

Undersøgelse af umodne havørreders (grønlændere)
optræk i ferskvand om vinteren

af

Anders Koed og Dennis Søndergård Thomsen



Danmarks Fiskeriundersøgelser
Afd. for Ferskvandsfiskeri
Vejløvej 39
8600 Silkeborg

ISBN: 87-90968-90-5

DFU-rapport nr. 154-05

1	Forord	1
2	Indledning.....	1
3	Laboratorieforsøg - fysiologiundersøgelse.....	3
3.1	Indledning.....	3
3.1.1	Havørreden	3
3.1.2	Osmoregulering	4
3.1.3	Osmoregulering i ferskvand	4
3.1.4	Osmoregulering i saltvand.....	5
3.1.5	Osmoregulering ved lav temperatur	5
3.1.6	Saltvandstest af grønlandere.....	6
3.2	Materialer og metoder	7
3.2.1	Fysiologiske undersøgelser	8
3.2.2	Forsøgsopstilling	8
3.2.3	Sampling.....	11
3.2.4	Analyser.....	11
3.2.5	Statistik	12
3.3	Resultater	12
3.3.1	Længde og vægt	12
3.3.2	Gonader	14
3.3.3	Kønsfordeling	14
3.3.4	Overlevelse	14
3.3.5	Osmolalitet	16
3.3.6	Muskelvandindhold	21
3.3.7	Magnesium og calcium koncentration i plasma	22
3.4	Diskussion	24
3.4.1	Forsøgsfisk	24
3.4.2	Saltvandstest.....	25
3.5	Konklusion	29
4	Feltundersøgelse - telemetri-, carlinmærkning- og maveundersøgelse.....	31
4.1	Indledning.....	31
4.2	Materialer og metode.....	31
4.2.1	Carlinmærkning.....	31
4.2.2	Akustiktelemetri	32
4.2.3	Udstyr	32
4.2.4	Mærkning- og udsætningsprocedure	33
4.2.5	Maveundersøgelser.....	34
4.3	Resultater	36
4.3.1	Carlinmærkning.....	36
4.3.2	Akustikmærkning	37
4.3.3	Maveindhold.....	39
4.4	Diskussion	40
4.4.1	Adfærd kontra akustikmærkning	40
4.4.2	Udvandring fra Ribe Å	40
4.4.3	Maveundersøgelse	41
4.4.4	Vandringer til andre vandsystemer.....	42
5	Sammenfatning.....	43
6	Konklusion og perspektivering.....	46
7	English summary	48
8	Referencer.....	51

1 Forord

Nærværende undersøgelse er en afrapportering af Fiskeplejeprojektet ”Undersøgelser af ikke kønsmodne havørreders (grønlændere) optræk i ferskvand om vinteren”. Vi har, på trods af den lidt politisk-ukorrekte klang, valgt at bruge betegnelsen ”grønlændere” om denne type havørreder igennem hele rapporten. Dette har vi gjort da betegnelsen har vundet almen accept i fiskerikredse. Navnet er opstået i 1922. Elimar Schmidt skriver om dette i Ferskvandsfiskeribladet, nr. 1, 1. januar 1943: ”Med hensyn til navnet ”grønlænder”, ja, da kan jeg fuldt ud opklare dette. I året 1922 importerede jeg til min gros virksomhed nogle partier saltede grønlandske laks i tønder, og de mere småfaldne af disse lignede nøjagtigt den hos os fremmede vinteropgænger, hvorfor det lå ganske nær at kalde den ”Grønlænder laks”. Og videre skriver Schmidt: ”Et var uomstødeligt, de hernævnte vinteropgangsørreder lignede dem, jeg havde importeret fra Grønland, og de blev derfor kaldt ”grønlændere”, og det navn er nået viden om, og har holdt sig siden”.

Christian Nielsen takkes for stort bidrag til forsøgsdesignet samt kritik af manuskriptet. Steffen Madsen takkes for kritik af den del af manuskriptet der omhandler fysiologi. Michael Deacon og Gert Mikkelsen takkes for assistance til feltarbejdet.

2 Indledning

Vinteropgang af umodne havørreder, såkaldte ”grønlændere”, er kendt fra mange danske vandløb. Denne opgang adskiller sig fra gydeopgangen, hvor alle de deltagende fisk er kønsmodne. En tilsvarende vintermigration af grønlandere er også observeret andre steder (f.eks. i England og Norge). ”Grønlændere” er kendetegnet ved fortrinsvis at være unge fisk, men alderen kan variere. Det er uvist, hvorfor umodne havørreder vandrer op i ferskvand om vinteren, men den almindelige teori er, at det skyldes, at fiskene har utilstrækkelig saltvandtolerance ved lav havtemperatur. Denne teori er opstået da ”grønlændere” tilsyneladende optræder hyppigere i vestjyske end i østjyske vandløb samt hyppigere i hårde end milde vintre. Den højere saltholdighed i f.eks. Nordsøen kombineret med lav vandtemperatur skulle således i højere grad tvinge fiskene væk fra det saltholdige havvand og op i ferskvand. Ingen af disse forhold er dog blevet endeligt fastslået. Desuden ved man ikke hvor fiskene der optræder i de enkelte vandløb stammer fra, altså om grønlanderne i et givent vandløb også senere gyder i samme vandløb.

Nærværende undersøgelse består overordnet af to dele:

1. en laboratorieundersøgelse, hvis formål er, at afklare om ferskvandsmigrationen om vinteren er flugt fra de lave vintertemperaturer i havet, der skyldes utilstrækkelig saltvandtolerance ved lave havtemperaturer.

2. en feltundersøgelse der havde flere underformål: A. at belyse grønlandernes adfærd når de bevæger sig tilbage til havet om foråret, B. at undersøge om grønlanderne der

optræder i et vandløb også senere gyder i samme vandløb og C. i hvor stort omfang grønlænderne tager føde til sig under opholdet i ferskvand.

Det er ikke kun vigtigt at afklare disse spørgsmål ud fra en rent videnskabelig synsvinkel, men også set i forhold til forvaltningen af danske havørredbestande. Grønlandere er genstand for et betydeligt lystfiskeri i det tidlige forår. Der kan være tale om fiskeri på fisk, som måske direkte er tvunget til at samles i ferskvand i høje koncentrationer på forholdsvis små områder, hvilket gør dem sårbare overfor fiskeri.

Ud fra en fiskeribiologisk betragtning er det u hensigtsmæssigt at fange en stor del af den umodne bestand, da fiskene fanges før de har haft mulighed for at formere sig. Selvom undermålsfisk genudsættes, vil der uvægerligt være en del af dem, der efterfølgende dør som følge af skader opstået i forbindelse med fangsten. Derfor er det også vigtigt vide hvorfor fiskene foretager denne vintermigration, og om det er havørredbestanden i den å, som fiskene fanges i, der påvirkes, eller om der fiskes på individer fra flere forskellige bestande. Den fremsynede C. V. Otterstrøm gjorde allerede i 1943 opmærksom på dette problem med ordene: *"Den mand eller den fiskeriforening der driver eller tolererer fiskeri efter grønlandere, minder mig lovligt meget om konen, der slagtede hønen, der lagde guldæg – blot at grønlænderen kun er en kylling, der ikke engang er læggemoden endnu"* (Ferskvandsfiskeribladet (nr. 2, 1. februar 1943, 41. Aarg.).

3 Laboratorieforsøg - fysiologiundersøgelse

3.1 Indledning

Mange aspekter af havørredens (*Salmo trutta*) livscyklus er velundersøgte, især smoltifikationen, men der er stadig emner, som mangler videnskabelig dokumentation. Et fænomen med flere ubekendte er ”grønlænderne”, som er en populær betegnelse for de mindre blanke og umodne havørreder, der ofte optræder i ferskvand i løbet af vinterhalvåret. Grunden til deres tilstedeværelse er ukendt, men en ofte fremsat teori er, at kombinationen af lav temperatur og høj saltholdighed nedsætter havørredens evne til at hypo-osmoregulere (evnen til at opretholde salt- og vandbalancen i saltvand). Dette ferskvandsophold uden gydeaktivitet er videnskabeligt interessant, og da grønslændere samtidigt er genstand for et betydeligt sportsfiskeri i det tidlige forår, vil større viden være nyttig for den fremtidige forvaltning af ørredbestande.

Nærværende undersøgelse tilsigter at afklare dette forhold ved at undersøge grønslændernes evne til at osmoregulere ved lave temperaturer i forskellige saliniteter. Ved at kombinere dette med en adfærdsundersøgelse, der skal belyse grønslændernes færden i åen, og en fødeundersøgelse kan vi få en ide om, hvorvidt åer er et osmoregulatorisk refugium eller om der er tale om en fødemigration.

I undersøgelsen indgår to vandløb. Ribe Å der har udløb i Vadehavet, og Grenå der udmunder i Kattegat. Hensigten med dette er at undersøge, hvorvidt der er forskel på den osmoregulatoriske kapacitet hos jyske havørreder der stammer fra hhv. vestvendte og østvendte vandløb med udløb i hhv. høj- og lavsaline områder.

3.1.1 Havørreden

Havørredens livscyklus starter i ferskvand (FV), hvor kønsmodne individer trækker op fra havet, typisk i løbet af efteråret. I Danmark foregår gydningen hovedsageligt fra november til januar på grusbund med passende stenstørrelse, hvor de befrugtede æg nedgraves og ligger indtil klækningen det følgende forår. Efter klækningen har de juvenile fisk en opvækstperiode i vandløbet på 1-3 år, hvorefter en stor andel vandrer til havs. Efter en periode i havet på ½-4 år vender de kønsmodne individer tilbage til opvækstsvandløbet for at reproducere sig.

En kritisk fase i ørredens liv er overgangen fra FV til saltvand (SV). Inden den juvenile ørred (parr) trækker til havs sker der en forvandling i fisken kaldet parr-smolt transformation eller smoltifikation. Smoltifikationen, der finder sted i løbet af foråret, resulterer i, at ørreden fysiologisk, morfologisk, biokemisk og adfærdsmæssigt omdannes til en funktionel saltvandsfisk, mens den stadig opholder sig i FV (Hoar, 1988). Ørreden kaldes på dette tidspunkt en smolt. Ørreden vil efter et tidsvarierende ophold i SV vende tilbage til FV som kønsmoden. Et almindeligt fænomen er dog, at der sker en vintermigration af blanke og umodne havørreder, såkaldte ”grønslændere”, fra havet til ferskvand. Årsagerne til denne vandring er ukendt, og har været genstand for megen spekulation, ikke mindst blandt lystfiskere. Den fremherskende teori er, at

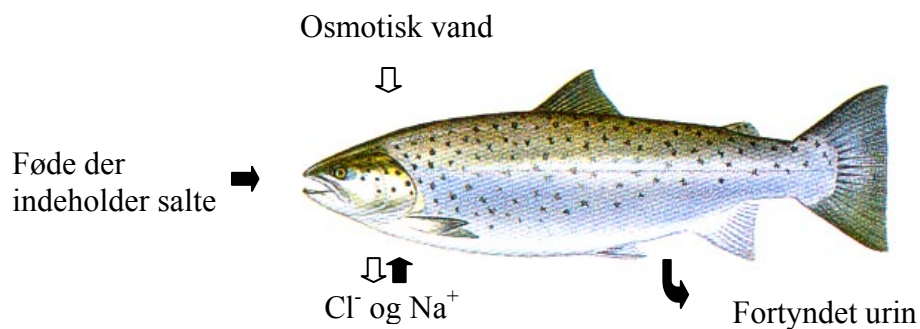
migrationen skyldes manglende saltvandtolerance ved lave temperaturer, men der er ikke lavet væsentlige studier, der undersøger dette. Dette bevirker, at eventuelle diskussioner angående grønlandere hviler på et løst grundlag, og emnet bør derfor videnskabeligt belyses.

3.1.2 Osmoregulering

Fisk tilhørende familien *Salmonidae* gyder alle i ferskvand, og flere arter fra denne familie er anadrome, hvilket vil sige, at de fødes i ferskvand og veksler mellem ophold i ferskvand og saltvand i løbet af deres livscyklus. Alle benfisk har en osmolalitet i deres ekstracellulære kropsvæsker på ca. 300-350 mOsmol/kg, mens osmolaliteten i FV er 5-20 mOsmol/kg og ca. 1000 mOsmol/kg i SW. Denne forskel stiller store krav til fiskenes osmoregulatoriske evne, når de skifter mellem de to miljøer.

3.1.3 Osmoregulering i ferskvand

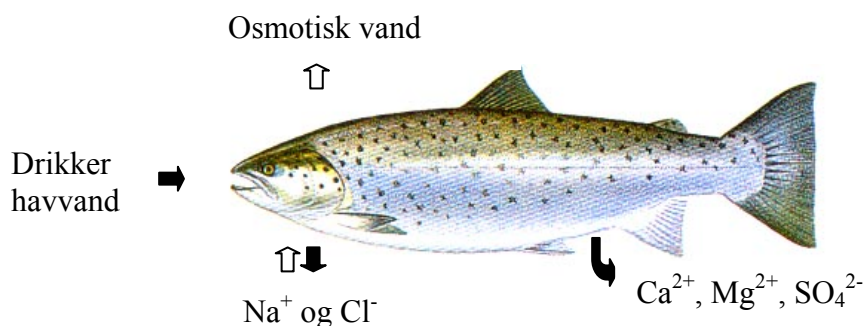
Fisk i FV er hypertoniske i forhold til vandet (Figur 3.1). Vand vil derfor passivt trænge ind i fisken ved osmose, mens ioner passivt tabes over kropsoverfladen, primært gællerne, og via urinen. For at modvirke dette produceres en stor mængde fortyndet urin, og ioner optages aktivt fra vandet over gællen og fra føden gennem tarmen (Marshall, 2002).



Figur 3.1. Osmoregulering i ferskvand. Havørreden mister salte over gæller og via urinen. Disse salte erstattes ved aktiv optagelse over gæller og tarm. Sorte pile illustrerer aktiv transport; hvide pile, passiv transport.

3.1.4 Osmoregulering i saltvand

Benfisk i SV er hypotoniske i forhold til vandet (Figur 3.2). Dette betyder, at vand passivt tabes over gællerne, mens salte passivt trænger ind i fisken, primært over gællerne. Fisken kompenserer for dette ved at drikke SV og aktivt at udskille ioner via nyren og over gællerne (Karnaky, 1998).



Figur 3.2. Osmoregulering i saltvand. Havørreden mister vand over gællerne og drikker saltvand for at kompensere. De ekstra salte udskilles aktivt over gælle og nyre. Sorte pile illustrerer aktiv transport; hvide pile, passiv transport.

3.1.5 Osmoregulering ved lav temperatur

Lave temperaturer fører til en nedsættelse af de fleste biologiske processer, deriblandt de transportmekanismer der over plasmamembraner sørger for den cellulære homeostase. Hvis sådanne transportmekanismer påvirkes er det nødvendigt, at der foregår en kompensatorisk regulering af processerne for at opretholde et stabilt indre miljø (Cossins et al., 1989). For at opretholde et stabilt indre miljø kræves en balance mellem aktiv pumpning af ioner og passiv diffusion (Cossins et al, 1995). Ved lave temperaturer kan ionregulering påvirkes ved at ionpumper har en temperaturkoefficient (Q_{10}) på 2-3 (Raynard & Cossins, 1991), mens Q_{10} for passiv diffusion er 1-2 (Cossins et al., 1995). Det betyder en større reduktion i aktiv transport end i passiv diffusion. Herved vil der kunne opstå en ubalance mellem aktiv og passiv transport, hvorved ionreguleringen besværliggøres.

Na^+, K^+ -ATPase spiller en nøglerolle i ionregulering og effekterne af temperatur er ret store på dette protein i forhold til andre (Gibbs, 1995), og det er derfor vigtigt at se på de ændringer der sker ved akklimering til lave temperatur. En faktor er energiindtaget, hvilket ofte er nedsat i vinterperioden, og derfor kan ATP syntesen være utilstrækkelig til at forsyne Na^+, K^+ -pumpen og andre ATP-krævende mekanismer selvom aktiviteten af ionpumperne ofte er nedsat, hvilket kan resultere i forstyrrelse af de transmembrane iongradienter (Hochachka, 1988). Denne situation er sandsynligvis meget teoretisk med mindre der er tale om ekstrem sult.

For at kompensere for forstyrrelser i iongradier kan ionpumpeaktiviteten og gællemembranens permeabilitet ændres (Hochachaka, 1988). Det er ofte aktiviteten af Na^+, K^+ -ATPase der påvirkes. En stigning i Na^+, K^+ -ATPase aktivitet kan opnås ved at øge mængden af ionpumper, ændre den specifikke aktivitet (turnover rate) blandt andet ved posttranslational modifikation af enzymet eller ved erstatning med en mere aktiv isoform (Gibbs, 1995).

I følge Hochachka, (1988) vil en øgning af aktiv transport være det sværeste at opnå på grund af en øgning i energikravet, og det mest hensigtsmæssige ville derfor være at nedsætte den passive diffusion.

En vigtig faktor ved akklimering til lave temperaturer er sammensætningen af cellernes plasmamembran. Ved lave temperaturer pakkes fosfoliderne i plasmamembranen tættere og viscositeten øges, og dette medfører en lavere fluiditet (Gibbs, 1995). Det antages, at den lavere fluiditet kan interferere med funktionen af f.eks Na^+, K^+ -ATPase. Dog vil en for høj fluiditet kunne medføre en øgning af permeabiliteten for vand og ioner, og det er derfor nødvendigt at kunne tilpasse plasmamembranen efter forholdene og en sådan adaptation kaldes homeoviscøs adaptation. Et ofte set cellulært respons ved temperaturændringer er en ændring af lipidsammensætningen (Hazel, 1984). For at kompensere for høj viscositet ved lave temperaturer ses ofte en indkorporering af umættede fedtsyrer ved akklimering. Dette kan dog medføre en øgning i permeabiliteten for ioner, og dette var tilfældet med membraner fra leveren i regnbueørreder, hvor permeabiliteten var størst i koldt akklimerede fisk (Hazel, 1979; Hazel & Shuster, 1979). Andre forsøg peger dog i den anden retning, nemlig at restrukturering af plasmamembranen med umættede fedtsyrer vil reducere passiv diffusion af ioner (Schwarzbaum et al., 1991; Handeland et al., 2000). Dog udgør non-specifik permeabilitet kun en brøkdel af den specifikke medierede transport og effekten af øget permeabilitet er tvivlsom (Cossins et al., 1995). Langt størstedelen af den passive diffusion foregår gennem specifikke ionkanaler, hvis mængde og åbningstilstand kan være udsat for uafhængig regulering ligesom i tilfældet med aktive ionpumpe mekanismer.

