

FORORD

På oppdrag fra Statkraft SF har Statkraft Grøner AS utarbeidet en litteraturgjennomgang som sammenfatter kjent kunnskap om effekten av temperatur og temperaturendringer på de ulike livshistoriestadiene til Atlanterhavslaks (*Salmo salar* L.). Vi ønsker også å peke på områder hvor kunnskapen fremdeles er mangelfull. Rapporten gir en vurdering av hvilke temperatureffekter vassdragsreguleringer kan ha på laksestammer. Dette arbeidet er forhåpentligvis til nytte for både forskningsmiljøer, forvaltning, regulanter og andre som er interessert i laks. Denne generelle litteraturstudien publiseres i serien Suldalslågen-Miljørapport i forbindelse med Statkraft SF sitt Ulla - Førre prosjekt. Vanntemperatur og laks er ett av mange temaer som blir vurdert i prosessen fram mot et varig manøvreringsreglement som ivaretar laksens behov i Suldalslågen.

Alle laksens livsstadier med unntak av sjøfasen er behandlet i rapporten. Kunnskapen om laksen i havet har vært mangelfull, men de seinere år har det kommet mye ny viten på dette området. Vi har likevel valgt å avgrense oss til laksens ferskvannsfase.

Temaet laks og temperatur er svært omfattende, og det har vært en enorm mengde litteratur å gå igjennom. I den forbindelse vil vi takke Knut Hjelmseth, Rolf-Iver Hagemoen og Joachim Schjolden (UiO) for uvurderlig hjelp med å søke etter relevant litteratur.

Vi takker Statkraft SF for oppdraget. Vi vil også takke følgende personer fra ulike fagmiljøer som alle har gitt verdifulle kommentarer og innspill til rapporten: Jan-Henning L'Abée-Lund (NVE), Asbjørn Vøllestad (UiO), Harald Sægrov (Rådgivende Biologer), Bror Jonsson (NINA-Oslo), Roar A. Lund (NINA-Trondheim), Eilif Brodtkorb (Statkraft Grøner) og Arve M. Tvede (Statkraft Grøner).

INNHold

FORORD	2
INNHold	3
SAMMENDRAG	5
1. INNLEDNING	12
1.1 MOTIVASJON OG MÅL	12
1.2 UTBREDELSEN AV ATLANTERHAVSLAKS	12
1.3 LAKSENS LIVSSYKLUS	14
1.4 VANN OG TEMPERATUR	18
1.5 TEMPERATUR OG FYSIOLOGI	19
1.5.1 Temperaturtoleranse	20
1.5.2 Temperatur og metabolisme	21
2. EGG OG PLOMMESEKKYNGEL	24
2.1 TEMPERATURINDUSERT DØDELIGHET HOS EGG OG PLOMMESEKKYNGEL	24
2.2 EMBRYONALUTVIKLING	25
2.3 INKUBERINGSTID OG KLEKKETIDSPUNKT	28
2.4 "SWIM-UP" OG EKSTERNT FØDEINNTAK	31
3. YNGEL OG PARR	35
3.1 VEKST OG FØDEINNTAK	35
3.1.1 Temperaturområde for vekst og fødeinntak	35
3.1.2 Bimodale lengdefordelinger	43
3.2 ATFERD	43
3.2.1 Fødeopptak og habitatvalg	44
3.2.2 Evne til å motstå vannstrøm	49
4. SMOLT	51
4.1 SMOLTIFISERING	51
4.2 DESMOLTIFISERING / SJØVANNSTOLERANSE	53
4.3 UTVANDRINGSTIDSPUNKT	54
4.4 SMOLTSTØRRELSE OG SMOLTALDER	59
4.5 SMOLTPRODUKSJON	61
4.6 KJØNNSMODNING SOM PARR	63
5. GYTEFISK	66
5.1 MIGRASJON OPP I ELVEN	66
5.2 GYTETIDSPUNKT	70
5.3 BEFRUKTNING	73
5.4 OVERVINTRING / UTVANDRING	73
5.5 SPORTSFISKE	73
5.6 "CATCH AND RELEASE"	74
6. VASSDRAGSREGULERINGER	77
6.1 KLEKKE- OG SWIM-UP TIDSPUNKT	79
6.2 REDUSERT / ØKT VEKST HOS LAKSEYNGEL MED EFFEKT PÅ SMOLTALDER	81
6.3 VINTEROVERLEVELSE	82
6.4 SMOLTPRODUKSJON	83
6.5 SMOLTUTVANDRING	84
6.6 OPPVANDRING OG FISKE	85
6.7 INTERSPESIFIKK KONKURRANSE	85

7. REFERANSER.....	87
---------------------------	-----------

SAMMENDRAG

Målet med denne rapporten har vært å sammenfatte kjent kunnskap om effekten av temperatur og temperaturendringer på de ulike livshistoriestadiene til Atlanterhavslaks (*Salmo salar*). Det er også et mål å peke på hvilke områder innen dette feltet hvor kunnskapen fremdeles er mangelfull. Rapporten bør derfor kunne danne et godt grunnlag for arbeidet med å vurdere hvilke effekter temperaturforandringer i forbindelse med vassdragsreguleringer kan ha på laks.

Atlanterhavslaksen har en naturlig utbredelse i den nordlige delen av Atlanterhavet, i Amerika, på Grønland og i Europa. Innenfor dette utbredelsesområdet er laksen utryddet eller truet i mange vassdrag. Tilbakegangen har vært større i Nord-Amerika og ellers i Europa, sammenlignet med Norge. Vår andel av den samlede forekomsten av laks har følgelig økt. I Norge trues laksen av forurensning, parasitter og sykdommer, rømt oppdrettsfisk, overbeskatning, vassdragsreguleringer og andre fysiske inngrep. Blant disse faktorene er det hovedsakelig vassdragsreguleringer som ofte innebærer endrede temperaturforhold i vassdraget.

Lakseegg ligger nedgravd i elvegrusen (ca 5-30 cm i diameter) gjennom vinteren. Eggutviklingstiden (inkuberingstiden) er temperaturavhengig, og eggene klekker på våren/forsommeren. I de første ukene etter klekkingen oppholder yngelen seg nede i grusen og ernærer seg av plommesekken. Varigheten av dette stadiet er også temperaturavhengig. Når plommesekken er nesten brukt opp, svømmer yngelen opp fra grusen og begynner å ta til seg føde. Egg og plommeseckyngel er sårbare med hensyn på temperaturindusert stress og dødelighet. Øvre kritiske temperaturer for henholdsvis egg og plommeseckyngel er antatt å være ca 16 og 22°C. Ved temperaturer under 4°C er det i laboratorieforsøk registrert en viss økning i eggdødelighet.

Fiskefosteret (embryoet) gjennomgår en rekke morfologiske, fysiologiske og kjemiske endringer i løpet av utviklingstiden. Embryonalutviklingen betraktes som en dynamisk prosess der man kan karakterisere etterfølgende stadier på bakgrunn av dannelse av ulike morfologiske trekk. Flere abiotiske faktorer påvirker embryonalutviklingen,

hvorav vanntemperatur og oksygentilgang er de viktigste. Vanntemperaturen påvirker de metabolske prosessene fordi aktiviteten til de ulike enzymene er temperaturavhengig. Økt inkuberingsstemperatur vil derfor medføre en raskere embryonalutvikling og tidligere klekking.

Vanntemperaturen påvirker ikke bare eggutviklingstiden, men også rekkefølgen i dannelse av organer, forekomst av abnormaliteter, utviklingsstadium og størrelse på klekketidspunktet, klekkeprosessen samt dannelse og vekst av muskelceller. Det eksisterer lite informasjon om betydningen av forskjeller og endringer i vanntemperatur for embryonalutviklingen i ville laksebestander.

Det er etter hvert utviklet gode modeller for estimering av klekketidspunkt for laks. Dette er svært viktig informasjon både innen oppdrettsnæringen og i ville bestander, og gir mulighet til å forutsi endringer i klekketidspunkt som følge av temperaturforandringer. Endringer av temperaturregimet i et vassdrag, for eksempel som følge av en regulering kan påvirke inkuberingsstiden og klekketidspunktet for laks. Vi har imidlertid begrenset kunnskap om hvilke effekter dette har på rekruttering og overlevelse i bestanden som helhet.

Tiden det tar fra yngelen klekker til den kommer opp av grusen og begynner å ta til seg føde (swim-up) er temperaturavhengig, og synker med økende temperatur. Flere ulike modeller er utviklet for å kunne beregne swim-up tidspunktet. Menneskelige inngrep som endrer vanntemperaturregimet kan endre klekketidspunktet, men ikke nødvendigvis swim-up tidspunktet. Lakseyngelen kommer generelt opp av grusen om natten. Vanntemperaturen når yngelen kommer opp av grusen har stor betydning for overlevelsen og bør være over 8-9°C.

Når lakseyngelen har brukt opp plommesekken, vil veksten avhenge av en rekke faktorer, hvorav vanntemperaturen er den viktigste. Ulike studier tyder på at nedre grense for vekst som oftest ligger mellom 4 og 7 °C, men det er påvist positive vekstrater ved temperaturer lavere enn dette. Den nedre temperaturgrensen for fødeinntak ligger gjerne 1-2°C lavere enn nedre grense for vekst, men det er påvist

fødeinntak helt ned mot 0°C. Det er ikke noe som tyder på at laksungene slutter å spise i vinterhalvåret.

Optimal veksttemperatur for yngel og parr av laks ligger mellom 16 og 20°C. Den optimale veksttemperaturen synes å være uavhengig av temperaturforholdene i vassdraget. Det eksisterer imidlertid variasjon i vekst mellom stammer, med det er lite som tyder på at dette er relatert til temperaturforholdene i elvene de kommer fra. Laksungenes fødeinntak er maksimalt ved temperaturer fra 19-21°C, det vil si litt høyere enn den optimale veksttemperaturen (16-20°C). Veksteffektiviteten kan variere mellom stammer, men var maksimal ved temperaturer mellom 12 og 18°C. Saktevoksende individer er vist å ha en maksimal veksteffektivitet ved en lavere vanntemperatur enn hurtigvoksende individer. Varierende vanntemperatur gjennom døgnet kan gi bedre vekst hos lakseparr enn konstante temperaturer, men det motsatte er også vist.

Temperatur er en viktig faktor som er med på å styre atferden til laksunger knyttet til fødeaktivitet, habitatvalg og migrasjon. Andre aktuelle faktorer som påvirker atferden er fotoperiode, vannføring, årstid og fødetilgang. Lysets effekt på atferd hos fisk er relativt godt beskrevet, men temperaturens effekt er det arbeidet mindre med. Temperaturendringer er ikke like forutsigelige som endringer i lysintensitet. I tillegg påvirkes temperaturen indirekte av lysintensiteten ved døgn og årstidsvariasjoner.

Vanntemperatur fremstår som den viktigste kontrollerende faktoren når det gjelder endringer i fødeinntaks- og aktivitetsmønsteret til laksunger. Det er vist at laks- og ørretunger går over fra dag- til nattaktivitet når vanntemperaturen synker om høsten og vinteren. Skiftet i aktivitetsmønster fra dag til natt ligger rundt 7-10°C, men det synes ikke å være en generell terskeltemperatur der dette skiftet i atferd finner sted. Fotoperiode og/eller en underliggende årlig rytme kan sannsynligvis ha en betydning i visse situasjoner. Videre synes det klart at nattaktivitet ikke utelukkende er en vinteratferd, men også kan forekomme til andre tider på året og ved relativt høye temperaturer. Det er fremsatt flere forklaringer på hvilke bakenforliggende årsaker

som medfører at laksunger er nattaktive. Endringer i fødetilgjengelighet og/eller predasjonsrisiko er trukket frem som viktige faktorer.

Vanntemperatur er en viktig faktor når det gjelder laksungers evne til å mestre strøm. Laksungers evne til å holde en posisjon i vannstrømmen synker med vanntemperaturen. Når vanntemperaturen faller under 6-8°C blir nedgangen i prestasjonsnivå kraftigere. Villfisk har en større evne til å holde posisjonen mot vannstrømmen enn settefisk.

Smoltifisering hos laks er en tilpasning til livet i sjøvann og innebærer en rekke atferdsmessige, morfologiske og fysiologiske endringer. Det eksisterer en underliggende endogen syklus for smoltifiseringen, der fotoperiode og vanntemperatur er viktige synkroniserende faktorer. Økende fotoperiode regnes som den viktigste faktoren for initiering av smoltifiseringen. Vanntemperaturen er først og fremst bestemmende for hastigheten på responsen på økende fotoperiode.

Smoltifiseringen er en reversibel prosess, der egenskapene som kjennetegner en smolt kan nedreguleres dersom den ikke vandrer ut i havet til riktig tid. Denne reverseringen av smolttilstanden kalles desmoltifisering. Dette er en naturlig prosess for å kunne fortsette å leve i ferskvann. Ved desmoltifisering mister smolten sin blanke drakt samt sjøvannstoleransen. Noen studier tyder likevel på at ikke alle smolteegenskapene forsvinner. Desmoltifiseringen reguleres av endringer i lysperiode og temperatur, og inntreffer raskere ved økende og høye temperaturer.

Både vannføring og vanntemperatur kan være utløsende faktorer for utvandring av laksesmolt. Hvilke faktor som har størst betydning kan variere fra elv til elv, men det kan også være et samspill mellom disse to faktorene. Forskjellene mellom elver kan skyldes lokale tilpasninger for å sikre utvandring på et gunstigst mulig tidspunkt. Det er ofte relative endringer mer enn absolutte verdier av vannføring og temperatur som synes avgjørende for smoltutvandringstidspunktet. Det er et stort spenn i vanntemperaturene under smoltutvandringstidspunktet i ulike elver. Tidspunktet for smoltutvandringen synes å være korrelert med temperaturen i havet utenfor elvene.

Toppene i smoltutvandring i de ulike elvene inntrådte ikke før havtemperaturen hadde nådd ca 8°C.

Smoltalder og smoltstørrelse varierer både innen og mellom ulike populasjoner. Vanntemperaturen har betydning for veksthastigheten som igjen er en viktig faktor for smoltalder og størrelse. Menneskelige inngrep som fører til vanntemperaturendringer kan medføre endringer i smoltalderen. Det er viktig for fisken å oppnå en viss lengde på slutten av en vekstsesong for å kunne smoltifisere påfølgende vår. Hvorvidt det eksisterer en gitt terskelverdi for den enkelte populasjon er imidlertid mer tvilsomt. Smoltalderen og størrelsen påvirkes av forventede fordeler og kostnader avhengig av individuell vekstrate.

Parr av hanner av laks kan bli kjønnsmoden før smoltifisering, men andelen varierer fra elv til elv. Både genetiske faktorer og miljøfaktorer er trukket inn som forklaringsvariabler for kjønnsmodning som parr. Gode vekstforhold på parrstadiet ser ut til å øke andelen kjønnsmodne hanner.

Oppvandring av gytelaks i norske elver foregår i perioden fra april til november med tyngdepunktet i juni og juli, mens det for eksempel i britiske elver kan forekomme oppvandring av laks nesten hele året. Gytetidspunktet for laks i norske vassdrag varierer fra oktober til januar, avhengig av temperaturforholdene i hvert enkelt vassdrag.

Økende vannføring er den viktigste initierende faktoren for oppvandring av laks fra sjøen og inn i et vassdrag, men både økende og fallende vannføring kan medføre økt vandringsaktivitet når laksen først har kommet opp i elva. Vanntemperaturen har stor betydning for laksens passering av vandringshindre, men hvorvidt vanntemperaturendringer utover dette kan initiere oppvandring er mer uklart. Den laveste kritiske vanntemperaturen som er nødvendig for at laksen skal kunne passere et vandringshinder varierer fra lokalitet til lokalitet. Den er således ikke en fast verdi, men varierer avhengig av hindringens størrelse og form. Vanntemperaturer under 5°C gjør det vanskelig for laks å passere selv små hindringer. Når temperaturen i elvene

overstiger 20-25°C avtar oppvandringen av laks. Vanntemperaturer over 20°C kan forekomme i enkelte norske vassdrag.

Variasjonen i vanntemperatur mellom ulike vassdrag fører til at gytetidspunktet for laks i Norge varierer fra oktober til januar. I elver som er relativt varme om vinteren gyter laksen seinere enn i vinterkalde elver. Dette henger sammen med at inkuberingstiden for lakserogn er direkte relatert til vanntemperaturen i vassdraget. Det kan være stor spredning i gytetidspunkt innen elver, og gyteperioden kan være relativt lang. Vanntemperaturen i gyteperioden varierer fra elv til elv og ligger vanligvis fra 1-10°C. Ulikt gytetidspunkt i forskjellige deler av et vassdrag kan forekomme når det er lokale klimatiske eller geografiske forskjeller.

Atlantehavslaks er en av de mest ettertraktede artene for sportsfiskere, og det finnes mange oppfatninger om hvordan forholdene i elva bør være for å gi gode laksefangster. Det er imidlertid gjort relativt få vitenskapelige undersøkelser på hvordan ulike miljøfaktorer påvirker fangbarheten av laks. De vitenskapelige undersøkelsene som er publisert, har vurdert vannføring og vanntemperatur som de viktigste faktorene som påvirker fangbarheten.

Gjenutsetting av fisk etter at de har blitt fanget på sportsfiskeredskap ("Catch and release", "fang og slipp") har blitt mer vanlig internasjonalt de seinere årene. Hvis fang og slipp fiske skal ha noen hensikt forutsetter det at laksen overlever etter gjenutsetting. Flere faktorer kan ha betydning for overlevelsen deriblant vanntemperatur, osmoregulatorisk status (hvorvidt laksen er fullstendig tilpasset ferskvann) og hvor lenge laksen har vært i elva (reduerte energilagre). En høy andel av laksen overlever den belastningen som fang og slipp fiske innebærer, men vanntemperaturen under fangsten ser ut til å ha stor betydning. Vanntemperaturer opp mot 20°C kan gi høy dødelighet. I enkelte norske lakseelver kan det være så høye vanntemperaturer i fiskesesongen. Egg fra laks som er tidligere fanget ser ikke ut til å ha redusert klekkesuksess i forhold til laks som har unngått fangst, men det eksisterer få arbeider på dette feltet.

Vassdragsreguleringer påvirker ca 1/3 av alle norske lakseførende vassdrag. De berørte elvene utsettes for fysiske og hydrologiske endringer, som for eksempel forandringer i vannføring og temperatur. Aktuelle problemstillinger i regulerte vassdrag kan være: endret klekke- og/eller swim-up tidspunkt, redusert/økt vekst hos laksunger med effekt på smoltalder, vinteroverlevelse, smoltproduksjon, smoltutvandring, oppvandring og fiske og interspesifikk konkurranse (mellom arter).

1. INNLEDNING

1.1 Motivasjon og mål

Målet med dette prosjektet har vært å sammenfatte kjent kunnskap om effekten av temperatur og temperaturendringer på de ulike livshistoriestadiene til Atlanterhavslaks (*Salmo salar*). Denne rapporten er ment å bidra til økt forståelse av hvilke effekter temperatur har på villaks. Det er også et mål å peke på hvilke områder innen dette feltet hvor kunnskapen fremdeles er mangelfull. Rapporten bør derfor kunne danne et godt grunnlag for arbeidet med å vurdere hvilke effekter temperaturforandringer i forbindelse med vassdragsreguleringer kan ha på laksestammene.

Norge har i løpet av noen få tiår bygget opp verdens største lakseoppdrettsnæring. Denne næringen er i dag en av våre største og mest betydningsfulle næringer, og den bidrar vesentlig til sysselsetting og verdiskapning langs Norskekysten. Mye av den forskningen som er gjort, og som gjøres i dag på laks og temperatur, er derfor knyttet til oppdrettsnæringen. Naturlig nok er det ikke all kunnskap om laks og temperatur som kan overføres direkte til villaks. Vi har derfor primært tatt for oss den litteraturen som omhandler villaks. Vi har likevel trukket inn forskning relatert til lakseoppdrett der vi finner dette relevant for ville laksestammer.

1.2 Utbredelsen av Atlanterhavslaks

I følge en omfattende oversikt av MacCrimmon & Gots (1979) har Atlanterhavslaksen en naturlig utbredelse i den nordlige delen av Atlanterhavet, i Amerika, på Grønland og i Europa. Det er også her arten først og fremst finnes i dag. Laks er imidlertid innført til en rekke andre lokaliteter spredt over så og si hele kloden. Den har imidlertid bare klart å etablere seg med selvreproduserende stammer noen få steder.

