UPPSALA
UNIVERSITET

Den partiella migrationen bland fiskar

Ola Ylikiiskilä

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2015
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Den partiella migrationen bland fiskar

Ola Ylikiiskilä

Självständigt arbete i biologi 2015

Sammandrag

Migration genomförs av väldigt många djurarter och det är ett fenomen som intresserat många personer vilket har gett upphov till mycket forskning inom ämnet. En viss typ av migration existerar som kallas partiell migration, den är definierad som när en procentdel av en population inte migrerar. Den typen av migration är vanligt förekommande i flera djurarter, bland annat fiskar. Som det ser ut nu finns det fyra olika varianter på partiell migration bland fiskar. Partiell migration utan fortplantning (MUF), partiell migration med fortplantning (MMF), partiell vertikal dygnsmigration (DVM) och slutligen partiell migration överhoppad fortplantning (MÖF). De fyra varianterna liknar varandra men är samtidigt olika. Partiell MUF innebär att migranterna vandrar tillbaka till födelselokaler för att föröka sig tillsammans med de individer som lever där, motsatsen är partiell MMF där migranter och stationära individer lever tillsammans men övervintrar på olika platser. Partiell MÖF innebär att vissa individer inte migrerar för att fortplanta sig när de andra gör det. Partiell DVM är när vissa individer beroende av tid på dygnet antingen vandrar mot djupare (gryning) eller grundare (skymning) vatten. Partiell migration genomförs därför att det förbättrar fiskarnas möjlighet till hög tillväxt genom att det ger populationen högre motståndskraft mot förändringar i deras livsmiljö. I samtliga fall är det en avvägning som en fisk gör, till exempel om det är ett år där det är dålig tillgång på föda, kan vissa individer utsätta sig för högre predationsrisk för att öka tillgången till föda. De fiskar som inte blir uppätna av predatorerna växer sig stora och bidrar med mer för populationens tillväxt då de kan lägga ner större andel energi på ägg- och gonadproduktion. Fortsatta studier om partiell migration ger mer kunskap vilket kan hjälpa oss människor att förbättra de olika miljöanpassningarna i till exempel vattenkraftverk.

Inledning

Migration är en mycket vital taktik för att bland annat få tillgång till mer föda som många olika arter använder sig av. Det kan vara allt från fisk till fåglar som migrerar för en rad olika anledningar. Som ett exempel förflyttar sig vissa fåglar årligen till övervintringsområden (Myers *et al.* 1987), för att populationen blivit såpass stor att de överskridit bärkraften på området (O'Neal & Stanford 2011) eller för att öka fekunditet, en arts potentiella fortplantningskapacitet (Morita *et al*. 2014). Denna händelse har länge varit ett område som intresserat många olika forskare, att studera olika arters livshistoria och bakgrunden till varför vissa typer av beteenden är mer framstående än andra är mycket fascinerande. Så som världen ser ut samt den förändring i klimat och miljö som genomgås har gjort migration till en viktigare fråga att studera. Miljöförändringar kan påverka migrerande djur kraftigt genom att vissa arter har optimerat tiden migrationen utförs för att stämma in med tiden när deras föda

finns tillgänglig (Both *et al.* 2006, Pulido 2007). Ett exempel är fåglar som utför en lång migration, på grund av värmeförändringar kommer insekterna som dessa fåglar lever på kläckas för tidigt. Detta gör att det inte finns tillräckligt med föda för alla kullar av ungar vilket då leder till populationsminskning (Both *et al.* 2006).

Den generella bilden av migration är att en hel population migrerar tillsammans, däremot finns det numer ganska gott om information om en typ av migration där vissa delar av en population migrerar medan några individer stannar kvar (Jonsson & Jonsson 1993). Det brukar kallas för partiell migration. Detta utförs av många olika djur bland annat fåglar (Nilsson *et al.* 2010, 2011), fiskar (Jonsson & Jonsson 1993, 2002) och sköldpaddor (Mortimer & Carr 1987). Det har tidigare varit svårare att studera migration och specifikt fiskars migration då man saknat de tekniska möjligheterna för att observera hur samtliga fiskar i en population rör sig. Nu har dock tekniken kommit en bra bit framåt och det finns ett par olika sätt att observera hur migration sker i olika fiskpopulationer, vilket har lett till att man har funnit många olika migrerande fiskarter (Chapman *et al.* 2012). Anledningarna till och utförandet av partiell migration är många och syftet med följande text är att klarlägga hur detta fungerar med specifik inriktning på fiskar.

Partiell migration

Som nämnt tidigare finns det många anledningar att använda livshistorietaktiken migration, frågan man ställer sig är varför? Anledning är relativt enkel, det ger fördelar för de som utför migration. Olika avvägningar som i slutändan bidrar positivt på ett eller annat sätt, till exempel ökad tillväxtpotential (Cucherousset *et al.* 2005). Om man applicerar detta så blir det relativt enkelt att förstå hur partiell migration fungerar. De delar av en population som migrerar, kallas migranter, de delar som stannar på en plats i hela livet, kallas stationära. Varför är då vissa individer migranter och andra stationära inom en och samma population, svaret är som sagt tidigare, enkelt. De som är stationära tjänar på att stanna kvar vid det tillfället och de som migrerar kommer tjäna på att migrera (Cucherousset *et al.* 2005, Kusnierz *et al.* 2014).