3.1.6 Saltvandstest af grønlændere

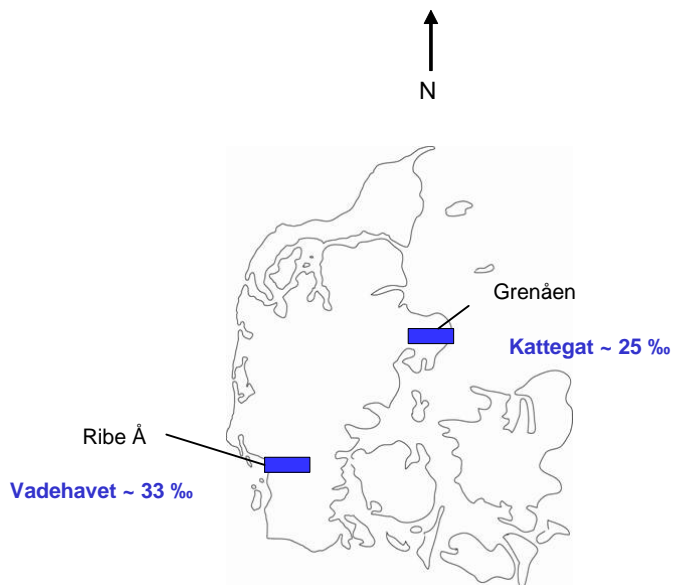
Grønlændere har oftest en størrelse mellem 30 og 45 cm i vinterperioden og er typisk trukket til havs som smolt det foregående forår. Ved udtrækket om foråret kulminerer smolts saltvandstolerance, der opretholdes under opholdet i SV. Hvis fiskene efterfølgende overflyttes til FV, vil de gradvist miste de mekanismer der opretholder SV-tolerancen over en periode på 10-15 dage, og fornyet overflytning til SV vil i så tilfælde kræve en ny tilpasningsperiode på adskillige dage (Tipsmark et al. 2002). Om vinteren ses ofte et optræk af grønlændere i vandløbene og hypotesen er, at dette skyldes osmotisk stress som følge af nedsat evne til hypo-osmoregulering i koldt SV. Ved at måle forskellige parametre relateret til vand-salt balancen kan det registreres om grønlændere har problemer med at osmoregulere, når de udsættes for saltholdigt vand med lav temperatur. Ved forsøg med vildt-fangede fisk er der flere forhold der kan

påvirke udfaldet af sådanne undersøgelser. F.eks. er den enkelte grønlanders opholdstid i FV inden fangsten ved elektrofiskeri ukendt, hvilket kan påvirke dens umiddelbare evne til at tilbagejustere til liv i saltvand. Som beskrevet ovenfor hænger dette bl.a. sammen med de ændringer der sker i gællen efter overgangen fra SV til FV, f.eks. falder Na^+ , K^+ -ATPase aktiviteten i gællen. Hvis Na^+ , K^+ -ATPase aktiviteten er meget lav ved forsøgets start, kan det således give justeringsproblemer ved overførsel til SV, hvilket betyder, at genoprettelsen af balance tager længere tid. Når temperaturen samtidig er lav, kan der være en vis træghed i opregulering af Na^+ , K^+ -ATPase aktiviteten, hvilket medfører ubalance (stigning) i ionniveauerne. Tidsperioden med forhøjet osmolalitet efter overførsel til SV er længere ved lave temperaturer i forhold til højere temperaturer (Byrne & Beamish, 1972; Virtanen & Okari, 1984; Arnesen et al., 1998; Handeland et al., 1998; 2000). Derfor er det vigtigt, at undersøgelsesperioden er lang nok til at registrere regulering af plasma- osmolalitet når temperaturen og saltholdigheden ændres. Under naturlige forhold kan der være temperaturgradienter, men sandsynligvis ikke af en størrelsesorden der vil influere væsentligt på osmoreguleringen. Ændringer i temperaturen under naturlige forhold sker oftest gradvist over tid. Ved overførselsforsøg bør fiskene derfor først akklimeres til en optimal temperatur (f.eks. 10 °C som i nærværende forsøg) ved den salinitet (FV eller SV) hvor forsøgene skal foregå inden sænkning af temperaturen. Herved bliver udgangspunktet ens for alle fisk uanset den forudgående opholdstid i FV inden fangsten. Dette giver sandsynligvis grønlanderne en bedre mulighed for at hypoosmoregulere, når temperaturen efterfølgende sænkes. Forsøg har nemlig vist, at laksefisk har størst problemer med at hypoosmoregulere, hvis de bliver samtidigt udsat for fald i temperatur og stigning i saltholdighed (Findstad et al., 1988; Arnesen et al., 1998) i forhold til fisk der først akklimeres til forsøgstemperaturen (Handeland et al., 2000).

Ved måling af parametre såsom gælle Na^+ , K^+ -ATPase aktivitet, plasmaosmolalitet, muskelvandindhold samt mRNA niveauer af vigtige iontransporterende proteiner i gællevæv kan der opnås en større viden om den reaktion der opstår hos grønlandere, når de udfordres med kombination af lav temperatur og høj saltholdighed.

3.2 Materialer og metoder

Der blev indfanget fisk i Ribe Vesterå og Grenå i 2004 og 2005 (Figur 3.3). Der blev udført fysiologiske undersøgelser på fisk fra både Grenå og Ribe Å i 2004 og 2005, mens migrationsundersøgelsen blev foretaget i Ribe Å i 2004. Fødeundersøgelsen fandt sted i Ribe Å i 2005.



Figur 3.3. Beliggenheden af de undersøgte vandløb Ribe Å og Grenå samt den gennemsnitlige salinitet i det hav som vandløbene udmunder i.

3.2.1 Fysiologiske undersøgelser

Fangst og akklimering

Grønlændere fra Grenå blev elfisket på strækningen fra Enslev til udløbet i Grenå by. I Ribe Vesterå blev der fisket fra Ribe by til Ringvejsbroen, i Stampemøllen samt i Hjortvad Å fra sandfanget til udløbet.

Der blev elfisket fra båd med en generator på 6000 W. Efter fangsten blev fiskene transporteret til DFU, Silkeborg i transportkar med ekstern iltforsyning. Ved hjemkomst blev fiskene bedøvet med 2-phenoxyethanol, mærket med PIT mærker i bughulen og fork-længden blev målt. Fiskene blev herefter anbragt i opbevaringskar (2000L) ved 3 °C. Vandet i opbevaringskarret var hanevand, der inden brug var blevet gennemluftet, ligesom vandet passerede igennem et filtersystem.

3.2.2 Forsøgsopstilling

Saltvandstestene fandt sted i akvarierummet på Danmarks Fiskeriundersøgelser, Silkeborg. Plastickar (85x79x65 cm, indvendige mål) med 350 L vand blev nedsænket i glasfiberkar (2x2 m) med gennemstrømning af thermostatet hanevand (Figur 3.4). Vandet i forsøgskarrene blev beluftet via iltsten, og saltvand blev fremstillet med Coral Reef Red Sea salt (Verneuil Sur Avre, Frankrig). Saliniteten blev kontrolleret med salinitetsmåler (YSI 50, YSI Incorporated) og osmometer (Wescor 5500 Vapour pressure osmometer, Logan, USA). Hvert forsøgskar var monteret med to spandfiltre (Via Aqua 600, Italien & Fluval 350, Italien). Iltkoncentrationen blev kontrolleret med

iltmåler (YSI 85) og var altid over 70 %. Døgnrytmen i akvarierummet var gennem hele forsøget (L10: M14). Fiskene blev ikke fodret efter fangst.



Figur 3.4. Forsøgsopstilling i akvarierum på Danmarks Fiskeriundersøgelser i Silkeborg (Foto: Dennis Thomsen).

Temperatur- og salinitetsjusteringer

Forsøgsdesign og samplingsforløbet fremgår af tabellerne 1, 2 og 3. Efter hjemkomsten og mærkningen blev temperaturen øget gradvist over 3 døgn til 10 °C ved at ændre temperaturen i det omgivende vand. Fiskene blev samlet efter endt akklimering til 10 °C (sampling 1). Herefter blev fiskene inddelt i 2 grupper der blev overført til hhv. FV og SV (10 °C; 30+33 ppt). Næste sampling blev foretaget fra disse fisk 5 dage efter overførslen (sampling 2). Temperaturen blev nu sænket over 4 dage fra 10 – 3 °C (2004)/ 2 °C (2005) og fiskene blev efterfølgende samlet 3, 7 og 10 døgn efter endt temperaturjustering (sampling 3-5). I 2005 blev der medtaget parallelle kontrolgrupper ved 10 °C gennem hele forløbet for bedre at kunne vurdere temperatureffekten på fiskene. Ved sampling 3-5 blev der således i 2005 samlet fra både 2 °C grupperne i FV og SV samt 10 °C grupperne i FV og SV. Efter overførsel blev overlevelsen af grønlænderne registreret én gang i døgnnet.

Tabel 1. Tidsskema for fangst og sampling af grønlændere fra Ribe og Grenå 2004 (3 °C). Tal i parentes angiver antal dage efter overførsel til SV (30 ppt).

Vandløb	Fangst-tidspunkt	Sampling 1	Overførsel	Sampling 2	Temperatur-sænkning	Sampling 3	Sampling 4	Sampling 5
		FV 10 °C	FV+SV 10 °C	FV+SV 10 °C	10 °C → 3 °C	FV+SV 3 °C 3 døgn	FV+SV 3 °C 7 døgn	FV+SV 3 °C 10 døgn
Ribe	20og 23/1	27/1	28/1	2/2 (5)	2/2→6/2	9/2 (12)	13/2 (16)	16/2 (19)
Grenå	21/1	27/1	28/1	2/2 (5)	2/2→6/2	9/2 (12)	13/2 (16)	16/2 (19)

Tabel 2. Tidsskema for fangst og sampling af grønlændere fra Grenå 2004 (2 °C). Tal i parentes angiver antal dage efter overførsel til SV (30+33 ppt).

Vandløb	Fangst-tidspunkt	Sampling 1	Overførsel	Sampling 2	Temperatur-sænkning	Sampling 3	Sampling 4	Sampling 5 FV+SV
		FV 10 °C	FV+SV 10 °C	FV+SV 10 °C	10 °C → 2 °C	FV+SV 2 °C 3 døgn	FV+SV 2 °C 7 døgn	2 °C 10 døgn
Grenå	23/2	2/3	3/3	8/3 (5)	8/3→12/3	15/3 (12)	19/3 (16)	22/3 (19)

Tabel 3. Tidsskema for fangst og sampling af grønlændere fra Grenå og Ribe Å 2005 (2 °C). Tal i parentes angiver antal dage efter overførsel til SV.

Vandløb	Fangst-tidspunkt	Sampling 1	Overførsel	Sampling 2	Temperatur-sænkning	Sampling 3	Sampling 4	Sampling 5 FV+SV
		FV 10 °C	FV+SV 10 °C	FV+SV 10 °C	10 °C → 2 °C kontrolgruppe: 10 °C → 10 °C	FV+SV 2 °C og 10 °C (kontrol) 3 døgn	FV+SV 2 °C og 10 °C (kontrol) 7 døgn	2 °C og 10 °C (kontrol) 10 døgn
Grenå	4+6+ 18+20/1	25/1	26/1	31/1 (5)	31/1→4/2	7/2 (12)	11/2 (16)	14/2 (19)
Ribe	15+17/2	22/2	23/2	28/2 (5)	28/2→4/3	7/3 (12)	11/3 (16)	14/3 (19)

3.2.3 Sampling

Ved hver sampling blev fiskene enkeltvis overført til et bedøvelseskar (20L) med 2-phenoxyethanol (1,5 ml pr. 5 L). Derefter blev PIT-nummer aflæst og fiskene blev vejjet (Sartorius Industry, Tyskland). Fra hver fisk blev der udtaget en blodprøve fra haleblodårerne (100µl) med en hepariniseret 1 ml sprøjte påsat en 23 g kanyle, og der blev udtaget 2-3 stk. gællefilamenter til Na^+ , K^+ -ATPase aktivitetsmålinger, 4-5 stk. til mRNA analyse og 1-2 stk. til histologi. Efter sampling blev fiskene først overført til et opvågningskar (400L) og derefter sat tilbage i forsøgskarrene, hvori der var en spand (70L) som holdt samlede fisk adskilt fra endnu ikke samlede fisk.

Blodprøven blev umiddelbart efter udtagning overført til 0,5 ml eppendorfrør og centrifugeret, hvorefter plasmaet blev udtaget og nedfrosset i flydende nitrogen. Gællefilamenter blev udtaget fra skiftevis højre og venstre side, men altid fra 1'ste gællebue. Filamenter til Na^+ , K^+ -ATPase aktivitetsmålinger blev overført til 0,5 ml eppendorfrør med SEI-buffer (300mM sucrose, 20mM Na_2EDTA , 50mM Imidazol, pH 7,3) og nedfrosset i nitrogen. Filamenter til RNA ekstraktion (ikke medtaget i denne rapport) blev overført til 0,5 ml eppendorfrør med RNAlater (Qiagen, Hilden, Tyskland) og stod i kølerum natten over, hvorefter de blev overført til -20°C .

Ved sidste sampling blev fiskene aflivet, og der blev skåret et muskelstykke af ved halen af hver fisk, som blev overført til et stykke forvejet stanniol og vejjet (Sartorius PT 150, Tyskland). Muskelstykkerne blev tørret 24 timer ved 100°C og vejjet og vandindholdet bestemt i procent af vådvægten.

For at afgøre om de undersøgte fisk var kønsmodne, blev gonaderne udtaget og vejjet (Sartorius PT 150, Tyskland). Gonadeindekset er udregnet som gonadernes andel af kropsvægten.

Der blev klippet et stykke af fedtfinnen af alle fisk. Dette blev overført til eppendorfrør med ethanol til bestemmelse af genetisk oprindelse.

3.2.4 Analyser

Plasmaosmolalitet blev målt på 10 µl plasma på osmometer (Wescor 5500 Vapour pressure osmometer, Logan, USA). Der blev udført dobbeltbestemmelse med en afvigelse på maksimalt 2 %.

Gælle Na^+ , K^+ -ATPase aktivitet blev målt i gællehomogenat ved 25°C som beskrevet i McCormick (1993) ved hjælp af pladelæser (Spectramax Plus, Molecular Devices, Sunnyvale, Ca.).

Protein indhold i homogenater blev målt som beskrevet i Lowry et al. (1951) og Na^+ , K^+ -ATPase aktiviteten blev beregnet som µmol ADP/time/mg protein. Muskelvandindholdet (MWC) blev beregnet i procent af vådvægten. Magnesium og calcium koncentration i plasmaet blev målt ved atomabsorptions spektrofotometri på prøver fortyndet 126 x med La_2O_3 (0,1 %).

3.2.5 Statistik

Effekten af forsøgsproceduren (fangeskab og prøvetagning) på fiskens osmolalitet og Na^+, K^+ -ATPase aktivitet blev undersøgt ved hjælp af en repeated-measures ANOVA med en "within subject factors" med et "repeated kontrast" design. Kun kontrolgruppen indgik i denne analyse.

For at undersøge effekten af temperatur, salinitet, køn, vægt og længde på fiskens osmolalitet og Na^+, K^+ -ATPase aktivitet blev data analyseret med en repeated-measures ANOVA med en "within subject factors" med et "repeated kontrast" design. Interaktionen temperatur \times salinitet blev medtaget i modellen.

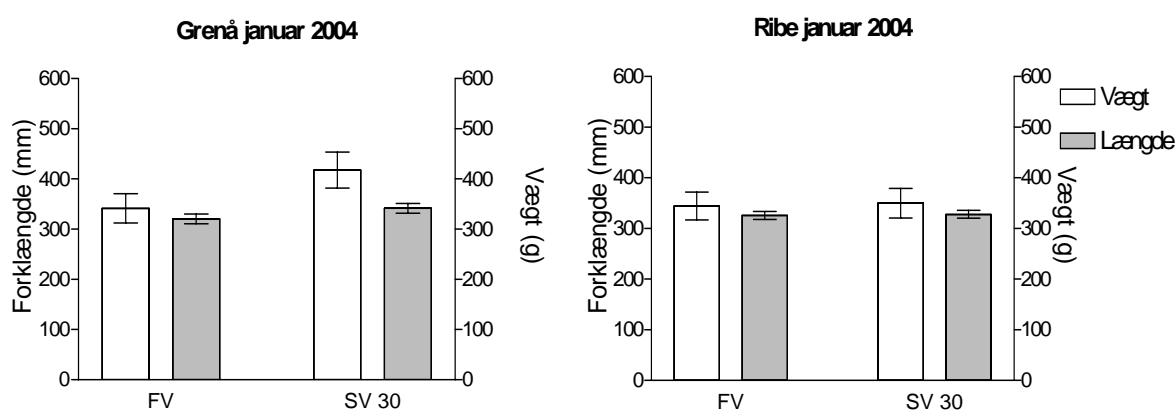
I de tilfælde hvor data ikke opfyldte "sphericity assumption" blev antallet af frihedsgrader reduceret med Huynh-Feldt epsilon. Data blev $\ln(x+1)$ transformeret for at imødekomme kravene til en parametriske analyse. Alle post hoc test blev Bonferroni korrigerede.

Alle analyser blev lavet i SPSS ver. 10.05.

3.3 Resultater

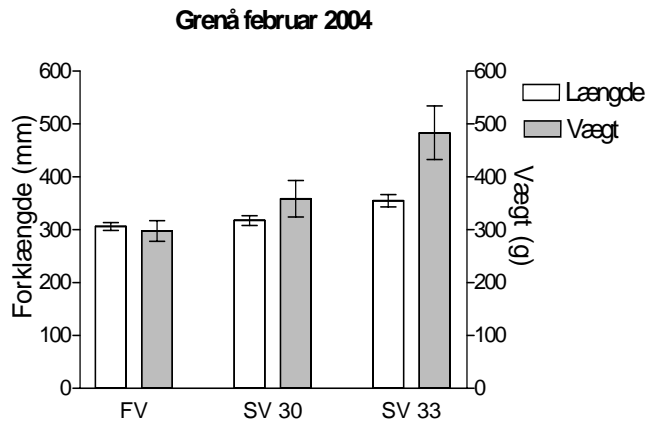
3.3.1 Længde og vægt

Den gennemsnitlige forklængde af grønlændere fra Grenå i januarforsøget 2004 var henholdsvis 32,0 cm og 34,2 cm for FV og SV, mens den for Ribe fiskene var 32,6 cm og 32,8 cm (Figur 3.5).



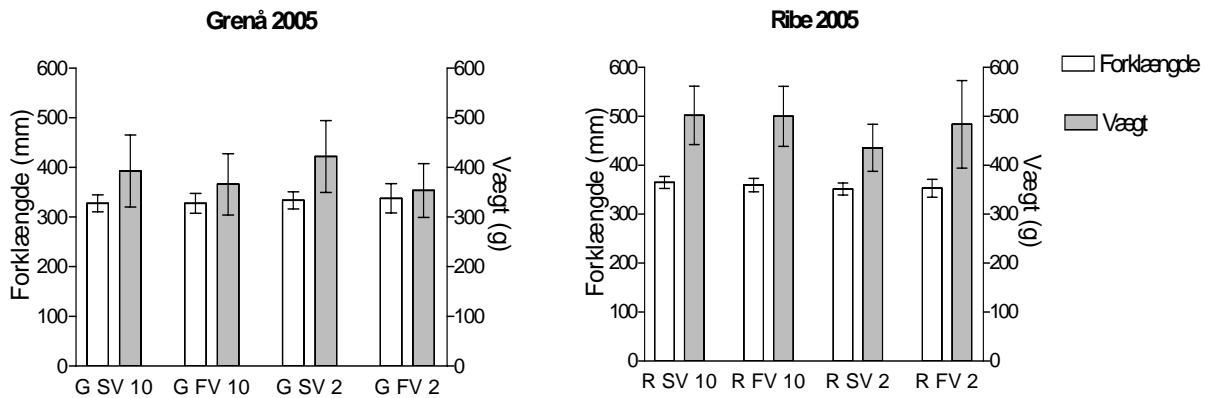
Figur 3.5. Gennemsnitlig totallængde og vægt af grønlændere fra Grenå og Ribe Å januar og februar 2004 i FV og SV (30 ppt).

Den gennemsnitlige vægt af grønlændere fra Grenå i januarforsøget 2004 var henholdsvis 342 g og 418 g for FV og SV, mens Ribe fiskene gennemsnitligt vejede 344 g i FV og 350 g i SV (Figur 3.6).



Figur 3.6. Gennemsnitlig forklængde og vægt af grønlændere fra Grenå februar 2004 i FV, SV (30 ppt) og SV (33 ppt).

I februarforsøget 2004 havde grønlænderne fra Grenå en gennemsnitlig forklængde på henholdsvis 30,6 cm, 31,8 cm og 35,5 cm for FV, SV (30ppt) og SV (33ppt). Den gennemsnitlige vægt var 298 g, 359 g og 483 g for FV, SV (30pp) og SV (33ppt) (Figur 3.6).



Figur 3.7. Gennemsnitsforklængde (mm) og gennemsnitsvægt (g) for grønlændere fra Grenå og Ribe Å 2005.