Eksempler på dette finnes i Argentina og på New Zealand (MacCrimmon & Gots 1979). Det er ved flere anledninger trukket frem at temperaturforholdene er avgjørende for laksens utbredelse og etablering der den er innført. Innenfor sitt naturlige utbredelsesområde begrenses laksens utbredelse av høye temperaturer og tørke i sør, og av frost og is i nord.

I USA og Canada har utbredelsen av Atlanterhavslaks gått relativt sterkt tilbake som et resultat av omfattende menneskelige inngrep. På Grønland finnes det én laksebestand, og i Europa finnes laks i dag i Storbritannia, Irland, Island, og på fastlandet fra nordlige Portugal til Karaelven i Russland (MacCrimmon & Gots 1979). Det kan være interessant å merke seg at den nordøstlige grensen for utbredelsen av laks inntil nylig var Pechoraelven i Russland. Gradvis oppvarming på grunn av klimatiske endringer fra 1919 til 1938, forsterket med innsig av varmt Atlanterhavsvann, førte imidlertid til at laks vandret lenger østover til Karahavet og begynte å gyte i Karaelven (MacCrimmon & Gots 1979). Med bakgrunn i denne utbredelsen kan Atlanterhavslaksen deles inn i fire hovedgrupper:

- Baltisk laks, fra vassdrag som drenerer til Østersjøen.
- Øst-atlantisk laks, fra vassdrag som drenerer til den østlige delen (europiske) av Atlanterhavet.
- Vest-atlantisk laks, fra vassdrag som drenerer til den vestlige (amerikanske) delen av Atlanterhavet.
- Nordlig laks, fra nordlige vassdrag som drenerer til Barentshavet.

Disse hovedgruppene deles igjen inn i stammer eller populasjoner, som er genetisk forskjellige både innen og mellom de ulike vassdragene. Norge regnes i dag av de fleste som Atlanterhavslaksens viktigste kjerneområde (NOU 1999). I Norge har vi et stort antall bestander, og ingen land har flere lakseførende vassdrag. I følge Hansen (2000) finnes 667 norske vassdrag som har eller har hatt laks, fra Enningdalselva i Østfold til Grense Jacobselv i Finmark. Laksen regnes for utryddet i 49 av disse. Den norske laksen hører primært til den Øst-atlantiske laksen, men bestandene i Finmark regnes til den Nordlige laksen.

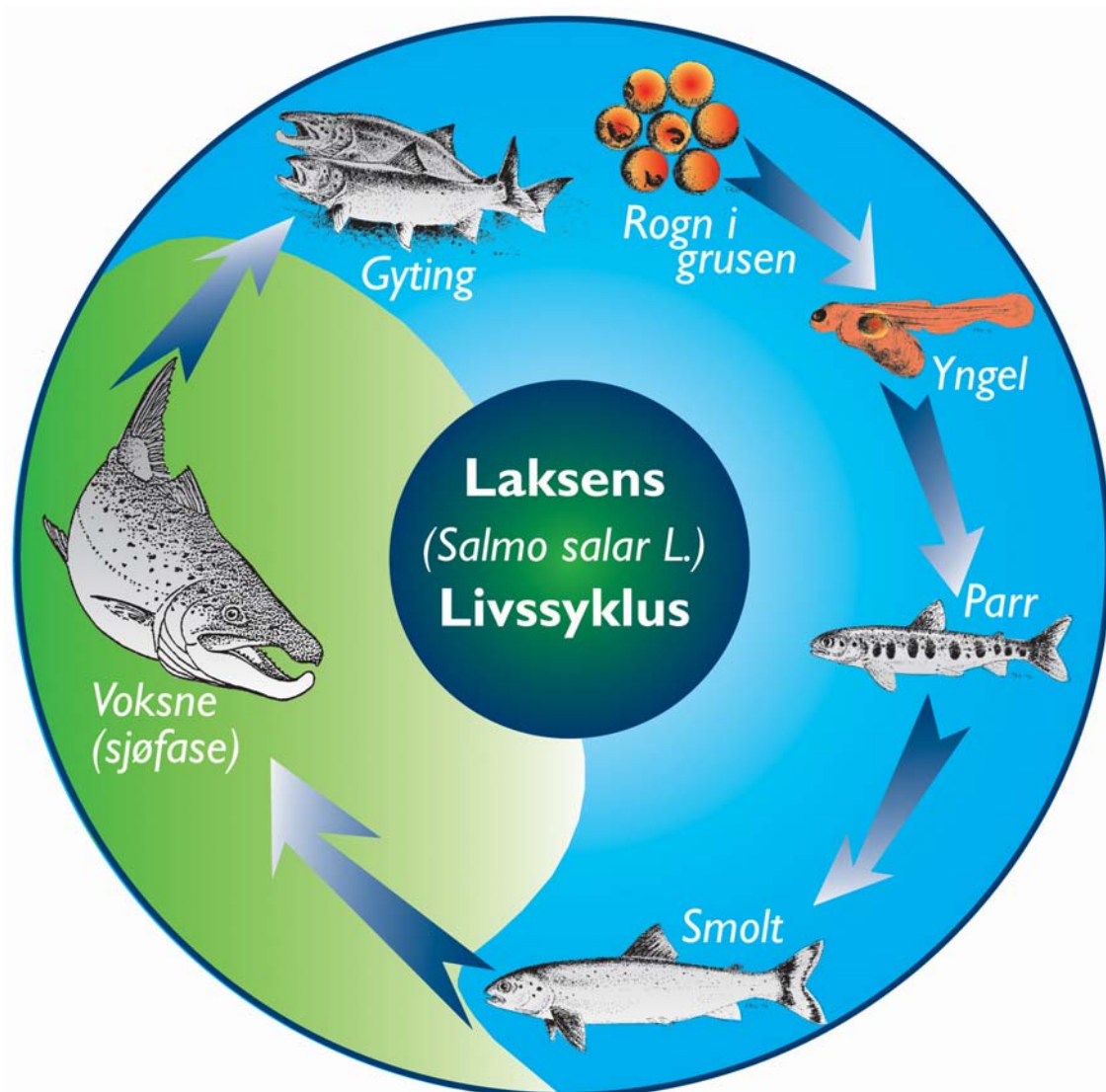
Laksen er en anadrom fiskeart, men det finnes også noen ikke-anadrome stammer av laks i Europa, spesielt i Fennoskandia. Gode eksempler på dette er "Blegen" i Byglandsfjorden og "småblanken" i Namsen (Dahl 1927; Berg 1953). Andre kjente lokaliteter for ikke-anadrome laksestammer er Vänern i Sverige, Iso-Saimaa i Finland og Ladoga, Onega og Kvitsjøen i Russland. I Nord-Amerika finnes det mange ikke-anadrome laksebestander (MacCrimmon & Gots 1979).

Innenfor sitt naturlige utbredelsesområdet er Atlanterhavslaksen utryddet eller truet i mange vassdrag. Tilbakegangen har vært større i Nord-Amerika og sørover i Europa, sammenlignet med Norge. Vår andel av den samlede forekomsten av laks har følgelig økt. I Norge trues laksen av forurensning, parasitter og sykdommer, rømt oppdrettsfisk, overbeskatning, vassdragsreguleringer og andre fysiske inngrep (NOU 1999). Det er hovedsakelig vassdragsreguleringer, og på sikt en global klimaendring (Jensen 1991), som kan påvirke laksen gjennom endrede temperaturforhold.

Betegnelsen laks benyttes heretter om Atlanterhavslaks med mindre noe annet er spesifisert.

1.3 Laksens livssyklus

At laks er anadrom innebærer at den som ung vandrer fra elva om våren og ut i havet der den vokser opp. Videre, at den som voksen laks vandrer tilbake til elva for å gyte, etter ett eller flere år i havet (Figur 1). I norske vassdrag gyter laksen mellom oktober og januar (Heggberget 1988). Gytetidspunktet varierer avhengig av temperaturforholdene i vassdraget. I vintervarme elver gyter laksen som regel seinere enn i vinterkalde elver (Heggberget 1988).



Figur 1 Laksens livssyklus. Etter Kaasa et al. (1998).

Lakseeggene ligger nedgravd i elvegrusen og utvikler seg i løpet av vinteren. Dette er en prosess som er temperaturavhengig (Crisp 1981; Heggberget & Wallace 1984; Wallace & Heggberget 1988; Kane 1988). Eggene klekker om våren, og i den første perioden etter klekking livnærer yngelen seg av plommesekken. Plommeseckyngelen oppholder seg nedgravd i elvegrusen, og i likhet med eggutviklingen, er varigheten av plommesekkstadiet avhengig av temperaturen (Crisp 1988; Kane 1988; Jensen et al. 1989). Når næringen i plommesekken er absorbert, etter 2 til 8 uker, vil laksungene komme opp av grusen og begynner å ta til seg føde. På dette stadiet sprer yngelen seg utover fra gyteområdet, og etter at plommesekken er fortært kalles den for parr. Laksungene oppholder seg i elva mellom ett og syv år. Dette oppholdet er blant annet

avhengig av veksten, som igjen påvirkes av vanntemperaturen. Det er utarbeidet vekstmodeller som beskriver sammenhengen mellom vanntemperatur og vekst ved maksimalt næringsopptak (Elliott & Hurley 1997; Forseth et al. 2001). Parren smoltifiserer ved en størrelse som varierer avhengig av vanntemperatur og vekst (Elson 1957; Økland et al. 1993). Smoltifisering er en prosess som gjør laksungene i stand til å klare overgangen fra ferskvann til saltvann, det vil si gjør den i stand til å leve i et medium som er saltere enn den selv. Smoltifiseringen kjennetegnes ved at fisken endrer utseende og atferd, samtidig som det skjer fysiologiske endringer (Hoar 1988; McCormick et al. 1998). Selve smoltifiseringsprosessen er avhengig av mange faktorer, hvor temperaturen er én. Når laksen har smoltifisert kalles den naturlig nok for smolt, og på dette stadiet forlater den elva og vandrer ut i havet. Utvandringstidspunktet for smolten i ulike vassdrag er også influert av temperaturen, og økt vanntemperatur om våren er sammen med økt vannføring den viktigste faktoren som får smolten til å vandre ut (Jonsson & Ruud-Hansen 1985; Hvidsten et al. 1995). I Norge foregår smoltutvandringen mellom april og juli. Laksen kalles for postsmolt når den har forlatt elva. Noen hanner kjønnsmodner imidlertid som parr (Orton et al. 1938), og mange av disse smoltifiserer aldri og blir værende i elva til de dør.

Postsmolten vandrer raskt ut til oppvekstområdene i havet. Oppvekstområdene for de norske laksestammene ligger hovedsakelig i Norskehavet og Barentshavet. Laksen livnærer seg av en rekke forskjellige byttedyr i havet. Blant byttedyrene finner vi ulike fiskeslag, som sil, sild og lodde, men også blekksprut og ulike krepsdyr (Hansen & Pethon 1985; NOU 1999). Laksens opphold i havet varer som regel mellom ett og tre år. Etter en vinter i havet veier laksen mellom 1 og 3 kg, og kalles for smålaks. Etter to vintre veier den ofte mellom 3 og 7 kg og kalles mellomlaks, og etter tre vintre veier den over 7 kg og kalles storlaks. Vi kjenner relativt lite til hvordan havtemperaturen påvirker laksen, men det er rimelig å tro at dette er en meget viktig faktor for laksens vekst og overlevelse i havet (Friedland 1998a; Friedland et al. 1998b; Mills 2000; Jacobsen & Hansen 2001). Det kommer stadig nye artikler på dette feltet, men som tidligere nevnt har vi valgt å begrense oss til laksens ferskvannsfase.

Allerede i 1599 skrev Peder Claussøn Friis om hvordan laksen vandret tilbake for å gyte i den elva den vandret ut fra (NOU 1999). Tilbakevandringen til hjemelva begynner på seinvinteren. Vandringen ser ut til å være delt inn i en vandring inn til kystområdene, og en vandring langs kysten og fjordsystemene inn til hjemelva (Hasler 1966; Harden Jones 1968; Hansen et al. 1993). Den største og eldste laksen kommer som regel først. I Norge vandrer det laks opp i elvene fra april og helt ut i desember. Tidspunktet for dette varierer imidlertid fra vassdrag til vassdrag, og nærliggende vassdrag kan ha store forskjeller i oppvandringstidspunkt for laks. Temperaturen i elva kan ha betydning for når laksen velger å gå opp i elva (Banks 1969; Jensen et al. 1986).

I norske vassdrag gyter laksen vanligvis samme sesong som den vandrer opp i elva, men i noen elver kan en del laks vandre opp allerede om høsten ett år før gytingen. Dette gjelder blant annet i Tana og Alta. Denne laksen er umoden og kalles gjerne gjeldlaks. Etter gytingen dør en del av laksene, men noen overlever og vandrer ut i havet igjen. Dødeligheten er høyere i populasjoner som består av stor flersjøvinter laks enn i populasjoner med en høy andel mindre ensjøvinter laks (Jonsson et al. 1991b; Jonsson et al. 1997). Storlaks gyter generelt annet hvert år, mens ensjøvinter laks gyter hvert år etter at de har blitt kjønnsmodne (Jonsson et al. 1997). Av de som overlever etter gyting vandrer en del ut i havet allerede etter få uker (Jonsson et al. 1990a). Andre overvintrer i elva og vandrer ut den påfølgende våren. Denne laksen kalles for vinterstøinger. I Imsa ble det påvist en forskjell mellom kjønnene i utvandringstidspunkt. Hannene vandret gjennomsnittlig tidligere ut i sjøen enn hunnene (Jonsson et al. 1990a). Mange vinterstøinger overvintrer ett år i havet før de vender tilbake, men det er kjent at vinterstøinger (smålags) kan oppholde seg i sjøen bare noen få måneder før de vandrer opp i elva for å gyte igjen (Hansen & Jonsson 1994).

1.4 Vann og temperatur

Temperatur er en fysisk faktor som påvirker mange av vannets egenskaper. Dette gjelder både ferskvann og saltvann. Noen av disse egenskapene er viktige for fisken. Den mest åpenbare er temperaturen hvor vannet fryser til is. Dette betegnes ved vannets smeltepunkt, og er forskjellig i ferskvann og saltvann. For ferskvann er smeltepunktet 0°C , mens det for rent sjøvann er $-1,9^{\circ}\text{C}$.

Høy fordampningsvarme er en annen viktig egenskap ved vann. En stor varmemengde fjernes ved fordampning fremfor å gi øket oppvarming av vannet. Et annet forhold som motvirker oppvarming av vann er sammenhengen mellom fordampningshastigheten og metningsunderskuddet for vanndamp i luft. Metningstrykket for vanndamp i luft øker raskt med stigende temperatur. Dette gjør at metningsunderskuddet for vann, og dermed varmeavgangen gjennom fordampning, er høy ved høy temperatur. En temperaturøkning går derfor tregere ved høy enn ved lav temperatur, og denne effekten bidrar vesentlig til å motvirke en temperaturstigning i vann utover $25\text{-}30^{\circ}\text{C}$.

Vannets viskositet er også avhengig av temperatur. Ved lav temperatur vil vannet yte mer motstand når fisken forsøker å svømme gjennom det, særlig gjelder dette for liten fisk. Enhver temperaturendring er likevel relativt langsom i vann sammenlignet med luft. Dette skyldes at vann har en høy spesifikk varmekapasitet. Fisk kan derfor forflytte seg til kaldere deler av vannmassen og unngå dødelige effekter av høy temperatur. I en elv vil imidlertid vannet blandes effektivt slik at det sjelden eller aldri vil være store temperaturgradienter innenfor mindre områder.

En annen viktig temperaturavhengig egenskap er vannets evne til å løse oksygen. Når temperaturen stiger synker vannets løselighet for oksygen raskt. Vannets oksygeninnhold ved 30°C er bare halvparten av innholdet ved 0°C . Dette betyr at det blir mindre tilgjengelig oksygen i vannet med økende temperatur, samtidig som fiskens behov er raskt økende med økende vanntemperatur (forklart nedenfor). Vannets viskositet er også temperaturavhengig, og avtar med økende temperatur. Det

betyr at fisk må utøve mer arbeid for å ventilere gjellene ved lav enn ved høy temperatur.

1.5 Temperatur og fysiologi

Temperaturen i laksens miljø kan variere mellom 0 og 25°C. Det finnes imidlertid eksempler på at temperaturen kan bli høyere under spesielle forhold (Huntsman 1942). Vanntemperaturen påvirker fisken på mange måter. Sentralt her er alle de enzymatiske prosessene, hvor hastigheten er temperaturavhengig. Enzymer har en eksponensiell økning i aktivitet med økende temperatur. Dette gjelder blant annet viktige prosesser knyttet til transport av ioner over gjellene, og prosesser knyttet til fordøyelse og energiomsetning. En annen viktig prosess som påvirkes av temperaturen er fiskens oksygenopptak. Dels ved at oksygenopptaket er knyttet til fiskens energiomsetning og dels ved at temperaturen påvirker oksygenets løselighet i vann og hemoglobinetts evne til å binde oksygen.

Et problem for fisken er at disse faktorene ikke virker i samme retning. Ved høye temperaturer vil som nevnt enzymaktiviteten være forhøyet. Dette medfører et økt oksygenforbruk. Samtidig reduseres tilgjengeligheten av oksygen. Hemoglobinetts evne til å binde oksygen er også redusert ved høy temperatur. Dette gjør det også vanskeligere for fisken å ta opp oksygen fra vannet ved høy temperatur, men samtidig lettere å avgi oksygen til det trengende vev i fiskekroppen. Dersom temperaturen blir for høy vil derfor fisken etter hvert få problemer med å dekke sitt oksygenbehov.

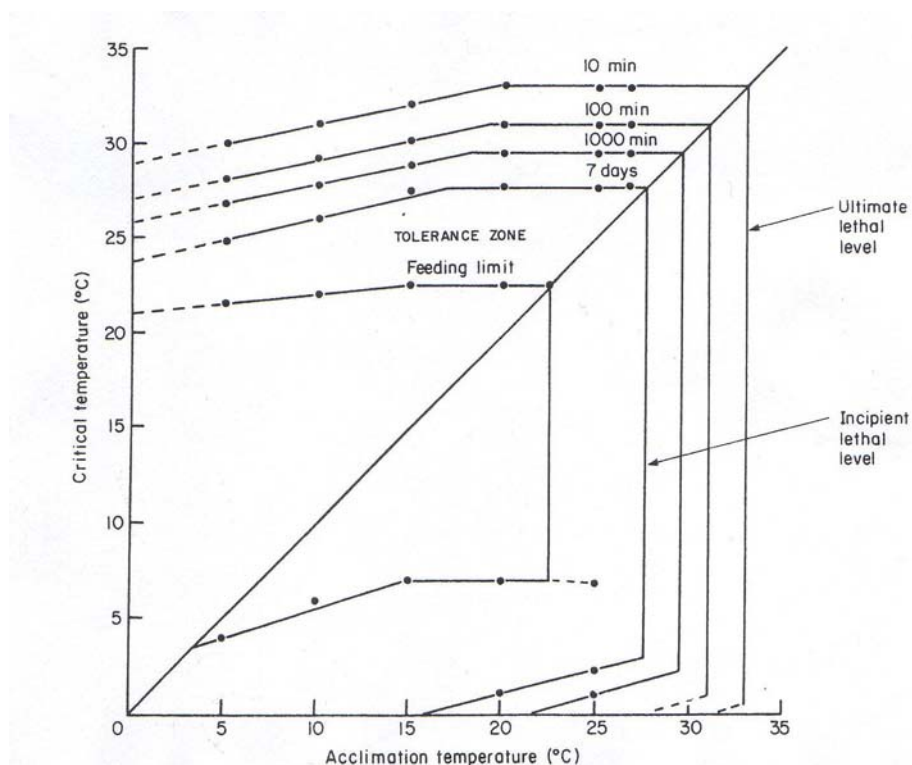
Ved for høye temperaturer vil dessuten ulike proteiner denatureres, det vil si miste sin funksjonelle struktur. Enzymer vil følgelig slutte å virke og fiskens stoffskifte bryter sammen. Meget lave temperaturer kan også være et problem. Ved lav temperatur er enzymaktiviteten lav. Dette kan skape et problem i forholdet mellom næringsopptak og forbruk hos fisken. Fisken vil uansett forbruke noe energi, men det kan bli et misforhold mellom dette energiforbruket og dens evne til å ta opp næring fordi fordøyelsesenzymene ikke virker. Videre kan det bli et misforhold mellom den aktive ionetransporten over gjellene og den passive diffusjonen av ioner over gjellene ved lav

temperatur. Den aktive transporten blir redusert på grunn av nedsatt enzymaktivitet mens den passive diffusjonen ikke påvirkes like mye.