Partiell migration utan fortplantning (Non- breeding partial migration)

Individer inom arten *Salmo trutta*, öring, utför partiell migration. En omfattande studie gjordes i Oirälven i Normandie, Frankrike. Under åtta år samlades data in för att ge en struktur på hur öringens livshistoria i älven såg ut. Resultatet blev att man såg att delar av populationen blev anadroma och migrerade ut till saltvatten för att växa till sig samt resten stannade kvar vid födobäcken hela livet. (Om en fisk är anadrom innebär det att den har fötts i sötvatten, migrerat ut till saltvatten och spenderar mestadelen av sitt liv i saltvattnet. Men de vandrar tillbaka till sötvatten och sin födoplats för att leka). Det som även gick att utläsa ur resultaten var att de anadroma individerna var betydligt större när de kom tillbaka för att leka (Cucherousset *et al.* 2005). Det man kan se tydligt i exemplet är att migranterna blir större än de stationära individerna. Vilket till viss del förklara varför partiell migration sker i detta fall. De migrerande individerna har vuxit sig större för att de har tillgång till mer föda. Detta gör i sin tur att migranterna kan lägga mer energi på ägg- och spermieproduktion vilket ökar deras fekunditet. Det här exemplet är en specifik typ av partiell migration, den kallas partiell

migration utan fortplantning (partiell MUF). Den här typen av partiell migration innebär att migranterna migrerar och lever i ett annat område men de förökar sig i sympatri (tillsammans) med de stationära individerna.

Nyligen har det även undersökts om *Micropterus cataractae*, en fisk från släktet solabborrfiskar (Centrarchidae), utför migration. Under en relativt lång period har det saknats kunskap om just den fiskens rörelsemönster. Under tre år har det utförts studier i övre delarna av Flint en älv i Georgia, USA som sträcker sig 565 km från det sydvästra hörnet av staten upp till regionen Piedmont. Älven visar på ett antal olika habitat bland annat lugna kustslätter till sandbankar med snabbt rinnande vatten (Sammons 2015). 376 fiskar fångades in och märktes. För detta experiment användes en typ av intern tagg som planterades in i buken efter det att fiskarna fångats in. För infångning användes två olika metoder beroende på hur älven var lämpad, elfiske när det var ett större område och möjligt att komma in med båten samt fiske från kanot i mindre delar av älven. Det visade sig att *M. cataractae* är frekventa migranter, de är potadromer. Om en art är potadrom migrerar de, till skillnad från anadrom, bara inom sötvatten. Till exempel visade resultatet att över 80 % av de studerade *M. cataractae* migrerade från kustslätterna upp till sandbankarna i Piedmont under våren när de fortplantar sig (Sammons 2015), vilket innebär att det även utförs en partiell MUF. Detta förstärks eftersom att man även hittat stationära individer av *M. Cataractae* som redan befinner sig vid sandbankarna i Piedmont. Många fiskar utför den här typen av partiell migration, utöver öringar och *M. Cataractae* så gör bland annat fler anadroma fiskar det också till exempel storspigg (*Gasterosteus aculeatus*, Kitamura *et al.* 2006)

Partiell migration med fortplantning (Breeding partial migration)

Partiell migration med fortplantning (partiell MMF) är när migranter och stationära individer övervintrar tillsammans men fortplantar sig på olika lokaler. En art som utför den här typen av partiell migration är gädda (*Esox lucius*). I gäddans fall så övervintrar de tillsammans i större sjöar eller hav, till exempel Östersjön. Men de fortplantar sig i sött, salt och bräckt vatten. I allt från kusten till mindre bäckar, där möjligheten finns. I 2010 gjordes en studie på gäddan för att se från vilket habitat de ursprungligen kommer ifrån. Detta gjordes genom att man studerade otoliterna från gäddan (Engstedt *et al.* 2010). Otolit är en del av örat (vestibulum) och består till mestadel av kalcium. Den befinner sig i vätska inom örat där de bland annat används för att registrera gravitation (Campana 1999). Otoliterna blir naturliga markörer genom att de tar upp partiklar som finns i vattnet och som kommer i kontakt med otoliterna. Otoliterna byggs på kontinuerligt och då används det material som finns i vattnet, vilket innebär att olika partiklar som finns i specifika områden tas upp. De partiklarna kan därför användas för att kontrollera vart en gädda, bland annat, föddes (Elsdon *et al.* 2008). Ett exempel på detta, som även användes i experimentet, är förhållandet mellan strontium (Sr) och kalcium (Ca) (Sr:Ca) som korrelerats till salthalten i vattnet som fisken varit i (Zimmerman 2005). Detta innebär att Engstedt *et al.* (2010) studerade huruvida Sr:Ca i otoliterna var. Om gäddornas otoliter hade en liten Sr:Ca indikerar det att tid spenderats i sötvatten. Undersökningen gjordes på sammanlagt 175 gäddor från kusten vid Kalmar och Forsmark, utav dessa kom 80 gäddor från sötvatten och 95 från brackvatten. Det som är intressant med resultaten är att både de från söt- och brackvatten hade indikationer på

otoliterna som tyder på att de migrerat till sötvatten flera gånger. Anledningen till denna migration kan till exempel vara att det görs för att fortplanta sig eller för att äta upp sig.

