N., Kaushik, S. J. & Verreth, J.A.J. (2012). Dietary nutrient composition affects digestible energy utilisation for growth: a study on Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) and a literature comparison across fish species. *British Journal of Nutrition*, 108(2), 277-289.

Shephard, K.L. (1987). The influence of water pH on the perivitelline fluid of perch (*Perca fluviatilis*) eggs. *Comparative Biochemistry and physiology. C, Comparative Pharmacology and Toxicology*, 86(2), 383-386.

Shoko, A.P., Limbu, S.M., Deogratias, H., Mrosso, J., Mkenda, A.F. & Mgaya, Y.D. (2016). Effect of stocking density on growth, production and economic benefits of mixed sex Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) and African sharp-tooth catfish (*Clarias gariepinus*) in polyculture and monoculture. *Aquaculture Research*, 47, 36-50.

Sirakov, I. & Ivancheva, E. (2008). Influence of stocking density on the growth performance of rainbow trout and brown trout grown in recirculation system. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*, 14(2), 150-154.

Sjöberg, N.B. (2015). Eel migration – results from tagging studies with relevance to management. Doctoral thesis, Stockholm University, Sweden. ISBN 978-91-7649-097-6.

Skov, P.V., Larsen, B.K., Frisk, M. & Jokumsen, A. (2011). Effects of rearing density and water current on the respiratory physiology and haematology in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* at high temperature. *Aquaculture*, 319(3-4), 446-452.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.07.008>

Soderberg, R.W., Meade, J.W. & Redell, L.A. (1993). Growth, Survival, and Food Conversion of Atlantic Salmon Reared at Four Different Densities with Common Water Quality. *The Progressive Fish-Culturist*, 55(1), 29-31.

Statens jordbruksverks föreskrifter (SJVFS 2019:6) om odling av fisk (saknr L15)

Statens jordbruksverks föreskrifter och allmänna råd (SJVFS 2019:9) om försöksdjur, saknr L150.

Stefansson, S.O., Hansen, T. & Taranger, G.L. (1993). Growth and parr-smolt transformation of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) under different light intensities and subsequent survival and growth in seawater. *Aquacultural Engineering*, 13, 231-242.

Steinberg, K., Zimmermann, J., Stiller, K.T., Meyer, S. & Schulz, C. (2017). The effect of carbon dioxide on growth and energy metabolism in pikeperch (*Sander lucioperca*). *Aquaculture*, 481, 162-168.

Szkudlarek, M. & Zakeš. Z. (2007). Effect of stocking density on survival and growth performance of pikeperch, *Sander lucioperca* (L.), larvae under controlled conditions. *Aquaculture International*, 15, 67-81.

Tesch, F.-W. & Thorpe, J.E. (red.). (2003). *The eel* (5th ed.). Blackwell Science.

- Thorarensen, H. & Farrell, A.P. (2011). The biological requirements for post-smolt Atlantic salmon in closed-containment systems. *Aquaculture*, 312(1-4), 1-14.
- Thorpe, J.E. (1977). Synopsis of biological data on the perch, *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758, and *Perca flavescens* Mitchill, 1814. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Timmons, M.B. & Ebeling, J.M. (2010). *Recirculating Aquaculture*, 2nd Ed. Cayuga Aqua Ventures, Ithaca.
- Toner, D. & Rougeot, C (red). (2008). *Farming of Eurasian Perch. Volume 1 – Juvenile production. Aquaculture explained, Number 24*. Bord Lascaigh Mhara, Irish Sea Fisheries Board.
- Tsukamoto, K., Nakai, I. & Tesch, W. (1998). Do all freshwater eels migrate? *Nature*, 396, 635-636.
- Turnbull, J., Bell, A., Adams, C., Bron, J. & Huntingford, F. (2005). Stocking density and welfare of cage farmed Atlantic salmon: application of a multivariate analysis. *Aquaculture*, 243(1-4), 121-132.
- van de Nieuwegiessen, P.G. (2009). Welfare of African catfish: Effects of stocking density. Doctoral thesis, Wageningen University and Research, The Netherlands.
- van Rijn, J. (2013). Waste treatment in recirculating aquaculture systems. *Aquacultural Engineering*, 53, 49-56.
- Vera, L., Davie, A., Taylor, J. & Migaud, H. (2010). Differential light intensity and spectral sensitivities of Atlantic salmon, European sea bass and Atlantic cod pineal glands ex vivo. *General and Comparative Endocrinology*, 165, 25-33.
- Wallace, J.C., Kolbeinshavn, A. & Aassjord, D. (1988a). Observations on the effect of light intensity on the growth of Arctic charr fingerlings *Salvelinus alpinus* and salmon fry *Salmo salar*. *Aquaculture*, 72, 81-84.
- Wallace, J.C., Kolbeinshavn, A. & Reinsnes, T.G. (1988b). The Effects of Stocking Density on Early Growth in Arctic Charr, *Salvelinus alpinus* (L.). *Aquaculture*, 73, 101-110.
- Wang, G., Muhammad, A., Liu, C., Du, L. & Li, D. (2021). Automatic recognition of fish behavior with a fusion of RGB and optical flow data based on deep learning. *Animals*, 11(10), 2774.
- Wang, K., Li, K., Liu, L., Tanase, C., Mols, R. & van der Meer, M. (2023a). Effects of light intensity and photoperiod on the growth and stress response of juvenile Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in a recirculating aquaculture system. *Aquaculture and Fisheries*, 8(1), 85-90. <https://doi.org/10.1016/J.AAF.2020.03.001>
- Wang X.M., Gao J.W., Xu M., Mo B.L., Dai W. & Chen CH.X. (2017). Responses of growth rates and growth hormone levels of African catfish (*Clarias gariepinus*) to stocking density.