1.5.1 Temperaturtoleranse

Blant de laksefiskene det finnes data for er Atlanterhavslaksen den som har de høyeste temperaturkravene med hensyn på overlevelse, fødeinntak og vekst (Elliott 1991). Det er imidlertid viktig å presisere at dette i hovedsak er basert på studier av lakseparr. En arts temperaturtoleranse er et begrep som er vanlig å bruke for å beskrive innenfor hvilket temperaturintervall arten kan leve. Temperaturtoleransen uttrykkes som temperaturintervallet mellom maksimal og minimal overlevelsestemperatur. Maksimal overlevelsestemperatur for lakseparr (0+ og 1+) er foreslått å ligge mellom 23 og 29,8°C (Bishai 1960; Spaas 1960; Garside 1973; Elliott 1991). I korte perioder kan imidlertid lakseparr overleve høyere temperaturer enn dette, for eksempel i 10 min ved 33°C (Elliott 1991) (Figur 2). Spaas (1960) fant i tillegg at det var en liten økning i den maksimale øvre temperaturgrensen med økende alder på yngelen opp til 1+. Når det gjelder laks, vil temperaturtoleransen variere avhengig av hvilket livshistoriestadium som studeres. Dessuten eksisterer det lite kunnskap om øvre temperaturgrense for overlevelse av laks i felt. Huntsman (1942) fant imidlertid at nygått smålaks (grilse) i en canadisk elv døde ved temperaturer mellom 29,5 og 30,5°C, mens parr først døde ved høyere temperaturer, mellom 32,9 og 33,8°C.

Elliott (1991) fant at minimal overlevelsestemperatur for lakseparr var 0°C (Figur 2). Dette resultatet var basert på at fisken på forhånd var akklimert til 15°C. Når akklimeringstemperaturen var 25°C var imidlertid laveste overlevelsestemperatur 2,2°C.



Figur 2 Temperaturtoleransopolygon for laksunger. Figuren viser fødeinntaksgrenser, toleransesonen, og tre ulike dødelighetsgrenser. Incipient lethal level: overlevelse over 7 dager; Ultimate lethal level: overlevelse over 10 minutter; to intermediære nivåer; henholdsvis 100 og 1000 minutters overlevelse. Etter Elliott (1991).

1.5.2 Temperatur og metabolisme

Temperaturen har en sterk effekt på enzymaktiviteten, som øker eksponensielt med økende temperatur. Den faktoren aktiviteten øker med når temperaturen økes med 10°C kalles prosessens Q_{10} -verdi. De fleste enzymatiske prosesser har en Q_{10} -verdi på mellom 2 og 3. De enzymatiske prosessene er energikrevende og får sin energi fra oksidering av organiske næringsstoffer. Hastigheten til en organismes stoffskifte (samlede enzymaktivitet) kan derfor knyttes til organismens oksygenopptak. Oksygenopptak benyttes av den grunn ofte som et mål på ulike organismers stoffskiftehastighet. Oksygenopptaket kan måles ved hjelp av respirometri. Likeledes kan respirometri også brukes til å måle energiomsetning.

Den totale energiomsetningen til en fisk, eller en hvilken som helst heterotrof organisme, kan uttrykkes i form av et energibudsjett. I et slikt budsjett skal det i

prinsippet være balanse mellom energien i føden før og etter at den har passert gjennom fisken. På den ene siden settes energien i føden (C):

$$C = V + R + F + U$$

Og på den andre siden, energi som omsettes i vekst (V) og opprettholdelse av livsfunksjonene (R), og energi som går tapt gjennom faeces (F) og urin (U). De ulike komponentene på høyre side av ligningen kan igjen deles opp i mer spesifikke komponenter. For eksempel kan V deles opp i somatisk vekst (V_s) og gonadevekst (V_c).

$$C = (V_s + V_c) + R + F + U$$

Den energien som går med til å opprettholde livsfunksjonene (R), kalles også for metabolsk rate, og kan deles i flere komponenter. For eksempel slik:

$$C = (V_s + V_c) + (R_s + R_A + R_D) + F + U$$

Hvor (R_s) er standard metabolsk rate, eller det vi ofte kaller hvilemetabolisme som er energiforbruket ved hvile. (R_A) er energi som går med til å utføre et arbeid, som hos fisk hovedsakelig blir svømming. (R_D) er den energien som forbrukes i forbindelse med fordøyelse. Det som er viktig å merke seg her er at temperaturen har en effekt på så og si alle komponentene på høyre side av ligningen. V, R og U øker med økende temperatur, mens F avtar. Veksten øker med økende temperatur, men bare dersom C øker mer enn $R + F + U$. Den temperaturavhengige veksten øker imidlertid bare opp til en viss temperatur, og avtar dersom temperaturen øker videre. Den temperaturen hvor veksten er høyest kalles derfor optimaltemperaturen for vekst.

Den optimale veksttemperaturen for en fiskebestand i naturen er imidlertid vanskelig å bestemme, og så vidt vi vet er dette i liten grad studert. Det finnes derimot flere arbeider som tar for seg optimaltemperaturer for vekst under kontrollerte forhold (Siginevich 1967; Dwyer & Piper 1987; Elliott & Hurley 1997; Forseth et al. 2001; Jonsson et al. 2001). Forskjeller i generelle forsøksbetingelser kan medføre at optimaltemperaturen for vekst varierer noe mellom ulike studier. Dette kan skyldes

flere faktorer, for eksempel ulik grad av oksygenmetning i vannet. Det er også hevdet at det eksisterer genetisk betingede vekstforskjeller mellom laks fra ulike stammer (Refstie & Kittelsen 1976; Refstie & Steine 1978; Siemien & Carline 1991).

2. EGG OG PLOMMESEKKYNGEL

Egg av laks ligger nedgravd i elvegrusen (ca 5-30 cm i diameter) gjennom vinteren (Barlaup et al. 1994). Eggutviklingstiden (inkuberingstiden) er temperaturavhengig, og eggene klekker på våren/forsommeren. I de første ukene etter klekkingen oppholder yngelen seg nede i grusen og ernærer seg av plommesekken. Varigheten av dette stadiet er temperaturavhengig. Når plommesekken er nesten brukt opp, svømmer yngelen opp fra grusen og begynner å ta til seg føde.

2.1 Temperaturindusert dødelighet hos egg og plommesekkyngel

Egg og plommesekkyngel er kritiske stadier i laksens liv med hensyn på temperaturindusert stress og dødelighet. Det er antatt at lakseegg kan tolerere et temperaturområde fra 0 til ca 16°C (Hayes et al. 1953b; Peterson et al. 1977; Ojanguren et al. 1999). Plommesekkyngel av laks tåler noe høyere temperaturer enn egg og kan overleve opp til 22°C (Ojanguren et al. 1999). Egg og plommesekkyngel tolererer generelt mindre temperaturendringer enn eldre stadier.

I et laboratoriestudium utført med temperaturer under 4°C var dødeligheten av lakseegg på 22% før øyerognstadiet (Peterson et al. 1977). I det samme studiet var dødeligheten ca 5% ved temperaturer fra 4-8 °C og ca 12% ved 10-12°C. Noe av dødeligheten ved 10-12°C skyldtes sannsynligvis soppinfeksjon. Wallace & Heggberget (1988) inkuberte egg fra fem norske laksestammer ved så lave temperaturer som 0,1 og 1°C . Eggdødeligheten rett etter befruktning var 10-20% i alle gruppene og de lave vanntemperaturene trekkes fram som én mulig årsak. Studier av vanntemperaturens effekt på eggdødelighet under naturlige forhold er mangelvare, men mange norske vassdrag har lave vanntemperaturer i gyteperioden (Heggberget 1988).

Høyere dødelighet hos lakseegg ved 12°C, sammenlignet med 8 og 10°C er vist av Gunnes (1979). Den høyere dødeligheten ved 12°C antok Gunnes (1979) skyldtes at den norske laksestammen han brukte, var tilpasset lavere temperaturer i inkuberingsperioden enn 12°C. Temperaturer over 10°C er lite aktuelt i store deler av inkubasjonsperioden for laks i norske vassdrag.

Reguleringsinngrep kan innebære redusert vintervannføring i et vassdrag hvis deler av nedbørsfeltet fraføres. Dette kan medføre lavere vintertemperaturer i vassdraget på grunn av økt avkjøling. Det finnes også eksempler på at vintertemperaturen kan øke ved at "varmt" grunnvann får større betydning i vassdraget etter en fraføring. Reduserte vintertemperaturer kan teoretisk sett gi økt dødelighet hvis temperaturendringen er stor nok eller vanntemperaturen i utgangspunktet er lav. Det mangler imidlertid data som viser dette. En sekundær effekt av redusert vintervannføring kan være tørrlegging og innefrysing av egg (Barlaup et al. 1994; Berger et al. 2001).

Oppsummering

Egg og plommeseekkyngel er sårbare med hensyn på temperaturindusert stress og dødelighet. Øvre kritiske temperaturer for henholdsvis egg og plommeseekkyngel er antatt å være ca 16 og 22°C. Ved temperaturer under 4°C er det i laboratorieforsøk registrert en økt eggdødelighet, men dog ikke mer enn ca 20 % ved 0°C.

2.2 Embryonalutvikling

Fiskefosteret (embryoet) gjennomgår en rekke morfologiske, fysiologiske og kjemiske endringer i løpet av utviklingstiden. Embryonalutviklingen betraktes som en dynamisk prosess der man kan karakterisere etterfølgende stadier på bakgrunn av dannelse av ulike morfologiske trekk (Gorodilov 1996). Fra befruktning og fram til plommesekken er brukt opp er det beskrevet mer enn 100 ulike stadier (Gorodilov 1996). Flere abiotiske faktorer påvirker embryonalutviklingen, hvorav vanntemperatur og oksygentilgang er de viktigste (Hamor & Garside 1976). Vanntemperaturen påvirker de metabolske prosessene fordi aktiviteten til de ulike enzymene er temperaturavhengig (Hayes et al. 1953b). Økt inkuberingsstemperatur vil derfor

medføre en raskere embryonalutvikling og tidligere klekking (Hayes et al. 1953b; Marr 1966; Ojanguren et al. 1999). Temperaturen betydning for eggutviklingstiden kommer vi nærmere tilbake til i neste kapittel.

Ulike vanntemperaturregimer (1-14°C) i inkuberingsperioden kan medføre ulike differensieringsrekkefølge i embryoer av laks (Hayes et al. 1953b). Eksempelvis medførte høye temperaturer at dannelse av galle i embryoet skjedde før dannelse av blodkar i halen og plommecirkulasjon. Ved lavere temperaturer gikk utviklingen av de to siste prosessene raskere. De ulike prosessene i utviklingen reagerte ulikt på forskjellige temperaturer. Generelt medførte høye temperaturer en fremskyndet utvikling av sirkulasjonssystemet og eksterne karakteristika som finner og pigment. Lavere temperaturer fremskyndet også differensieringen av fordøyelsessystemet og skelettet. Abnormaliteter kan forekomme hvis embryoet utsettes for høye temperaturer (10-15°C) (Hayes et al. 1953b). Sannsynligheten for dette er imidlertid helt avhengig av hvilket stadium embryoet er i når temperaturendringen skjer (Hayes et al. 1953b). En senkning av temperaturen fra 12 til 2-3°C på øyerognstadiet eller rundt klekketidspunktet medførte væskedannelse i plommesekken med påfølgende redusert vekst og økt dødelighet av plommesekkkyngel (Peterson et al. 1977). Slike voldsomme temperaturendringer er lite aktuelt i naturlige systemer.

Færre ryggvirvler ved klekking som følge av høye inkuberings temperaturer er påvist hos laks (Pavlov 1984; Klinkhart et al. 1987). Ulik inkuberings temperatur kan også medføre forskjeller i morfologi hos yngel av sjøørret (*Salmo trutta*) (Tåning 1952). Det laveste antall ryggvirvler ble registrert hos yngel som var inkubert ved ca 6°C, mens høyere eller lavere temperaturer medførte et gjennomsnittlig høyere antall ryggvirvler. Temperaturen hadde også betydning for antallet finnestråler i rygg-, buk- og gattfinnen. Morfologiske forskjeller som følge av ulike inkuberings temperatur er også påvist hos karpefisk (Hubbs 1922).

Forskjeller i inkuberings temperatur kan medføre at yngelen klekker på ulike morfologiske stadier. Dette er vist i eksperimentelle forsøk med laks fra Østersjøen og Barentshavet (Gorodilov 1996), og kan bety at inkuberings temperaturen påvirker

størrelsen på yngelen ved klekking. Peterson et al. (1977) fant at egg som var inkubert ved konstant høye temperaturer (10-12°C) ga kortere yngel ved klekking enn ved inkubering under lavere temperaturer. Yngelen som var inkubert under høye temperaturer klekket på et tidligere stadium i utviklingen. Gunnes (1979) fant også at lakseyngel klekket ved høye temperaturer (12°C) var mindre enn yngel holdt ved 8°C og 10°C. Årsaken til disse forskjellene ble antatt å være at utviklingen ved 12°C var for hurtig og i en mer ineffektiv omdannelse av plomme til fiskevev. Det er imidlertid også hevdet at lakseyngelen er mindre ved høyere inkuberingstemperaturer fordi det dannes færre ryggvirvler (Matschak et al. 1995). Det er generelt akseptert at egg inkubert ved lave temperaturer gir større yngel ved klekking enn egg inkubert ved høyere temperaturer (Hamor & Garside 1976; Hamor & Garside 1977; Nathanailides et al. 1994; Johnston & Mc Lay 1997).

Vanntemperaturen kan påvirke hvordan eggene klekkes. Hayes et al. (1953b) hevdet at yngelen vanligvis klekket slik at halen kom først ut av eggkapselen. Ved inkubering under lave temperaturer var det ofte hodet eller plommesekken som kom først ut. Dette medførte som oftest at hodet og kroppen kom i klemme og yngelen døde (Hayes et al. 1953b). Hva som er regnet som en lav temperatur ble ikke oppgitt i dette studiet. Hvorvidt dødelighet som følge av selve klekkeprosessen kan være et problem i naturlige systemer er ukjent.

Antall og størrelse på muskelfibrene påvirkes også av vanntemperaturen. Muskler hos fisk utgjør 30-80% av kroppsmassen og veksten til fisken henger nært sammen med vekst av muskler (Matschak & Stickland 1995). Muskelvekst hos fisk kan foregå på to måter, enten ved en økning i antall muskelfibere, eller ved en økning i størrelse av de enkelte muskelfibrene. Økte vanntemperaturer i inkuberingsperioden (8-11°C) medførte at nyklekket yngel hadde færre, men større muskelfibere enn laks som ble inkubert ved lavere temperaturer (3-6°C) (Nathanailides et al. 1994; Usher et al. 1994; Matschak et al. 1995; Matschak & Stickland 1995; Matschak & Stickland 1996; Johnston & Mc Lay 1997). Responsen på temperatur kan variere innad i et vassdrag på grunn av ulike temperaturregimer i ulike deler av vassdraget (Johnston et al. 2000). I tillegg kan

responsen variere avhengig av hvilket stadium fisken befinner seg på (klekking eller swim-up stadiet) (Johnston et al. 2000).

Oppsummering

Vanntemperaturen påvirker ikke bare eggutviklingstiden, men også rekkefølgen i dannelse av organer, forekomst av abnormaliteter, utviklingsstadium og størrelse på klekketidspunktet, klekkeprosessen samt dannelse og vekst av muskelceller. Det eksisterer lite informasjon om betydningen av forskjeller og endringer i vanntemperatur for embryonalutviklingen i ville laksebestander.

2.3 Inkuberingstid og klekketidspunkt

Eggutviklingen fra befruktning til klekking er direkte avhengig av vanntemperaturen og utviklingstiden synker med økende temperatur. Vintertemperaturen i norske laksevassdrag er vanligvis lav (0-3°C), og temperaturen i inkuberingsperioden og ved klekking tilsier at laksen er tilpasset lave temperaturer (Wallace & Heggberget 1988). Klekketidspunktet defineres som tidspunktet når 50% av eggene har klekket og for Atlanterhavslaks kan denne variere både innen og mellom vassdrag. I norske elver klekker eggene normalt i perioden april-mai. Begreper som døgngader og varmesum er ofte benyttet ved angivelse av temperatureffekter på inkuberingstiden. En gjennomsnittlig vanntemperatur på for eksempel 5°C i løpet av et døgn gir 5 døgngader og 10 dager med en temperatur på 5°C gir dermed en varmesum på 50 døgngader. Varmesummer fra 300-400 døgngader fra gyting til klekking har vært regnet som normalt for laks i Norge (Hansen 2000). Bruk av døgngader og varmesummer ved lave temperaturer bør imidlertid unngås fordi det er et tiltagende ikke-lineært forhold mellom temperatur og utvikling av lakseeegg når temperaturen blir lavere enn 5°C (Wallace & Heggberget 1988).

Crisp (1981) utarbeidet flere alternative modeller for prediksjon av klekketidspunktet for fem ulike arter laksefisk, deriblant laks. Den anbefalte modellen for laks redegjorde for over 97% av variasjonen i inkuberingstid (dager) og var utarbeidet for temperaturer fra 2,5 til 12°C.

$$\log D = b \log (T - \alpha) + \log a$$

D = antall dager fra befruktning til 50% klekking

T = gjennomsnittlig vanntemperatur

α = temperatur korreksjonsfaktor (laks) = -11,0

$\log a$ = konstant (laks) = 5,1908 ± 0,1561

b = konstant (laks) = -2,6562 ± 0,1235

Kane (1988) gikk igjennom historiske data for Atlanterhavslaks fra USA og fant følgende forhold mellom inkubasjonstemperatur og antall dager fra befruktning til 90% klekking:

$$\log_e Y = 5,483 e^{-0,347 x}$$

Y = antall dager fra befruktning til 90% klekking.

X = gjennomsnittlig vanntemperatur.

Denne modellen forklarte 96% av variasjonen i materialet. Vanntemperaturene fra befruktning til klekking varierte innenfor det samme intervallet som hos Crisp (1981). Det eksisterte imidlertid svært få data for temperaturer under 2,5°C slik at gyldigheten av modellene ved lave temperaturer var usikker. Senere arbeider har vist at modellen foreslått av Crisp (1981) også kan brukes til å forutsi klekkespunktet for laks (dager) ved temperaturer under 2°C (Heggberget & Wallace 1984; Wallace & Heggberget 1988).

Klekking kan fremskyndes når embryoet er så utviklet at det kan overleve utenfor egget (Kane 1988). En temperaturøkning på så lite som 0,7°C kan fremskynde klekkingen (Gray 1929; Heggberget & Wallace 1984). Hvis embryoet er i et langt fremskredet stadium kan en reduksjon i oksygenkonsentrasjonen også fremskynde klekking (Hamor & Garside 1976).

Vanntemperaturendringer som følge av menneskelige inngrep kan medføre endringer i klekketidspunkt. I Altaelva, som er regulert, ble modellen til Crisp (1981) benyttet til å beregne forskjeller i klekketidspunkt i Sautso (øverst i elva) før og etter regulering (Næsje et al. 1998). Reguleringen har ført til en økt vanntemperatur om høsten/vinteren og dermed en kortere inkubasjonsperiode. Etter regulering var tidspunktet for 50% klekking fra 9.mai til 2.juni mens den før regulering var fra 4. til 19.juni.

Wallace & Heggberget (1988) sammenlignet laksepopulasjoner fra fire ulike elver (Altaelva, Imsa, Sandvikselva og Lona) og en kultivert laksestamme (Sunndalsøra). Det ble ikke påvist genetiske tilpasninger til lokale forhold når det gjaldt forholdet mellom temperatur og inkuberingstid. Et senere studium hevder imidlertid at forholdet mellom vanntemperaturen og utviklingstiden for embryoet er en populasjonsspesifikk, adaptiv, fenotypisk egenskap (Berg & Moen 1999). Åtte ville laksepopulasjoner og en kultivert oppdrettsstamme fra Norge ble undersøkt med tanke på forskjeller i inkuberingstid ved to ulike stabile vanntemperaturer (7,3 og 9,4°C). Tiden varierte signifikant både mellom den kultiverte oppdrettsstammen og to av de ville populasjonene og mellom noen av de ville populasjoner. Gjennomsnittlig klekketidspunkt mellom de ville populasjonene varierte med ca 4 dager ved begge temperaturene. Det mangler grunnlagsdata i artikkelen til å kunne si noe om de absolutte forskjellene mellom populasjonene, men den kultiverte stammen klekket i gjennomsnitt ca 2 dager tidligere ved den høyeste brukte temperaturen (9,4°C).