Partiell migration överhoppad fortplatning (Skipped breeding partial migration)
Den här typen av partiell migration innebär att en individ har möjlighet att ”hoppa över” att migrera. Detta genomförs i princip bara när det gäller att migrera för att fortplanta sig. Ett tydligt exempel är atlantlax (*Salmo salar*) som är anadrom och man förväntar sig att all atlantlax migrerar för att fortplanta sig. Men det är bara vissa som gör detta och de andra ”hoppar över” och migrerar enligt Jonsson *et al.* (1991) ett till två år senare. Vilket återigen betyder att det är en typ av avvägning (trade-off) som bestämmer vid vilken tidpunkt migration sker. Man kan se effekter på möjlighet för laxindivider att fortplanta sig biennielt (två år efter varandra), om de har stannat längre i havet innan de migrerat till sötvatten för att fortplanta sig för första gången (Jonsson *et al.* 1991). Beräkningar på hur mycket energi som går åt när atlantisk lax migrerar uppströms för att fortplanta sig tyder också på att det finns skillnader beroende på hur länge de har befunnit sig i havet innan de vandrar upp för att fortplanta sig. De som befunnit sig i havet under en vinter och sedan migrerar upp förbrukar endast ca 65 % av sin energi medan de som spenderat flera vintrar förbrukar ca 70 % energi (Jonsson *et al.* 1997). Vilket gör att man kan anta att individer som spenderat längre tid i saltvatten måste lägga ner mer energi för att osmoreglering och därav klara av förändringen mellan salt- och sötvatten när den individen vandrar upp för att fortplanta sig. Jämfört med en individ som kanske stannar i kustområdet vid sötare brackvatten och därför inte behöver lägga lika mycket energi på osmoreglering när migrationen sedan sker.

Den här typen av partiell migration har tidigare inte fått mycket utrymme i litteraturen. Utan tidigare har det bara fokuserats på de två ”vanligaste” varianterna, partiell MUF och partiell MMF. 1986 gjorde Maekawa & Onozato en studie på dolly varden (*Salvelinus malma miyabei*). Fokus i studien låg på att undersöka skillnaden i fortplantning mellan stationära dolly varden hanar och de som migrerat ut till en sjö. Redan där påvisas en typ av partiell migration, nämligen partiell MUF. I studien undersöktes åldern av fiskarna också, resultatet av detta blir att man finner bland annat skillnad mellan stationära och migrerande fiskar vilket är indikativt på partiell MUF (Maekawa & Onozato 1986). Stationära individer blir könsmogna vid tidigare ålder än migranter. Samtidigt visar resultaten att åldern mellan de migrerande fiskarna skiljer sig. Första migrationen för att fortplanta sig sker vid tre års ålder för honor samt fyra års ålder för hanar, vilket innebär att de blir könsmogna omkring den åldern. Däremot är det generellt fler individer som migrerar vid fyra respektive fem års ålder (Maekawa & Onozato 1986), vilket kan tyda på att dessa fiskar även genomför en partiell migration överhoppad fortplatning (partiell MÖF). Troligtvis är detta en av anledningarna till att den typen av partiell migration har varit relativt okänd, det genomförs men relativt ”gömt” i en annan typ av migration.

Partiell dygns vertikal migration (Partial diel vertical migration)
För att lättare förstå vad partiell dygns vertikal migration innebär bör man förklara dygns vertikal migration (DVM). Detta är en välkänd migrationsteknik för att bland annat undvika

predatorer såsom juvenila sockeye (*Oncorhynchus nerka*) gör (Scheuerell & Schindler 2003). DVM bygger på migration baserat på tid på dygnet. Under dagen, när det är ljust, finner man fiskar på djupare vatten. När skymningen senare kommer så migrerar fiskarna upp till grundare vatten, samt när gryningen kommer migrerar fiskarna ner till djupare vatten igen. Som Scheuerell & Schindler (2003) fann så utför sockeye denna typ av migration för att undvika predatorer i det fallet är utlösaren för beteendet ljusintensiteten i vattnet. De håller sig på en ljusintensitet under deras predatorers, öring, optimala jaktljusintensitet (Scheuerell & Schindler 2003). När man sedan applicerar kunskapen om partiell migration på DVM så blir det relativt enkelt att förstå att inte alla individer inom en population som aktivt utför DVM migrerar, vilket innebär att partiell DVM existerar (Mehner & Kasprzak 2011, Mehner 2014).

Inom släktet sikfiskar (*Coregonus*) finns det arter som utför DVM, ett exempel är siklöja (*Coregonus albula).* Mellan 2000 och 2010 gjordes provtagningar i Stechlin, en sjö i Tyskland. Hydroakustik användes för att uppskatta mängden *Coregonus* spp. Detta gjordes under dagen samt i totalt mörker på natten, under dagen håller sig sikfiskarna på ett visst djup i sjön, detta är benämnt som djupt vatten (35-50 m). När skymningen infaller migrerar fiskar närmare ytan och det djupet som de är på då är grunt vatten (5-25 m). Om en fisk befinner sig på det djupa vattnet under natten, när migration mot grundare vatten normalt sker, anses den fisken vara stationär. Resultatet av studien var att vid alla provtagningar hittades det fiskar som ansågs vara stationära. Mängden fisk som migrerade respektive stannade kvar skiljde sig mellan månader och över hela studien så var 7-33 % av fiskarna stationära (Mehner & Kasprzak 2011).