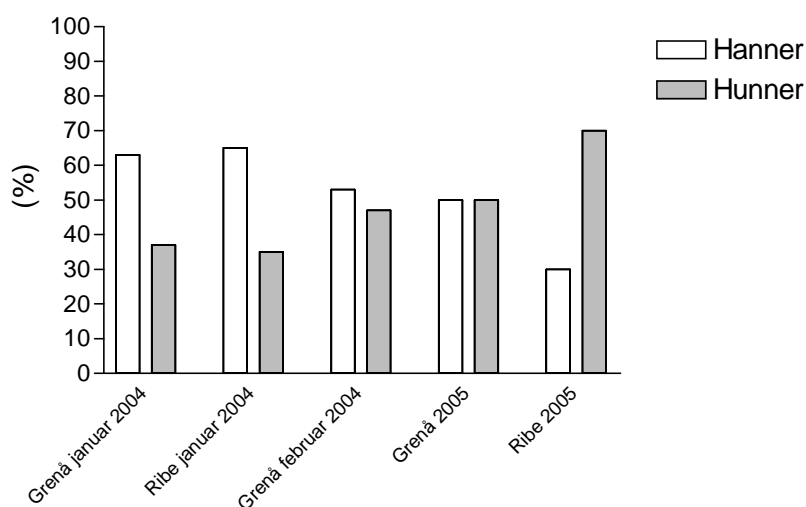
Grønlændere i Grenå forsøget 2005 havde en gennemsnitlig forklængde på 33,2 cm og en gennemsnitsvægt på 384 g. I Ribe 2005 forsøget havde grønlænderne en gennemsnitlig forklængde på 35,7 cm og en gennemsnitlig vægt på 480 g (Figur 3.7).

3.3.2 Gonader

Alle grønlænderne var umodne fisk og gonade-andelen af totalvægten udgjorde mellem 0,03 og 0,57 %.

3.3.3 Kønsfordeling

Kønsfordelingen for Grenå januar 2004 var 63 % hanner og 37 % hunner, Ribe januar 2004 65 % hanner og 35 % hunner. For Grenå februar 2004 var det 53 % hanner og 47 % hunner. Ribe 2005 havde en kønsfordeling på 30 % hanner og 70 % hunner, mens Grenå 2005 havde en kønsfordeling på 50 % hanner og 50 % hunner (Figur 3.8).

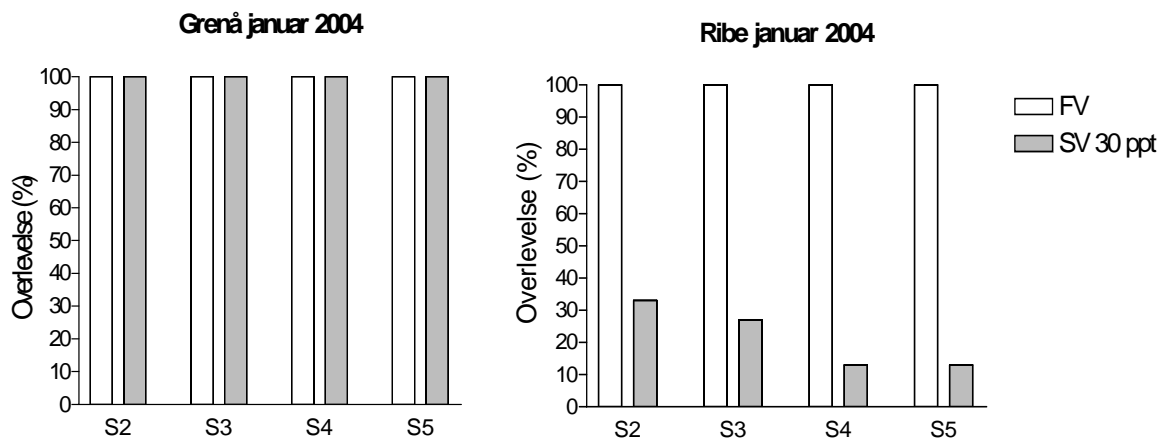


Figur 3.8. Fordeling i procent af henholdsvis hanner og hunner i Ribe og Grenå 2004 og 2005.

Der var ingen statistisk forskel i kønsfordelingen mellem de to år og mellem de to år (logistisk regression, $P > 0,05$) og fordelingen var ikke signifikant forskellig fra en 50:50 %-kønsfordeling (G-test, $G=31,51$, $P=0,54$). Derimod var fordelingen signifikant forskellig fra en 30:70 %-kønsfordeling (han:hun) (G-test, $G=17,96$, $P < 0,0001$), som er den forventede i havørred (Nielsen 1985, Kristiansen 1991, Dieperink 1992).

3.3.4 Overlevelse

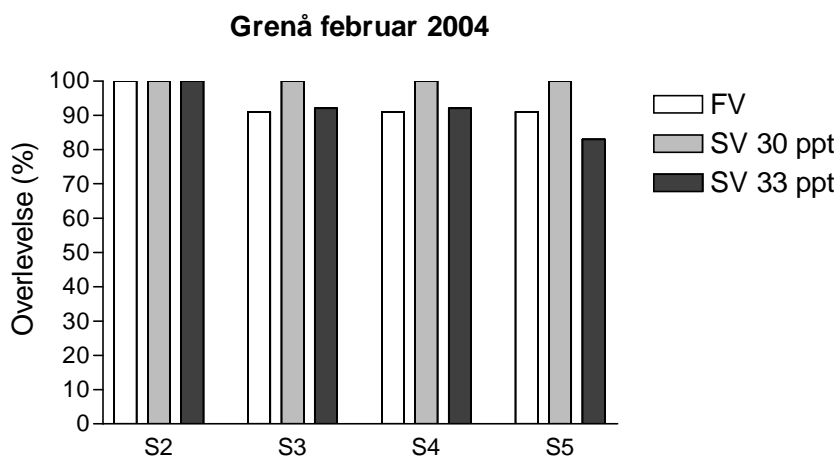
Overlevelsen blev registreret en gang i døgnet efter overførsel. Den samlede overlevelse på samplingstidspunkterne (S2-S5) er vist i figurene 3.9, 3.10 og 3.11. Overlevelsen i Grenå januar forsøget 2004 var 100 % for både FV og SV.



Figur 3.9. Overlevelse af grønlændere fra Grenå og Ribe Å i FV og SV ved 10 og 3 °C. S2, S3, S4 og S5 refererer til samplingsstidspunktet.

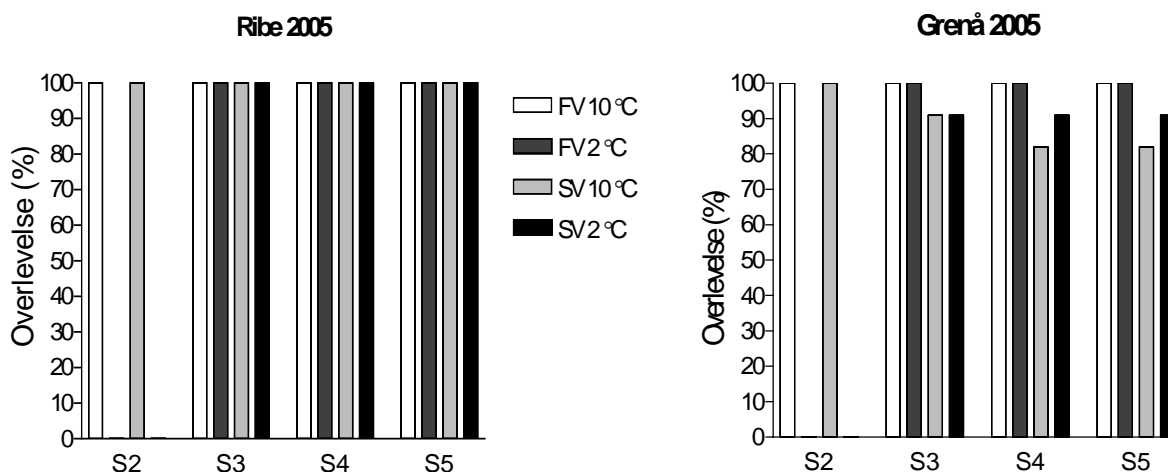
I Ribe forsøget januar 2004 faldt overlevelsen efter overførsel til SV til 33 % (S2) og yderligere til 13 % 19 dage (S5) efter overførsel. Overlevelsen i FV var 100 % gennem forsøget.

Overlevelsen i FV, SV (30ppt), SV (33ppt) i Grenå februar forsøget 2004 (Figur 3.10) var 19 dage efter overførsel (S5) henholdsvis 91 %, 100 % og 83 %.



Figur 3.10. Procentvis overlevelse af grønlændere fra Grenå i FV og SV ved 10 og 3 °C.

I Grenå 2005 forsøget (Figur 3.11) var der ved S2 100 % overlevelse i både FV og SV. Overlevelsen faldt til 91 % i både SV 2 og 10 °C (S3). Ved S4 var overlevelsen i SV 10 °C faldet til 82 %, mens den forblev 91 % i SV 2 °C. Der skete ikke yderligere dødsfald mellem S4 og S5. Overlevelsen i FV var 100 % gennem hele forsøget.

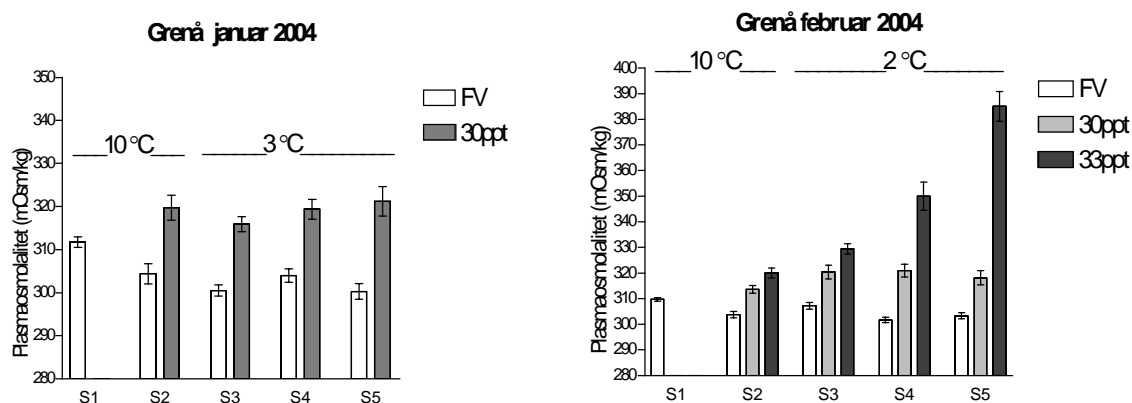


Figur 3.11. Procentvis overlevelse af grønlændere fra Grenå og Ribe Å 2005 efter overførsel til FV og SV.

Der var 100 % overlevelse blandt grønlænderne i Ribe 2005-forsøget i både FV og SV.

3.3.5 Osmolalitet

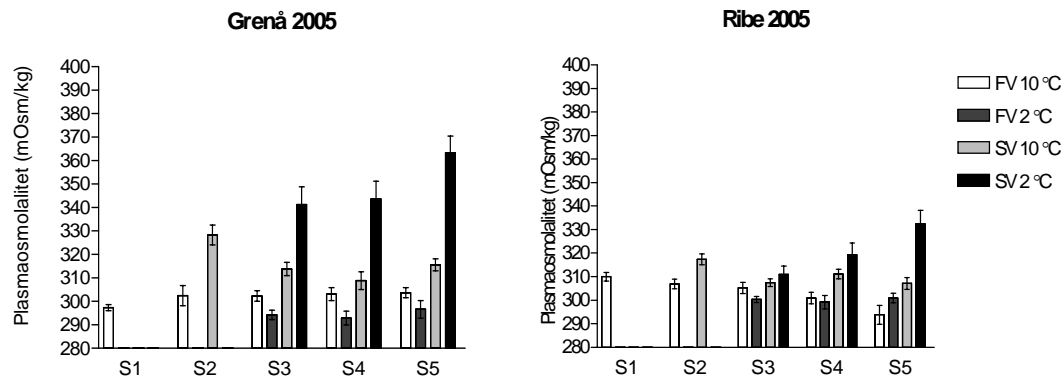
Forsøgene udført i 2004 mangler en FV og SV kontrolgruppe ved 10 °C, hvilket gør det vanskeligt at skelne mellem SV- og temperatureffekter. Disse kontrolgrupper er inkluderet i 2005 forsøgene, hvilket muliggør en bedre tolkning af 2004 resultaterne. Resultaterne for plasmaosmolalitet og Na^+, K^+ -ATPase aktivitet i Ribe 2004 forsøget er udeladt på grund af den høje dødelighed umiddelbart efter overførsel til SV (30 ppt). Effekten af SV overførsel og temperatur på plasmaosmolalitet i grønlændere fra Grenå er illustreret i Figur 3.12. Der var en overordnet effekt af SV eksponering på plasmaosmolaliteten. Plasmaosmolaliteten var signifikant forøget ($P < 0,05$) i SV i forhold til FV kontrolgrupper på samme tidspunkter. Den gennemsnitlige plasmaosmolalitet i FV 10 °C ved S1 var 312 mOsm/kg. Efter overførsel til SV steg osmolaliteten til ca. 320 mOsmol/kg og holdt sig på dette niveau gennem resten af forsøget. I FV faldt osmolaliteten til ca. 300 mOsm/kg.



Figur 3.12. Effekt af SV overførsel og temperatur på plasmaosmolalitet i grønlandere fra Grenå januar og februar 2004. Hver gruppe er afbildet ved middelværdien \pm SEM (n=11-15).

I Grenå februar 2004 forsøget (Figur 3.12) indgik to SV grupper med saliniteter på 30 og 33 ppt. Der var en overordnet effekt af saliniteten på plasmaosmolaliteten ($P < 0,05$), det vil sige jo højere salinitet jo højere osmolalitet. Den gennemsnitlige plasmaosmolalitet i FV ved 10 °C var ca. 310 mOsm/kg. Efter overførsel til SV steg osmolaliteten i 30 ppt gruppen til ca. 314 mOsm/kg og i 33 ppt til ca. 320 mOsm/kg, hvilket for begge gruppernes vedkommende var signifikant højere end i FV ($P < 0,05$). Dette gjorde sig gældende ved de efterfølgende tidspunkter. Plasmaosmolaliteten i 33 ppt var desuden signifikant højere end i 30 ppt til alle tidspunkter ($P < 0,05$). Efter nedkøling til 2 °C lå den gennemsnitlige osmolalitet i FV mellem 302 og 307 mOsm/kg, mens den i 30 ppt gruppen steg til 323 mOsm/kg. I 33 ppt gruppen steg osmolaliteten ved 2 °C til et slutniveau på 383 mOsm/kg.

Figur 3.13 viser effekten af SV overførsel og temperatur på plasmaosmolaliteten i grønlandere fra Grenå i 2005. Efter overførsel fra FV til SV 10 °C steg osmolaliteten fra 298 mOsm/kg til 328 mOsm/kg (S2), hvorefter osmolaliteten faldt til 315 mOsm/kg ved S5. For FV 10 °C gruppen var der ingen signifikant forskel mellem prøvetagningerne ($P=0,107$). Sænkning af temperaturen bevirkede en øgning af osmolaliteten i SV 2 °C i gennem forsøget til 363 mOsm/kg ved S5. Der var en signifikant interaktion mellem temperatur og salinitet.

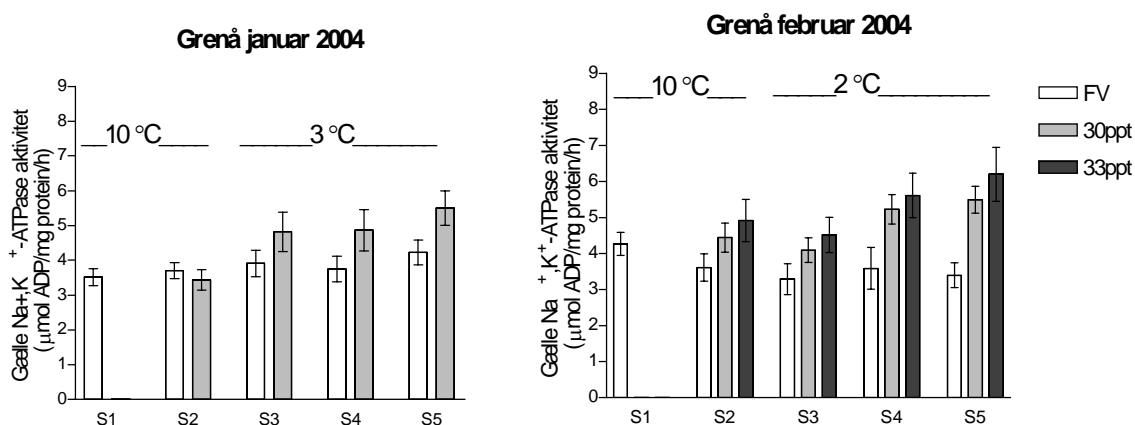


Figur 3.13. Effekt af SV overførsel på plasmaosmolalitet i grønlandere fra Grenå og Ribe Å 2005. Hver gruppe angiver middelværdien \pm SEM ($n=8-12$).

I grønlandere fra Ribe Å (Figur 3.13) var der en signifikant effekt af tiden i FV 10 °C ($P=0,001$). Efter overførsel til SV 10 °C (S2) steg osmolaliteten til 317 mOsm/kg. Efterfølgende faldt osmolaliteten til ca. 310 mOsm/kg ved S5. I SV 2 °C steg osmolaliteten igennem forsøget til et niveau på 333 mOsm/kg. Interaktionen mellem temperatur og salinitet var signifikant ($P<0,025$), hvilket betyder, at saliniteten virker forskelligt på plasmaosmolaliteten alt efter temperaturen.

Gælle Na⁺,K⁺-ATPase aktivitet

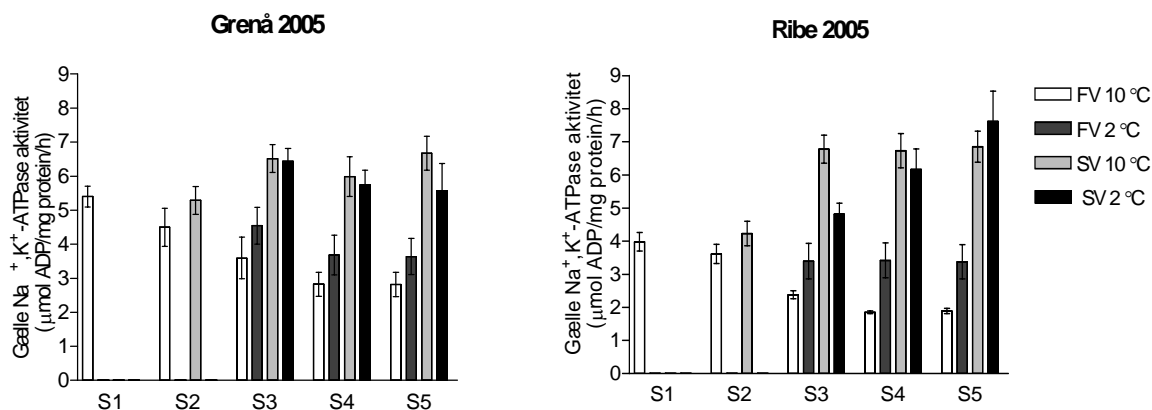
Effekten af SV overførsel og temperatur på Na⁺,K⁺-ATPase aktiviteten i gælløvæv fra grønlandere fra Grenå er illustreret i Figur 3.14. Der var en overordnet effekt af salinitet på Na⁺,K⁺-ATPase aktiviteten, som steg efter overførsel til SV, dog først fra S3. Aktiviteten var signifikant højere i SV i forhold til FV ved S5 (P<0,05), hvor aktiviteten i FV var 4,2 µmol ADP/mg protein/h mod 5,5 µmol ADP/mg protein/h i SV.



Figur 3.14. Effekt af SV overførsel og temperatur på gælle Na⁺,K⁺-ATPase aktivitet i grønlandere fra Grenå i januar og februar 2004. Hver gruppe angiver middelværdien ± SEM (n=10-15).

Effekten af SV overførsel og temperatur på gælle Na⁺,K⁺-ATPase aktiviteten i grønlandere fra Grenå ses på Figur 3.14. Der var en overordnet effekt af salinitet, hvilket medførte en højere aktivitet ved stigende salinitet (P<0,05). Aktiviteten i de to SV grupper, som steg gennem forsøget, var dog først signifikant højere end i FV gruppen ved S4 og S5. Aktiviteten i FV var svagt faldende gennem forsøget. Aktiviteten i 33 ppt var ikke signifikant højere end i 30 ppt på noget tidspunkt (P>0,05).