Oppsummering

Det er etter hvert utviklet gode modeller for estimering av klekketidspunkt for laks. Dette er svært viktig informasjon både innen oppdrettsnæringen og i ville bestander, og gir mulighet til å forutsi endringer i klekketidspunkt som følge av ulike inngrep. Endringer av temperaturregimet i et vassdrag, for eksempel som følge av en regulering kan påvirke inkuberingstiden og klekketidspunktet for laks. Vi har imidlertid begrenset kunnskap om hvilke effekter dette har på rekruttering og overlevelse i bestanden som helhet.

2.4 "Swim-up" og eksternt fødeinntak

Tid fra befruktning til klekking er relativt nøye behandlet i litteraturen, men det eksisterer færre arbeider på hvordan temperaturen påvirker tiden det tar fra klekking til swim-up (tidspunkt for oppgang av grusen og når den begynner å ta til seg føde). Swim-up defineres vanligvis som når 50% av yngelen har kommet opp av grusen. Estimering av swim-up tidspunkt er mindre presist enn estimering av klekketidspunkt (Crisp 1988). Swim-up vil sannsynligvis skje tidligere enn beregnet når yngelen holdes i et klekkeri uten grus, og seinere enn beregnet under naturlige forhold. Dette fordi yngelen vil bruke en del tid på å komme seg opp gjennom grusen.

Crisps (1988) gjennomgang av data fra åtte forskjellige arter av laksefisk, deriblant Atlanterhavslaks, viste at forholdet mellom tiden fra befruktning til klekking (D_2) og tiden fra klekking til swim-up (D_3) grovt kunne anslås til $D_3 = 1,7 D_2$ ($D =$ dager). Temperaturen varierte mellom 2,8 og 12°C. En alternativ tilnærming til estimering av swim-up er utført av Godin (1981), men denne modellen forklarte en mindre andel av variasjonen i materialet (72%) enn modellen til Crisp (95%) (1988).

Jensen et al. (1989) utførte lignende beregninger med laks fra Vefsna, men swim-up tidspunktet ble definert som når 50% av yngelen hadde begynt å spise. Tiden fra klekking til første fødeinntak sank med økende temperatur og forholdet ble beskrevet med en ligning av typen $D = aT^b$ ($a=472$, $b=-1,27$). Modellen redegjorde for ca 96% av variasjonen i materialet. Vanntemperaturen varierte fra 3,9-10,4°C.

Temperatur og utviklingstid til første fødeinntak har også blitt undersøkt av Kane (1988). Basert på laks som stammet fra Penobscot River, Maine, USA, utviklet han en modell for beregning av hele tidsrommet fra befruktning til yngelen begynner å spise (eksternt fødeinntak).

$$\log_e Y = 6,003 e^{-0,307 x}$$

Y = antall dager fra befruktning til eksternt fødeinntak (vekt av plommesekk $\leq 5\%$ av total kroppsvekt).

X = gjennomsnittlig vanntemperatur.

Denne modellen og modellen til Jensen et al. (1989) ga sammenfallende verdier ved en temperatur på 4°C , men ved høyere temperaturer var estimert tidsperiode fra befruktning til klekking opp til 13 dager lenger i modellen til Kane (Kane 1988; Jensen et al. 1991). Ulike definisjoner av tidspunktet for eksternt fødeinntak kan være årsaken til disse forskjellene (Jensen et al. 1989).

Selv om endrete vanntemperaturer som følge av menneskelige inngrep kan gi forskjellig klekketidspunkt, som vist i øvre del av Altaelva, trenger dette ikke å bety at tidspunkt for oppgang fra grusen endrer seg i særlig grad. I Altaelva benyttet Næsje et al. (1998) modellen til Jensen et al. (1989) for å beregne tidspunktet for når yngelen kom opp av grusen og begynte å spise. Swim-up tidspunktet var omtrent det samme som før reguleringen. Dette kom av at vanntemperaturen på forsommeren sank etter reguleringen og yngelen brukte lenger tid på utviklingen fra klekking til oppgang fra grusen.

Dette er også vist av Grande & Andersen (1990) som testet to ulike vanntemperaturregimers effekt på klekke- og swim-up tidspunkt for laks. I det ene forsøket ble vannet tatt fra overflaten av en innsjø (Ca 1°C) mens det i det andre ble tatt fra dypområdene som hadde en høyere vintertemperatur (ca 3°C). Eggene som fikk vann fra dypområdene klekket betraktelig tidligere (mars-april) enn de som fikk vann fra det kaldere overflatelaget (april-mai). Tidspunktet for swim-up var imidlertid relativt likt (overgangen mai-juni). Plommesekkstadiet varte mye kortere når laksen gikk i overflatevannet. Dette skyldtes at overflatevannet ble hurtig varmet opp om våren og medførte en akselerert utvikling og oppgang fra grusen.

Vanntemperaturen kan også ha betydning for når på døgnet lakseyngelen kommer opp av grusen. Yngel av laksefisk kommer generelt opp av grusen om natten (Godin 1981; Gustafson-Marjanen & Dowse 1983; Crisp & Hurley 1991). Dette skyldes

sannsynligvis høy predasjonsrisiko om dagen. I et eksperimentelt studium med baltisk laks forlot yngelen grusen om natten når vannet var kaldt (6,0 og 11,5°C), mens den ved høy temperatur (14,5°C) hovedsakelig forlot grusen om dagen (Brännäs 1987). Årsakene til dette er uklart, men det finnes flere mulige forklaringer. Høy vanntemperatur kan gjøre det lettere å unnsnippe likevarme predatorer (fugl og pattedyr). Predasjonsrisikoen er mindre i forhold til ved lav vanntemperatur siden fisken da er tregere. Høy vanntemperatur medfører at energiforbruket er høyere enn ved lav temperatur, og fisken har dermed mindre tid på seg til å finne mat før plommesekken er brukt opp. En oppgang fra grusen om dagen kan dermed bli nødvendig. En annen forklaring kan ha sin bakgrunn i generell døgnaktivitet. Ved lave temperaturer er fisken nattaktiv og forlater grusen om natta, mens den ved høye temperaturer er dagaktiv og forlater grusen om dagen. Differensieringsrekkefølgen i embryoet kan også ha betydning. Denne avhenger som tidligere nevnt av vanntemperaturen (kap 2.2). Utviklingen av øyepigment foregår raskere ved høye temperaturer enn ved lave (Hayes et al. 1953b). Brännäs (1987) foreslår at oppgang fra grusen om natten eller dagen kan ha sammenheng med en indusert asynkron utvikling i forhold til utvikling av øyepigment.

Vanntemperatur, vannføring og næringsforhold i elva når yngelen kommer opp fra grusen har stor betydning for overlevelsen (Jensen & Johnsen 1999). Det er hevdet at i hvert enkelt vassdrag er laksebestanden tilpasset slik at yngelen kommer opp fra grusen når miljøforholdene er optimale for overlevelse (Jensen et al. 1991). Under oppdrettsforhold er det vist at vanntemperaturen bør være over 8°C for å gi en vellykket overgang fra plommesekkstadiet til fritt svømmende yngel (Refstie 1979). I Aurlandselva, som er regulert, er vanntemperaturen av avgjørende betydning for overlevelsen av laksunger (Sægrov et al. 1998a; Sægrov et al. 2000). I perioden 1989-1999 var det bare ett år, 1991, med god overlevelse av laksyngel i Aurlandselva. Dette var det eneste året da temperaturen ved første fødeopptak var over 9°C. En estimering av tidspunkt for første fødeopptak i 10 norske lakseelver viste også at oppgang fra grusen og fødeopptak ikke startet før vanntemperaturen var steget til ca 8°C (Jensen et al. 1991). Vannføringen hadde imidlertid også betydning. Tidspunkt for første fødeinntak var enten før eller etter vårflommen. Hvis vanntemperaturen steg til ca 8°C

før vårflommen, begynte yngelen å ta til seg føde før flommen. Hvis vanntemperaturen ikke hadde nådd ca 8°C før vårflommen, skjedde første fødeinntak først etter at flommen var over og uavhengig av vanntemperaturen.

Oppsummering

Tiden det tar fra yngelen klekker til den kommer opp av grusen og begynner å ta til seg føde (swim-up) er temperaturavhengig og synker med økende temperatur. Flere ulike modeller er utviklet for å kunne beregne swim-up tidspunktet. Menneskelige inngrep som endrer vanntemperaturregimet kan endre klekketidspunktet, men ikke nødvendigvis swim-up tidspunktet. Lakseyngelen kommer generelt opp av grusen om natten. Vanntemperaturen når yngelen kommer opp av grusen har stor betydning for overlevelsen og bør være over 8-9°C.

3. YNGEL OG PARR

Dette kapitlet omhandler vanntemperaturens effekt på laksens livssyklus fra lakseyngelen begynner å spise aktivt og fram til smoltifisering. Begrepet laksunger som senere benyttes er en samlebetegnelse på denne gruppen. Begrepet "yngel" brukes i hovedsak om 0+ laksunger fram til de er ett år gamle. Da brukes benevnelsen "parr". Betegnelsen "presmolt" brukes om laksunger den siste høsten og vinteren før smoltifisering.

3.1 Vekst og fødeinntak

Når lakseyngelen har brukt opp plommesekken, vil veksten avhenge av en rekke faktorer som vanntemperatur, næringsforhold og fiskens vekt, hvorav vanntemperaturen er den viktigste. Veksten kan også påvirkes av andre faktorer som fotoperiode, vannhastighet, oksygennivå, salinitet og konkurranse innen og mellom arter (Jensen 1990). Førsteårsvekst for laks i Norge ligger normalt mellom 4 og 8 cm ved avslutta vekstsesong. Veksten kan variere både innen og mellom geografiske regioner.

3.1.1 Temperaturområde for vekst og fødeinntak

I Norge er det relativt sjelden at temperaturen i et naturlig system kommer opp i det temperaturområde der de øvre grensene for vekst og fødeinntak for lakseunger ligger, men det kan forekomme i enkelte vassdrag (Oselva ved Bergen og flere av Jærenelvene, H. Sægrov, pers.medd.). De nedre grensene derimot er svært relevante i Norge da flere av våre lakseelver er kalde vassdrag.

3.1.1.1 Nedre temperaturgrense for vekst og fødeinntak

Allen (1940; 1941) observerte at presmolt av laks i to elver i England og Skottland skiftet habitat fra strykpartier til kulper, og ble inaktive når vanntemperaturen sank under 7°C. Han konkluderte med at det eksisterte et terskelnivå rundt 7°C der vekst og

fødeinntak under dette var minimalt (Allen 1940; Allen 1941; Allen 1969). Andre studier har også satt nedre grense for vekst hos laksunger ved 7°C (Symons 1979; Evans et al. 1985). Basert på Allens hypotese om at veksten til laks var minimal under 7°C definerte Symons (1979) vekstsesongen til laks som antall dager der vanntemperaturen var over 7°C. Power (1969) og Lee & Power (1976) definerte vekstsesongen for laks som antall dager over henholdsvis 6,0 og 5,6°C på bakgrunn av feltstudier i Canada, og konkluderte med at dette var nedre grense for vekst i disse elvene.

Flere andre undersøkelser har estimert nedre temperaturgrense for vekst til mellom 4 og 7°C for lakseparr. I Beiarelva i Nordland fylke ble nedre temperaturgrense for vekst hos laksunger bestemt til 6,3°C (Jensen & Johnsen 1986). I Saltdalselva og Strynseelva var nedre grense for vekst over 7°C (7,3-7,4°C). Studier fra Nord-England har vist at laksunger først begynner å vokse ved temperaturer på 6°C (Elliott & Hurley 1997). Stefansson & Pettersen (1997) viste i et laboratorieforsøk med lakseyngel fra Suldalslågen, Stryneelven og Storåna at selv ved så lave temperaturer som 4°C var det en viss vekst hos yngelen selv om den var liten. I tillegg var det forskjeller mellom stammene i vekst, der lakseyngel fra Storåna vokste dårligere enn laks fra Suldal og Stryn ved lave temperaturer. En studie av laks fra seks norske elver viste at lakseunger ikke hadde positiv vekstrate før ved ca 6,5°C (Forseth et al. 2000).

Det har lenge vært kjent at det er individuelle forskjeller i veksthastighet mellom laksunger og at dette kan resultere i utvikling av bimodale lengdefordelinger (kap. 3.1.2) (Thorpe 1977; Thorpe et al. 1980). Forseth et al. (2001) fant forskjeller i nedre temperaturgrense for vekst av laks avhengig av om laksungene var sakte- eller hurtigvoksende. Hurtigvoksende laksunger hadde en nedre temperaturgrense for vekst på 6°C, mens de saktevoksende individene hadde en nedre grense på 7,7°C. Jonsson et al. (2001) undersøkte vekst- og fødeinntak ved ulike temperaturer for laksunger fra 5 norske vassdrag. Den nedre temperaturgrensen for vekst i de enkelte elvene varierte også her med veksthastigheten til fisken. De hurtigvoksende laksungene hadde en lavere temperaturgrense for vekst (5-6°C) enn saktevoksende laksunger (8-11°C). Den nedre temperaturgrensen for vekst var imidlertid relativt lik

mellom vassdragene (Jonsson et al. 2001). Den nedre temperaturgrensen for vekst økte med synkende fødeinntak (Forseth et al. 2001). Nedre temperaturgrense for fødeinntak lå gjennomsnittlig ca 1,5-2°C lavere enn nedre temperaturgrense for vekst (Forseth et al. 2001; Jonsson et al. 2001).

Under simulerte vinterforhold er det vist at laksunger kan vokse ved temperaturer helt ned til 1,3°C (Forseth et al. 2000). Dette tyder på at laksunger kan vokse om vinteren ved temperaturer som er for lave til vekst i en sommersituasjon. Så langt vi kjenner til er dette den eneste undersøkelsen som har påvist vekst ved så lave temperaturer.

I et laboratoriestudium fant Elliott (1991) at nedre grense for fødeopptak hos lakseparr var 7°C. Denne nedre grensen var allikevel ikke konstant da lav akklimeringstemperatur medførte at lakseparr tok til seg føde ved temperaturer helt ned i 4°C (Elliott 1991; Elliott & Hurley 1997). Det er blitt rapportert om fødeinntak hos laksunger i laboratorieforsøk ved temperaturer helt ned i 0,9°C (Higgins & Talbot 1985). I Suldalslågen begynte 0+ laks å ta til seg føde ved en temperatur på ca 5°C (Lillehammer 1973). I naturen er det vist at lakseparr fra Altaelva tok til seg føde ved temperaturer helt ned til nærmere 0°C og lakseparr fanget i mai hadde en magefyllingsgrad på 40-90% (Huru 1986). Bremset (1999) observerte ved dykking at ungfisk av laks spiste om natten selv når temperaturen var 0°C.

Elliott (1981; 1991) påpeker at nedre grenseverdi for vekst synes å ligge ca 3°C høyere hos laks enn hos ørret. I henhold til Eliotts resultater betyr dette at ørret blir mindre påvirket av lave temperaturer enn laks fordi ørret slutter å ta til seg føde ved lavere temperaturer.

Sægvog et al. (1998b) undersøkte presmolttetthet i 14 ulike elver på Vestlandet og fant at tettheten av presmolt laks økte med økende vanntemperatur, mens tettheten av presmolt av ørret avtok omtrent tilsvarende med økende vanntemperatur. Dette kan være forårsaket av at laksen er konkurransesvak ved lave temperaturer på grunn av fysiologiske avgrensinger. Forskjellene i temperaturpreferanse mellom ørret og laks

indikerer at selv små endringer i vanntemperatur kan medføre forskyvninger i konkurranseforholdet mellom laks og ørret.

Oppsummering

Resultatene fra de ulike studiene tyder på at nedre grense for vekst hos laks ikke er en fast grenseverdi på for eksempel 7°C, men kan variere noe fra elv til elv og mellom sakte- og hurtigvoksende individer (Jensen & Johnsen 1986; Elliott 1991; Elliott & Hurley 1997; Forseth et al. 2001; Jonsson et al. 2001). Det kritiske nedre temperaturområdet for vekst synes likevel som oftest å ligge rundt 6°C, men det er påvist positive vekstrater ved temperaturer lavere enn dette. Den nedre temperaturgrensen for fødeinntak ligger generelt ca 1,5-2°C lavere enn nedre temperaturgrense for vekst. Det er imidlertid påvist fødeinntak hos laksunger helt ned mot 0°C. Det er derfor ikke noe som tyder på at laksungene slutter å spise i vinterhalvåret.

3.1.1.2 Øvre temperaturgrense for fødeinntak og vekst

Elliott og Elliott & Hurley (1991; 1997) fant at 0+ og 1+ parr av laks fra elvene Leven og Lune i England hadde en gjennomsnittlig øvre temperaturgrense for fødeinntak på 22,5°C. De fant ingen forskjeller mellom populasjonene eller aldersgruppene. Koskela et al. (1997) estimerte en øvre grense for fødeinntak på 29°C for 1+ og 2+ baltisk laks som stammet fra elven Neva. Dette var basert på ekstrapolering av en fødeinntaksmodell da deres høyeste eksponeringstemperatur var 23°C. Resultatene fra Koskela et al. (1997) stemmer godt overens med Grande & Andersen (1991) som i et laboratorieeksperiment observerte at den høyeste temperaturen 0+ laks tok til seg føde ved var henholdsvis 28,1 og 28,3°C. Jonsson et al. (2001) analyserte og modellerte eksperimentelle data på vekst og fødeinntak hos laksunger fra 5 norske laksevasdrag. De fant at den øvre temperaturgrensen for fødeinntak gjennomsnittlig lå ca 1,5°C høyere enn den øvre temperaturgrensen for vekst (Forseth et al. 2001; Jonsson et al. 2001). De modellerte øvre temperaturgrensene for fødeinntak varierte mellom 25 og 31°C, mens de øvre temperaturgrensene for vekst varierte mellom 24-27°C for laksunger fra de ulike elvene. Koskela et al. (1997) estimerte en øvre temperaturgrense for vekst av laksunger på 24,1°C. Peterson & Martin-Robichaud (1989) fant at lakseyngel holdt ved 23°C fortsatt vokste.

Også for øvre temperaturgrense synes det å eksistere visse artsforskjeller mellom ørret og laks (Elliott 1981; Elliott 1991; Grande & Andersen 1991; Forseth et al. 2001). I Elliotts undersøkelser sluttet lakseparr å ta til seg føde ved 22,5°C, mens ørreten sluttet ved ca 19°C. Ørret ble i tillegg tidligere utsatt for termisk stress (22-25°C) enn laks (25-28°C). På samme måte som ved nedre grense for fødeinntak og vekst var det også her en forskjell mellom laks og ørret på 3°C. I Grande & Andersens (1991) eksperiment var det en forskjell på ca 2°C i øvre fødeinntaksgrense mellom ørret (26,2°C) og laks (28,1 og 28,3°C). Laks har høyere veksteffektivitet enn ørret, særlig ved høye temperaturer (Forseth et al. 2001).

Oppsummering

Veksten hos laksunger opphører ved en temperatur på ca 24-25°C, mens matinntaket generelt stopper ved temperaturer ca 1,5°C høyere.

3.1.1.3 Optimal veksttemperatur, veksteffektivitet og fødeinntak

Vanntemperatur har en stor betydning for vekst og fødeinntak hos fisk. Det er de senere årene utviklet flere modeller som tar sikte på å estimere vekst og fødeinntak hos laksunger ved ulike temperaturer (Elliott & Hurley 1997; Forseth et al. 2001; Jonsson et al. 2001). Ved å modellere vekst og fødeinntak under optimale eksperimentelle forhold kan man sammenligne dette med forholdene i naturlige systemer og dermed kartlegge årsaker til eventuelle avvik.

Elliott & Hurley (1997) utviklet en vekstmodell for 0+ og 1+ lakseparr fra elvene Leven og Lune i England. Denne vekstmodellen var basert på en modell tidligere utviklet for ørret (Elliott & Hurley 1995; Elliott et al. 1995). Den optimale veksttemperaturen for laksunger var 15,9°C. I tillegg predikerte modellen rimelig godt den observerte veksten av tre årsklasser av laks fra River Eden i England.