Föreliggande orsaker

Jämförelse mellan de olika varianterna av partiell migration

En kort beskrivning av skillnaderna mellan de fyra varianterna kan behövas för att lättare förstå vilka de ekologiska processerna och faktorerna som styr detta är. Skillnaderna mellan partiell MUF och partiell MMF är lättast att se eftersom de är motsatser. När det gäller partiell MUF migrerar vissa individer i en population för att få tag på föda medan andra stannar kvar och slutligen fortplantar sig samtliga tillsammans (Jonsson & Jonsson 2002). Detta jämfört med partiell MMF där populationen generellt lever tillsammans hela tiden men när fortplantning eller övervintring sker så finns det vissa individer som migrerar till en annan lokal (Skov *et al.* 2011). När sedan dessa två varianter och partiell DVM jämförs framkommer den tydliga skillnaden att partiell DVM sker över dagen medan de andra två sker mer storskaligt till exempel årsvis eller säsongsbaserat (Engstedt *et al.* 2010, Jonsson & Jonsson 2002, Mehner & Kasprzak 2011). För att slutligen komma in på den sista varianten och dess skillnader mot de tre tidigare nämnda varianterna så skiljer sig även detta på en temporal nivå samt vilka individer i populationen som utför den egentliga åtgärden. Den temporala skillnaden är att fiskar som utför partiell MÖF kan göra det flera år efter varandra (Engelhard & Heino 2006, Jonsson *et al.* 1991, Quinn & Ross 1985). En annan skillnad finns på forskningsnivån. När man studerar partiell MÖF så undersöker man varför vissa individer

inte migrerar, till skillnad från de andra typerna där man främst riktar in sig på varför vissa individer migrerar.

Avvägning mellan predationsrisk och tillväxtpotential

När skillnaderna är tydliga ställs frågan: vad är det för bakomliggande faktorer? Det finns många olika teorier och många av dem kan appliceras på flertalet av de olika migrationsvarianterna, ett genomgående tema är att det är en fråga om en avvägning. Ett exempel är avvägning mellan predationsrisk (p) och tillväxtspotential (g). Tanken bakom en avvägning mellan dessa två faktorer och partiell migration är: beroende på vart en individ för tillfället befinner sig ökar eller minskar (p) och (g). Till exempel gjordes ett experiment på mört (*Rutilus rutilus*) en relativt liten sötvattenlevande fisk som utför partiell MMF vilket innebär att de migrerar för att övervintra i bland annat tillflödesbäckar. Mörtar samlades in från sjön Søgård i Danmark och PIT- taggades för att med hjälp av telemetri kontrollera hur de migrerade. En mast är uppsatt vid inloppet till sjön och när en fisk som är PIT- taggad simmar förbi, registrerar masten detta (Gibbons & Andrews 2004). En undersökning på maginnehåll och en beräkning på huruvida full magen var gjordes. Maginnehåll studerades och olika typer av föda fick klassificeringarna låg eller hög kvalitet, låg kvalitet är växter och hög kvalitet är djur till exempel zooplankton eller evertebrater. Magens fullhet graderades på en skala mellan noll och fem där noll motsvarade tom mage och fem motsvarade välfylld (Chapman *et al.* 2013). Resultaten visade att oberoende av huruvida mörtarna migrerade eller inte var deras magar fullare under hösten jämfört med våren. Däremot hade stationära individer signifikant mer föda i magen jämfört med migranter under våren. När det gäller maginnehållet var det också till viss del oberoende av migrationen, under hösten hade samtliga mörtar liknande maginnehåll men under våren fanns det en signifikant skillnad mellan migranter och stationära individer. Sedan analyserades endast högkvalitetsfödan varpå signifikanta resultat visade att stationära individer hade mer högkvalitetsföda i magarna. Denna studie påvisar att mörtars partiella migration under vintern kostar i tillväxtpotential, då stationära mörtar har mer maginnehåll jämfört med de som migrerar (Chapman *et al.* 2013). Det innebär att den ena faktorn av avvägning är påvisad, att predationsrisken ökar för stationära individer har tidigare påvisats på braxen (*Abramis brama*) av Skov *et al.* 2011. Om informationen från båda studierna slås ihop kan man göra antagandet att en av faktorerna som påverkar om en individ ska migrera eller inte är (p) och (g) avvägning. De båda exempelarterna för denna typ av orsak till migration är Cyprinider och båda genomför en partiell MMF varje vinter. Värt att notera är att det även går att applicera på både partiell MUF och partiell DVM. Skillnaden blir vilken del av populationen som blir risktagaren. Inom de arter som utför partiell MMF så är det de stationära individerna som tar risken att utsätta sig för mer predation samtidigt som de kommer få tillgångar till mer föda. Om man jämför det med exempelvis öring, som utför partiell MUF, där det är påvisat att de som migrerat ut till öppet vatten är större jämfört med de stationära öringarna (Cucherousset *et al.* 2005). Det innebär att det är migranterna som är risktagarna i en population av öring. Det har även påvisats att bäckröding (*Salvelinus fontinalis*), som också genomför partiell MUF, inte har högre tillväxtpotential när de migrerar ut till öppet vatten (Kusnierz *et al.* 2014). Detta tyder på att det är andra faktorer som påverkar deras partiella migration.