Figur 3.15 viser effekten af SV overførsel og temperatur på gælle Na^+, K^+ -ATPase aktiviteten i grønlændere fra Grenå 2005. Aktiviteten i FV 10°C faldt igennem forsøget fra en start værdi på $5,4 \mu\text{mol ADP/mg protein/h}$ til $2,8 \mu\text{mol ADP/mg protein/h}$ ved S5. I FV 2°C gruppen var faldet mindre markant og niveauet ved S5 var $3,6 \mu\text{mol ADP/mg protein/h}$. Aktiviteten i SV 10°C gruppen steg til et højere niveau end FV gruppen ved S3 og endte på $6,7 \mu\text{mol ADP/mg protein/h}$ ved S5. Aktiviteten i SV 2°C gruppen fulgte SV 10°C gruppen fra S3 til S5.

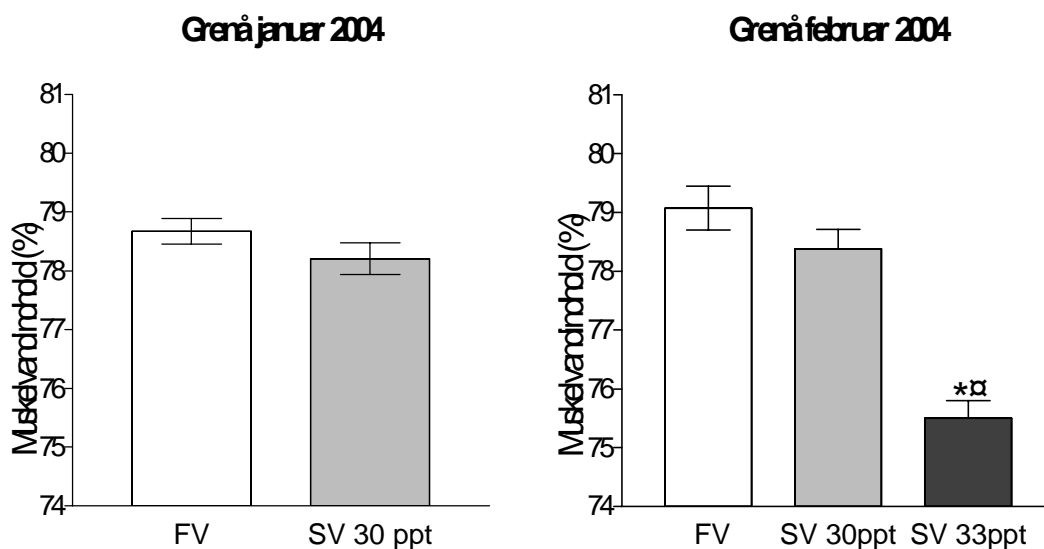


Figur 3.15. Effekt af SV overførsel og temperatur på gælle Na^+, K^+ -ATPase aktivitet i grønlændere fra Grenå og Ribe Å 2005. Hver gruppe angiver middelværdien \pm SEM ($n=8-12$).

Grønlændere fra Ribe Å 2005 havde en gælle Na^+, K^+ -ATPase aktivitet i FV på $3,9 \mu\text{mol ADP/mg protein/h}$ ved S1. Aktiviteten i FV 10°C faldt igennem forsøget til $1,9 \mu\text{mol ADP/mg protein/h}$ ved S5. I FV 2°C gruppen var faldet mindre markant og niveauet ved S5 var $3,4 \mu\text{mol ADP/mg protein/h}$. I SV 10°C gruppen var aktiviteten forhøjet i forhold til det initiale niveau i FV ved S3, S4 og S5. Ved S5 var aktiviteten $6,8 \mu\text{mol ADP/mg protein/h}$. Aktiviteten i SV 2°C var lavere end i 10°C ved S3, men var højere ved S5, hvor aktiviteten var $7,6 \mu\text{mol ADP/mg protein/h}$. Der var en signifikant interaktion mellem temperatur og salinitet fra S3 til S4 ($P < 0,003$), hvilket betød, at saliniteten her virkede forskelligt på Na^+, K^+ -ATPase aktiviteten alt efter temperaturen.

3.3.6 Muskelvandindhold

Muskelvandindholdet (MWC) blev målt ved den sidste sampling, som var 19 dage efter overførsel og 10 døgn efter temperaturen var blevet sænket. I Grenå januar 2004 forsøget (Figur 3.16) der ingen effekt af SV på MWC, som var henholdsvis 78,7 og 78,2 % i FV og 30 ppt SV ($P>0,05$).

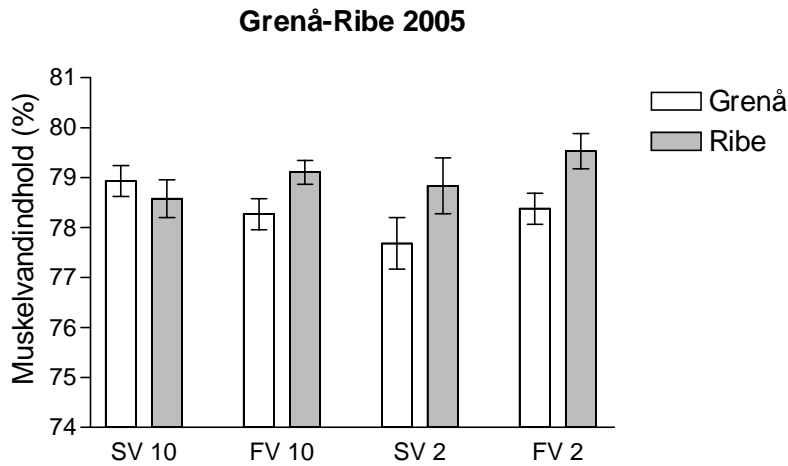


Figur 3.16. Muskelvandindhold i grønlændere fra Grenå januar og februar 2004 ved sampling 5 (S5). Hver gruppe er afbildet ved middelværdien \pm SEM ($n=10-15$). (*) angiver signifikans ($P<0,05$) mellem FV og SV, og (□) mellem SV grupper.

Blandt fisk fra Grenå februar 2004 (Figur 3.16) var der en overordnet effekt af SV. MWC i grønlændere i 33 ppt SV var signifikant lavere end i grønlændere i 30 ppt SV og FV ($P<0,05$). Værdierne var henholdsvis 75,5, 78,4 og 79,1 %.

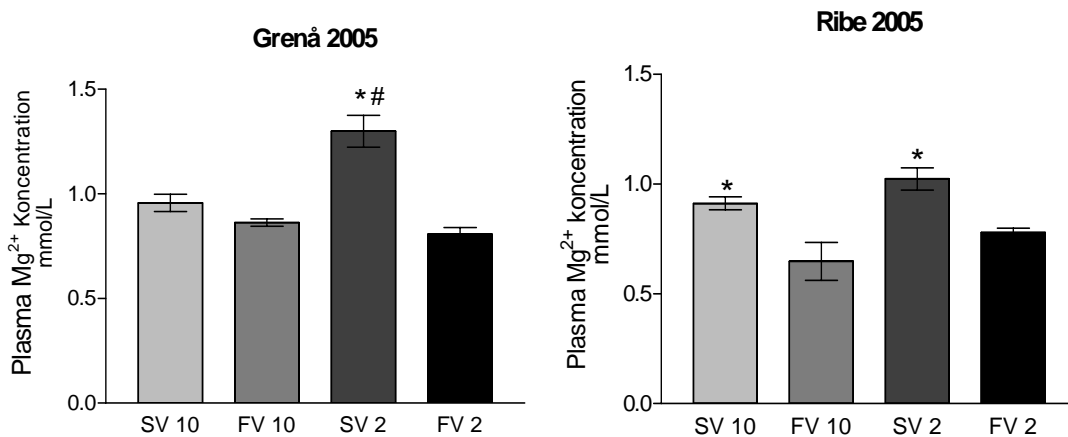
MWC i grønlændere fra Grenå og Ribe 2005 ses på Figur 3.17. For grønlændere fra Grenå var MWC lavest i SV 2 °C (77,7 %), mens det for de øvrige grupper lå over 78,3 %. Der var ingen overordnet effekt af salinitet og temperatur ($P>0,05$).

I Ribe fiskene fandtes det laveste MWC i SV 10 °C gruppen (78,6 %), mens de øvrige grupper havde værdier over 78,8 % (Figur 3.17). Heller ikke her var der nogen salinitet eller temperatureffekt ($P>0,05$).



Figur 3.17. Muskelvandindhold i grønlændere ved sampling 5 (S5). Hver gruppe angiver middelværdien \pm SEM (n=8-12).

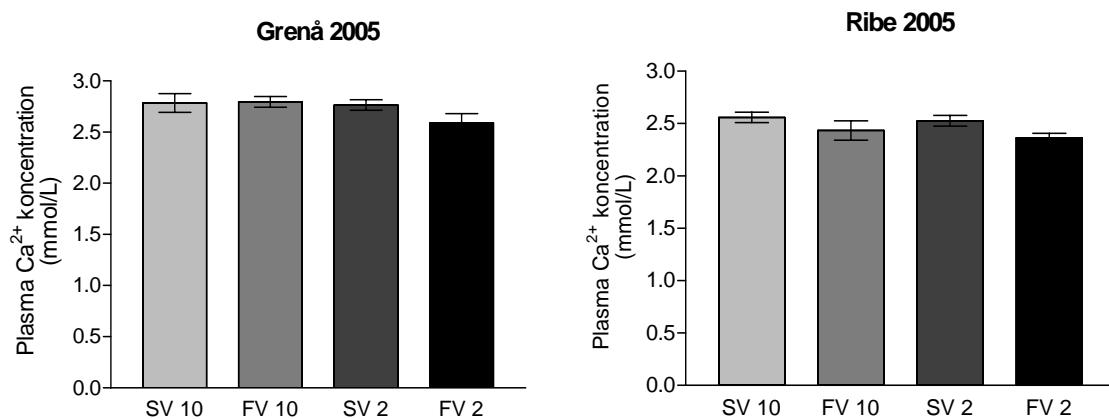
3.3.7 Magnesium og calcium koncentration i plasma



Figur 3.18. Magnesium koncentration i plasma i grønlændere fra Grenå og Ribe Å ved sampling 5. Hver gruppe er angivet ved middelværdien \pm SEM (n=8-12). (*) angiver signifikant forskel ($P<0,05$) mellem FV og SV ved en given temperatur. (#) angiver signifikant forskel af temperatur mellem SV grupper.

Der var en signifikant højere koncentration af magnesium i plasmaet i grønlændere fra Grenå i SV 2 °C end i SV 10 °C ($P<0,05$) (Figur 3.18). For SV 2 °C var koncentrationen 1,3 mmol/L mod 0,96 mmol/L i 10 °C. Begge grupper lå højere end de to FV grupper, men der var ikke nogen signifikant forskel mellem SV 10 °C og FV 10 °C ($P>0,05$).

I grønlændere fra Ribe Å var der signifikant forskel mellem FV og SV ved en given temperatur ($P < 0,05$), men ikke mellem SV 2 °C og SV 10 °C ($P > 0,05$). Værdierne for de grupper var henholdsvis 1,02 og 0,95 mmol/L.



Figur 3.19. Plasma calcium koncentration i grønlændere fra Grenå og Ribe Å ved sampling 5. Hver gruppe er angivet ved middelværdien \pm SEM (n=8-12).

Der var ikke nogen signifikante forskelle i calcium koncentrationen i plasmaet hos grønlændere fra Grenå og Ribe Å ved sampling 5 ($P > 0,05$) (Figur 3.19). Værdierne fra Grenå lå mellem 2,6 og 2,8 mmol/L og i Ribe mellem 2,4 og 2,6 mmol/L.

3.4 Diskussion

Hensigten med denne undersøgelse var at opnå viden om de forhold der styrer migrationen fra saltvand til ferskvand af ikke kønsmodne havørreder; de såkaldte grønlændere. Der blev lavet undersøgelse af saltvandtolerancen med vilde forsøgsfisk i både 2004 og 2005. På baggrund af resultaterne i 2004 blev forsøgsdesignet væsentligt forbedret i 2005; forskellen var, at der i 2005 blev medtaget kontrolgrupper ved 10 °C i både FV og SV gennem hele forsøget. Herved kunne effekten af SV og temperatur hver for sig bedre identificeres ved de statistiske analyser. Resultaterne fra 2004 giver dog en række indikationer angående havørredernes saltvandtolerance ved lave temperaturer, og er derfor medtaget. I undersøgelsen blev der valgt et forsøgsdesign, hvor fiskene som udgangspunkt blev holdt i FV, hvorefter deres evne til tilpasning til SV ved lav temperatur blev undersøgt. Dette forekom, at være det bedste design i og med fiskene blev fanget i åen efter ophold af ukendt varighed i FV. Dette design er selvfølgelig ikke identisk med den situation grønlændere oplever i naturen, hvor de er forud akklimeret til SV, når beslutningen om opvandringen i åen træffes. Det blev vurderet, at dette var den bedste forsøgsstrategi med de givne muligheder med vilde fisk.

3.4.1 Forsøgsfisk

Ved elektrofiskeri blev havørrederne udvalgt ud fra deres udseende og størrelse. Det vil sige sølvblanke og med en størrelse mellem 30-50 cm. Da et af kriterierne for betegnelsen "grønlænder" er, at fisken ikke er kønsmoden, blev gonaderne udtaget og vejede efter sidste sampling. Herved blev det konstateret, at samtlige undersøgte individer var umodne. Gonaderne udgjorde mellem 0,03 og 0,57 % af kropsvægten. Langt de fleste individer var under mindstemålet på 40 cm. I Ribe 2005 forsøget var 60 ud af 73 individer, det vil sige 82 %, under mindstemålet. Kønsfordelingen var ikke signifikant forskellig fra en 1:1 fordeling, men signifikant forskellig fra en 30:70 %-fordeling som er den forventede, ud fra kønsfordelingen i smoltnedtrækket (Rasmussen 1986) og som er observeret i andre danske havørredbestande (Nielsen 1985, Kristiansen 1991, Dieperink 1992). Denne kønsfordeling blandt grønlænderne er tidligere observeret i Ribe Å (Jensen 1988). Årsagen til at hanner tilsyneladende er overrepræsenteret i blandt grønlænderne kendes ikke. Gydemodne havørredhunner er generelt større end hannerne (Le Cren 1984). Teoretisk vil man forvente, at mindre fisk generelt vil have vanskeligere ved at osmoregulere end større fisk, da overflade:volume ratioen falder med størrelsen. Derfor er det teoretisk forventeligt, at det i høj grad er de mindre fisk i bestanden som søger til ferskvand om vinteren. Dette kan være en forklaring på, at man ser relativt flere hanner blandt grønlænderne da hannerne generelt er mindre end hunnerne. Ikke alle undersøgelser viser dog dette mønster: Knud Larsen kønsbestemte 61 grønlændere i fanget i Lindenberg Å i 1947 (Knud Larsen, upublicerede data). Af disse var 47 hunner og 14 hanner. Denne fordeling adskiller ikke fra en forventet 30:70 %-fordeling (G-test, $G = 1,520$, $P = 0,22$), men er signifikant forskellig fra en 50:50 % kønsfordeling (G-test, $G = 18,84$, $P < 0,0001$). Det er altså stadig et åbent spørgsmål om kønsfordelingen observeret blandt grønlændere i Ribe Å og Grenå er enestående, eller om den gælder mere generelt.

3.4.2 Saltvandstest

Januar 2004 forsøget viste, at grønlænderne fra Grenå ikke havde problemer med at hypoosmoregulere i 30 promille saltvand ved 3 °C. Der var 100 % overlevelse, og efter overførsel til SV skete der kun en mindre stigning i plasmaosmolaliteten, der ikke steg yderligere efter temperaturen blev sænket. Det vil sige grønlændernes evne til effektivt at hypoosmoregulere ikke blev påvirket af denne kombination af salinitet og temperatur.

Dette var derimod ikke tilfældet for Ribe januar 2004. Her var der en stor dødelighed allerede få timer efter overførsel til 30 promille saltvand ved 10 °C. Med tanke på at disse grønlændere var hjemmehørende i det højsaline Vadehav var resultatet ikke forventeligt umiddelbart, men målinger af Na^+, K^+ -ATPase aktiviteten viste værdier mellem 1 og 2 $\mu\text{mol ADP/mg protein/h}$, hvilket er værdier der ofte ses i ørreder i akklimeret til FV i vandløb. Derfor har disse grønlændere formentlig opholdt sig i åen igennem længere tid og derfor nedreguleret deres hypoosmoregulatoriske evne. I en tidligere undersøgelse af Dieperink (1988) med grønlændere fra Ribe Å systemet var der en overlevelse på 70 % i 24 promille SV (1 °C) mod en dødelighed på 100 % i 36 promille SV (1 °C). Denne undersøgelse var dog i høj grad begrænset af fiskenes ukendte opholdstid i åen inden fangst, og dødeligheden kunne således være et resultat af, at grønlænderne havde opholdt sig længe i FV, og derfor havde nedreguleret deres hypoosmoregulatoriske kapacitet. På denne baggrund er undersøgelsen af Dieperink (1988) ikke egnet til at vurdere de pågældende fisk saltvandstolerance.

Målingerne af Na^+, K^+ -ATPase aktiviteten i nærværende undersøgelse sikrer mod misfortolkning af overlevelsesdata, idet fisk med lav aktivitet sandsynligvis har dårligere udgangspunkt for at akklimere til SV.

I februar 2004 blev der i forsøget med grønlændere fra Grenå tilføjet en gruppe, der skulle eksponeres for 33 promille saltvand og temperaturen blev sænket til 2 °C. Som i januar forsøget voldte 30 promille saltvand ikke grønlænderne problemer, idet der kun skete en mindre øgning i plasmaosmolaliteten. Derimod oplevede fiskene i 33 promille saltvand en kraftig stigning i plasmaosmolaliteten efter temperaturen blev sænket fra 10 til 2 °C. Stigningen var så kraftig, at det må formodes at have betydelig indflydelse på fiskenes velbefindende.

I Grenå 2005 forsøget skete der, efter overførsel fra FV til SV 10 °C, en stigning i plasmaosmolaliteten som så faldt til et niveau lidt over FV niveauet 12 døgn efter SV overførsel. Dette viser at disse fisk er i stand til aktivt at hypoosmoregulere. Dette er også set i ørred parr der blev overført til SV (25 ppt) (Seidelin et al., 2000). I SV gruppen hvor temperaturen blev sænket til 2 °C observeredes en stigning i plasmaosmolaliteten fra 3 til 10 døgn efter temperatursænkning til et slut niveau på 363 mOsm/kg. Denne osmolalitet er ikke direkte dødelig. Plasma osmolaliteten kan i overlevende salmonider overstige 400 mOsm/kg og derefter nedreguleres (Seidelin et al., 2000). Om grønlænderne på et senere tidspunkt ville være i stand til at udskille de overskydende ioner, er tvivlsomt idet Na^+, K^+ -ATPase aktiviteten 10 døgn efter temperatursænkningen udviste en tendens til at falde. En af mulighederne for at modvirke ophobningen af ioner i plasmaet, er netop en øgning af Na^+, K^+ -ATPase

aktiviteten. I dette tilfælde var den observerede øgning af aktiviteten ikke tilstrækkelig til at nedbringe ion-niveauet i plasma.

I grønlænderne fra Ribe 2005 steg plasma osmolaliteten ligeledes efter overførsel fra FV til SV 10 °C, med en efterfølgende nedregulering af plasma osmolaliteten. Ved sænkning af temperaturen steg plasma osmolaliteten i fiskene i SV igennem forsøget til et slutniveau på 333 mOsm/kg i gennemsnit. I både Grenå og Ribe 2005-forsøgene var der en signifikant interaktion mellem temperatur og salinitet, hvilket betyder, at saliniteten påvirker plasmaosmolaliteten forskelligt alt efter temperaturen. Ved en kombination af lav temperatur og høj salinitet er der en synergetisk effekt på plasma osmolaliteten.