Forseth et al. (2001) modellerte eksperimentelle data for maksimum vekst og fødeinntak for laksunger som stammet fra Strynselfva. De tok utgangspunkt i to ulike modeller. Den ene modellen baserte seg på Elliott & Hurleys modell (1997). Den andre modellen tok utgangspunkt i modellen til Ratkowsky et al. (1983) som opprinnelig var

utviklet for vekst av bakteriekulturer ved ulike temperaturer. Begge modellene ga en optimal veksttemperatur for laks fra Strynseelva på 18-19°C, noe høyere enn for laks fra England (15,9°C) (Elliott & Hurley 1997). Den predikerte veksten ut i fra Ratkowsky-modellen ble deretter sammenlignet med den observerte reelle veksten til en årsklasse av laks oppvokst i Strynseelva. Modellen ga en god beskrivelse av den reelle observerte veksten til laksungene fra 1+ til smoltifisering. Forseth et al. (2001) fant også at den optimale veksttemperaturen for laks ikke sank med en nedgang i fødeinntak som tidligere vist for ørret (Elliott & Hurley 2000a; Elliott & Hurley 2000b). Fødeinntaket var maksimalt ved en temperatur på 19,5-19,8°C, noe som ikke er ulikt optimaltemperaturen for vekst (Forseth et al. 2001). Ved å kombinere modellene for vekst og fødeinntak ble det vist at veksteffektiviteten varierte mellom sakte- og hurtigvoksende individer (Forseth et al. 2001). Hurtigvoksende individer hadde en maksimal veksteffektivitet ved en temperatur på 14°C, mens den økte til ca 16,5°C for saktevoksende individer. Veksteffektiviteten sank også med økende fiskestørrelse. Temperaturintervallet for maksimal veksteffektivitet (14-16,5°C) var lavere enn temperaturintervallet for optimal vekst og fødeinntak (18-20°C).

I et eksperiment med laksunger fra fem forskjellige norske elver (Alta, Stryn, Suldalslågen, Lone og Imsa) undersøkte Jonsson et al. (2001) variasjon i vekst og fødeinntaksrater ved ulike temperaturer. Deres studium tok også utgangspunkt i Ratkowsky-modellen. Estimerte optimaltemperaturer for vekst varierte til en viss grad mellom de fem populasjonene og var mellom 16 og 20°C. Det var imidlertid ikke noen signifikant forhold mellom den optimale veksttemperaturen og de rådende temperaturforholdene i det enkelte vassdrag. Jonsson et al. (2001) fant likevel forskjeller mellom de undersøkte stammene i maksimal vekstrate ved den optimale temperaturen. For eksempel så vokste laksunger fra Strynseelva signifikant hurtigere enn de andre stammene. Vanntemperaturen for maksimalt fødeinntak ble estimert til mellom 19 og 21°C for alle populasjonene. Veksteffektiviteten for laksungene var generelt høy (42-58%), og det var forskjeller i veksteffektivitet mellom de ulike stammene. I Suldalslågen og Strynseelva, som er kalde elver, var veksteffektiviteten høyere enn i de andre elvene. I Suldalslågen var veksteffektiviteten høyest ved 12°C

mens den i Altaelva var høyest ved 18°C. De andre elvene hadde maksimal veksteffektivitet rundt 15°C.

I studiet til Forseth et al. (2001) var optimal veksttemperatur for laks fra Strynselfva (18-19°C) høyere enn i et tilsvarende studie av laksunger fra England (15,9°C) (Elliott & Hurley 1997). Dette på tross av at den norske populasjonen lever i en elv der sommertemperaturen er 5-6°C lavere og vekstsesongen mye kortere enn i de engelske elvene. Jonsson et al. (2001) fant heller ikke noe signifikant forhold mellom optimal veksttemperatur og temperaturforhold for laksunger fra fem norske elver. Disse resultatene står i kontrast til tidligere fremsatte hypoteser vedrørende temperaturltilpasning hos laks. Hypotesen om populasjonsspesifikk tilpasning hevder at den optimale temperaturen for vekst varierer i forhold til den dominerende temperaturen i vassdraget (Levinton 1983). Den alternative motgradienthypotesen hevder at populasjoner som lever på høye breddegrader vokser bedre ved alle temperaturer, som en tilpasning til korte vekstsesonger (Conover & Schultz 1995). Arbeidene til Forseth et al. (2001) og Jonsson et al. (2001) indikerer at veksten til laks ikke varierer som forutsagt i de to konkurrerende hypotesene. Ratkowsky-modellen og Elliott & Hurley modellen kan dermed benyttes på en bred geografisk basis.

Jonsson et al. (2001) reiser spørsmålet om hvorfor laks ikke synes å vise veksttilpasninger i forhold til temperaturregimet i den elva de kommer fra. Det synes ikke å være noe klart svar på dette, men en avveining (trade-off) mellom vekst og andre fitness-relaterte trekk (utviklingsrate, livslengde, antipredasjons atferd) kan begrense utviklingen av temperaturltilpasning (Jonsson et al. 2001).

Forseth et al. (2001) og Jonsson et al. (2001) fant en noe høyere optimal veksttemperatur for laks enn det tidligere undersøkelser har kommet fram til. Det kan være flere årsaker til dette, for eksempel at vannet ikke var 100% mettet med oksygen under de tidligere forsøkene (B. Jonsson, pers. medd.). Dwyer & Piper (1987) fant for eksempel at lakseyngel (1,2 g) vokste best (temperaturenheter per cm vekst) i temperaturområdet fra 13-16°C. Siginevich (1967) estimerte en optimal veksttemperatur (vekstrate) for yngel av baltisk laks på ca 16°C, mens Koskela et al. (1997) kom fram til en maksimal

vekstrate ved en temperatur på 15,6°C for 1+ og 2+ baltisk laks. Austreng et al. (1987) føret opp lakseunger av Sunndalsørastammen med en vekt på mellom 0,15 og 70 gram ved temperaturer mellom 4 og 16°C. Maksimal vekstrate for alle størrelsesgrupper ble oppnådd ved 16°C og indikerte en optimal veksttemperatur på 16°C eller høyere.

For mindre yngel ("First feeding fry" (FFF)) kom Peterson & Martin-Robichaud (1989) i et laboratorieeksperiment fram til et optimalt temperaturområde for vekst (vekstrate) på 16-20°C for FFF som stammet fra Saint John River i Canada. Siemien & Carline (1991) kom fram til lignende resultater med en optimal veksttemperatur på 18°C for FFF som stammet fra Penobscot og Union River i Maine, USA. Siemien & Carline (1991) sammenligner sine resultater med Dwyer & Piper (1987), som gjorde forsøk på større yngel, og fant at FFF vokste mindre per temperaturenhet og krevde en høyere temperatur for maksimal vekst enn eldre yngel.

Vanntemperaturen vil i naturlige systemer variere gjennom døgnet. Graden av døgnvariasjon i vanntemperatur er avhengig av vannføringen. Ved lav vannføring er døgnvariasjonen i temperatur større enn ved høy vannføring (påvirkning fra lufttemperatur). De fleste laboratorieundersøkelsene som er gjort vedrørende vekst har imidlertid vært utført med konstante temperaturer. Berg et al. (1990) fant at veksten (daglig vekstrate) til lakseparr var høyest når vanntemperaturen varierte gjennom døgnet kontra når den ble holdt konstant. Lakseparren ble enten holdt ved en konstant temperatur på 13-14°C eller temperaturen varierte med like lange perioder ved henholdsvis 10 og 16°C. Siemien & Carline (1989) har også kommet fram til lignende resultater der vekstraten til laks var høyest når de ble holdt ved et varierende temperaturregime. Peterson & Martin-Robichaud (1989) fant derimot ingen forskjell i vekstrate for lakseyngel som ble holdt ved varierende eller konstante temperaturer.

Oppsummering

Optimal veksttemperatur for yngel og parr av laks ligger mellom 16 og 20°C. Den optimale veksttemperaturen synes å være uavhengig av temperaturforholdene i vassdraget. Det eksisterer imidlertid variasjon i vekst mellom stammer, med det er lite som tyder på at dette er relatert til temperaturforholdene i elvene de kommer fra. Laksungenes fødeinntak er maksimalt ved temperaturer fra 19-21°C, det vil si litt

høyere enn den optimale veksttemperaturen (16-20°C). Veksteffektiviteten kan variere mellom stammer, men var maksimal ved temperaturer mellom 12 og 18°C. Saktevoksende individer er vist å ha en maksimal veksteffektivitet ved en lavere vanntemperatur enn hurtigvoksende individer. Varierende vanntemperatur gjennom døgnet kan gi bedre vekst hos lakseparr enn konstante temperaturer, men det motsatte er også vist.

3.1.2 Bimodale lengdefordelinger

0+ laks i oppdrett kan utvikle bimodale (totoppede) lengdefordelinger i løpet av den første sensommeren og høsten. Den største parren kan da smoltifisere førstkommende vår. De minste venter et år til med å smoltifisere (Thorpe 1977; Kristinsson et al. 1985; Metcalfe et al. 1988; Skilbrei 1990). Bimodalitet er særlig studert under eksperimentelle forhold, men det er vist at det forekommer under naturlige forhold i villakspopulasjoner i Frankrike, Spania og Norge (Baglinière & Maise 1985; Baglinière & Champagneulle 1986; Nicieza et al. 1991; Jonsson et al. 1998). I Imsa i Rogaland utviklet laksungene bimodale lengdefordelinger i løpet av den første vekstsesongen (Jonsson et al. 1998). De største individene smoltifiserte som ettåringer. I tillegg påviste Heggenes & Metcalfe (1991) i et felteksperiment utvikling av bimodalitet i en laksepopulasjon tatt fra Imsa og overført til en tidligere fisketom bekk. I saktevoksende laksepopulasjoner vil variasjon i vekstraten på grunn av genetiske og miljøavhengige faktorer samt tilstedeværelse av ulike årsklasser gjøre det vanskelig å påvise bimodalitet (Metcalfe et al. 1988; Heggenes & Metcalfe 1991). Spredning i bestandens gytetidspunkt kan også dekke til eventuell bimodalitet (H. Sægrov, pers.medd.).

3.2 Atferd

Temperatur er en viktig faktor som er med på å styre atferden til laksunger knyttet til fødeaktivitet, habitatvalg og migrasjon. Andre aktuelle faktorer som påvirker atferden er fotoperiode, vannføring, årstid og fødetilgang. Lysets effekt på atferd hos fisk er relativt godt beskrevet, men temperaturens effekt er det arbeidet mindre med. Temperaturendringer er ikke like forutsigelige som endringer i lysintensitet. I tillegg påvirkes temperaturen indirekte av lysintensiteten ved døgn og årstidsvariasjoner.

3.2.1 Fødeopptak og habitatvalg

Hvordan fødeopptaket og aktiviteten til salmonider endrer seg i løpet av året og hvilke faktorer som styrer aktivitetsmønstrene har vært nøye undersøkt. Faktorer som vanntemperatur, fotoperiode eller en underliggende årlig syklus har vært trukket fram som forklaringsvariabler.

I sommerhalvåret spiser ungfisk av laks generelt på dagtid, men om vinteren oppholder de seg i skjul om dagen og finnes gjemt blant steiner og vannvegetasjon. Laksungene forsvinner fra sine sommerterritorier om høsten når temperaturen faller under 7-10°C (Allen 1940; Gibson 1978; Gardiner & Geddes 1980; Rimmer et al. 1983; Rimmer et al. 1984; Heggenes & Saltveit 1990). Dette har blitt oppfattet som om unglaks var relativt inaktive i vinterhalvåret.

Det er allikevel slått fast at laksunger spiser om vinteren (Cunjak 1988), selv om drivet av byttedyr ofte er lavere enn om sommeren (Chapman & Bjørnn 1969), og evnen til å fange bytte synker som følge av nedsatt metabolsk aktivitet (Rimmer et al. 1985). Om vinteren er det vist at aktiviteten og fødeopptaket er størst om natten, og i løpet av høsten/våren foregår det et skifte fra hovedsakelig dagaktivitet til nattaktivitet og omvendt (Rimmer et al. 1983; Rimmer et al. 1984; Cunjak 1988; Heggenes & Saltveit 1990; Fraser et al. 1993; Fraser et al. 1995).

Rimmer et al. (1983; 1984) foretok undersøkelser av aktivitetsmønsteret til unglaks ved hjelp av dykking i Little Sevogle River i Canada. Vanntemperaturen på det tidspunktet da laksungene ble inaktive om dagen var den samme i de tre årene undersøkelsene foregikk, men tidspunktet for når dette skjedde var forskjellig. Dette tydet på at vanntemperatur i hovedsak var den kontrollerende faktor som utløste skjulatferd om høsten. De mente allikevel at fotoperioden spilte en rolle ved at synkroniseringen mellom fotoperiode og temperatur ville fungere som en mekanisme som sikret at en nedgang i temperaturen ikke ble oppfattet som en tilfeldig hendelse, men som en del av den generelle temperaturnedgangen om høsten.

I et eksperimentelt studium av Rimmer & Paim (1990) ble fem ulike grupper av lakseparr utsatt for en rekke forskjellige temperatur og lysregimer i et forsøk på å avdekke hvorvidt det var fotoperioden eller temperaturen eller et samspill mellom disse som utløste skjulatferd. Laks som var akklimert til en temperatur på 14°C og en fotoperiode på 16 t lys/8 t mørke om sommeren var i utgangspunktet fotopositiv, men når temperaturen ble senket til 7°C ble laksen fotonegativ. Ved en akklimeringstemperatur på 7°C og en 16 t lys/8 t mørke fotoperiode om sommeren var laksen i utgangspunktet fotonegativ. Når temperaturen ble hevet til 14°C, ble laksungene gradvis mer fotopositive, men de tilbragte omtrent like mye tid i de lyse som i de mørke delene av forsøkstanken (fotonøytrale). Ved å bruke en kunstig kort fotoperiode om sommeren (8 t lys/16 t mørke) og en akklimatiseringstemperatur på 14°C var laksen i utgangspunktet fotopositiv, men ble fotonegativ når temperaturen sank til 7°C. Disse tre eksperimentene som ble utført om sommeren viste at laksunger var fotopositive ved temperaturer over ca 10°C og fotonegative under dette, og at det var endringene i temperatur som forårsaket skiftet i fotorespons.

I motsetning til dette ble en annen gruppe av laksunger holdt ved 7°C og en unaturlig kort lysperiode om sommeren (8 t). Da var laksungene i hovedsak fotopositive, men ble fotonegative når temperaturen ble hevet. Dette resultatet er vanskelig å forklare, men Rimmer & Paim (1990) hevder at dette indikerer at en annen faktor enn temperatur og fotoperiode også spiller inn på laksungers fotorespons, nemlig årstiden. Laksungene hadde nemlig blitt akklimert til forhold som vanligvis ikke inntreffer før på seinhøsten. At årstiden spiller inn mener de også kommer til syne hvis man sammenligner med den gruppen laksunger som ble testet om vinteren. Laksungene ble holdt ved en temperatur på 7°C om vinteren med en 8 timers lysperiode og var da fotonegative. Dette bildet ble opprettholdt selv om temperaturen ble hevet. Rimmer & Paim (1990) hevder at det finnes en endogen sesongforskjell ikke bare i responsen på lys, men også i deres mottagelighet for akklimeringsregimer. Når laksungene først har blitt fotonegativ om høsten endres ikke dette av temperaturforandringer.

Senere arbeider av Fraser et al. (1993; 1995) hevder derimot at parr av laks skiftet fra fødeaktivitet om dagen til fødeaktivitet om natten utelukkende som en respons på

temperatur og uavhengig av fotoperiode og årstid. Skiftet i fødeaktivitet skjedde rundt 10°C. Skiftet fra dag- til nattaktivitet skjedde også ved andre årstider som en respons på lav "vintertemperatur". Dette ble støttet av feltobservasjoner fra tre norske lakseelver (Suldalslågen (april), Aurlandselva (juni-juli) og Stjørdalselva (oktober)). Her ble det ikke funnet noen fødeaktivitet av lakseunger på dagtid, men utelukkende om natten. Villfisk i naturen responderte på lave temperaturer (2 til 8,4°C) akkurat som fisk i laboratorieforsøk. Fødeaktiviteten foregikk om natten, selv midt på sommeren (Aurlandselva). Dette indikerer at i kalde elver kan laksungene være nesten bare nattaktive gjennom hele året.

Feltobservasjonene til Fraser et al. (1995) ble gjort ved vanntemperaturer opp til 8,4°C i sommerhalvåret. Gries et al. (1997) gjorde feltundersøkelser i systemer i Nord-Amerika med betydelig høyere temperaturer (13-23°C). Også her ble det påvist nattaktivitet om sommeren. Påvist nattaktivitet i naturen ved relativt høye temperaturer sammen med resultatene fra Fraser et al. (1995) viste at nattaktivitet ikke utelukkende var en vinteratferd, men også fant sted ved relativt høye temperaturer om sommeren. Laksunger var i hovedsak nattaktive i et temperaturområde der Fraser et al. (1995) observerte like mye dag- som nattaktivitet i sin laboratorieundersøkelse. Dette antyder at på visse tider av året og i enkelte temperaturintervaller kan andre faktorer i tillegg til vanntemperatur være med på å bestemme aktivitetsmønsteret.

Valdimarsson et al. (1997) undersøkte hvordan aktivitetsmønsteret til unglaks i en "kunstig" utendørs elv i Skottland varierte i perioden januar til juni i forhold til lysintensitet, temperatur og årstid. Lysintensitet og temperatur var de to viktigste faktorene som førte til skjulatferd. Det var en negativ korrelasjon mellom temperatur og skjulatferd, særlig på dagtid. Om vinteren var det også en kraftig positiv korrelasjon mellom lysintensitet og skjulatferd. For regnbueørret (*Oncorhynchus mykiss*) er det funnet lignende korrelasjoner mellom lysintensitet og skjulatferd (Contor & Griffith 1995). For 0+ regnbueørret er det også vist at skjulatferden er mindre fremtredende om vinteren når det er isdekke eller høy turbiditet i vannet (Gregory & Griffith 1996).

Det er framsatt flere ulike forklaringer på hvorfor laksunger viser temperaturrelaterte forandringer i aktivitets- og fødeopptaksmønsteret gjennom året. Laks er en visuell predator og er avhengig av en viss mengde lys for å fange byttedyr, selv om laksunger kan spise selv ved svært lave lysintensiteter (<0,01 lux) (Valdimarsson & Metcalfe 1999). Flere arbeider har vist at salmonider har bedre nattsyn om vinteren enn om sommeren (Allen et al. 1973; Allen et al. 1982; Fraser et al. 1993). Dette er imidlertid ikke nok til å kompensere for den reduserte synligheten av byttedyr når det er mørkt (Fraser et al. 1993).

Siden fisk er vekselvarme så synker den metabolske raten etter hvert som temperaturen om høsten synker. Dette medfører at fisken blir tregere, og det blir vanskeligere for dem å unnsnippe likevarme predatorer. Det er derfor foreslått at laksungene skjuler seg om dagen om vinteren (eller når temperaturen er lav), for å hindre predasjon fra visuelle, likevarme predatorer som mink, ender og hegre (Fraser et al. 1993). De lave vintertemperaturene medfører også at energibehovet til fisken synker slik at laksungene kan dekke fødebehovet utelukkende ved nattaktivitet.

Endringer i fødetilgjengelighet gjennom året er også foreslått som en grunn til nattaktivitet (Fraser et al. 1995). Drivet av byttedyr (invertebrater) er antatt å være større om natten enn om dagen (Müller 1978), og samtidig er fødetilgjengeligheten lavere om vinteren enn om sommeren. Dette kan medvirke til at fødeaktiviteten om vinteren konsentreres til natten. Om sommeren kan de høyere metabolske kostnadene og høyere tetthet av bunndyr medføre at fisken også spiser om dagen. Hvorvidt dette er en generell forklaring er mer uklart da Heggenes et al. (1993) ikke fant noen forskjeller i drivintensitet mellom natt og dag.

Rimmer et al. (1985) fant en kraftig redusert prestasjonsevne hos ungfisk av laks med tanke på å holde en posisjon i vannstrømmen når temperaturen sank under 8°C. Det ble foreslått at dette kunne være årsaken til at laksungene søkte skjul om dagen. Denne forklaringen står i kontrast til resultatene til Gries et al. (1997) som fant at laksunger var nattaktive selv ved temperaturer mellom 13 og 23 °C.