Täthetsberoende

Ett annat exempel på en hypotes till varför delar av en population migrerar är täthetsberoende. Till exempel gjordes en studie på *Coregonus albula* (Siklöja) och *Coregonus fontanae.* Där studerade man mängden av dessa fiskar i Stechlin i tyskland. Mellan 2006 och 2013 trålades sjön efter *C. albula* och *C. fontanae* på olika vattendjup för att få fram mängden stationära och migranter. Man fick då fram en positiv korrelation mellan mängden fisk på mediumdjup och på djupt vatten. Sedan när uppdelning mellan *C. albula* och *C. fontanae* gjordes så blev resultatet att med högre total mängd av *C. fontanae* ökade mängden residenter i det djupa vattnet. Detta tyder på täthetsberoende och det innebär att mängden fiskar på ett specifikt område är en faktor till huruvida en individ kommer genomföra en migration eller inte (Mehner 2014). Något som dock är mycket viktigt att ta upp är att när Mehner & Kasprzak (2011) fastställde att partiell DVM genomfördes avskrev de teorin om täthetsberoende. De förklarade istället att förhållandet mellan migranter och stationära individer var beroende av temperaturen i vattnet (Mehner & Kasprzak 2011). Tidigare i texten har det experimentet nämnts samt när man jämför utförandet och resultatet mellan dessa två experiment så är det första experimentet, det som publicerades 2011, mindre specifikt. De har studerat sikfiskar i sjön, då saknas det ett täthetsberoende. Men i det andra experimentet så är det först när uppdelning mellan de två sikfiskarna görs som man kan se att specifikt *C. fontanae* visar på ett täthetsberoende. Detta innebär att det inom samma fiskslägte i samma sjö, finns skillnad i vad som driver samma typ av partiell migration (Mehner & Kasprzak 2011, Mehner 2014).

Migrationens kostnad

Utöver detta visar fiskar som har samma anadroma livshistoria som till exempel laxen har ofta tendenser för partiell MÖF. Även de fiskar som är oceanodroma (migrerar endast inom hav) visar på denna typ, dessa livshistorier ger en indikation på att migrationen kommer vara lång. En lång migration och potentiell förflyttning mellan vatten med olika salinitet kan betyda en kostsam migration. När det gäller partiell MÖF är det egentligen bara en anledning till varför det genomförs som nämns. Om en fiskart behöver genomföra en mycket kostsam migration för att fortplanta sig, vilket laxen gör, så finns det de individer som vid specifika år inte har tillräckligt med energi för att investera i både spermie- och äggproduktion samt den kostsamma migrationen till lekplatsen (Bell *et al.* 1992, Rideout *et al*. 2000). Är arten dessutom anadrom eller katadrom (motsats till anadrom, lever i sötvatten och fortplantar sig i saltvatten) så måste fiskarna också anpassa sig till skillnaden i bland annat salthalt mellan de olika vattnen som de migrerar genom. Detta gör den migrationen mer kostsam ur ett energiperspektiv vilket är den huvudfaktor som driver specifikt partiell MÖF (Rideout *et al.* 2005).

Däremot går det att applicera energitillgång eller närmare bestämt födotillgång som teori till varför migrationen genomförs för andra typer av partiell migration. Ett experiment gjordes på öring (*Salmo trutta*) för att undersöka huruvida migrationen var genetiskt beteende eller ett adaptivt beteende. Samtidigt gjorde de även en laboratoriestudie för att ta reda på om födan var en av faktorerna som bestämmer om öringen kommer att migrera. När en öring migrerar så genomgår kroppen en förändring för att leva i det nya habitatet, bland annat byter de färg och blir mer silvriga, en så kallad parr-smolt transformation (Tanguy *et al.* 1994).

Färgskillnaden som framstår när en öring migrerar ut till kusten gjorde att öring var en mycket bra studieart då man tydligt kan se ifall fisken gör sig redo för migration genom färgskillnaden. Öring togs från Gråena, en älv i Sverige, till ett laboratorium där de matades med olika mängder av pellets (den artificiella maten som används i till exempel fiskodlingar). 50 öringar placerades i tre olika tankar varpå de matades med tre olika mängder föda, om fyra replikat. I ena tanken fick de samma mängd föda som öring skulle få för att få maximal tillväxt i en fiskodling. I de andra två minskades denna mängd till 60 och 15 % föda. Resultatet blev att i den gruppen som fick 15 % föda hade i snitt 83 % av öringarna förändrat morfologi jämfört med endast 58 % i de andra två grupperna (Olsson *et al.* 2006). Detta resultat tyder på att tillgången till föda kan vara en av faktorerna som påverkar huruvida migration initieras eller ej.