Der findes ingen tilsvarende undersøgelser af grønlænderes eller andre ungfisks saltvandstolerance ved lav temperatur. Der findes derimod nogle få undersøgelser af laksesmolts saltvandstolerance ved lav temperatur. Handeland et al. (2000) viste, at hos laksesmolt var stigningen i plasma kloridion indholdet højest ved 4,6 °C i forhold til 9,1, 14,4 og 18,9 °C ved overførsel til SV (33 ppt). Den påkrævede periode for aktiv regulering af plasma ionindholdet var længst ved den laveste temperatur. Plasma kloridniveauet forblev højere i SV end i FV. Arnesen et al. (1998) viste, at hos laksesmolt, der blev direkte overført til SV (33 ppt) fra 6 °C til henholdsvis 2, 4 og 6 °C, var stigningen i plasma osmolalitet størst ved 2 °C og mindst ved 6 °C. Det højeste niveau for alle tre temperaturer sås efter 50 dage, hvilket er et markant længere tidsrum, end det der normalt ses hos smolt ved akklimering til SV. Efter 72 dage var niveauet faldet, men lå stadig over udgangspunktet. Overførsel af regnbueørreder (*Oncorhynchus mykiss*) fra FV (8 °C) til SV (26 ppt; 8 °C) medførte en initial stigning i plasmaosmolaliteten, der senere faldt til et niveau signifikant højere end i FV, mens overførsel til SV (26 ppt; 1 °C) medførte en stigning til et dødeligt niveau, der resulterede i 100 % mortalitet (Findstad et al., 1988). Disse studier tyder på, at lav temperatur forringer ørreders evne til at akklimere til SV, og forlænger den tid, hvor osmolaliteten stiger, og at direkte overførsel til SV med markant lavere temperatur kan være dødelig. En sådan pludselig temperaturgradient vil formentlig næppe ske i naturen. Spørgsmålet er desuden, hvordan fiskene reagerer på temperatursænkning, hvis de først er akklimeret til saltvand - som jo er tilfældet i naturen. For at undersøge dette, skulle man fange fiskene mens de endnu er i SV. Men i sådan en situation ville det på den anden side være umuligt at vurdere, om fiskene er potentielle grønlændere.

Overførsel til SV medførte generelt en øgning af gælle Na^+, K^+ -ATPase aktiviteten hos grønlænderne i dette studie ved både 10 og 2 °C. En stigning i aktiviteten ses ofte hos laksefisk efter SV overførsel med en stabilisering på et højere niveau som en indikation på udvikling af den hypoosmoregulatoriske evne (Berge et al., 1995).

Aktiviteten af gælle Na^+, K^+ -ATPase er tilsyneladende påvirket af vandtemperaturen. Handeland et al. (2000) observerede ingen stigning i Na^+, K^+ -ATPase aktiviteten hos laksesmolt (*Salmo salar*) ved de to laveste forsøgstemperaturer (4,6 og 9,1 °C) efter overførsel til SV, mens dette var tilfældet ved de to højeste (14,4 og 18,9 °C). Arnesen et al., (1998) påviste en stigning i gælle Na^+, K^+ -ATPase aktiviteten hos laksesmolt, ved alle tre forsøgstemperaturer (2, 4 og 6 °C), med den mindste stigning ved 2 °C og den største ved 6 °C.

Generelt for forsøgene var, at en øgning af gælle Na^+, K^+ -ATPase aktiviteten i grønlænderne i koldt SV ikke var tilstrækkeligt til at undgå en stigning i plasma osmolalitet. Da gælle Na^+, K^+ -ATPase aktiviteten er vigtig i ionregulering og da effekterne af temperatur er ret store på dette protein i forhold til andre (Gibbs, 1995), er det sandsynligt, at temperaturen har påvirket enzymet. Aktiviteten af Na^+, K^+ -ATPase er afhængig af sammensætningen af lipider i plasmamembranen, og denne sammensætning kan være påvirket. ATP skal desuden være til stede i tilstrækkelige mængder for at forsyne Na^+, K^+ -ATPasen og andre ATP-krævende processer (Hochachka, 1986), men da energiindtaget ofte er nedsat i vinterperioden kan ATP syntesen være utilstrækkelig, og på trods af en mindre aktivitet af ionpumperne, kan de transmembrane iongradienter forstyrres.

Den nøjagtige årsag til, at der ikke opnås balance mellem passiv og aktiv transport i grønlænderne kan ikke fastslås, da det vil kræve yderligere undersøgelser af blandt andet lipidsammensætningen i gællerne. På grund af det relativt korte ophold i laboratoriet ved lav temperatur er det mindre sandsynligt, at der skulle være opstået energimangel i grønlænderne og andre faktorer må derfor være gældende.

Et andet forhold omkring gælle Na^+, K^+ -ATPase aktiviteten er, at den i 2005 forsøgene var faldende i FV grupperne med det største fald ved 10 °C, mens den i 2004 holdt et nogenlunde uændret niveau igennem forsøgene. Efter overgang til FV vil ørreder ofte nedsætte aktiviteten af Na, K -pumpen da den spiller en mindre, men dog stadig væsentlig, osmoregulerende rolle. Fisken kan derved spare energi. Det er vist, at kønsmodne havørreder udviste en faldende Na^+, K^+ -ATPase aktivitet efter overførsel fra SV til FV (Steffen Madsen, personlig komm.). I 2005 forsøgene var gælle Na^+, K^+ -ATPase aktiviteten i 2 °C FV højere end i 10 °C. Schwarzbaum et al., (1991) så en stigning i aktiviteten i fjeldørred (*Salvelinus alpinus*) og i skalle (*Rutilus rutilus*) ved akklimering til lave temperaturer. Dette kan være et kompensatorisk respons på temperatursænkningen, idet der kræves større Na^+, K^+ -ATPase mængde til ion-optagelse ved lav temperatur.

Ribe forsøget 2004 viste, at grønlænderne med lav aktivitet (1-2 $\mu\text{mol ADP/mg protein/h}$) ikke var i stand til at klare overførsel til 30 promille saltvand. For at kunne klare en eventuel udvandring til havet må grønlænderne derfor øge Na^+, K^+ -ATPase aktiviteten allerede i FV. Dette er mekanismen lakse- og ørredsmolt bruger inden udtræk til SV. Noget lignende findes i anadrome fjeldørreder (*Salvelinus alpinus*) som migrerer til SV hver sommer og overvintrer i FV (Aas-Hansen et al., 2005). Udtrækket til SV forudgås af en stigning i Na^+, K^+ -ATPase aktiviteten, og en øgning i niveauet af de hormoner der spiller en rolle i tilpasningen til SV. En ofte fremsat hypotese er, at grønlænderne vandrer mellem FV og SV flere gange i løbet af vinteren, men dette er mindre sandsynligt, hvis grønlænderne nedsætter Na^+, K^+ -ATPase aktiviteten til et FV niveau. Adfærdsstudiet (se kapitel 4) viste desuden en koncentreret udvandring af grønlænderne over kort tid i løbet af marts og april måneder. Dette tyder på at grønlænderne gennemgår en ”smoltifikationslignende forberedelsesproces, hvor igennem deres saltvandtolerance øges inden de vandrer tilbage i havet.

Der er ikke nogen signifikant effekt af 30 promille saltvand ved 2 °C og 3 °C på muskeltvindholdet i grønlænderne fra Grenå i 2004-forsøgene. Dette stemmer godt

overens med, at der ikke var nogen effekt på plasmaosmolaliteten. Ved 33 promille og 2 °C var der en signifikant effekt på muskeltvandindholdet, som faldt til 75,5 %. Dette indikerer, ligesom stigningen i plasmaosmolaliteten, at fiskene var i krise ved den sidste sampling. Var fiskene i stand til at hypoosmoregulere ville man sandsynligvis have set en opregulering i muskeltvandindholdet. I 2005-forsøget var der kun et mindre fald i muskeltvandindholdet for Grenå SV 2 °C fiskene, mens plasmaosmolaliteten på samme tid var signifikant forhøjet. Normalt ville en stigning i plasmaosmolalitet medføre et fald i muskeltvandindholdet. Dette kunne antyde, at grønlænderne var ved at forbedre deres hypoosmoregulatoriske formåen, og at dette muligvis havde kunne observeres såfremt forsøget var forløbet længere tid. I Ribe 2005 var der ikke nogen effekt på muskeltvandindholdet.

Gællens funktion er vigtig for osmoregulering i fisk, men andre organer spiller også en rolle. I SV udskilles divalente ioner som magnesium og calcium over nyren, og ved den sidste sampling, 10 døgn efter temperatursenkning og 19 døgn efter SV overførsel, blev koncentrationen af calcium og magnesium i plasmaet undersøgt. Der blev ikke observeret nogen effekt af salinitet og temperatur på koncentrationen af calcium i plasmaet, og fiskene har derfor været i stand til at udskille overskydende calciumioner. Der var derimod en temperatureffekt på koncentrationen af magnesium i grønlænderne fra Grenå i 2 °C SV i forhold til SV 10 °C. I Ribe fiskene var der signifikant højere magnesium koncentration i SV grupperne i forhold til FV grupperne, men ikke mellem de to SV grupper. Dette stemmer overens med den højere plasmaosmolalitet i Grenå fiskene, som var mere påvirket af den lave temperatur. Det er tvivlsomt, om de svagt forhøjede værdier har nogen forstyrrende effekt på organ- og cellefunktioner i fisken. Finstad et al., (1989) fandt værdier på op mod 6 mmol/l i fjeldørreder, men dette er værdier der ikke anses som toksiske i fisk (Zbanyszek & Smith, 1985). Derimod viser de forhøjede magnesiumværdier, at saltvandsnyrefunktionen sandsynligvis kan hæmmes ved lav temperatur.

Der var ikke nogen overordnet sammenhæng mellem hverken størrelse eller køn af grønlænderne og plasmaosmolaliteten i saltvandstesten. I takt med at fisk bliver større falder overflade/volume forholdet, og det kan forventes at større fisk derfor er mindre udsat for osmotisk stress. Andre forhold end overflade/volumen forholdet påvirker dog også fiskens tilstand og de foreliggende resultater antyder ikke nogen størrelsesafhængig tilpasningsevne indenfor den størrelsesfordeling som de undersøgte fisk repræsenterede.

3.5 Konklusion

Et af målene med denne undersøgelse var, at teste hvorvidt hypotesen om at ikke-kønsmodne havørreder har problemer med at hypoosmoregulere i saltvand om vinteren, og om dette kan være drivkraften bag migration til ferskvand.

Der var generelt en høj overlevelse blandt grønlænderne i FV, 30 ppt og 33 ppt ved lave temperaturer. Eneste undtagelse er saltvandsfiskene fra Ribe 2004, men dette skyldes formentlig en lang periode i FV inden fangst. Det er dog vanskeligt at konkludere om temperaturens påvirkning på grønlændernes fysiologi ud fra overlevelsen alene.

Resultaterne viser, at der er en effekt af temperaturen på plasmaosmolaliteten som er forhøjet i 33 promille SV ved 2 °C i grønlænderne fra både Grenå og Ribe Å. Det højeste niveau fandtes i fisk fra Grenå. Stigningen i plasmaosmolalitet er sandsynligvis et resultat af en ubalance mellem den aktive iontransport og den passive iondiffusion, hvilket medfører en ophobning af ioner i blodet.

Der var desuden en påvirkning af nyren i SV da en lav temperatur betød en øgning af mængden af magnesiumioner i plasmaet i grønlændere fra Grenå.

Overførsel fra FV til SV medførte generelt en stigning i gælle Na^+, K^+ -ATPase aktiviteten, hvilket må ses som et forsøg på akklimering til forholdene. Grønlændere i 2 °C SV havde en gælle Na^+, K^+ -ATPase aktivitet på niveau med det der fandtes i SV 10 °C. Stigningerne i plasmaosmolaliteten i 2 °C grupperne overgår dem i 10 °C grupperne, hvilket antyder, at aktiviteten ikke var tilstrækkelig opjusteret til at kompensere for kuldepåvirkningen på enzymets funktion. Manglende opreguleringssevne af enzymmængden kan altså være en forklaring på fiskenes nedsatte evne til at holde ionbalancen ved den lave temperatur.

I 2005 forsøgene faldt gælle Na^+, K^+ -ATPase aktiviteten i FV i gennem forsøget, mens det var konstant i 2004 forsøgene. For både Grenå og Ribe Å gjaldt det, at aktiviteten ved 2 °C forblev højere end i 10 °C FV, i lighed med andre undersøgelser. Dette må ses som et kompensatorisk respons, der skal sikre forbedret ion-optagelse ved den lave temperatur. At kompensationen er tilstrækkelig indikeres af stabile plasmaosmolaliteter i FV 2 °C grupperne. Hvis ikke kompensationen var tilstrækkelig ville man kunne forvente en faldende plasmaosmolalitet ved den lave temperatur. Med andre ord kan fiskene bedre opretholde osmoregulatorisk balance i FV når temperaturen er lav.

Den kombinerede effekt af lav temperatur og høj salinitet havde den største negative effekt på grønlænderes evne til at hypoosmoregulere. Det osmotiske stressniveau der blev målt i grønlænderne ved de givne forsøgsomstændigheder forekommer, at være moderat i fisk fra Ribe Å men meget alvorligt i fisk fra Grenå. Fiskene søger formentlig at undvige dette ved opvandring til et FV refugium. Forskellen i følsomhed hos fisk fra Grenå og Ribe Å kan være genetisk betinget og udtryk for lokal tilpasning til de forskellige saltholdigheder i de kystnære områder. Selv mindre grad af osmotiskstress kan dog forventes at have bivirkninger i form af nedsat organfunktion, sygdomsresistens og reduceret vækst og øget risiko for prædation. Derfor sandsynliggør undersøgelsen, at drivkraften bag grønlænderes opvandring til åen er det

osmoregulatoriske stress, der kan opstå hos individuelle fisk når saltvandstemperaturen når en vis kritisk nedre grænse og saliniteten et vist niveau.

4 Feltundersøgelse - telemetri-, carlinmærkning- og maveundersøgelse

4.1 Indledning

Feltundersøgelsen består af tre dele, der hver især havde til formål at belyse forskellige dele af grønlænderørreds økologi. Dette sammenholdt med resultaterne fra den fysiologiske undersøgelse gør det muligt at give nogle mere generelle betragtninger omkring årsagerne og mekanismerne bag grønlænderørreders vandring til ferskvand om vinteren.

Mange lystfiskere har oplevet et grønlænderfiskeri i åerne især i det tidlige forår. Der har været fremsat forskellige teorier om årsagen til at grønlændere trækker op i åerne om vinteren, og deres adfærdsmønster i denne forbindelse. Telemetriundersøgelsen kan give et præcist billede af grønlændernes adfærd når de trækker tilbage til havet om foråret og også give svar på, om fiskene jævnlige bevæger sig frem og tilbage mellem å og hav eller ej. Carlinmærkningundersøgelsen skulle belyse om grønlænderne der optræder i de enkelte vandløb også gyder i det samme vandløb. Fødeundersøgelsen kan være med til at belyse om fødesøgning er den direkte årsag til at grønlænderne søger til ferskvand om vinteren eller ej. I de fleste tilfælde er således at maveindholdet hos fisk, både mht. artssammensætning og mængde, afspejler hvad der findes i fiskens miljø. En undtagelse er gydeperioden, hvor mange arter kun tager en begrænset mængde, eller ingen, føde til sig. Datamaterialet fra nærværende fødeundersøgelse er forholdsvis beskedent, og derfor er diskussionen af emnet i høj grad baseret på resultater fra andre undersøgelser.

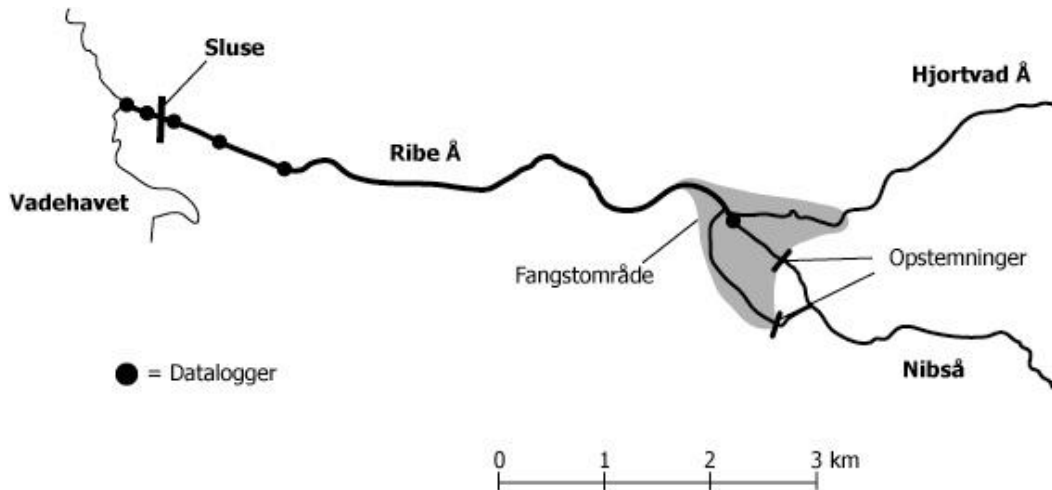
4.2 Materialer og metode

4.2.1 Carlinmærkning

I januar og februar 2003 blev der elfisket og Carlin-mærket 322 grønlændere i Ribe Å (gennemsnitslængde: 34,8 cm, range: 28 – 53 cm, SE: 0,22 cm). Desuden blev der taget skælprøver til aldersbestemmelse og vævsprøver til populationsgenetiske analyser for at finde ud af hvilket vandløb som ørrederne stammer fra. Kolding Å blev i første omgang udvalgt som sammenligningseksempel på et østjysk vandløb. Her fangede vi kun 24 grønlændere i 2002, hvilket er for ringe et datamateriale til at gennemføre en tilfredsstillende undersøgelse. I 2004 flyttede vi derfor undersøgelsen til Grenå, hvor tidligere undersøgelser af Knud Larsen tyder på, at der sker en større opgang af grønlændere.

4.2.2 Akustiktelemetri

I januar og februar 2004 blev 28 grønlændere mærket med små elektroniske sendere (Tabel 4.1). Disse sendere gør det muligt, at bestemme hvornår fiskene forlader åen og vandrer i havet og deres adfærd kan bl.a. sættes i forhold til temperatur og saltholdighed i området. Fiskene blev fanget ved elektrofiskeri (3-faset 6500 W) i den nedre del af Ribe Å nedstrøms Ribe By (Figur 4.1).



Figur 4.1. Kort over den nederste del af Ribe Å systemet. Fangstområdet for forsøgsfiskene og placering af dataloggerne er angivet.

4.2.3 Udstyr

Senderne var kodede transmittere af typen VEMCO V8SC-2L R256 (Figur 4.2). Senderne vejer 4,7 gram og havde en fabriksgaranteret levetid på minimum 240 dage.



Figur 4.2. Akustik mærke (Foto: Michael Deacon).

Hver sender sendte et specifikt kodet signal mellem hver 20. - 60. s. Hver mærket fisk var således individuelt genkendelig på sit signal. Frekvenser var 69 KHz. Sendernes rækkevidde i vand er op til 500 m afhængig bl.a. af vanddybden senderen befinder sig på, turbulens og halokliner. Modtager udstyret bestod af 5 dataloggere (model VR2) (Figur 4.3) placeret i Ribe Vester Å (Figur 4.1).



Figur 4.3. Akustik datalogger (Foto: Michael Deacon).

4.2.4 Mærkning- og udsætningsprocedure

Senderne blev alle indopereret i bughulen (Figur 4.4). Før implanteringen af radiosenderne blev fiskene bedøvet. Til bedøvelsen blev anvendt 2-phenoxyethanol i en opløsning på 0,2 promille. Fiskene forblev i opløsningen indtil de roligt lagde sig om på siden. Operationen foregår ved at en fisk bedøves, tages op og placeres med bugen opad i et dertil fremstillet mærkerør foret med våd køkkenrulle. Bughulen blev åbnet med et lille snit (10-14mm), hvorefter senderen forsigtigt blev lagt ind. Operationsåret blev lukket med ét til to sting og hvorefter fisken var klar til opvågning og udsætning.

Alle fisk blev udsat umiddelbart efter, at de var vågnet op og udviste normal adfærd.



Figur 4.4. Bedøvet grønlanderørred får indopereret et akustiskmærke (Foto: Michael Deacon).

4.2.5 Maveundersøgelser

I foråret 2005 blev maveindholdet af alt 28 grønlandere undersøgt (Tabel 3). Umiddelbart efter at de var blevet fanget i åen ved elektrofiskeri blev de slået ihjel og maveindholdet udtaget og nedfrosset til senere analyse. I laboratoriet blev maveindholdet klassificeret til lavest mulig niveau (hhv. familie, slægt og art).