Heggenes et al. (1993) foreslo at ørret forsvant fra sine dagområder om natten som en respons på nattlig isdannelse. Dette synes lite sannsynlig som en generell forklaring for laks fordi laksen kan skifte til nattaktivitet ved temperaturer godt over 0°C (Gries et al. 1997).

Gries et al. (1997) påviste nattaktive laksunger ved temperaturer mellom 13 og 23 °C om sommeren. Dette rimer dårlig med de hypotesene som til nå er fremlagt. Det er dermed ikke sagt at disse hypotesene ikke har noe for seg, men at det også kan være andre forklaringer på de observerte aktivitetsmønstrene.

Vassdragsreguleringer som gir endringer i vanntemperatur gjennom året kan teoretisk medføre at overgangen fra dag- til nattaktivitet og omvendt forskyves i forhold til før regulering. Kaldere vann i elver som følge av reguleringer kan for eksempel medføre en økende grad av nattaktivitet om sommeren. En kraftig temperaturøkning om vinteren kan i teorien tenkes å medføre økt dagaktivitet om vinteren, men ofte er økningen i vintertemperaturen så liten at dette ikke synes særlig aktuelt. Hvilke konsekvenser eventuelle endringer i aktivitetsmønsteret som følge av reguleringer har på vekst og overlevelse er ukjent.

Oppsummering

Vanntemperatur fremstår som den viktigste kontrollerende faktoren når det gjelder endringer i fødeinntaks- og aktivitetsmønsteret til laksunger. Skiftet i aktivitetsmønster fra dag til natt ligger rundt 7-10°C, men det synes ikke å være en generell terskeltemperatur for når dette skiftet finner sted. Det kan likevel være mulig at fotoperiode og/eller en underliggende årlig rytme kan spille inn i visse situasjoner. Videre synes det klart at nattaktivitet ikke utelukkende er en vinteratferd, men også kan forekomme til andre tider på året og ved relativt høye temperaturer. Det er fremsatt flere forklaringer på hvilke bakenforliggende årsaker som medfører at laksunger er nattaktive. Endringer i fødetilgjengelighet og/eller predasjonsrisiko er trukket frem.

3.2.2 Evne til å motstå vannstrøm

Vanntemperatur er en viktig faktor når det gjelder laksungers evne til å mestre strøm og å holde en posisjon i vannstrømmen. Laksunger svømmer ikke mot strømmen for å holde en gitt posisjon, men benytter seg av buk-, bryst- og gattfinnen til å opprettholde kontakt med bunnsubstratet. De begynner ikke å svømme før strømmen blir så sterk at de ikke klarer å holde posisjonen på vanlig måte.

Rimmer et al. (1985) viste at laksungers evne til å holde en posisjon i vannstrømmen sank gjennom vinteren til et minimum i april, før den steg til høyere verdier i sommerhalvåret og tidlig høst. Evnen til å holde en posisjon var likevel ikke lavere i mai og oktober ved temperaturer rundt 8°C enn de var midt på sommeren ved temperaturer rundt 15°C. Når temperaturen sank under 8°C om høsten, var det derimot en rask nedgang i prestasjonene. Rimmer et al. (1985) foreslo at det eksisterte en kritisk temperatur rundt 8°C og at den raske nedgangen i prestasjonsevne under denne temperaturen var årsaken til at laksunger søkte skjul om høsten når temperaturen falt.

Laksungenes prestasjonsnivå sank gradvis gjennom vinteren selv om temperaturen i denne perioden faktisk økte fra 0,5 til 2°C. Dette indikerer at det er andre faktorer enn temperatur som påvirker prestasjonsevnen om vinteren. Dette kan være forårsaket av en jevn nedgang i glykogennivået i muskler og lever (Wendt & Saunders 1973), samt fettinnhold (Pinder & Eales 1969) i løpet av vinteren hos laksunger.

Graham et al. (1996) fant en mer gradvis nedgang i prestasjonsevne med vanntemperatur enn Rimmer et al. (1985), men nedgangen ble kraftigere når temperaturen sank under 6°C. Denne temperaturen er relativt sammenfallende med det som er funnet i andre undersøkelser på de britiske øyer som har sett på når skjulatferd inntreffer (5-7°C) (Allen 1940; Gardiner & Geddes 1980). Nedgangen i prestasjonsevne og påfølgende skjulatferd synes å forekomme ved høyere temperaturer i Øst-Canada (8-10°C) (Gibson 1978; Rimmer et al. 1985).

Rimmer et al. (1985) fant at både villfisk og settefisk viste endringer i prestasjonsevne med temperatur. Forskjellen var at villfisk hadde konsekvent større evne til å holde posisjonen mot vannstrømmen enn settefisk. Vannhastigheten de kunne motstå var 25-84% høyere enn hos settefisk. Om vinteren var vannhastigheten som villfisk kunne motstå 22 til 33% lavere enn om sommeren. Settefisken hadde et fall i prestasjonsnivået på mellom 35 og 50%. Det kan være flere årsaker til forskjellene i prestasjonsnivå mellom villfisk og settefisk; mangel på mosjon, forskjeller på grunn av inkuberingsteknikk, dårligere finnekvalitet og forskjeller i kroppsproporsjoner (Rimmer et al. 1985) (H. Sægrov, pers. medd.).

Oppsummering

Vanntemperatur er en viktig faktor når det gjelder laksungers evne til å mestre strøm og å holde en posisjon i vannstrømmen. Laksunger evne til å holde en posisjon i vannstrømmen synker med vanntemperaturen. Når vanntemperaturen faller under 6-8°C blir nedgangen i prestasjonsnivå kraftigere. Villfisk har en større evne til å holde posisjonen mot vannstrømmen enn settefisk.

4. SMOLT

4.1 Smoltifisering

Smoltifisering hos laks er en klargjøring til livet i sjøvann, og innebærer endringer i fiskens fysiologi, utseende og atferd. Under smoltifiseringen skjer det en rekke fysiologiske tilpasninger, som blant annet skal gjøre laksen i stand til å opprettholde ionebalansen når de vandrer ut i sjøen. Det skjer også endringer i fiskens metabolisme som gjør at den kan vokse raskere. De utseendemessige endringene innebærer at lakseparren mister fingermerkene (parrmerkene) langs kroppssidene, og blir sølvblank på buken og mørk på ryggen. Finnekantene blir mørke mens selve finnen blir gjennomsiktig. I tillegg forandres kroppsformen fra en kompakt form som parr, til mer langstrakt og slank som smolt. De atferdsmessige forandringene innebærer at laksungene slutter å hevde territorium og å være aggressive og de slutter å svømmer aktivt mot strømmen. Utvandringen er saktere enn vannstrømmen, og foregår ofte med hodet først i lonene og halen først i strykene (Hansen & Jonsson 1985). I havet er smolten stimdannende og pelagisk. Samspillet mellom alle disse endringene som laksungene gjennomgår, er det vi kaller smoltifisering.

De fysiologiske endringene som skjer under smoltifiseringen er hormonelt regulert. Mange ulike hormoner er involvert og det skjer relativt store endringer i plasmanivåene av disse under smoltifiseringen (McCormick et al. 1998). Viktige hormoner som er involvert er thyroxin, veksthormon (GH), corticosteroider (cortisol), prolactin og insulin-lignende vekst faktor I (IGF-I). Med unntak av prolactin som avtar, øker nivået av alle disse hormonene under smoltifiseringen (Stefansson & Hansen 1996; McCormick et al. 1998).

Tidligere var oppfatningen at smoltifiseringen var én enkelt prosess der de ulike endringene var knyttet direkte til hverandre. Nyere forskning har imidlertid avdekket at smoltifiseringen heller kan oppfattes som en synkronisering av en rekke uavhengige

prosesser (Stefansson & Hansen 1996). Under naturlige forhold inntreffer de forskjellige prosessene vanligvis samtidig (Stefansson & Hansen 1996).

Økende fotoperiode om våren er den miljøfaktoren som har sterkest påvirkning på igangsettelsen av smoltifiseringsprosessen hos salmonider, men vanntemperaturen har også en viss betydning (Saunders & Henderson 1970; Zaugg & Wagner 1973; Wagner 1974; Wedemayer et al. 1980; Johnston & Saunders 1981; Zaugg 1982; McCormick et al. 1987; Virtanen 1988; Björnsson et al. 1989; Dickhoff et al. 1989; Clarke 1989; McCormick et al. 1998). Avhengigheten av fotoperioden sikrer at smoltifiseringen skjer til rett tid på året.

I et eksperiment med laksunger på Island økte nivået av veksthormoner, vekstraten og saltreguleringsevnen som respons på økende daglengde uavhengig av tid på året (Björnsson et al. 1989). Temperatur var en viktig faktor for å endre nivået av veksthormoner, som stimulerer veksten og ionereguleringen under smoltifiseringen. Økende fotoperiode var også den primære utløsende faktoren for smoltifisering i et studium på vill og utsatt baltisk laks (Virtanen 1988). Forhøyet vintertemperatur induserte likevel noen fysiologiske forandringer i presmolt som var relatert til smoltifisering (bedret regulering av ione- og osmotisk balanse). En økning i temperaturen er sannsynligvis viktig for en komplett smoltutvikling hos stammer av østersjølaks som lever flere måneder ved 0 °C før utvandring (Virtanen 1988). I Norge lever også mange laksepopulasjoner flere måneder av året ved svært lave temperaturer og det er ikke usannsynlig at en temperaturøkning om våren er viktig også her.

Vanntemperaturen er først og fremst bestemmende for hastigheten på smoltifiseringsprosessen (Hoar 1988; Boeuf 1993; Solbakken et al. 1994). Lave temperaturer (<3°C) kan begrense fotoperiodens evne til å påvirke smoltifiseringen og kan derfor være en kontrollerende faktor under visse forhold (Fry 1971; McCormick et al. 1995). Høyere temperaturer medfører en tidligere smoltifisering, og temperaturøkninger ser ut til å gi en raskere respons enn konstante temperaturer (Hoar 1988; Solbakken et al. 1994). En økning i vanntemperaturen fra 2 til 10°C fremskyndet smoltifiseringen med opptil én måned, målt som en topp i gjelle Na⁺, K⁺-ATPase

aktiviteten (McCormick et al. 1998). Dette ble også vist i et eksperiment med laks fra Altaelva (Næsje et al. 1998). Laksunger holdt i vann med en temperatur 3°C høyere enn naturlig temperatur i tiden før smoltifisering ble tidligere utvandringssklare enn laksunger holdt ved lavere temperaturer. Definisjonen på en utvandringssklar smolt ble her relatert til målte plasmakloridverdier (24 timers saltvannstest).

Selv om smoltifiseringen er underlagt fotoperiodisk kontroll tyder flere arbeider på at det eksisterer en underliggende endogen syklus (circannual rhythm) hos en rekke salmonider (Wagner 1974; Eriksson & Lundqvist 1982; Hoar 1988). Selv når laksunger ble holdt ved konstante lys og temperaturregimer over lenger tid utviklet det seg enkelte smoltegenskaper (Eriksson & Lundqvist 1982). Faktorer som fotoperiode og temperatur virker dermed som synkroniserende faktorer for smoltifiseringen.

Oppsummering

Smoltifisering hos laks er en tilpasning til livet i sjøvann og innebærer en rekke atferdsmessige, morfologiske og fysiologiske endringer. Det eksisterer en underliggende endogen syklus for smoltifiseringen der fotoperiode og vanntemperatur er viktige synkroniserende faktorer. Økende fotoperiode regnes som den viktigste faktoren for initiering av smoltifiseringen. Vanntemperaturen er først og fremst bestemmende for hastigheten på responsen på økende fotoperiode.

4.2 Desmoltifisering / sjøvannstoleranse

Smoltifiseringen er en reversibel prosess, der egenskapene som kjennetegner en smolt kan nedreguleres dersom den ikke vandrer ut i havet til riktig tid. Denne reverseringen av smolttilstanden kalles desmoltifisering (Stefansson & Hansen 1996). Dette er en naturlig prosess for å kunne fortsette å leve i ferskvann. Ved desmoltifisering mister smolten sin blanke drakt samt sjøvannstoleransen selv om noen studier tyder på at ikke alle smoltegenskapene forsvinner (Duston et al. 1991). Desmoltifiseringen reguleres av endringer i lysperiode og temperatur, og inntreffer raskere ved økende og høye temperaturer (Duston et al. 1991; Saunders & Duston 1992; Stefansson et al. 1998; McCormick et al. 1999). Denne problemstillingen er svært relevant innen oppdrettsnæringen som kan tape store verdier hvis ikke smolten kommer ut i sjøen i

rett tid. Hvorvidt en viss grad av desmoltifisering forekommer i ville bestander har vært lite kjent. I en undersøkelse av fire nordamerikanske elver fant imidlertid McCormick et al. (1999) at villsmolt fra de to sydligste elvene (Connecticut River og Penobscot River) hadde en redusert Na^+ , K^+ -ATPase aktivitet og sjøvannstoleranse på slutten av utvandningsperioden (slutten av mai, begynnelsen av juni). Vanntemperaturen var på dette tidspunkt over 15°C . Reduksjonen i Na^+ , K^+ -ATPase aktivitet skjedde tidligere i varme år. I de to nordligste elvene var det ingen reduksjon (Catamaran Brook og Conne River). Resultatene tydet på at sjøvannstoleransen kan reduseres i systemer med naturlig høye vanntemperaturer. Reduksjonen i sjøvannstoleranse inntraff som regel etter at hoveddelen av smolten hadde vandret ut, men resultatene tydet på at en betydelig andel av den utvandrende smolten ble påvirket i år med høye vanntemperaturer om våren. Hvis høye vårtemperaturer imidlertid medfører en tidligere utvandring enn normalt (Jonsson & Ruud-Hansen 1985), er sannsynligvis redusert sjøvannstoleranse av liten betydning.

Hvis menneskelige inngrep ytterligere forsinker utvandringen i elver med høy vanntemperatur, kan dette medføre en redusert smoltoverlevelse i sjøen (McCormick et al. 1999). Dette kan for eksempel være tilfeller der smolten må passere magasiner eller dammer som forsinker utvandringen. Siden tapet av sjøvannstoleranse og andre smoltegenskaper skjer hurtigere ved høyere temperaturer, er redusert smoltoverlevelse sannsynligvis ikke et problem i vassdrag med lave vanntemperaturer om våren.

4.3 Utvandringstidspunkt

Smoltutvandringen foregår i løpet av en relativt kort periode om våren/forsommeren og skjer vanligvis om natten (Österdahl 1969; Thorpe & Morgan 1978). En rekke abiotiske faktorer er trukket frem for å forklare utvandringstidspunktet for smolt. Vannføring (Berry 1932; Berry 1933; Allen 1944; Österdahl 1969; Hvidsten et al. 1995) og vanntemperatur (White 1939; Mills 1964; Forsythe 1967; Forsythe 1968; Österdahl 1969; Melnikova 1970; Solomon 1978; Ruggles 1980; Jonsson & Ruud-Hansen 1985; Jonsson 1991a; Antonsson et al. 1995; Veselov et al. 1998; McCormick et al. 1998; Whalen et al. 1999) er de viktigste faktorene, men også graden av skydekke og

månefase er trukket frem (Saksgård et al. 1992). Det er stor variasjon i vanntemperaturen i ulike elver i utvandningsperioden. En oversikt over publiserte temperaturverdier i starten av smoltutvandningsperioden er gitt i tabell 1.

Tabell 1 Oppgitte vanntemperaturer for starten på smoltutvandningsperioden for en del norske og utenlandske vassdrag. De oppgitte temperaturverdiene betyr ikke nødvendigvis at det er vanntemperaturen som initierer smoltutvandringen. * angir vanntemperaturen midt i utvandningsperioden.

Land	Vassdrag	Vanntemperatur (°C)	Referanse
Norge	Imsa	5,8-11,2	Jonsson & Ruud-Hansen, 1985
Norge	Suldalslågen	4,5-5	Saltveit 1998
Norge	Orkla	1,7-4,4	Hvidsten et al. 1995
Norge	Saltdalselva	5,5*	Hvidsten et al. 1998
Norge	Halselva	6,5*	Hvidsten et al. 1998
Norge	Alta	10	Næsje et al. 1998
Norge/Finland	Tana	10	Erkinaro et al 1998
Sverige	Rickleån	>10	Österdahl 1969
Russland	Chapoma	8,5	Melnikova 1970
Russland	Umba	9-9,5	Melnikova 1970
Russland	Varzuga	8,5-13	Veselov et al. 1998
Russland	Luvenga	8-13	Leonko & Chernitskiy 1986
England	River Piddle	10-12	Solomon 1978
Skottland	Girnock Burn	1-5	Youngson et al. 1983
Skottland	River Bran	>10	Mills 1964
Island	4 elver	Ca 10	Antonsson et al. 1995
Canada	Big Salmon River	>10	Jessop 1975
Canada	LaHave River	>10	Hayes 1953a
Canada	Conne River	>10	Dempson & Stansbury 1991
Canada	Catamaran Brook	10*	McCormick et al. 1999
USA	Connecticut River	14*	McCormick et al. 1999
USA	Penobscot River	10*	McCormick et al. 1999
USA	Penobscot River	5-9	Fried et al. 1978
USA	West River	5-8	Whalen et al. 1999

Det er funnet en sammenheng mellom økende vanntemperatur og økt smoltutvandring og at hoveddelen av smoltutvandringen foregår ved temperaturer over 10°C (White 1939; Elson 1962; Mills 1964; Österdahl 1969; Jessop 1975; Solomon 1978). Österdahl (1969) observerte at smoltutgangen normalt fant sted når temperaturen nådde ca. 10 °C i svenske elver. Han antydte imidlertid at denne "10 °C-regelen" mer skyldes tilfeldige sammenreff enn at temperaturen var en direkte årsak. Österdahl (1969) hevdet at det var et hierarki av faktorer for utvandring, med vannføring som den viktigste etterfulgt av lysintensitet og vanntemperatur. Solomon (1978) fant at få smolt fra River Piddle i England vandret ut når vanntemperaturen var under 10-12°C. Vanntemperaturen varierte mellom år innenfor dette intervallet avhengig av forskjeller i vanntemperaturen i perioden før smoltutvandringen. I River Bran i Skottland begynte ikke smoltutvandringen før temperaturen hadde passert 10°C (Mills 1964).

Andre studier tyder på at det ikke eksisterer noen generell terskeltemperatur for smoltutvandring. I elver som drenerer til Kvitsjøen begynte smoltutgangen tidligere dersom vanntemperaturen hadde vært høyere enn normalt de foregående månedene (Melnikova 1970). I Imsa begynte smoltutvandringen ved temperaturer mellom 5,8 og 11,2 °C, og det ble ikke funnet noen temperaturgrense for begynnende utvandring (Jonsson & Ruud-Hansen 1985). Vanntemperaturen mellom 9. april og 16. mai forklarte 95% av den årlige variasjonen i tidspunkt for smoltutvandring. Begynnende utvandring var ikke styrt av en spesiell temperatur eller et visst antall døgngrader, men synes kontrollert av en kombinasjon av temperaturøkning og temperaturnivået i elva gjennom våren. Utvandringen foregikk tidlig når vanntemperaturen var høy tidlig på året, eller når det var rask økning i temperaturen om våren. Når forholdene var motsatt, fant utvandringen sted seinere (Jonsson & Ruud-Hansen 1985).

Vanntemperaturen var den viktigste faktoren for utvandring av laksesmolt i flere elver på Island (Antonsson et al. 1995). Smolten vandret ut 3-4 uker senere i nord- og nordøstlige elver enn i elver på den sørvestlige delen av landet. Temperaturen i de nordlige elvene var lavere om våren enn i de sydlige på grunn av seinere snøsmelting.

Det ble samtidig vist at økt vannføring hadde ulik effekt nord og sør på Island. I nordlige elver medførte økt vannføring kaldt elvevann som reduserte utvandringen dersom denne alt var påbegynt. Lenger sør var det høyere temperatur i elvene, og økt vannføring stimulerte til ytterligere utvandring av laksesmolt.

Smoltutgangen i Varzuga på Kolahalvøya begynner etter vårflommen, når vannføringen fortsatt går ned og temperaturen øker (Veselov et al. 1998). Utvandringen begynte ved ca 12 °C, og nådde toppen ved ca. 16 °C. Regnværperioder med redusert innstråling kan redusere temperaturen i Varzuga, og det hemmet utvandringen av laksesmolt. I 1990 og 1994 stoppet utvandringen helt opp på grunn av økt vannføring med kaldere elvevann (Veselov et al. 1998).