Iranian Journal of Fisheries Sciences, 16(2), 698-710.

[article_114690_e22295ec0b832090390bc98c5281d710.pdf](https://doi.org/10.1016/j.econenv.2023.115609)

Wang, Z., Pu, D., Zheng, J., Li, P., Lü, H., Wei, X., Li, M., Li, D. & Gao, L. (2023b). Hypoxia-induced physiological responses in fish: From organism to tissue to molecular levels. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 267, 115609.

<https://doi.org/10.1016/j.econenv.2023.115609>

Watts, M., Pankhurst, N.W. & King, H.R. (2004). Maintenance of Atlantic salmon (*Salmo salar*) at elevated temperature inhibits cytochrome P450 aromatase activity in isolated ovarian follicles. *General and Comparative Endocrinology*, 135(3), 381-390.

Wedemeyer, G.A. (1996). *Physiology of fish in intensive culture systems*. Springer Science & Business Media, New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6011-1>

Wedemeyer, G. A., & Yasutake, W. T. (1978). Prevention and treatment of nitrite toxicity in juvenile steelhead trout (*Salmo gairdneri*). *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 35(6), 822-827. <https://doi.org/10.1139/F78-132>

Wendelaar Bonga, S.E. (1997). The stress response in fish. *Physiological reviews*, 77(3), 591-625.

WOAH, 2022. Terrestrial Animal Health Code. World Organisation for Animal Health.

Woynarovich, A., Hoitsy, G. & Moth-Poulsen, T. (2011). Small-scale rainbow trout farming. *FAO Fisheries & Aquaculture Technical Paper*, 561.

Wright, R.M., Piper, A.T., Aarestrup, K., Azevedo, J.M.N., Cowan, G., Don, A., Gollock, M., Ramallo, S.R., Velterop, R., Walker, A., Westerberg, H. & Righton, D. (2022). First direct evidence of adult European eels migrating to their breeding place in the Sargasso Sea. *Scientific Reports*, 12, 15362. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-19248-8>

Wu, R.S.S. (2002). Hypoxia: from molecular responses to ecosystem responses. *Marine Pollution Bulletin*, 45(1-12), 35-45.

Yanes-Roca, C., Novakova, E., Leclercq, E., Vesely, L., Galindo, A., Pérez, J. A., Penka, T. & Policar, T. (2024). Pikeperch (*Sander lucioperca*) larval rearing optimization: utilization of lactic acid bacteria for improving microbiome diversity and digestive enzyme activity. *Frontiers in Marine Science*, 11, 1363522.

Yang, S., Yang, X., Li, Y., Li, D., Gong, Q., Huang, X., Wu, J., Huang, A., Kong, F., Han, X., Zeng, X., Zhang, C., Du, J. & Du, X. (2021). The multilevel responses of *Acipenser baerii* and its hybrids (*A. baerii* ♀ × *A. schrenckii* ♂) to chronic heat stress. *Aquaculture*, 541, 736773, <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.736773>

Yavuzcan Yildiz, H., Robaina, L., Pirhonen, J., Mente, E., Domínguez, D. & Parisi, G. (2017). Fish Welfare in Aquaponic Systems: Its Relation to Water Quality with an Emphasis on Feed and Faeces - A Review. *Water*, 9(1), 13. <https://doi.org/10.3390/w9010013>

Zhang, Z., Fu, Y., Zhao, H. & Zhang, X. (2022). Social enrichment affects fish growth and aggression depending on fish species: Applications for aquaculture. *Frontiers in Marine Science*, 9, 1011780.

Zhang, Z., He, Y, Wang, J., Zheng, Y., Mo, J., Zhang, X. & Liu, W. (2024). A global synthesis of environmental enrichment effect on fish stress. *Fish and Fisheries*, 25(3), 621-638.

Zhang, Z., Yang, Y., Zheng, J. & Chen, J. (2019). Effects of different levels of environmental enrichment on behavior and stress in fish. *Applied Animal Behaviour Science*, 215, 14-22.