Tabel 4.1. Oversigt over de 28 akustikmærkede grønlændere.

Fisk (kode)	Mærknings- og udsætningsdato	Længde (cm)	Skæbne
43	18.02.04	42.5	Forlod åen 17/5/04, 10.23. Ikke hørt siden.
44	18.02.04	40	Sidst reg. mellem Kanalhuset og slusen 8/4/04, men har tidligere været i åmundingen 15/3/04, 13.21, og 1/4/04. Kan være blev fanget af lystfisker? Har forladt åen d. 31/1/05. Også reg. mellem Kanalhuset og Slusen tidligere samme dag. Troede tidligere at den var væk! Sidst reg. umiddelbart udenfor slusen 16/3/2005, 14.06.
45	18.02.04	49	Forlod åen 10/4/04, 10.44. Ikke reg. siden.
46	10.02.04	38.5	Sidst og kun registreret v. Ringvejsbroen 13/2/04.
47	10.02.04	32	Forlod åen 15/3/04, 12.20. Tilbage i åmundingen 14/7/04, 15.50. Forlod åmundingen igen 15/7/04, 00.01. Tilbage igen 6/8/04, 01.32. Sidst reg. ved Ringvejsbroen 6/8/04, 14.11.
48	10.02.04	37	Forlod åen 16/4/04, 14.27. Ikke reg. siden.
49	10.02.04	32	Forlod åen 21/3/04, 20.35. Ikke reg. siden.
50	10.02.04	29	Sidst og kun registreret v. Ringvejsbroen 9/3/04, 20.45.
51	10.02.04	48	Forlod åen 16/3/04, 03.52. Ikke reg. siden.
52	10.02.04	33.5	Forlod åen 15/3/04, 13.09. Ikke reg. siden.
53	10.02.04	33	Forlod åen 21/3/04, 15.56. Ikke reg. siden.
54	10.02.04	43	Forlod åen 12/4/04, 02.04. Ikke reg. siden.
55	10.02.04	52	Sidst og kun registreret v. Ringvejsbroen 17/3/04, 10.55.
56	10.02.04	62.5	Forlod åen 20/3/04, 13.57. Ikke reg. siden.
57	10.02.04	64	Sidst og kun registreret v. Ringvejsbroen 24/3/04, 19.18.
58	10.02.04	37	Forlod åen 21/4/04, 18.43. Ikke reg. siden.
59	10.02.04	33.5	Forlod åen 16/3/04, 03.35. Ikke reg. siden.
60	10.02.04	36.5	Forlod åen 16/3/04, 04.07. Ikke reg. siden.
61	10.02.04	37	Forlod åen 18/3/04, 22.55. Ikke reg. siden.
62	10.02.04	33	Forlod åen 5/4/04, 07.08. Ikke reg. siden.
63	10.02.04	33.5	Sidst og kun registreret v. Ringvejsbroen 5/3/04, 15.07.
64	10.02.04	32	Forlod åen 15/4/04, 17.02. Ikke reg. siden.
65	10.02.04	42	Forlod åen 17/4/04, 01.27. Ikke reg. siden.
66	10.02.04	38.5	Forlod åen 19/3/04, 02.54. Ikke reg. siden.
67	10.02.04	32	I perioden 10/02/2004 – 21/03/2004, 19.26, bevæger den sig rundt i området mellem slusen og åmundingen. Væk mellem 21/03/2004 og 18/04/2004, En enkelt reg. 18/4/04, 03.25. Tilbage 29/6/04. Forlod åen igen 29/6/04. Ikke reg. siden.
68	10.02.04	31	Sidst registreret v. kanalhuset 9/4/2004, 10.18.
69	10.02.04	49	Forlod åen 17/3/04, 03.58. Tilbage i åen 10/05/2004, 10:57. Forladt åen igen 17/05/2004. Tilbage i åmundingen 25/7/04 hvor den sidst er reg. 14.55. Ikke reg. siden.
70	10.02.04	55.5	

4.3 Resultater

4.3.1 Carlinmærkning

Af de 322 carlinmærkede fisk i Ribe Å er 24 blev rapporteret til DFU som genfangede (Tabel 4.2). Heraf blev 16 genfanget i Ribe Å, to i Kongeå, to i Sneum Å, en i Varde Å og tre i havet.

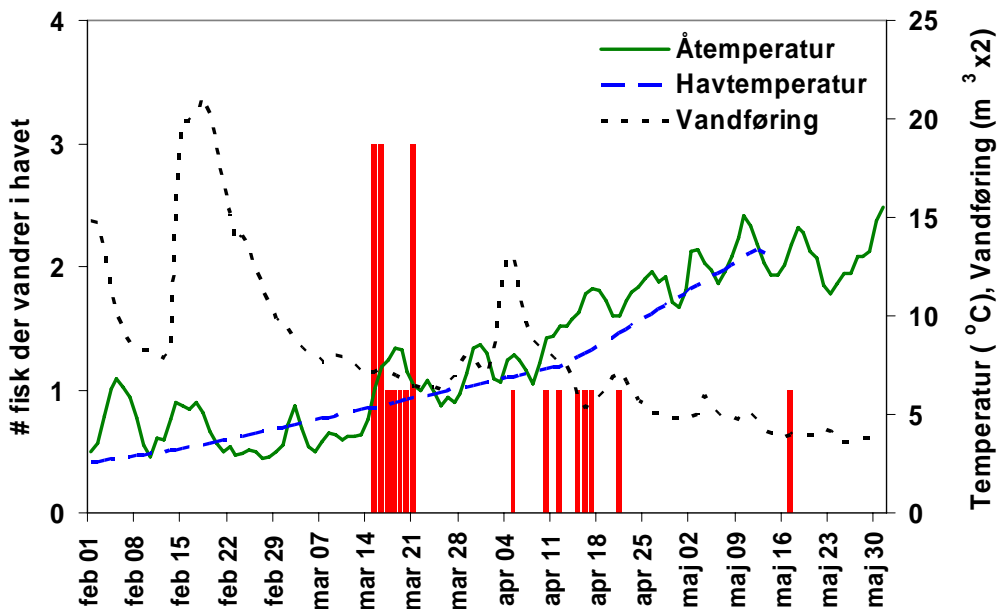
Tabel 4.2. Oversigt over 24 indrapporterede grønlændere fra Ribe Å som blev calinmærket i vinteren 2002/2003.

Nr.	Dato mrk.	Dato genf.	Lgd. v mrk. (cm)	Lgd. v genf. (cm)	Genf. lokalitet og bemærkninger.
201713	05.02.03	01.03.03	42,5	-	Ribe Å
201566	17.12.02	19.07.03	32	44	Ribe Å, Gels Å ns dambrug
201539	17.12.02	14.07.03	32	47	Ålbæk Bugt v Hulsig
201674	18.12.02	11.07.03	37	46	Ribe Å Snepsenge
201732	05.02.03	10.09.03	34,5	44	Ribe Å, uf slusen, blank han, løse skæl
201531	02.12.02	19.09.03	31	40	Ribe Å, Hjortvad Å, genudsat m mærke
201735	5.02.03	12.10.03	30	43	Varde Å nf Karlsgårde Sø, hun m rogn
201815	13.02.03	29.10.03	34,5	53	Ribe Vester Å, grønlænder
201658	18.12.02	16.10.03	33	46	Kongeå, 500 m ø f Vilslev, udleget
201786	13.02.03	23.10.03	37	54	Ribe Å, grønlænder, genudsat m. mærke
201786	13.02.03	27.10.03	37	54	Ribe Å uf slusen, grønlænder, genudsat m mærke
201744	05.02.03	23.10.03	33,5	44	Ribe Å, grønlænder, genudsat m mærke
201836	13.02.03	23.11.03	40	54	Ribe Å, genudsat m mærke
201617	18.12.02	02.12.03	28	49	Hjortvad Å, genudsat m mærke,
201623	18.12.02	01.11.03	46	47	Sneum Å elfisket og afsrøget. Genudsat u. mærke 03.01.2004
201531	17.12.02	22.09.03	31		Hjortvad Å
201600	18.12.02	15.03.04	32	ca. 50	Ribe Å, Stampestrømmen, udleget, genudsat
201617	18.12.02	01.03.04	28	49	Kongeå
201612	18.12.02	-	33	49	Pilket v Hanstholm, indsendt 10.3.2004
201524	17.12.02	05.02.04	31	46	Ribe Vester Å
201800	13.02.03	01.03.04	34	46	Ribe Vester Å
201835	13.02.03	01.03.04	33,5	49	Ribe Vester Å, grønlænder
201778	13.02.03	16.07.04	33,5	52	Vadehavet v Højer
201545	17.12.02	08.08.05	35	54	Sneum Å, elfiskeri. Genudsat m mærke Sneum å, afstrøget

4.3.2 Akustikmærkning

Det generelle mønster for de 21 af de 28 mærkede fisk, der med sikkerhed forlod åen, var, at hovedparten forlod åen i perioden 15. marts – 21. april 2004 (Figur 4.5). Fisk nr. 43 forlod først åen 17. maj 2004 og nr. 45 først det efterfølgende år 16. marts 2005. Nr. 45 er udeladt af analyserne. De resterende syv mærkede fisk (nr. 44, 47, 51, 56, 58, 64, og 69) er der ingen sikker viden om. Starten på udvandringen var sammenfaldende med at vandtemperaturen i åen (og havet) steg til over ca. 6 °C. Vandføringen i åen havde tilsyneladende ingen effekt på udvandningsmønsteret.

Udvandring i relation til vandtemperaturer og vandføring

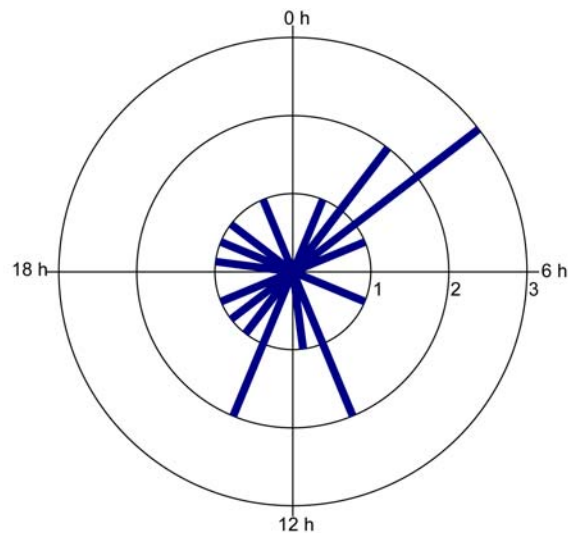


Figur 4.5. Udtræksdatoer for de 20 akustikmærkede grønlændere der forlod Ribe Å i 2004. Hav- og Å-temperatur samt vandføringen er vist.

Sytten af de 20 fisk der trak i havet i foråret 2004 vendte ikke tilbage til åen, indenfor senderens levetid der er opgivet til at være minimum 240 dage (Tabel 1). De resterende tre (48, 68 og 70) vendte tilbage til åen igen i løbet af det sene forår og sommeren. Nr. 48 blev sidst registreret ved Ringvejsbroen. Nr. 68 forsvandt ud af åen igen samme dag som den kom ind og nr. 70 opholdt sig syv dage i åen inden den forsvandt ud i havet igen. Ingen af de to fisk blev siden registreret.

Der var ingen statistisk sammenhæng mellem udtræksdato (15. marts opgjort som dag 1., 16. marts som dag 2., og så fremdeles) og størrelsen af fiskene (lineærregression, $P=0,81$).

Udtrækstidspunktet for fiskene var jævnt fordelt over døgnet (Figur 4.5) (Rayleigh's test for cirkulær uniformitet, $P=0,99$).



Figur 4.5. Udtrækstidspunktet for de 20 akustikmærkede grønlændere der forlod Ribe Å i perioden 15. marts – 21. april 2004. Tallene under x-aksen (1, 2 og 3) angiver antallet af fisk der trækker ud på et givet tidspunkt. Udtrækstidspunktet var jævnt fordelt over døgnet (Rayleigh's test for cirkulær uniformitet, $P=0,99$).

4.3.3 Maveindhold

Af de 28 analyserede maver var 17 tomme, mens der kun var lidt indhold i de øvrige maver (14 - 663 mg) (Tabel 4.3). Alle byttedyr var ferskvandslevende invertebrater, og der blev ikke fundet saltvandsarter i maverne.

Tabel 4.3. Maveindhold i 28 grønlændermaver.

Fisk #	Dato	Forklg (cm)	Vægt (g)	Køn	Maveindhold (mg)	Maveindhold, Antal
1	1.03.2005	50,3	1310	0	0	Tom
2	1.03.2005	35,5	365	1	132	Trichoptera spp. (l m. hus), 4
3	1.03.2005	36,2	549	0	25	Asellus aquaticus, 1
4	1.03.2005	32,5	362	0	0	Tom
5	1.03.2005	34,8	456	0	0	Tom
6	1.03.2005	31,5	349	0	444	Asellus aquaticus, 10 Dytiscidae sp. (adult), 1 Ephemeroptera sp. (nymfe), 1
7	1.03.2005	45,1	939	1	110	Asellus aquaticus, 4
8	1.03.2005	37,6	493	1	0	Tom
9	1.03.2005	31,6	317	1	0	Tom
10	1.03.2005	35,2	448	1	31	Asellus aquaticus, 1
11	1.03.2005	34,4	417	0	0	Tom
12	1.03.2005	34,7	438	1	0	Tom
13	1.03.2005	31,1	354	1	41	Ephemeroptera sp. (nymfe), 1
14	1.03.2005	34,3	408	0	0	Tom
15	17.3.2005	48,3	1257	0	0	Tom
16	17.3.2005	35,3	424	1	34	Trichoptera sp. (m. hus), 1
17	17.3.2005	33	347	1	0	Tom
18	17.3.2005	34,2	446	1	0	Tom
19	17.3.2005	35,2	400	0	153	Asellus aquaticus, 1 Gammarus pulex, 1 Lille sten, 1
20	29.3.2005	30,6	302	0	0	Tom
21	29.3.2005	37	539	0	0	Tom
22	29.3.2005	34	368	0	154	Trichoptera sp. (l m. hus), 2 Gammarus pulex, 1
23	29.3.2005	29,9	286	1	663	Asellus aquaticus, 6 Gammarus pulex, 2 Chironomidae sp., 1
24	29.3.2005	37,2	641	1	0	Tom
25	29.3.2005	37,1	509	0	0	Tom
26	29.3.2005	34	387	0	0	Tom
27	29.3.2005	32,8	332	1	0	Tom
28	29.3.2005	29,8	282	1	14	Asellus aquaticus, 1

4.4 Diskussion

4.4.1 Adfærd kontra akustikmærkning

Implantering af sendere i fisk, har været brugt i en årrække i udlandet og herhjemme, som regel med gode resultater. Der er lavet undersøgelser, hvor man over længere perioder har fulgt implanterede fisk og registreret evt. virkninger af operationen (Lucas 1989, Moore et al 1990, Koed & Thorstad 2000). Fælles for resultaterne er en god overlevelse (ofte 100 %) og meget få eller ingen langtidseffekter mht. overlevelse, adfærd og vækst (McCleave & Stred 1975, Mellas & Haynes 1985). Det anbefales generelt, at senderen ikke udgør mere end 2 % af fiskens vægt (Winter 1983). Flere undersøgelser af radiomærkning af laksefisk viser dog, at man kan gå betydeligt højere op i vægt (6 - 12 %) uden at der forekommer nogle betydelige påvirkninger af de mærkede fisk (Brown et al. 1999). Herhjemme har metoden været anvendt på ørred til at undersøge smoltdødeligheder i vandløb og søer (f.eks. Carl og Larsen 1994, Baktoft 2003, Rasmussen & Koed 2004) og adfærd af havørred i fjorde og vandløb (f.eks. Koed et al. 1997, Aarestrup et al. 2003).

I nærværende undersøgelse udgjorde senderne i alle tilfælde mindre end 2 % af fiskenes vægt, og det antages derfor, at senderne ikke har påvirket fiskenes adfærd nævneværdigt.

4.4.2 Udvandring fra Ribe Å

Udvandringen af de akustikmærkede fisk fra Ribe Å skete i en forholdsvis afgrænset tidsperiode 15. marts – 21. april 2004, indenfor hvilken 19 ud af 20 fisk udvandrede. Starten på udvandringen var sammenfaldende med at vandtemperaturen i åen (og havet) steg til over ca. 6 °C. Resultaterne indikerer, at temperaturen har betydning for hvornår udvandringen sker og at temperaturen ”trigger” udvandringen. Dette udvandringsmønster ligner udtrækkende smolts. Anadrome juvenile salmonider vandrer fra ferskvand til saltvand. I dette stadium kaldes de smolt. Inden de forlader ferskvand hvor de er udklækket og opvokset gennemgår de en række fysiologiske ændringer som forbereder dem til opholdet i saltvand, dette kaldes for smoltifikation (Hoar, 1988; McCormick et al. 1988). Smoltifikationsprocessen stimuleres af øget dagslængde om foråret. Na^+, K^+ -ATPase aktiviteten i gællerne øges bl.a. mens fiskene stadig opholder sig i ferskvand. Vandtemperatur og vandføring er vigtige faktorer for hvornår vandringen mod havet begynder i denne periode (Hoar, 1988). I 2004 fandt vi Ribe fisk med lav gælle Na^+, K^+ -ATPase aktivitet, hvilket indikerer at de havde opholdt sig længere tid i ferskvand. Formentlig skulle Na^+, K^+ -ATPase aktiviteten forøges inden de atter var klar til at vandre i havet. Derfor klarede disse fisk saltvandsoverførslen i laboratoriet dårligt.

Resultaterne fra de fysiologiske undersøgelser understøtter endvidere at temperaturen er en vigtig faktor for grønlændernes udvandring til saltvand: Fiskene der blev holdt ved 2 °C havde problemer med at osmoregulere i 33 ppt saltvand. Dette gjaldt især Grenå fiskene, mens Ribe Å fiskene klarede sig bedre. Modsat havde fiskene ved 10 °C ingen problemer med at klare et længere tids ophold i saltvand. Et lignende mønster er set hos

adulte anadrome fjeldørred (*Salvelinus alpinus*), der vintermigrerer til ferskvand. Her er initieringen af vandringen tilbage til havet også temperaturinduceret. Aas-Hansen et al. (2005) observerede at den skete ved ca. 7 °C. Forudgående vandringen tilbage til havet om foråret sker der en re-smotifikation i fiskene (bl.a. kraftig forøgelse af gill Na^+ , K^+ -ATPase aktiviteten) (Aas-Hansen et al. 2005).

Sytten af de 20 fisk der trak i havet i foråret 2004 vendte ikke tilbage til åen, indenfor senderens levetid (minimum 240 dage). De resterende tre vendte tilbage til åen i løbet af det sene forår og sommeren. En af disse blev sidst registreret ved Ringvejsbroen og kan måske være blevet fanget af en lystfisker. Nr. 68 forsvandt ud af åen igen samme dag som den kom ind og nr. 70 opholdt sig syv dage i åen inden den forsvandt tilbage i havet. Ingen af de to fisk blev siden registreret. Den mest udbredte adfærd var altså, at fiskene blev i havet når de først var trukket derud i løbet af foråret. De få fisk der søgte op i åen i løbet af sommeren forsvandt ret hurtigt tilbage i havet. I relation til den fysiologiske omstilling mht. osmoregulering, der er nødvendig for fisken for at kunne klare et længerevarende ophold i ferskvand når den bevæger sig fra saltvand til ferskvand, var dette resultat forventeligt. Omstillingen er hormonelt styret og er derfor tidskrævende. Derfor er det forventeligt at havørred vil tage ophold over længere tid i enten fersk- eller saltvand, og ikke foretage hyppige vandringer frem og tilbage mellem hav og å.