I Orkla begynner smoltutvandringen ved vanntemperaturer under 5 °C (Hvidsten et al. 1995). Det er ikke funnet noen nedre temperaturgrense for å sette i gang eller opprettholde smoltutvandringen. Utvandringen opphørte ved temperaturer over 10 °C. I Orkla var imidlertid vannføringen den viktigste faktoren som styrte utvandringen (Hvidsten et al. 1995). Vannføringsøkning om vinteren og i første halvdel av april førte ikke til smoltutgang, men derimot fra siste uke i april (Hvidsten et al. 1995). Det antydes at vanntemperatur og vannføring bare påvirker smoltutgangen innenfor smoltvinduet.

I Stjørdalselva og Suldalslågen var økninger i vannføring den viktigste kontrollerende faktoren for smoltutvandring selv om også vanntemperaturen så ut til å ha betydning i enkelte år (Arnekleiv et al. 1995; Saltveit 1998). Selv små økninger i vannføring kunne initiere smoltutvandringen i Suldalslågen (Saltveit 1998). Hovedutvandringen av smolt i Suldalslågen skjer ved relativt lave temperaturer (4,5-5°C) og ofte ved en nedgang i temperaturen. I Altaelva er det funnet at det varierer mellom år hvilke av faktorene vannføring, vanntemperatur eller månefase som er viktigst (Saksgård et al. 1992).

Generelt skjer smoltutvandringen senere på nordlige breddegrader enn lenger sør. I fem norske elver (Imsa, Orkla, Saltdalselva, Halselva og Altaelva) var smoltutgangen 4-6 uker seinere i de nordlige elvene i forhold til de sørlige (Hvidsten et al. 1998). Det

var imidlertid ingen sammenheng mellom elvetemperatur og breddegrad i smoltutvandringsperioden. Tidspunktet for smoltutvandringen var korrelert med havtemperaturen utenfor elvene. Toppene i smoltutvandring inntrådte ikke før havtemperaturen hadde nådd 8°C. Disse resultatene er sammenfallende med Antonsson et al. (1995) sin studie fra Island der smolt fra nordlige elver vandret ut 3-4 uker seinere enn i sørlige elver. Havtemperaturen utenfor de nordlige delene av Island varierer mer enn lenger sør på Island på grunn av periodevis større innslag av kaldt vann fra nordlige havområder. En del lakseelver i USA ligger på breddegrader som er sammenlignbare med vår, men har en smoltutgang som er omtrent en måned senere enn på samme breddegrad i Europa. Dette kan skyldes kalde havstrømmer på USAs østkyst, mens den varme Golfstrømmen dominerer i Europa (Hvidsten et al. 1998). Dette indikerer i så fall at laks fra Amerika og Europa responderer ulikt på økende fotoperiode om våren.

Smolten i elvene våre har ingen kjennskap til temperaturforholdene i havet før de vandrer ut. Den årlige temperatursyklusen i havet utenfor elvene har allikevel utsatt smolten for et sterkt seleksjonstrykk som gir bedre overlevelse for den smolten som vandrer ut til rett tid. Lave temperaturer ved smoltutgangen kan føre til redusert fødetilgjengelighet, dårligere muligheter for vekst og vanskeligheter med å kontrollere den osmotiske balansen (Hvidsten et al. 1998).

Oppsummering

Både vannføring og vanntemperatur kan være utløsende faktorer for utvandring av laksesmolt (Jonsson 1991a). Hvilke faktor som har størst betydning kan variere fra elv til elv, men det kan også være et samspill mellom disse to faktorene. Forskjellene mellom elver kan skyldes lokale tilpasninger for å sikre utvandring på et gunstigst mulig tidspunkt (Jonsson 1991a). Det er ofte relative endringer mer enn absolutte verdier av vannføring og temperatur som synes avgjørende for smoltutvandringstidspunktet. Det er et stort spenn i vanntemperaturene under smoltutvandringsperioden i ulike elver. Tidspunktet for smoltutvandringen synes å være korrelert med havtemperaturen utenfor elvene. Toppene i smoltutvandring inntrådte ikke før havtemperaturen hadde nådd ca 8°C. Langvarig seleksjon har medført ulikt optimalt utvandringstidspunkt i ulike elver.

4.4 Smoltstørrelse og smoltalder

En forutsetning for at laksungene skal smoltifisere og vandre ut i havet er at de har oppnådd en viss størrelse. En vellykket overgang fra parr til smolt er mer avhengig av størrelse enn av alder (Elson 1957). Vanntemperatur er en av flere viktige faktorer som er bestemmende for veksthastigheten, men faktorer som fødetilgang, konkurranse og fotoperiode er også viktige. Det er en klar sammenheng mellom vekstrate og smoltalder. Smoltalderen øker med redusert vekstrate og omvendt (Elson 1957; Elson 1962; Skilbrei 1990; Metcalfe & Thorpe 1990; Økland et al. 1993). Alder og størrelse ved smoltifisering varierer i betydelig grad både mellom og innen ulike populasjoner av Atlanterhavslaks. Fra Norge er det kjent at smoltalderen kan variere fra ett og helt opp til syv år (Dahl 1910; Sømme 1942; Jonsson et al. 1998). Smoltlengder på 12-18 cm er det vanligste, men lengder helt opp mot 25 cm er registrert (Lee & Power 1976).

Det er vist at smoltalderen i norske elver generelt øker med økende breddegrad (fallende vanntemperatur) (Dahl 1910; Hesthagen & Garnås 1984). I sydligere deler av laksens utbredelsesområde (Frankrike, Spania) er smolten ofte bare ett år gammel (Baglinière 1976). I Ungava bukten i det nordlige Canada er smolten 5-6 år (Power 1969). Det er også funnet en avtagende smoltalder fra nord til sør på Kolahalvøya (Jakovenko 1977, i: Hesthagen & Garnås 1984). Det kan allikevel være stor variasjon i smoltalder over relativt små geografiske avstander. Disse forskjellene tilskrives forskjeller i vanntemperaturregime mellom vassdragene (Hesthagen & Garnås 1984).

Metcalfe & Thorpe (1990) kunne forklare 82% av den geografiske variasjonen i smoltalder ved hjelp av en indeks som tok hensyn til forskjeller i lufttemperatur og daglengde. Undersøkelsen ble gjennomført i 182 nordamerikanske og europeiske elver.

Ulike menneskelige inngrep som gir endringer i vanntemperaturen i et vassdrag kan medføre endringer i smoltalderen. I Surna, som er regulert, var veksten hos laksungene dårligere på strekningen nedenfor utløpet av kraftstasjonen der vanntemperaturen var lavere enn ovenfor utløpet (Saltveit 1990). Dette medførte en høyere smoltalder nedenfor kraftstasjonen, men smoltstørrelsen var lik ovenfor og nedenfor. Et eksempel på et inngrep som har gitt redusert smoltalder er påvist i elven Fiddich, en sideelv til

Spey i Skottland (Morrison 1989). Her har varmt kjølevann fra flere whiskeybrennerier i nedre del av elven hevet vanntemperaturen gjennom året med 1-3°C over det som ellers ville vært naturlig. Laks fra denne nedre delen smoltifiserer ett år tidligere enn i øvre del, og går ut som 2+ smolt (Morrison 1989).

Parr må oppnå en viss størrelse før en vellykket smoltifisering kan skje (Elson 1957; Wedemayer et al. 1980). Det er hevdet at parr som når en viss kritisk lengde (10 cm) mot slutten av en vekstsesong smoltifiserer, og vandrer ut den påfølgende våren (Elson 1957). Dette ble foreslått på bakgrunn av data fra amerikanske, britiske og franske elver. Smolt mindre enn 10 cm på slutten av en vekstsesong smoltifiserte ikke påfølgende vår. Stor variasjon i smoltlengde mellom ulike elver ble forklart med vekstforskjeller på parrstadiet. Parr som akkurat ikke hadde oppnådd 10 cm, ville hvis de vokste raskt, oppnå en lengde på 14-16 cm neste vekstsesong og dermed bli store smolt. Parr som akkurat hadde nådd 10 cm grensen, ville hvis de vokste sent, bli små smolt med lengder på ca 12 cm.

Hypotesen til Elson (1957) har siden vært gjenstand for mye diskusjon. Skilbrei (1991) så på utviklingen av bimodalitet hos lakseparr i oppdrett og betydningen av fotoperiode og en kritisk terskellengde. Fisk mindre enn en terskellengde på ca 75 mm reduserte vekstraten som en respons på redusert fotoperiode om høsten. Resultatet ble at de utsatte smoltifiseringen med ett år. Fisk over denne terskellengden økte sin vekst om høsten og smoltifiserte påfølgende vår. Selv om den kritiske terskellengden var mindre enn det som Elson (1957) hevdet, støtter Skilbreis (1991) resultater at det finnes en kritisk terskelverdi som må oppnås høsten før smoltifisering. Andre studier har også foreslått at terskellengden eller den kritiske størrelsen som må oppnås varierer mellom ulike populasjoner (Thorpe et al. 1980; Skilbrei 1988). Kristinsson et al. (1985) fant en terskellengde som varierte fra 80 til 120 mm i canadiske populasjoner. En større andel av fisken nådde denne lengden når vanntemperaturen var over 10°C. I Skottland ligger terskellengden sannsynligvis rundt 70 mm (Metcalf et al. 1988; Skilbrei 1991).

Hypotesen om en grensestørrelse som alene regulerer alderen ved smoltifisering forkastes av Økland et al. (1993). De fant riktignok at smoltalderen økte med synkende veksthastighet noe som er i overensstemmelse med Elsons (1957) hypotese. Imidlertid

ble det i en av de fire undersøkte elvene funnet at saktevoksende "gammel" smolt var større enn den hurtigvoksende "unge" smolten ett år før selve smoltifiseringen. Hurtigvoksende fisk smoltifiserte yngre og mindre enn de saktevoksende. Det så altså ut til å være mer fordelaktig for den sakte voksende og eldre smolten å smoltifisere ved en større kroppsstørrelse enn den raskt voksende og unge smolten. Grunnen til dette foreslås å være at de raskest voksende individene begrenses av næringstilgangen i ferskvann på grunn av sin høyere metabolske rate. Saktevoksende fisk kan være lenger i ferskvann uten å møte en slik begrensning. De bruker lenger tid på å nå reproduktiv størrelse, men oppnår høyere overlevelse ved utvandring på grunn av størrelsen. Smoltalder og størrelse påvirkes dermed av forventede fordeler og kostnader avhengig av individuell vekstrate. Alle individer tjener på å smoltifisere ved den størrelse og alder som maksimerer deres forventede netto reproduktive rate. Det eksisterer dermed ikke en optimal smoltstørrelse for en gitt populasjon. Seleksjon favoriserer isteden en vekstspesifikk smoltstørrelse for den individuelle fisk (Økland et al. 1993).

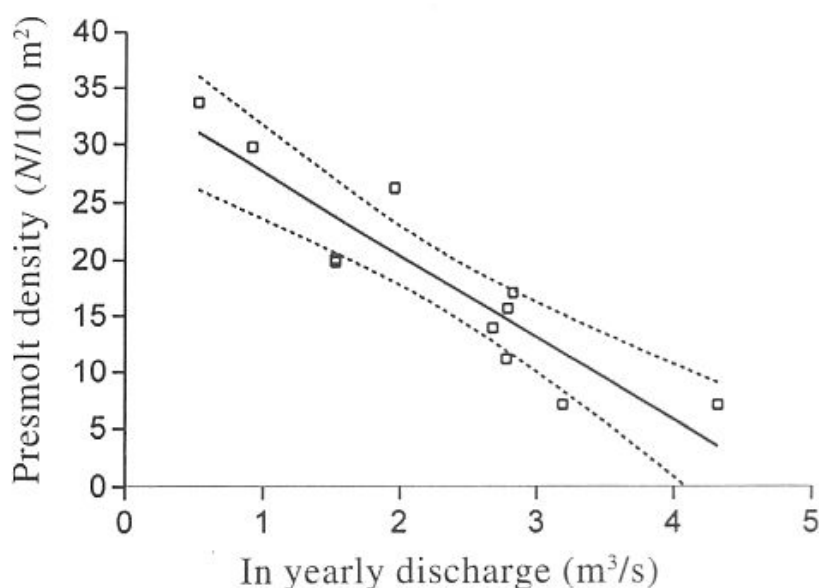
Oppsummering

Smoltalder og smoltstørrelse varierer både innen og mellom ulike populasjoner. Vanntemperaturen har betydning for veksthastigheten som igjen er en viktig faktor for smoltalder og størrelse. Geografiske variasjoner i smoltalder kan for en stor del forklares med forskjeller i temperatur og daglengde. Menneskelige inngrep som medfører vanntemperaturendringer kan medføre endringer i smoltalderen. Det er viktig å oppnå en viss lengde på slutten av en vekstsesong for å kunne smoltifisere påfølgende vår. Hvorvidt det eksisterer en gitt terskelverdi for den enkelte populasjon er imidlertid mer tvilsomt. Smoltalderen og størrelsen påvirkes av forventede fordeler og kostnader avhengig av individuell vekstrate.

4.5 Smoltproduksjon

Smoltproduksjonen i et gitt vassdrag bestemmes av en rekke biotiske og abiotiske faktorer. Gytebestandens størrelse, intra- og interspesifikk konkurranse, predasjon, vanntemperatur, vannføring, vannkvalitet, næringstilgang og habitatforskjeller er trukket frem som viktige faktorer for smoltproduksjon.

Vanntemperaturen i et gitt vassdrag har stor betydning for veksthastigheten. Rask vekst gir generelt lavere smoltalder og sakte vekst gir en høyere smoltalder. Økende smoltalder kan teoretisk medføre lavere smoltproduksjon ved at antall overlevende individer fra en gitt årsklasse synker med antall år i elva. Dette er imidlertid avhengig av at dødeligheten er konstant og uavhengig av temperatur. Sægrov et al. (1998b;. 2001) konkluderte ut i fra en studie av 11-14 Vestlandselver at den totale tettheten av presmolt (laks og ørret) avtok med økende vannføring (Figur 3). Vannføringen var ikke nødvendigvis den kontrollerende faktoren. Elvestørrelse og vannhastighet, som er relatert til vannføring, kan være viktige faktorer. Vanntemperaturen kunne imidlertid være avgjørende for tettheten av presmolt av laks i vassdrag som var svært kalde om våren da overlevelsen til lakseyngelen de første ukene etter at den har kommet opp av grusen var sterkt avhengig av vanntemperaturen.



Figur 3 *Årlig gjennomsnittstetthet av laks og ørret presmolt i 11 elver på Vestlandet i forhold til den naturlige logaritmen av årlig vannføring. Den lineære regresjonen er vist med 95% konfidensintervall. Etter Sægrov et al. (2001).*

Det er gjort beregninger av smoltproduksjonen i noen vassdrag og Mills (1989) har oppsummert smoltproduksjonen. Flertallet av vassdrag har tettheter på under 5 smolt per 100 m². Svært få har tettheter over 10. I Norge finnes det estimater på smolttetthet

fra et fåtall vassdrag hvorav to vassdrag er fulgt over lengre tid, Orkla fra 1983-dd og Imsa fra 1975-dd. Gjennomsnittlig smolttetthet i Orkla er estimert til 4,1 per 100 m² (Garnås & Hvidsten 1985), og i Imsa til 15,5 per 100 m² (Jonsson et al. 1998). Beregninger av smoltproduksjon fra ett eller noen få år finnes ellers fra Vikedalselva: 3,5 per 100 m² (Larsen 1995), Kvasseheimsåna: 15,8 per 100 m² (Hesthagen et al. 1986), Vardneselva: 2,9 per 100 m² (Berg 1977) og Storåna: 7,3 per 100 m² (Gravem et al. 2000). I Emån og Mörrumsån i Sverige er det rapportert om smolttettheter på 18 og 23 smolt per 100 m² (Karlstrøm 1977, i Jonsson et al. 1998).

Få undersøkelser har sett på hvordan forskjeller i temperaturforhold mellom vassdrag eller hvordan endrete temperaturforhold i vassdrag påvirker smoltproduksjonen. Endringer i vanntemperatur i sommerhalvåret som følge av reguleringsinngrep kan påvirke vekstraten og dermed smoltalderen. Hvis temperaturen synker kan dette teoretisk medføre en redusert smoltproduksjon. Hvorvidt dette gir seg utslag i et lavere antall voksen laks er usikkert på grunn av at en eventuelt økt smoltstørrelse kan medføre bedret overlevelse i sjøen. Økt vanntemperatur i vekstsesongen som følge av fraføring av kaldt vann kan gi en økt smoltproduksjon per arealenhet, men ikke nødvendigvis høyere smoltproduksjon fordi dette også er avhengig av vanndekket areal (vannføring).

4.6 Kjønnsmodning som parr

Det har lenge vært kjent at parr av hanner hos laks kan bli kjønnsmodne før smoltifisering (Orton et al. 1938), og dette forekommer både i naturen og i oppdrett. Selv under naturlige forhold kan hannene kjønnsmodne allerede som 0+ (Baglinière & Maise 1985; Letcher & Terrick 1998), men det er mer vanlig som 1+ eller eldre. Kjønnsmodning som parr forekommer imidlertid i liten grad hos hunnene. Andelen gyteparr i bestandene kan variere betraktelig fra elv til elv (Skurdal et al. 2001), men andeler fra 5-80% er hyppig beskrevet. Det er rapportert om populasjoner der opp mot 100% av hannene kjønnsmodner som parr (Leyzerovich 1973). I elven Bævra i Norge var ca 75% av alle hannparr $\geq 1+$ kjønnsmodne (L' Abée-Lund 1989). Antall gyteparr

var betraktelig høyere enn antall voksne gytehanter (167:1). I Imsa var 82% av alle innsamlede hanner ved elektrofiske kjønnsmodne (Bohlin et al. 1986).

Hvilke faktorer som styrer hvorvidt en individuell hannparr skal kjønnsmodne eller ei har vært diskutert i stor grad, og det er fremdeles mange uavklarte problemstillinger. Både genetiske faktorer og miljøfaktorer er trukket inn som forklaringer.

Det er en viss grad av arvelighet for andelen av kjønnsmodne parr (Nævdal et al. 1978; Eriksson et al. 1979; Thorpe et al. 1983; Nævdal 1983; Gjerde 1984) og enkelte studier hevder at vekstraten ikke er bestemmende for tidlig kjønnsmodning (Eriksson et al. 1979). I motsetning til dette er det funnet at vekstrate og kjønnsmodning er positivt korrelert (Thorpe 1986), og at det er de største og/eller raskest voksende individene som har høyest sannsynlighet for å kjønnsmodne som parr (Alm 1959; Evropeytseva 1960; Dalley et al. 1983; Baglinière & Maisse 1985; Rowe & Thorpe 1990a; Berglund 1992; Prévost et al. 1992). En økt vekstrate i løpet av det første leveåret ble i en feltstudie funnet å være positivt korrelert med andelen hanner som kjønnsmodner som 1+ (Myers et al. 1986). Det er også hevdet at gode vekstforhold våren før kjønnsmodning øker andelen kjønnsmodne hanner (Rowe & Thorpe 1990b; Berglund 1995).

Vekstraten om våren, før utviklingen av gonadene begynner, og lengden som er oppnådd foregående vekstsesong, ser ved siden av genetiske faktorer ut til å være viktig for hvorvidt kjønnsmodning inntreffer. Det er derfor naturlig å tenke seg at temperaturregimet i et vassdrag eller forskjeller i temperatur mellom år kan påvirke andelen parr som kjønnsmodner, men vi vet lite om dette (Berglund 1995).

Parr som kjønnsmodner om høsten har en mindre sannsynlighet for å vandre ut som smolt den påfølgende våren (Hansen et al. 1989). I en oppdrettssituasjon kan imidlertid en kunstig økning i vanntemperaturen gjennom vinteren øke sjøvannstoleransen hos tidligere kjønnsmodne parr (Berglund et al. 1991). Temperaturøkningen bør vare mer enn to måneder.

Vanntemperaturen har ingen direkte betydning for selve kjønnsmodningsprosessen. Fotoperioden synkroniserer den reproduktive syklusen og initierer kjønnsmodning ved økende daglengde om våren og synkroniserer modningen ved minkende daglengde om høsten (Eriksson & Lundqvist 1980)

Oppsummering

Parr av hanner av laks kan bli kjønnsmoden før smoltifisering, men andelen varierer fra elv til elv. Både genetiske faktorer og miljøfaktorer er trukket inn som forklaringsvariable for kjønnsmodning som parr, men gode vekstforhold på parrstadiet ser ut til å øke andelen tidlig kjønnsmodne hanner.