Miljöbetingad stokasticitet

På ett teoretiskt plan gjordes en annan studie för att undersöka huruvida täthetsberoende och miljöbetingad stokasticitet påverkar och interagerar mot varandra när det gäller partiell migration. En teoretisk population på bäckröding (*Salvelinus fontinalis*) sattes upp och med hjälp av data om öringens livshistoria från tidigare studier. En matematisk sex-stegsprocess där data om bäckrödinges (*S. fontinalis*) livshistoria inkorporerades och beräknades för att till slut få fram en duglig modell utfördes (Velez-Espino *et al.* 2013). Modellen användes för olika scenarior med någorlunda skilda resultat. När populationen var deterministisk och täthetsoberoende var det störst tillväxt om juvenila fiskar migrerade ut från födobäcken. Om populationen var täthetsberoende minskade tillväxt när migration ej genomfördes samt om det var många individer i populationen, det vill säga att det är en typ av tröskelvärde på populationen. När den kommer över det värdet kommer populationstillväxten minska, däremot när en andel av de juvenila individerna migrerade ut så ökade populationens tillväxt. Det betyder att tröskelvärdet inte uppnås eftersom vissa individer migrerar ut men fortfarande bidrar till tillväxten. Huruvida tillväxten förändrades påverkades också av migrationens kostnad. När kostnaden för att migrera ökades minskade populationens tillväxt. Juvenila individer migrerade fortfarande ut till sjöar men kostnaden var så pass hög att de könsmogna individerna inte migrerade tillbaka till födobäcken för att reproducera sig utan de stannade kvar i sjön. Samtliga olika scenarior mynnade ut till att om partiell migration är en fördelaktig taktik för bäckrödingen interagerar täthetsberoendet med miljöbetingad stokasticitet. Den miljöbetingade stokasticiteten ger en population under täthetsberoende en mer adaptiv förmåga om arten även genomför partiell migration. Beroende på hur miljön förändras sker även en förändring i förmåga för de juvenila migranterna att tillföra den ökning i populationstillväxt som förväntas av dem. Detta ger populationer som genomför partiell migration en extra buffert för miljöförändringar (Velez-Espino *et al.* 2013).

Diskussion

Partiell migration är något som uppenbarligen finns inom många djurgrupper och många fiskarter såsom mört (Chapman *et al.* 2013), öring (Cucherousset *et al*. 2005), bäckröding (Robillard *et al.* 2011), lax (Jonsson *et al.* 1991) och siklöja (Mehner & Kasprzak 2011). Dessa olika exempel påvisar existensen inom två olika familjer, karpfiskar (Cyprinidae) och

laxfiskar (Salmonidae), vilket fortfarande bara visar en mindre del av hur omfattande partiell migration är. Speciellt när man även räknar in de olika varianterna av partiell migration. Mört genomför partiell MMF, öring och bäckröding genomför partiell MUF, lax genomför partiell MÖF och slutligen genomför siklöja en partiell DVM. Detta innebär att på endast två familjer representeras samtliga varianter av partiell migration. Alltså kan man inte använda information om familj för att anta om en fisk genomför partiell migration eller vilken typ av partiell migration som genomförs.

Partiell migration innebär att en procentdel inom en population genomför migration medan den andra delen inte gör det eller vice versa. Det påståendet skapar insikten om att det är på ett populationsplan man ska se denna livshistorietaktik. Samtidigt påvisas samma typ av partiell migration för samma art men olika populationer och fullständigt olika områden. Till exempel så genomförde Cucherousset *et al*. 2005 sina studier på öring i Oir som ligger i Frankrike medan Jonsson & Jonsson 2002 genomförde sina studier i Norge. Det har även genomförts studier på öring i en patagonisk älv som är ett helt annat område (O'Neal & Stanford 2011). Vilket då tyder på att arten har en benägenhet att genomföra partiell migration. Efter studier som den Olsson *et al.* genomförde 2006 samt den fullständigt teoretiska studien på bäckröding (Velez-Espino *et al.* 2013) har skapat mer insikt på området, de enda faktorerna som egentligen är signifikanta är spatiala, temporala och miljöbaserade effekter på ett område som en specifik population lever i.

Vad är det då som leder till vilken typ av partiell migration som genomförs. Det logiska alternativet är att det baseras på artens livshistoria. Huruvida det är en till exempel katadrom, anadrom eller oceanodrom art, vilket kan appliceras men inte på alla arter. Man kan, som tidigare nämnt, se att vissa arter med en specifik livshistoria utför en speciell typ av partiell migration. Det tydliga exemplet är partiell MÖF vilket är relativt logiskt då den typen av partiell migration är så pass endimensionell som den är. Individer inom en art är stationära endast om de saknar energi för att utföra sin migration. Med kunskapen om att långa migrationer är kostsamma samt att migration mellan salt- och sötvatten även har en ökad energikostnad blir det uppenbart att några individer som är tvungna att utföra dessa migrationer inte gör det om det är så att det saknas energi. Detta är en fullständig anpassning till olika skiftningar i deras livsmiljö. Under år med dålig näring kan vissa individer, om det behövs, vara stationära och fortsätta äta upp sig inför nästa års migration.

Med det sagt måste de andra typerna av partiell migration diskuteras. Främst eftersom de nu är benämnda flerdimensionella. Anledningen är att det generellt finns fler olika anledningar till att dessa partiella migrationer genomförs till exempel p:g och täthetsberonde. Efter det att fler och fler studier görs på olika fiskarter angående partiell migration visar det sig att det är ett beteende som är mycket välspritt. Bland annat så påvisades det 2015 att en art i solabborrfiskarna (Centrarchidae) också utför partiell migration (Sammons 2015). Tillkomsten av nya arter samt versioner av partiell migration skapar funderingar på huruvida den nuvarande definitionen av partiell migration bör förändras. Som det ser ut just nu är det enda som behövs för att migration skall klassas som partiell migration är att det är en del av populationen som migrerar. Som det känns just nu är definitionen alldeles för vid, nästan alla