De syv mærkede fisk der ingen sikker viden er om, kan være døde af den ene eller anden grund, senderne kan have været defekte, eller de kan være svømmet af åen uden at være blevet registreret af dataloggerne. Denne sidste mulighed er ikke sandsynlig, da fiskene i så fald skulle have passeret flere dataloggere (3 - 4) uden at være blevet registreret. En anden mulighed er at fiskene blev i åen for at deltage i gydningen det følgende efterår, og altså ikke var "ægte" grønlændere med blot tidlige opgængere. Hvis de senere er trukket ud af åen kan dette være sket efter at sendere er løbet ud, så de ikke er blevet registreret af dataloggerne. Fisk nr. 45 udvandrede først fra Ribe Å i foråret 2005. Senderens levetid var altså væsentlig længere end den af fabrikanten lovede på minimum 240 dage. En oplagt mulighed er, at denne fisk ikke var en "ægte" grønlænder men en tidlig opgænger der var trukket op i åen for at gyde det følgende efterår.

4.4.3 Maveundersøgelse

I denne undersøgelse var maveindholdet i de undersøgte fisk meget begrænset. Selvom undersøgelsen forløb over en kort periode og antallet af undersøgte fisk var relativt lille indikerer det, at fødeindtaget hos de undersøgte grønlændere under ferskvandsopholdet er lavt. At alle byttedyr fundet i maverne var ferskvandslevende invertebrater, indikerer at fiskene havde opholdt sig et stykke tid i ferskvand inden de blev fanget.

En tidligere undersøgelse af maveindholdet hos grønlændere i Ribe Å (Jensen 1988) viste, at de 71 undersøgte fisk havde et meget varierende maveindhold: 65 % af fiskene havde intet eller kun meget lille maveindhold, mens maverne hos 22 % af fiskene var mellem halv- og helfyldte (der er ikke angivet vægt af maveindholdet eller nogen definition på hvordan mavefyldningsgraden er opgjort i Jensen 1988).

Fjeldørred vandrer til ferskvand om vinteren ligesom grønlændere. Fødetilgængeligheden i ferskvand er lavt i forhold til i havet, men til gengæld skal fiskene sandsynligvis ikke bruge så meget energi på at osmoregulere som i saltvand (Aas-Hansen et al. 2005), hvilket kan muligvis udligne ulempen ved et lavt fødeudbud. Er forholdene i havet om vinteren letale for fiskene har de selvfølgelig ikke andet alternativ end at trække op i ferskvand.

For havørreder der bliver i havet om vinteren (15. november – 15. marts) er der ingen eller kun en meget lille vækst (Glüsing og Rasmussen 1996). Dette afspejler ikke nødvendigvis fødeindtaget, da relative høje maveindhold hos havørreder er påvist i denne periode (Manniche Ebert, 2004). Lav vandtemperatur om vinteren betyder, at fordøjelsesraten er meget langsom, hvilket alt andet lige resulterer i, at ørrederne ikke kan tage så megen føde til sig som ved højere temperatur.

Det er ikke overraskende, at grønlændere tager føde til sig, når de opholder sig i ferskvand. Fiskene vil altid forsøge at maksimere deres fitness. At æde og vokse er en del af denne strategi. Fødevandring er næppe den primære årsag til, at grønlændere vandrer til ferskvand om vinteren, da fødeudbudet generelt er lavere i ferskvand end i havet. Fødeindtaget under ferskvandsopholdet kan altså betragtes som en sekundær omstændighed, i forhold til at den primære faktor, som er at fiskene forsøger at undgå kombinationen af høj saltholdighed og lav temperatur.

4.4.4 Vandringer til andre vandsystemer

Carlinmærkningsforsøget viste, at grønlændere mærket i Ribe Å i høj grad genfanges i Ribe Å. Der skete dog også genfangster i andre vandsystemer. Således vandrede én og to mærkede fisk op i hhv. Kongeå og Sneum Å for at gyde. Resultaterne indikerer, at fiskene ikke nødvendigvis vandrer op i deres ”føde” vandløb for at overvinde som grønlænder. Omvendt kan fiskene selvfølgelig have strejft til andre vandløb for at gyde. Der blev taget vævsprøver af alle mærkede fisk til en populationsgenetisk undersøgelse, der skulle afklare hvor den enkelte fisk stammede fra. På baggrund af analyser i denne forbindelse har det efterfølgende vist sig, at der er tale om mindre genetiske forskelle mellem havørredstammerne fra de sydvestjyske vandløb end hvad man ellers typisk finder i Danmark. Det skyldes formentlig, at der sker en stor opblanding imellem bestandene. I dette tilfælde vil det kræve meget omfattende genetiske analyser for at kunne afgøre, fra hvilken bestand enkeltindivider af ørreder stammer fra (M. M. Hansen, personlig kommunikation).

5 Sammenfatning

Vinteropgang af umodne havørreder, såkaldte ”grønlændere”, til ferskvand er et udbredt fænomen i danske vandløb. Denne opgang adskiller sig fra gydeopgangen, hvor alle de deltagende fisk er kønsmodne og fiskene er kendetegnet ved fortrinsvis at være unge fisk, men alderen kan variere. Det har hidtil været uvist, hvorfor ikke kønsmodne havørreder vandrer op i ferskvand om vinteren, men den almindelige teori har været, at det skyldes, at fiskene har utilstrækkelig saltvandstolerance ved lav havtemperatur. Denne teori er opstået da ”grønlændere” tilsyneladende optræder hyppigere i vestjyske end i østjyske vandløb samt hyppigere i hårde end milde vintre. Den højere saltholdighed i f.eks. Nordsøen kombineret med lav vandtemperatur skulle således i højere grad tvinge fiskene væk fra det saltholdige havvand og op i ferskvand. Ingen af disse forhold er dog blevet endeligt fastslået.

Undersøgelsens formål var i korthed at afklare følgende forhold:

- Er grønlandernes ferskvandsmigration om vinteren er flugt fra de lave vintertemperaturer i havet, der skyldes utilstrækkelig saltvandstolerance ved lave havtemperaturer?
- Hvordan er grønlandernes adfærd om foråret når de bevæger sig fra åen tilbage til havet?
- Gyder grønlænderne der optræder i et vandløb senere i det samme vandløb?
- I hvilket omfang tager grønlænderne føde til sig under ferskvandsopholdet?

Undersøgelsen bestod overordnet af to dele:

- Laboratorieundersøgelse – overlevelse og forskellige fysiologiske parametre blev undersøgt i relation til vandtemperatur og salinitet. Undersøgte parametre: Na^+ , K^+ -ATPase aktivitet, plasmaosmolalitet, muskelvandindhold og magnesium og calcium koncentration i plasma.
- Feltundersøgelse - vandring, adfærd og fødeoptag hos grønlænderne blev undersøgt.

Den fysiologiske undersøgelse viste at der var generelt en høj overlevelse blandt ”grønlænderne” i ferskvand, 30 ppt og 33 ppt ved lave temperaturer. Eneste undtagelse var saltvandsfiskene fra Ribe 2004, men dette skyldes formentlig en lang periode i ferskvand inden fangst. Det er dog vanskeligt at konkludere om temperaturens påvirkning på grønlandernes fysiologi ud fra overlevelsen alene.

Temperaturen påvirkede plasmaosmolaliteten som var forhøjet i 33 promille saltvand ved 2 °C i grønlænderne fra både Grenå og Ribe Å. Det højeste niveau blev målt i fisk fra Grenå. Stigningen i plasmaosmolalitet er formentlig et resultat af en ubalance mellem den aktive iontransport og den passive iondiffusion, hvilket medfører en ophobning af ioner i blodet. Desuden var der en påvirkning af nyren da en lav temperatur betød en øgning af mængden af magnesiumioner i plasmaet i grønlænderne fra Grenå. Overførsel fra ferskvand til saltvand medførte generelt en stigning i gælle Na^+, K^+ -ATPase aktiviteten, hvilket er et normalt respons på overførsel til saltvand og må ses som et forsøg på akklimering til forholdene. "Grønlænderne" i 2 °C saltvand havde en gælle Na^+, K^+ -ATPase aktivitet på niveau med det der fandtes i saltvand 10 °C. Stigningerne i plasmaosmolaliteten i 2 °C grupperne overgår dem i 10 °C grupperne, hvilket antyder, at aktiviteten ikke var tilstrækkelig opjusteret til at kompensere for kuldepåvirkningen på enzymets funktion. Manglende opreguleringssevne af enzymmængden kan altså være en forklaring på fiskenes nedsatte evne til at holde ionbalancen ved den lave temperatur, men andre faktorer, som f. eks ændringer i plasmamembranerne kan også spille ind. I 2005 forsøgene faldt gælle Na^+, K^+ -ATPase aktiviteten i ferskvand i gennem forsøget, mens det var konstant i 2004 forsøgene. For både Grenå og Ribe Å gjaldt det, at aktiviteten ved 2 °C forblev højere end i 10 °C ferskvand, i lighed med andre undersøgelser. Dette må ses som et kompensatorisk respons, der skal sikre forbedret ion-optagelse ved den lave temperatur. At kompensationen er tilstrækkelig indikeres af stabile plasmaosmolaliteter i ferskvand 2 °C grupperne. Hvis ikke kompensationen var tilstrækkelig ville man kunne forvente en faldende plasmaosmolalitet ved den lave temperatur. Med andre ord kan fiskene bedre opretholde osmoregulatorisk balance i ferskvand når temperaturen er lav i forhold til saltvand. Den kombinerede effekt af lav temperatur og høj salinitet havde den største negative effekt på grønlænderes evne til at hypoosmoregulere. Det osmotiske stressniveau der blev målt i grønlænderne ved de givne forsøgsomstændigheder forekommer, at være moderat i fisk fra Ribe Å men meget alvorligt i fisk fra Grenå. Fiskene søger formentlig at undvige dette ved opvandring til et ferskvandsrefugium. Forskellen i følsomhed hos fisk fra Grenå og Ribe Å kan være genetisk betinget og udtryk for lokal tilpasning til de forskellige saltholdigheder i de kystnære områder. Selv mindre grad af osmotisk stress kan dog forventes at have bivirkninger i form af nedsat organfunktion, sygdomsresistens og reduceret vækst og øget risiko for prædation. Derfor sandsynliggør undersøgelsen, at drivkraften bag grønlænderes opvandring til åen er det osmoregulatoriske stress, der kan opstå hos individuelle fisk når saltvandstemperaturen når en vis kritisk nedre grænse.

Adfærdsundersøgelsen viste, at udvandringen af de akustikmærkede fisk fra Ribe Å skete i en forholdsvis afgrænset tidsperiode fra midt marts til midt april. Her udvandrede 19 ud af de sammenlagt 20 fisk der udvandrede. Starten på udvandringen var sammenfaldende med at vandtemperaturen i åen (og havet) steg til over ca. 6 °C. Resultaterne indikerer, at temperaturen har betydning for hvornår udvandringen sker og at temperaturen "trigger" udvandringen. Dette udvandringmønster ligner udtrækkende smolts. Anadrome juvenile salmonider vandrer fra ferskvand til saltvand i dette stadium kaldes de smolt. Inden de forlader ferskvand, hvor de er udklækket og opvokset, gennemgår de en række fysiologiske ændringer som forbereder dem til opholdet i saltvand, dette kaldes for smoltifikation (Hoar, 1988; McCormick et al. 1989). Smoltifikationsprocessen stimuleres af øget dagslængde om foråret. Vandtemperatur og

vandføring er vigtige faktorer for hvornår vandringen mod havet begynder i denne periode (Hoar, 1988). De fysiologiske undersøgelser indikerer endvidere, at temperaturen er en vigtig faktor for hvornår grønlændernes udvandring til saltvand sker: Fiskene der blev holdt ved 2 °C havde problemer med at osmoregulere i 33 ppt saltvand, modsat fiskene ved 10 °C som uden problemer klarede et længere tids ophold i saltvand. Tilsvarende er det set hos adulte anadrome fjeldørred (*Salvelinus alpinus*), som vintermigrerer til ferskvand, at initieringen af vandringen tilbage til havet er temperaturinduceret.

Maveindholdsundersøgelsen viste, at indholdet i de undersøgte grønlændere var meget begrænset. Selvom undersøgelsen forløb over en kort periode og antallet af undersøgte fisk var relativt lille indikerer det, at fødeindtaget hos grønlændere under ferskvandsopholdet er lavt. Tilsvarende er observeret for fjeldørred der vandrer til ferskvand om vinteren (Aas-Hansen et al. 2005). Fødetilgængeligheden i ferskvand er generelt lavt i forhold til i havet, men til gengæld skal fiskene sandsynligvis ikke bruge så meget energi på at osmoregulere som i saltvand. Dette udligner muligvis udligner ulempen ved et lavt fødeudbud. Er forholdene i havet om vinteren letale for fiskene har de selvfølgelig ikke andet alternativ end at trække op i ferskvand

Carlinmærkningsforsøget viste, at grønlændere mærket i Ribe Å i høj grad genfanges i Ribe Å. Der skete dog også genfangster i andre vandssystemer. Således vandrede én og to mærkede fisk op i hhv. Kongeå og Sneum Å for at gyde. Resultaterne indikerer, at fiskene ikke nødvendigvis vandrer op i deres "føde" vandløb for at overvintre som grønlænder.

6 Konklusion og perspektivering

Den fysiologiske undersøgelse viste, at grønlændere fra Ribe Å og Grenå efter forudgående akklimering til lav temperatur (2 °C) havde nedsat evne til at osmoregulere ved en kombination af lav temperatur (2 °C) og høj salinitet (33 ppt). De havde ingen problemer med at osmoregulere ved en kombination af høj temperatur (10 °C) og høj salinitet (30 og 33 ppt). Endvidere viste undersøgelsen at ved en kombination af lav temperatur og høj salinitet var grønlænderne fra Ribe Å bedre til at osmoregulere end grønlænderne fra Grenå. Om dette er en genetisk tilpasning eller miljømæssig tilpasning som følge af at Ribe Å fiskene allerede har opholdt sig i vand med højere salinitet kan undersøgelsen ikke konkludere noget om.

Forholdene i undersøgelsen, dvs. kombinationen af høj salinitet og lav temperatur, repræsenterer relativt ekstreme forhold i havet. Generelt havde grønlænderne i undersøgelsen en relativt god evne til at osmoregulere under disse forhold, især grønlænderne fra Ribe Å. Derfor er det mindre sandsynligt, at moderate saliniteter (op til ca. 25 ppt) kombineret med lav temperatur vil være den direkte årsag til grønlænderes optræk til ferskvand, hvor sådanne forhold findes.

Undersøgelsen af telemetrimærkede grønlændere i Ribe Å viste, at fiskenes tilbagevandring til havet var sammenfaldene med, at vandtemperaturen steg til over 6 °C. Sammenholdt giver resultaterne fra de to undersøgelser en stærk indikation på, at grønlænderne søger til ferskvand om vinteren for at undgå kombinationen af lav temperatur og høj salinitet i havet. Om dette altid er årsagen til at grønlændere fra mindre saline områder vandrer i ferskvand om vinteren andre steder (f.eks. i vandløb der løber til Limfjorden) kan der ikke konkluderes om på grundlag af de foreliggende resultater. Der kan være andre faktorer, som spiller ind. Der har blandt andet været fremsat hypoteser om, at vandringen er en fødemigration. Denne forklaring er dog næppe sandsynlig af flere årsager. Generelt er fødeudbudet i havet næsten altid højere end i vandløb. Desuden betyder den lave vandtemperatur om vinteren, at fordøjelsesraten i ørred er meget langsom, hvilket alt andet lige resulterer i, at ørrederne ikke kan særligt megen føde til sig. Generelt er det mest sandsynligt, at vintermigrationen er en generel tilpasning eller forholdsregel, for at undgå en kritisk kombination af lav vandtemperatur og høj salinitet. Et nærliggende spørgsmål der rejser sig i denne sammenhæng er: Hvorfor findes der grønlænder i vandløb som udmunder i fjord- og havområder med forholdsvis lav salinitet, f.eks. Limfjordsvandløbene? En forklaring kan være at adfærden er nedarvet og et reliket fra dengang åerne udmundede i et hav (stenalderhavet) der havde langt højere salinitet end i dag.

Nærværende undersøgelse har ikke givet svar på hvor stor del af populationen som foretager denne ferskvandsmigration, men fangstindberetninger og observationer tyder på, at det er afhængigt af havtemperaturen om vinteren: Altså jo koldere en vinter, des større del af bestanden vandrer til ferskvand.

Som omtalt i indledningen er grønlændere genstand for et betydeligt lystfiskeri i vandløbene om foråret. Der er tale om et fiskeri på fisk som samles i ferskvand i høje koncentrationer på forholdsvis små områder, og derfor et meget effektivt fiskeri.

Ud fra en fiskeribiologisk betragtning er det uhensigtsmæssigt at fange en stor del af den umodne bestand, da fiskene fanges før de har haft mulighed for at formere sig. Selv om undermåls fisk genudsættes efter fangst, vil en del af dem efterfølgende dø som følge af de skader der er opstået i forbindelse med fangsten. Små fisk har desuden et betydeligt vækstpotentiale der ikke udnyttes hvis de fanges og dør inden de bliver store. I fiskeriforvaltningsmæssig sammenhæng har dette forhold bl.a. ført til, at fredningstiden for ørred i vadehavsvandløbene (dvs. vandløbene fra og med Varde Å og til grænsen), senest er blevet forlænget fra 1. marts til 1. april. For at beskytte og udnytte havørredbestandene bedre andre steder, kan det meget vel tænkes, at det vil være hensigtsmæssigt at indføre en sådan udvidelse af fredningstiden i andre vandløb.

7 English summary

Freshwater migration and residence during winter of immature sea trout is a common phenomenon in Denmark. The purpose of this migration is unknown. The majority of the migrating immature sea trout are young fish (i.e., 0 sea-winters), but older fish are also known to participate in this migration. As the number of migrating immature trout seems to be higher in cold and severe winters, the predominant hypothesis is that the sea trout migrate to freshwater due to osmoregulatory problems in high saline seawater of low temperature. In favour of this hypothesis, winter migrating immature sea trout are more common in western rivers compared to rivers in eastern Jutland. As the seawater in the North Sea is full-strength (34 ppt), it is likely that the osmotic stress experienced by the trout here in cold winters, is greater than in the Kattegat and the estuaries of east Jutland, where the salinity is lower (25 – 30 ppt). This is investigated by experimentally testing the saltwater tolerance of sea trout from these two regions. Further, the study aimed to track the movement of immature trout in the rivers and determine the time of return to the sea. The feeding of a different sample of fish caught in freshwater was investigated. These issues are addressed by using acoustic telemetry, conventional tagging and analysis of stomach samples.

The study consisted of two major parts:

- A laboratory study – survival and various physiological parameters were measured in relation to water temperature and salinity. The analysed parameters were: gill Na^+, K^+ -ATPase activity, plasma osmolality, muscle water content and plasma magnesium and calcium concentration.
- A field study – migration, behaviour and feeding were investigated in immature sea trout during their winter freshwater reside.

The laboratory study demonstrated a high survival of the immature sea trout in low temperature freshwater, 30 ppt and 33 ppt. The only exception was in trout from River Ribe at 30 ppt in 2004. It is hypothesized that this was due to an extended period in freshwater of these fish before they were caught and brought to the laboratory.

Low saltwater temperature affected plasma osmolality in both River Grenaa and River Ribe fish, with the highest plasma osmolality levels in the River Grenaa fish. It is likely that the increase in plasma osmolality is the result of an unbalance between the active ion transport and passive ion transport. In addition, low temperature affected the kidney of the River Grenaa fish, resulting in increased plasma magnesium ion concentrations. In general, the transfer from freshwater to saltwater caused an increase in the gill Na^+, K^+ -ATPase activity, which is a normal acclimation response. Trout kept at 2 °C saltwater had a gill Na^+, K^+ -ATPase activity at the same level as the fish in saltwater 10 °C. The increase in plasma osmolality of the fish in 2 °C saltwater exceeded the level of the fish at 10 °C saltwater. This suggests that the gill Na^+, K^+ -ATPase activity was not sufficiently increased to compensate for the reduced efficiency of the enzyme at low temperature. A lacking ability to increase the enzyme activity, may be an explanation of

the reduced ability of the fish to maintain ion balance in saltwater at low temperature. However, changes in the plasma membranes at low temperatures may also contribute to the observed osmoregulatory problems of the fish in cold high saline water.

At the 2005 trials, the gill Na^+, K^+ -ATPase activity in freshwater decreased during the experimental period, whereas it was constant in freshwater during the 2004 trials. For both River Grenaa and River Ribe fish the activity at 2 °C freshwater was higher than at 10 °C freshwater. This observation may be interpreted as a compensating response to assure increased ion uptake at low temperature. It is indicated by the observed stable plasma osmolalities in the freshwater 2 °C fish, that this compensation was sufficient to maintain the ion and water balance. Thus, the ion and water balance is easier maintained in freshwater when the temperature is low compared with saltwater.

The combined effect of low temperature and high salinity had the largest negative effect on the ability of the fish to hypo osmoregulate. The osmotic stress level recorded in the trout under these conditions seemed to be moderate in Ribe fish, but at a critical level in the Grenaa fish. It is therefore likely that the fish attempt to avoid these conditions during winter by migrating to freshwater. The observed difference in saltwater-tolerance between the Grenaa and Ribe strains may be genetic determined and due to local adaptation to the different salinity regimes in the costal areas. Even a minor level of osmotic stress may cause side effects as reduced organ function, disease resistance, reduced growth and increase the risk of predation. Thus, the present study strongly indicates that the freshwater migration of immature sea trout during winter is an escape from the combination of high salinity and low temperature in the sea to avoid osmoregulatory stress.

The behavioural study demonstrated that the return to the sea of the acoustic tagged trout in River Ribe took place during a narrow time period from mid-March to mid-April, where 19 of 20 trout migrated to the ocean. The initiation of the migration coincided with an increase in temperature to 6 °C and above, which indicates that the water temperature is a controlling factor for the initiation of the migration. This migration pattern is analogous to the migration pattern of smolts. Anadrome juvenile salmonids migrate from freshwater to saltwater as smolts. Before they leave freshwater, they undergo a cascade of physiological transformations in preparation to saltwater (Hoar, 1988; McCormick et al. 1988). The smoltification process is stimulated by increased day length, elevated water temperature and discharges during spring and is important for the initiation of the seaward migration (Hoar, 1988).

The stomach content study showed that the stomach content of the analysed fish were minimal (0 – 0.7 g) and contained only freshwater species. Although only 22 stomachs were analysed, the study indicates that feeding is very sparse during the winter residence in freshwater. In general, the food availability in freshwater is low compared to the sea. It is a possibility that more energy is spent on osmoregulation in saltwater compared to freshwater at low temperature. Thus, the winter migration to freshwater may be due to energy preservation of the fish. Ultimately, if the conditions in the sea become lethal for the fish during winter time, they do not have any other alternative than to migrate to freshwater.

The Carline tagging experiment showed that immature sea trout tagged (tagged as smolts) during winter residence in freshwater (n=324) to a wide extent were recaptured in the same river (n=16). However, tagged fish were also recaptured in other river systems as ripe or spend (n=5). This result indicates that the immature sea trout not always migrate to their home river during the winter freshwater residence.

The present study has, besides providing new knowledge concerning the physiology and behaviour of immature sea trout migrating and residing in freshwater during winter, also provided a valuable basis for the management of sea trout in Danish rivers.

8 Referencer

- Arnesen, A.M., Johnsen, H.K., Mortensen, A. & Jobling, M. 1998. Acclimation of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts to "cold" sea water following direct transfer from fresh water. *Aquaculture* 168: 351-367.
- Baktoft, H. 2003. Udvandring af ørred- (*Salmo trutta*) og laksesmolt (*Salmo salar*) fra Skjern Å 2002. Specialrapport, Århus Universitet.
- Berge, Å.I., Berg, A., Fyhn, H.J., Barnung, T., Hansen, T. & Stefansson, S.O. 1995. Development of salinity tolerance in underyearling smolts of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) reared under different photoperiods. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 242-251.
- Brown, R.S., Cooke, S.J., Anderson, W.G. & McKinley, R.S. 1999. Evidence to challenge the "2 % rule" for biotelemetry. *North American Journal of Fisheries Management* 19, 867-852.
- Byrne, J.M. & Beamish, F.W.H. 1972. Influence of salinity, temperature and exercise on plasma osmolality and ionic concentration in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J. Fish. Res: Bd. Canada* 29: 1217-1220.
- Carl, J. & Larsen, M. 1994. Betydning af gedde (*Esox lucius* L.) og sandart (*Stizostedion lucioperca* L.) som predatorer på havørred (*Salmo trutta* L.) smolt under udtrækket fra Bygholm Å og Sø, 1992. Specialrapport, Biologisk Institut, Afdeling for Zoologi, Aarhus Universitet.
- Cossins, A.R., Lee, J.A.C. & Raynard, R.S. 1989. Cold acclimation af transport processes in cells and epithelia. *Living in the cold II*. Malan, A & Canguilhem, B. (eds.). Colloque INSERM/ John Libbey Eurotext Ltd. 185-191.
- Cossins, A.R., Schwarzbaum, P.J. & Wieser, W. 1995. Effects of temperature on cellular ion regulation and membrane transport systems. I: Hachachka, P.W. & Mommsen, T. P. (eds.). *Biochemistry and Molecular Biology of Fishes*, vol. 5: 101-126. Elsevier Science B.V.
- Dieperink, C. 1988. Havørred i Tved Å. Specialrapport, Århus Universitet.
- Dieperink, C. 1992. Opvandring af ørred og laks i Gudenåen. FFI-rapport nr. 7.
- Findstad, B., Staurnes, M. & Reite, O.B. 1988. Effect of low temperature on sea-water tolerance in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Aquaculture* 72: 319-328.
- Finstad, B., Nilssen, K.J. & Gulseth, O.A. 1989. Sea-water tolerance in freshwater-resident Artic charr (*Salvelinus alpinus*). *Comparative Biochemistry and Physiology* 92: 599-600.
- Gibbs, A. 1995. Temperature, pressure and the sodium pump: The role homeoviscous adaptation. *Biochemistry and molecular biology of fishes*, vol. 5: 197-212. Elsevier Science B.V.
- Glüsing, K. & Rasmussen, G. 1996. Mærkningsforsøg med ørred og regnbueørred i Århus Bugt og Isefjorden. DFU-rapport nr. 13-96.
- Handeland, S.O., Berge, Å., Björnsson B.Th. & Stefansson, S.O. 1998. Effects of temperature and salinity on osmoregulation and growth af Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts in seawater. *Aquaculture* 168: 289-302.
- Handeland, S.O., Berge, Å., Björnsson B.Th., Lie, Ø. & Stefansson, S.O. 2000. Seawater adaptation by out-of-season Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts at different temperatures. *Aquaculture* 181: 377-396.

- Hazel, J.R. & Shuster; V.L. 1979. The effects of temperature upon thermal acclimation upon the osmotic properties and nonelectrolyte permeability of liver and gill mitochondria from rainbow trout (*Salmo gairdneri*). J. Exp. Zool. 195: 425-438.
- Hazel, J.R. 1979. Influence of thermal acclimation on membrane lipid composition of rainbow trout liver. Am. J. Physiol. 236: R91-R101.
- Hoar, W.S. 1988. The physiology of smolting salmonids. I: Fish physiology. (Hoar, W. S. & Randall. D. J. eds.), Vol XIB, Academic Press, New York, USA, pp: 275-343.
- Hochachka, P.W. 1988. Channels and pumps- determinants of metabolic cold adaptation strategies. Comp. Biochem. Physiol. Vol 90B, No. 3: 515-519.
- Jensen, A. 1988. Havørreden i Tved Å, Ribe Å vandsystem 1986-1987. Specialerapport, Århus Universitet. 61 pp.
- Karnaky, K.J. 1998. Osmotic and ionic regulation. I: The physiology of fishes. (ed. D. H. Evans). CRC Press, Boca Raton, Florida, pp 57-176.
- Koed, A. & Thorstad, E.B. 2001. Long-term effect of radio tagging on the swimming performance of pikeperch. Journal of Fish Biology 58, 1753–1756.
- Koed, A., Rasmussen G. & Rasmussen E.B., 1997. Havørredbestandene i Odense Å og Stavids Å i relation til Fynsværket. DFU-rapport nr. 29-97.
- Kristiansen, H. 1991. Havørreden i Kolding Å Vandsystem 1989-91. DFH-rapport nr. 427.
- Le Cren, E.D. 1984. The biology of sea trout. Summary of a symposium held at Plas Menai 24 - 26 October 1984. Atlantic Salmon Trust.
- Lowry, O.H., Roseborough, N.J., Farr, A.F. & Randall, R.J. 1951. Protein measurement with the folin reagent. J. Biol. Chem. 193: 266-275.
- Lucas, M.C. 1989. Effects of implanted dummy transmitters on mortality, growth and tissue reaction on rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Journal of Fish biology 35, 577-587.
- Manniche Ebert, K. 2004. Sammenligning af havørredens (*Salmo trutta* L.) fødevalg i Limfjorden i henholdsvis 1958-63 og 1994-1996. Specialerapport, Biologisk Institut, Afdeling for Zoofysiologi, Århus Universitet.
- Marshall, W.S. 2002. Na⁺, Cl⁻, Ca²⁺ and Zn²⁺ transport by fish gills: Retrospective review and prospective synthesis. Journal of experimental zoology 293: 264-283.
- McCleave, J.D. & Stred, K.A. 1975. Effect of dummy telemetry transmitters on stamina of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 32, 559-563.
- McCormick, S.D. 1993. Methods for nonlethal gill biopsy and measurement of Na⁺,K⁺-ATPase activity. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 50: 656-658.
- McCormick, S.D., Saunders, R.L. & Macintyre A.D. 1989. Mitochondrial enzyme and NA⁺,K⁺-ATPASE activity, and ion regulation during parr-smolt transformation of Atlantic salmon (*Salmo salar*). Fish Physiology and Biochemistry 6: 231-241.
- Mellas, E. & Haynes, J.M. 1985. Swimming performance and behavior of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and white perch (*Morone americana*): Effects of attaching telemetry transmitters. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 42, 488-493.
- Moore A., Russell, I.C. & Potter E.C.E. 1990. The Effects of intraperitoneally implanted dummy acoustic transmitters on the behavior and physiology of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. Journal of Fish Biology 37(5), 713-721.

- Nielsen, J. 1985. Havørreden i Gudenåen. Gudenåenkomitéen – rapport nr. 3, 105 pp.
- Otterstrøm C.V. 1943. Ferskvandsfiskeribladet nr. 2, 1. februar 1943, 41. Aarg.
- Rasmussen, F. 1986. The population of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to year class size. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*. 33: 489-508.
- Rasmussen, K. & Koed, A. 2004. Smoltdødeligheder i Årslev Eng sø, en nydannet Vandmiljøplan II-sø, og Brabrand Sø i foråret 2004. DFU-rapport nr. 139-05.
- Raynard, R.S. & Cossins, A.R. 1991. Homeoviscous adaptation and the thermal compensation of the sodium pump of trout erythrocytes. *Am. J. Physiol.* 206: R916-R924.
- Schmidt, E. 1943. Ferskvandsfiskeribladet, nr. 1, 1. januar 1943, 41. Aarg.
- Schwarzbaum, P.J., Wieser, W. & Niederstätter, H. 1991. Contrasting effects of temperature acclimation on mechanisms of ionic regulation in a eurythermic and a stenothermic species of freshwater fish (*Rutilus rutilus* and *Salvelinus alpinus*). *Comp. Biochem. Physiol.* Vol 98A, No. 3/4: 483-489.
- Seidelin, M., Madsen, S.S., Blendstrup, H. & Tipsmark, C.K. 2000. Time course changes in the expression of Na⁺,K⁺-ATPase in gills and pyloric caeca of brown trout (*Salmo trutta*) during acclimation to seawater. *Physiol. & Bioc. Zool.* 73(4): 446-453.
- Tipsmark, C.K., Madsen, S.S., Seidelin, M., Christensen, A.S., Cutler, P. & Cramb, G. 2002. Dynamics of Na⁺,K⁺,2Cl⁻ Cotransporter and Na⁺,K⁺-ATPase Expression in the Branchial Epithelium of Brown Trout (*Salmo trutta*) and Atlantic Salmon (*Salmo salar*). *Journal of Experimental Zoology* 293: 106-118.
- Virtanen, E. & Oikari, A. 1984. Effects of low acclimation temperature on salinity adaptation in the presmolt salmon, *Salmo salar* L. *Comp. Biochem. Physiol.* Vol 78A, No. 2: 387-392.
- Winter, J.D. 1983. Underwater biotelemetry. I: Fisheries techniques (Nielsen, L. A. & Johnson, D.L., eds.), pp. 371-395. Bethesda, Maryland, American Fisheries Society.
- Zbanyszczek, R. & Smith, L.S. 1985. Studies of total and proteinbound plasma Mg²⁺ in wild and hatchery-reared coho salmon smolts in freshwater and in seawater. *Experientia* 41: 1440-1442.
- Aarestrup, K., Lucas, M.C. & Hansen, J.A. 2003. Efficiency of a nature-like bypass channel for sea trout (*Salmo trutta*) ascending a small Danish stream studied by pit telemetry. *Ecology of Freshwater Fish* 12, 160-168.
- Aas-Hansen, Ø., Vijayan, M.M., Johnsen, H.K., Cameron, C. & Jørgensen, E.H. 2005. Resmoltification in wild, anadromous Arctic char (*Salvelinus alpinus*): a survey of osmoregulatory, metabolic, and endocrine changes preceding annual seawater migration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 195–204.

DFU-rapporter – index

Denne liste dækker rapporter udgivet i indeværende år samt de foregående to kalenderår. Hele listen kan ses på DFU's hjemmeside www.dfu.min.dk, hvor de fleste nyere rapporter også findes som PDF-filer.

- Nr. 120-03 Danmarks Fiskeriundersøgelser. Ramme- og aktivitetsplan 2003-2006
- Nr. 121-03 Genudlagte blåmuslinger (*Mytilus edulis* L.) på vækstbanker i Limfjorden 2002. Per Sand Kristensen og Nina Holm
- Nr. 122-03 Blåmuslingebestanden i det danske Vadehav efteråret 2002. Per Sand Kristensen og Niels Jørgen Pihl
- Nr. 123-03 Blåmuslinger (*Mytilus edulis* L.) i Århus Bugt 2002. Forekomster og fiskeri. (fiskerizonerne 24, 25, 26, 30, 31 og 34). Per Sand Kristensen
- Nr. 124-03 Forebyggelse af YDS (yngeldødelighedssyndrom) og begrænsning af medicinforbrug i æg- og yngelopdræt i danske dambrug. Per Aarup Jensen, Niels Henrik Henriksen, Kaare Michelsen, Dansk Dambrugerforening og Lone Madsen, Inger Dalsgaard, Danmarks Fiskeriundersøgelser, Fiskepatologisk Laboratorium
- Nr. 125-03 Laksens gydevandring i Varde Å-systemet. Radiotelemetri-undersøgelse. Niels Jepsen, Michael Deacon og Mads Ejby Ernst
- Nr. 126-03 DFU's standardtrawl: Konstruktion og sammenlignende fiskeri. Ole Ritzau Eigaard, Josianne Støttrup, Erik Hoffmann, Holger Hovgård og Søren Poulsen
- Nr. 127-03 Status and Plans. DIFRES November 2003. Tine Kjær Hassager (Ed.)
- Nr. 128-03 Udsætninger af pighvar ved Nordsjællands kyst fra 1991-1997. Claus R. Sparrevohn og Josianne Støttrup
- Nr. 129-03 Fiskebestande og fiskeri i 2004. Sten Munch-Petersen
- Nr. 130-04 Bestanden af blåmuslinger i Limfjorden 1993 til 2003. Per Sand Kristensen og Erik Hoffmann.
- Nr. 131-04 Udsætningsforsøg med ørred (*Salmo trutta*) i Gudenåen og Randers Fjord, gennemført i 1982-83, 1987-89 og 1994-96. Stig Pedersen og Gorm Rasmussen
- Nr. 132-04 En undersøgelse af muligheder for etablering af måleprogram på såkaldte modeldambrug. Lars M. Svendsen og Per Bovbjerg Pedersen
- Nr. 133-04 Udnyttelse af strandkrabber. Knud Fischer, Ole S. Rasmussen, Ulrik Cold og Erling P. Larsen
- Nr. 134-04 Skjern Å's lampretter. Nicolaj Ørskov Olsen og Anders Koed

- Nr. 135-04 Undersøgelse af biologiske halveringstider, sedimentation og omdannelse af hjælpestoffer og medicin i dam- og havbrug, samt parameterfastsættelse og verifikation af udviklet dambrugsmodel. Lars-Flemming Pedersen, Ole Sortkjær, Morten Sichlau Bruun, Inger Dalsgaard & Per Bovbjerg Pedersen
- Nr. 135a-04 Supplerende teknisk rapport (Anneks 1 – 8) til DFU-rapport nr. 135-04. Undersøgelse af biologiske halveringstider, sedimentation og omdannelse af hjælpestoffer og medicin i dam- og havbrug, samt parameterfastsættelse og verifikation af udviklet dambrugsmodel. Lars-Flemming Pedersen, Ole Sortkjær, Morten Sichlau Bruun, Inger Dalsgaard og Per Bovbjerg Pedersen
- Nr. 136-04 Østersfiskeri i Limfjorden – sammenligning af redskaber. Per Dolmer og Erik Hoffmann
- Nr. 137-04 Hjertemuslinger (*Cerastoderma edule*) på fiskebankerne omkring Grådyb i Vadehavet, 2004. Per Sand Kristensen og Niels Jørgen Pihl
- Nr. 138-04 Blåmuslinger (*Mytilus edulis* L.) og molboøsters (*Arctica islandica* L.) i det nordlige Lillebælt i 2004 (fiskerizone 37 og 39). Forekomster og fiskeri. Per Sand Kristensen
- Nr. 139-05 Smolt dødeligheder i Årslev Engsø, en nydannet Vandmiljøplan II-sø, og Brabrand Sø i foråret 2004. Kasper Rasmussen og Anders Koed
- Nr. 140-05 Omplantede blåmuslinger fra Horns Rev på bankerne i Jørgens Lo og Ribe Strøm 2002-2004. Per Sand Kristensen og Niels Jørgen Pihl
- Nr. 141-05 Blåmuslingebestanden i det danske Vadehav efteråret 2004. Per Sand Kristensen, Niels Jørgen Pihl og Rasmus Borgstrøm
- Nr. 142-05 Fiskebestande og fiskeri i 2005. Sten Munch-Petersen
- Nr. 143-05 Opdræt af torskeyngel til udsætning i Østersøen (forprojekt). Josianne G. Støttrup, Julia L. Overton, Christian Möllmann, Helge Paulsen, Per Bovbjerg Pedersen og Peter Lauesen
- Nr. 144-05 Skrubbeundersøgelser i Limfjorden 1993-2004. Hanne Nicolajsen
- Nr. 145-05 Overlevelsen af laksesmolt i Karlsgårde Sø i foråret 2004. Anders Koed, Michael Deacon, Kim Aarestrup og Gorm Rasmussen
- Nr. 146-05 Introduktion af økologi og kvalitetsmærkning på danske pionerdambrug. Lars-Flemming Pedersen, Villy J. Larsen og Niels Henrik Henriksen
- Nr. 147-05 Fisk, Fiskeri og Epifauna. Limfjorden 1984 – 2004. Erik Hoffmann
- Nr. 148-05 Rødspætter og Isinger i Århus Bugt. Christian A. Jensen, Else Nielsen og Anne Margrethe Wegeberg
- Nr. 149-05 Udvikling af opdræt af aborre (*Perca fluviatilis*), en mulig alternativ art i ferskvandsopdræt. Helge Paulsen, Julia L. Overton og Lars Brüner
- Nr. 150-05 First feeding of Perch (*Perca fluviatilis*) larvae. Julia L. Overton og Helge Paulsen

- Nr. 151-05 Ongrowing of Perch (*Perca fluviatilis*) juveniles. Julia L. Overton og Helge Paulsen
- Nr. 152-05 Vurdering af ernæringstilstand for aborre. Helge Paulsen, Julia L. Overton, Dorthe Frandsen, Mia G.G. Larsen og Kathrine B. Hansen
- Nr. 153-05 Myndighedssamarbejdet om fiskeriet i Ringkøbing og Nissum fjorde. Redaktion: Henrik Baktoft og Anders Koed
- Nr. 154-05 Undersøgelse af umodne havørreders (grønlændere) optræk i ferskvand om vinteren. Anders Koed og Dennis Søndergård Thomsen