fiskarter och populationer har potential och troligtvis är partiella migranter. Varför det tidigare har vart så få är framförallt därför att det saknats tekniska hjälpmedel för att kunna följa specifika individers migration. 1993 ansåg man att partiell migration främst visade sig inom laxfiskar (Jonsson & Jonsson 1993). 2012 sammanställde Chapman *et al.* (2011) data för den taxonomiska distributionen av partiell migration bland dåvarande kända arter. Det var då betydligt flera än 1993 vilket delvis förklaras genom de teknologiska framstegen som människan har gjort. När man dessutom påvisade att händelser som påverkar och initierar partiell migration ofta är baserade på förändringar eller effekter på fiskarnas livsmiljö. Varpå migrationen är ett sätt att maximera populationstillväxten (Velez-Espino *et al.* 2013). Detta gör att det känns extremt otroligt att det existerar många migrerande populationer som inte genomför någon typ av partiell migration. Förvisso betyder inte att ett fenomen är mer vidspritt än man till en början antog att det behöver förändras. Dock borde diskussionen om vad partiell migration är tas upp.

Kostnaden för själva migrationen är en viktig faktor för partiell MÖF, detta skapar möjligheten att diskutera huruvida troligt det är att en fiskart som genomför någon form av migration för att fortplanta sig inte genomför denna typ av partiell migration. Även om det kanske är mer framstående i de arter som har en betydligt kostsammare migration för fortplantning så borde alla andra migrerande arter också genomföra detta. Speciellt med tanke på att när det är år med låg födotillgång så kommer det finnas individer som inte har tillräckligt med energi för att investera i både migrationen samt ägg- och gonadproduktion. Ponera att alla arter som utför långa migrationer för fortplantning genomför denna typ av partiell migration. Det skulle innebära att partiell MÖF så gott som alltid förekommer tillsammans med andra varianter av partiell migration. Som till exempel dolly varden (*S. Malma miyabei*) där man kan se utifrån resultaten från Maekawa & Onozato (1986) så genomför de en partiell MUF. Men resultaten visar även på möjlighet till att de utför partiell MÖF.

Frågan om huruvida definitionen för partiell migration är korrekt samt kunskapen som de studier som gjorts fram tills nu skapar många nya infallsvinklar för fortsatta studier. Tillsammans med den nya teknologin borde vi nu kunna studera populationer på en individnivå för att tydliggöra huruvida den partiella migrationen genomförs till exempel om en och samma art genomför olika typer av partiell migration samtidigt. Det är både intressant ur ett fullständigt nyfikenhetsperspektiv men även för att få insikten om hur fiskarna rör sig i vattnet vilket då ger oss kunskapen att förbättra miljöanpassningar på till exempel vattenkraftverk.

Tack

Tack till Monika Schmitz för handledning, Joakim Wester och Erik Johansson för mycket värdefulla kommentarer samt hjälp under skrivprocessen.

Referenser

Bell JD, Lyle JM, Bulman CM, Graham KJ, Newton GM, Smith DC. 1992. Spatial variation in reproduction, and occurrence of non-reproductive adults, in Orange roughy, *Hoplostethus atlanticus* Collett (Trachichthyidae), from south-eastern Australia. Journal of Fish Biology **40**: 107–122.

Both C, Bouwhuis S, Lessells CM, Visser ME. 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. Nature **441**: 81–83.

Campana SE. 1999. Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. Marine Ecology Progress Series **188**: 263–297.

Chapman BB, Skov C, Hulthen K, Brodersen J, Nilsson PA, Hansson L-A, Bronmark C. 2012. Partial migration in fishes: definitions, methodologies and taxonomic distribution. Journal of Fish Biology **81**: 479–499.

Chapman BB, Eriksen A, Baktoft H, Brodersen J, Nilsson PA, Hulthen K, Broenmark C, Hansson L-A, Gronkjaer P, Skov C. 2013. A foraging cost of migration for a partially migratory cyprinid fish. Plos One **8**: e61223.

Cucherousset J, Ombredane D, Charles K, Marchand F, Bagliniere JL. 2005. A continuum of life history tactics in a Brown trout (*Salmo trutta*) population. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **62**: 1600–1610.

Elsdon TS, Wells BK, Campana SE, Gillanders BM, Jones CM, Limburg KE, Secor DH, Thorrold SR, Walther BD. 2008. Otolith chemistry to describe movements and life-history parameters of fishes: Hypotheses, assumptions, limitations and inferences., in: Gibson, R.N., Atkinson, R.J.A., Gordon, J.D.M. (Eds.), Oceanography and Marine Biology: An Annual Review, Vol 46. Crc Press-Taylor & Francis Group, Boca Raton, p. 297–+.

Engelhard GH, Heino M. 2006. Climate change and condition of herring (*Clupea harengus*) explain long-term trends in extent of skipped reproduction. Oecologia **149**: 593–603.

Engstedt O, Stenroth P, Larsson P, Ljunggren L, Elfman M. 2010. Assessment of natal origin of pike (*Esox lucius*) in the Baltic Sea using Sr:Ca in otoliths. Environmental Biology of Fishes **89**: 547–555.

Gibbons JW, Andrews KM. 2004. PIT Tagging: Simple technology at its best. BioScience **54**: 447–454.

Jonsson N, Hansen LP, Jonsson B. 1991. Variation in age, size and repeat spawning of adult atlantic salmon in relation to river discharge. Journal of Animal Ecology **60**: 937–947.

Jonsson B, Jonsson N. 1993. Partial Migration - Niche shift versus sexual-maturation in fishes. Reviews in Fish Biology and Fisheries **3**: 348–365.

Jonsson N, Jonsson B, Hansen LP. 1997. Changes in proximate composition and estimates of energetic costs during upstream migration and spawning in Atlantic salmon (*Salmo salar*). Journal of Animal Ecology **66**: 425–436.

Jonsson N, Jonsson B. 2002. Migration of anadromous Brown trout (*Salmo trutta*) in a Norwegian river. Freshwater Biology **47**: 1391–1401.

Kitamura T, Kume M, Takahashi H, Goto A. 2006. Juvenile bimodal length distribution and sea-run migration of the lower modal group in the Pacific Ocean form of three-spined stickleback. Journal of Fish Biology **69**: 1245–1250.

Kusnierz PC, Stimmell SP, Leonard JBK. 2014. Migration, size, and age structure of Brook Trout (*Salvelinus fontinalis*) from two Lake Superior tributaries. The American Midland Naturalist **172**: 119–130.

Maekawa K, Onozato H. 1986. Reproductive tactics and fertilization success of mature male Miyabe Charr, (*Salvelinus malma miyabei*). Environmental Biology of Fishes **15**: 119–129.

Mehner T, Kasprzak P. 2011. Partial diel vertical migrations in pelagic fish. Journal of Animal Ecology **80**: 761–770.
Mehner T. 2014. Partial diel vertical migration of sympatric vendace (*Coregonus albula*) and Fontane cisco (*Coregonus fontanae*) is driven by density dependence. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **72**: 116–124.
Morita K, Tamate T, Kuroki M, Nagasawa T. 2014. Temperature-dependent variation in alternative migratory tactics and its implications for fitness and population dynamics in a salmonid fish. Journal of Animal Ecology **83**: 1268–1278.
Mortimer JA, Carr A. 1987. Reproduction and migrations of the ascension island Green Turtle (*Chelonia mydas*). Copeia **1987**: 103–113.
Myers JP, Morrison RIG, Antas PZ, Harrington BA, Lovejoy TE, Sallaberry M, Senner SE, Tarak A. 1987. Conservation strategy for migratory species. American Scientist **75**: 18–26.
Nilsson ALK, Nilsson J-Å, Alerstam T, Bäckman J. 2010. Migratory and resident blue tits (*Cyanistes caeruleus*) differ in their reaction to a novel object. Naturwissenschaften **97**: 981–985.
Nilsson ALK, Nilsson J-A, Alerstam T. 2011. Basal metabolic rate and energetic cost of thermoregulation among migratory and resident Blue tits. Oikos **120**: 1784–1789.
Olsson IC, Greenberg LA, Bergman E, Wysujack K. 2006. Environmentally induced migration: the importance of food. Ecology Letters **9**: 645–651.
O'Neal SL, Stanford JA. 2011. Partial migration in a robust brown trout population of a Patagonian river. Transactions of the American Fisheries Society **140**: 623–635.
Pulido F. 2007. Phenotypic changes in spring arrival: evolution, phenotypic plasticity, effects of weather and condition. Climate Research **35**: 5–23.
Quinn SP, Ross MR. 1985. Non-annual spawning in the White Sucker, *Catostomus commersoni*. Copeia **1985**: 613–618.
Rideout RM, Burton MPM, Rose GA. 2000. Observations on mass atresia and skipped spawning in northern Atlantic cod, from Smith Sound, Newfoundland. Journal of Fish Biology **57**: 1429–1440.
Rideout RM, Rose GA, Burton MPM. 2005. Skipped spawning in female iteroparous fishes. Fish and Fisheries **6**: 50–72.
Robillard MM, Casselman JM, McLaughlin RL, Mackereth RW. 2011. Alternative growth histories in populations of Lake Superior brook trout: Critical support for partial migration. Biological Conservation **144**: 1931–1939.
Sammons SM. 2015. First evidence of potadromy and partial migration in black basses: shoal bass *Micropterus cataractae* (Actinopterygii, Centrarchidae) in the Upper Flint River, USA. Hydrobiologia **751**: 135–146.
Scheuerell MD, Schindler DE. 2003. Diel vertical migration by juvenile sockeye salmon: empirical evidence for the antipredation window. Ecology **84**: 1713–1720.
Skov C, Baktoft H, Brodersen J, Bronmark C, Chapman BB, Hansson L-A, Nilsson PA. 2011. Sizing up your enemy: individual predation vulnerability predicts migratory probability. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences **278**: 1414–1418.
Tanguy J, Ombredane D, Bagliniere J, Prunet P. 1994. Aspects of parr-smolt transformation in anadromous and resident forms of Brown trout (*Salmo trutta*) in comparison with Atlantic salmon (*Salmo salar*). Aquaculture **121**: 51–63.
Velez-Espino LA, McLaughlin RL, Robillard M. 2013. Ecological advantages of partial migration as a conditional strategy. Theoretical Population Biology **85**: 1–11.
Zimmerman CE. 2005. Relationship of otolith strontium-to-calcium ratios and salinity: experimental validation for juvenile salmonids. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **62**: 88–97.