5. GYTEFISK

Kapitlet omfatter vanntemperaturens effekt på livshistorien til voksen, gytemoden laks i ferskvannsfasen, det vil si fra oppvandringen i gyteelven begynner til gytingen er ferdig og laksen overvintrer eller vandrer ut. Oppvandring av gytelaks i norske elver foregår i perioden fra april til november med tyngdepunktet i juni og juli, mens det for eksempel i britiske elver kan forekomme oppvandring av laks nesten hele året. Gytetidspunktet for laks i norske vassdrag varierer fra oktober til januar, avhengig av temperaturforholdene i hvert enkelt vassdrag. Laks kan gyte flere ganger samme sesong, hunner i hvert fall opp til 16 ganger og hanner nærmere 100 ganger (Fleming et al. 1996; Fleming et al. 1997). Noen laks gyter også flere år etter hverandre. Hvorvidt laksen gyter igjen neste år avhenger av størrelsen. Jo større laksen er, dess mindre er overlevelsen til neste gyting (Jonsson et al. 1991b; Fleming et al. 1996).

5.1 Migrasjon opp i elven

Økende vannføring er den viktigste faktoren som initierer oppvandring av laks (Williamson 1843; Huntsman 1939; Hayes 1953a; Harriman 1961; Banks 1969; Gudjonsson 1978; Jonsson et al. 1990a; Jonsson 1991a; Jensen et al. 1998). Andre faktorer som også kan påvirke oppvandringen, er for eksempel vanntemperatur, vannkvalitet, værforhold, tidevann og lysforhold (Banks 1969) (review).

Vannføring synes å være spesielt viktig i elver med store variasjoner i vannføring i oppvandringsperioden (som oftest små elver). Stor laks er mer avhengig av høy vannføring enn liten laks. Store vannføringer gjør det sannsynligvis lettere for laksen å finne elvemunningen, samtidig som høy vannføring gir bedre beskyttelse og kan gjøre oppvandringen i elva lettere. Veldig høye vannføringer kan på den annen side hindre oppvandringen på grunn av økte energetiske kostnader og vanskeligheter med å passere vandringshindre.

Erkinaro et al. (1999) viste i sin studie fra Tana at når laksen vandret aktivt, var økende vannføring forbundet med økt vandringshastighet. Det var allikevel ingen forskjell i vannføringsendring mellom vandringsperioder og perioder hvor laksen sto stille. Trépanier et al. (1996) fremhever at selv om økende vannføring gir økt oppvandring fra estuariet og inn i de nedre delene av elva (ferskvann), så tyder flere arbeider på at videre oppvandring i elva ofte foregår på fallende vannføring (Huntsman 1939; Huntsman 1948; Hayes 1953a; Allan 1966; Stewart 1969; Laughton 1991).

Vanntemperaturens påvirkning på oppvandringsintensiteten er til en viss grad dokumentert. Allerede tidlig på 1900-tallet ble det dokumentert at laks fra elven Tay i Storbritannia vandret opp fra estuariet både ved en økning i vannføring og temperatur, eller kun ved en økning i vanntemperatur (Calderwood 1903; i Banks 1969). En økning i vanntemperaturen i Vefsna medførte en signifikant økt oppvandringsintensitet av laks i Laksforsen (Jensen et al. 1986). Vanntemperaturens rolle som initierende faktor for oppvandring synes å være større i elver der det er relativt små variasjoner i vannføringen i oppvandringsperioden (Jonsson 1991a). For laks er det imidlertid få eksempler på dette. Siden fisk er vekselvarme, vil aktivitetsnivået deres være temperaturavhengig. Lave temperaturer medfører at fisken blir mindre aktiv, mens høyere temperaturer øker aktivitetsnivået. Høyere temperaturer medfører imidlertid også økte energetiske kostnader. Energetisk sett bør derfor oppvandringen skje ved temperaturer over en viss minimumsverdi, men ikke hvis temperaturen blir for høy. Vanntemperaturen påvirker fiskens evne til å passere potensielle vandringshindre på sin vei opp i elva. Vandringshindre vil være spesielt vanskelig å passere når vanntemperaturen er lav.

Når vanntemperaturen passerer en kritisk verdi som er nødvendig for å passere vandringshindre har ikke vanntemperaturen lenger noen effekt på initiering av oppvandring (MacKinnon & Brett 1953; Hayes 1953a; Jackson & Howie 1967). Dette står i kontrast til Jensen et al. (1986) studie fra Vefsna der økt vanntemperatur medførte økt oppvandringsintensitet. Trépanier et al. (1996) fant ingen slik sammenheng i sin studie av ikke-anadrom (landlocked) Atlanterhavslaks fra Mistassini River i Canada. Her var oppvandringen i seks av 12 år relatert til fallende vannføring. Vanntemperaturen hadde liten effekt på oppvandring. Trépanier et al. (1996)

analyserte dataene fra Vefsna (Jensen et al. 1986) med en annen statistisk metode og uten å fjerne deler av datasettet. De fant da ingen sammenheng mellom antall oppvandrende fisk og vannføring eller temperatur. Jensen et al. (1986) ekskluderte data de tre første dagene etter en topp i oppvandringen med den begrunnelse at det da var få fisk igjen nedenfor fisketelleren. Trépanier et al. (1996) anbefaler at i fremtidige studier så bør hele datasett benyttes ved analyse av oppvandring for å unngå tap av informasjon. Unntaket er hvis det kan dokumenteres at det ikke finnes potensielt oppvandrende fisk nedstrøms fisketelleren.

Laksen kan starte oppvandringen i elver ved relativt lave temperaturer, men passerer sjelden vanskelige hindre før vanntemperaturen er steget til en viss verdi. Laks fra elvene Tay og Spey vandret opp fra estuariet når temperaturen var 1°C, men ved temperaturer under 4,5°C vandret de aldri lengre opp enn 2-3 mil fra der tidevannpåvirkningen sluttet (Menzies 1939). Under 5,5°C vandret de aldri forbi større hindringer, men vandret fritt ved høyere temperaturer. Dette er også rapportert for fisketrappa ved Pitlochry Dam i River Tay vassdraget (Pyefinch 1955). Ingen laks passerte ved vanntemperaturer under 5,5°C, og få passerte før temperaturen oversteg 8,5°C (Gowans et al. 1999). Tiden laksen brukte på å passere fisketrappa var direkte relatert til vanntemperaturen.

Jackson & Howie (1967) observerte at laksen ikke vandret opp fisketrappa ved Cathaleen's Fall i elven Erne i Irland ved vanntemperaturer under 5,5°C. Dette var allikevel ikke en absolutt grense da det ble registrert laks ovenfor fisketrappa ved lavere temperaturer. I Vefsna passerte ikke laksen Forsjordfossen før vanntemperaturen oversteg 7,3°C (Jensen 1990). I tillegg måtte ikke vannføringen overstige 300 m³/s. I Suldalslågen er det oppgitt at vanntemperaturen bør være minimum 8°C, før laksen passerer Sandsfossen i noen særlig grad (Johnsen et al. 1997). Mills & Graesser (1981) fant at laksens oppvandring i elva Cassley i Skottland ble styrt av vanntemperatur, og at denne måtte overstige 11°C før laksen passerte de vanskeligste fossene.

Høye vanntemperaturer kan også påvirke oppvandringen til laks. Elson (1969) så på oppvandringsintensiteten til laks ved høye temperaturer (24-29 °C) i Miramichi River, Canada. Han konkluderte med at oppvandringsintensiteten økte med økende vanntemperatur opp til en temperatur som lå 5-6°C under øvre letale temperaturgrense (30°C), for deretter å avta. I Moser River, Nova Scotia var laksen aktiv og vandret tilsynelatende opp ved temperaturer så høye som 26 - 29°C selv om en del individer døde ved temperaturer rundt 29,5°C (Huntsman 1942). Data fra River Dee i Wales viste at oppvandringsintensiteten avtok ved høye temperaturer og lav vannføring (Alabaster 1990). Modellen som ble brukt estimerte at oppvandringen opphørte ved temperaturer fra 22 til 25°C avhengig av vannføring. I River Axe i Devon sank også oppvandringsintensiteten med økende vanntemperatur og ble ved ekstrapolering beregnet til å opphøre ved 25°C (Alabaster 1989). I Aberdeenshire Dee i Skottland var laksen i sjøen om sommeren lite villig til å gå opp i elva når vanntemperaturen der oversteg 20 °C (Hawkins 1989).

Bygging av dammer/kraftverk i lakseelver kan få konsekvenser for oppvandringen av laks i vassdraget (Banks 1969). Hvis magasinet er dypt nok til å utvikle en termoklin og turbinvannet blir tatt fra bunnen kan dette medføre en kaldere elv sommerstid enn før reguleringen. En fisketrapp som får vann fra overflatelagene i magasinet vil gi en høyere temperatur i fisketrappa enn i turbinvannet. Når laks skal passere fisketrappa vil de møte vannmengder med to vidt forskjellige temperaturer hvorav det kaldere vannet fra turbinene vil utgjøre hovedmengden (Banks 1969). Dette kan medføre at laksen ikke går inn i fisketrappa. Dette var et problem i Peltondammen i Deschutes-elven i Oregon (Banks 1969). Her måtte fisken fanges og transporteres med bil ovenfor dammen. En annen, og kanskje vanligere forklaring på hvorfor laks ikke benytter en fisketrapp, er forskjeller i fisketrappas vannføring og vannføringen i hovedelva. Som oftest er vannføringen i elva dominerende og dette kan gjøre det vanskelig for laksen å lokalisere fisketrappa. Konstruksjonen av fisketrappas åpning og plassering i elveløpet blir dermed svært viktig for hvorvidt laksen benytter trappa eller ikke.

Oppsummering

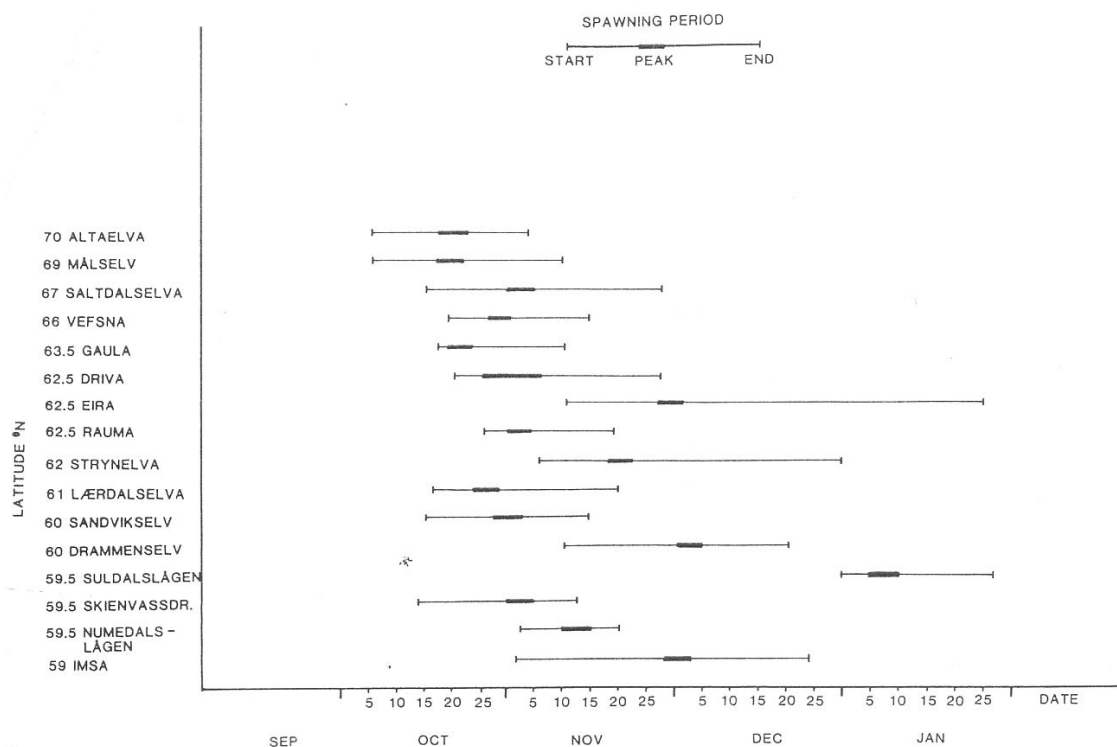
Økende vannføring er den viktigste initierende faktoren for oppvandring av laks fra sjøen og inn i et vassdrag, men både økende og fallende vannføring kan medføre økt

vandringsaktivitet når laksen først har kommet opp i elva. Vanntemperaturens betydning for passering av vandringshindre er klar, men hvorvidt vanntemperaturendringer utover dette kan initiere oppvandring er mer uklart. Den laveste kritiske vanntemperaturen som er nødvendig for at laksen skal kunne passere et vandringshinder varierer fra lokalitet til lokalitet. Den er således ikke en fast verdi, men varierer avhengig av hindringens størrelse og form. Vanntemperaturer under 5°C gjør det vanskelig for laks å passere selv små hindringer. Når temperaturen i elvene overstiger 20-25°C avtar oppvandringen av laks. Vanntemperaturer over 20°C forekommer imidlertid relativt sjelden i de fleste norske vassdrag.

5.2 Gytetidspunkt

Vanntemperaturen i ulike vassdrag kan variere mye selv om vassdragene geografisk sett kan ligge nært hverandre. Variasjonen i vanntemperatur mellom ulike vassdrag fører til at gytetidspunktet for laks i Norge varierer fra oktober til januar. I elver som er relativt varme om vinteren gyter laksen seinere enn i vinterkalde elver. Dette henger sammen med at inkuberingstiden for lakserogn er direkte relatert til vanntemperaturen i vassdraget. Det er hevdet at gytetidspunktet i den enkelte elv er tilpasset slik at den nyklekte laksungelen skal få gunstigst mulig forhold med tanke på temperatur, vannføring og fødetilgjengelighet (Heggberget 1988; Jensen et al. 1991).

Bestemmelse av gytetidspunktet baserer seg ofte på når stamfisk er klare for stryking. Gytetidspunktet settes til når 50% av hunnene er gyteklare (Heggberget 1988). Direkte observasjoner av gyteaktivitet og/eller gytegroper kan også være grunnlag for fastsettelse av gytetidspunkt (Webb & Mclay 1996). Sammenligninger av metodene indikerer at naturlig gyting forekommer noe tidligere enn ved gyting i klekkeri (Heggberget 1988). Det kan være stor spredning i gytetidspunkt innen elver og gyteperioden kan være relativt lang. Lengden på gyteperioden var gjennomsnittlig ca 1 måned i en undersøkelse av 16 norske lakseelver, men varierte fra drøye to uker til over to måneder (Figur 4) (Heggberget 1988). Det var en tendens til at gyteperioden var lenger i elver der laksen gyte seint på året.



Figur 4 Gytetidspunkt for en rekke norske laksepopulasjoner. Toppen (peak) av gytetidspunktet angis når 50% av hunnene er gyteklare. Den tykkeste delen av søylene angir observert variasjon for toppen av gytetidspunktet. Etter Heggberget (1988).

Temperaturregimet i løpet av inkuberingstiden i den enkelte elv forklarer forskjeller i gytetidspunktet for laks (Heggberget 1988). Lignende sammenhenger er også påvist hos andre salmonider (Heggberget 1988). I 16 norske elver var vanntemperaturen i inkuberingstiden (desember-april) den eneste faktoren som hadde noen effekt på gytetidspunktet (Heggberget 1988). Vannføring og breddegrad hadde ingen betydning. I vinterkalde elver, med en gjennomsnittlig temperatur på 0,2-1,0°C i perioden desember til april, varierte gytetidspunktet mellom 20. oktober og 20. november. I elver der vintertemperaturen var høyere (1,1-2,9°C), varierte gytetidspunktet mellom seint i november og tidlig i januar. I gyteperioden i de 16 norske elvene varierte temperaturen mellom 1,0 og 4,7 °C.

Andre steder i verden er det observert at laksen kan gyte både ved høyere temperaturer og ved tilnærmet de samme temperaturene som i Norge. I Miramichi River i Canada gyttelaksen ved en vanntemperatur på ca 6°C (Peterson et al. 1977). I

Storbritannia er det rapportert om vanntemperaturer ved gyting mellom 2 og 6°C (Jones 1959; i Summers 1996), i River North Esk på 4-6°C (Summers 1996), og i Aberdeenshire Dee på 0,8 til 8°C (Webb & Mclay 1996). I elven Oir i Frankrike begynte gytingen når vanntemperaturen steg fra 6 til 9°C (Baglinière et al. 1990). En økning i vanntemperatur før gyting ble ikke registrert av Heggberget (1988) eller Webb & McLay (1996). Høstgytere, som laksen, gyter på et tidspunkt da vanntemperaturen generelt er på vei ned. I tråd med dette registrerte Heggberget (1988) en generell nedgang i vanntemperaturen i gyteperioden. Webb & Mclay (1996) fant imidlertid ingenting som tydet på at vanntemperaturen før gyting forandret seg noe spesielt eller på noen måte initierte gytingen. Plutselige fall i vanntemperatur kan imidlertid medføre at gytingen stopper opp (B. Jonsson, pers.medd.).

Ulikt gytetidspunkt i de forskjellige delene av et vassdrag kan forekomme når det er lokale klimatiske forskjeller eller geografiske egenskaper. I Aberdeenshire Dee i Skottland startet gyteperioden ca én måned tidligere i de øvre i forhold til de nedre delene av elva (Webb & Mclay 1996). Dette forklares ved at de øvre og høyereliggende delene av vassdraget har betraktelig lavere vanntemperatur om høsten og vinteren. Vanntemperaturen i vassdraget varierte mellom 0,8 og 8,0°C i gyteperioden. I River North Esk, Skottland, ble det også funnet geografiske forskjeller i gytetidspunkt i fem ulike sideelver (Summers 1996). Gytetidspunktet inntrådte seinere på året i de lavereliggende sideelvene. I Norge viser data fra Eira at laks og ørret i de nedre delene gyter betraktelig tidligere enn lenger oppe i vassdraget. De øvre delene av elva får tilført varmt innsjøvann om vinteren, mens de nedre delene er kaldere (Sømme 1954).

Oppsummering

Variasjonen i vanntemperatur mellom ulike vassdrag fører til at gytetidspunktet for laks i Norge varierer fra oktober til januar. I elver som er relativt varme om vinteren gyter laksen seinere enn i vinterkalde elver. Dette henger sammen med at inkuberingstiden for lakserogn er direkte relatert til vanntemperaturen i vassdraget. Det kan være stor spredning i gytetidspunkt innen elver og gyteperioden kan være relativt lang. Vanntemperaturen i gyteperioden varierer fra elv til elv og ligger vanligvis fra 1-10°C. Ulikt gytetidspunkt i forskjellige deler av et vassdrag kan forekomme når det er lokale klimatiske eller geografiske forskjeller.

5.3 Befruktning

Spermier fra fisk er kun i stand til å befrukte et egg i løpet av en begrenset tidsperiode etter at de er kommet i kontakt med vann. Når melken kommer i kontakt med vann, stimuleres spermcellene til svømmebevegelser (Lindroth 1947). Tiden som spermier er i stand til egenbevegelse er avhengig av temperaturen og øker med avtagende temperatur (Lindroth 1947; Vladic & Järvi 1997). Det var en markert topp i hvor lenge spermene var i stand til egenbevegelse ved 3-4°C (Vladic & Järvi 1997).

5.4 Overvintring / utvandring

Vanntemperaturen synes å ha liten effekt på utvandringen til utgytt fisk. Økende vannføring ser ut til å være den viktigste faktoren (Youngson et al. 1983). Det er imidlertid liten utvandring i de kaldeste periodene om vinteren (Jonsson et al. 1990a; Jonsson et al. 1990b). Ellers finnes det lite dokumentasjon vedrørende vanntemperaturens effekt på overvintringsattferd og migrasjon av utgytt voksen laks.

5.5 Sportsfiske

Laksen er en av de mest ettertraktede artene for en sportsfisker, og det finnes mange oppfatninger om hvordan forholdene i elva bør være for å gi gode laksefangster. Det er imidlertid gjort relativt få vitenskapelige undersøkelser på hvordan ulike miljøfaktorer påvirker fangbarheten av laks. De vitenskapelige undersøkelsene som er publisert, har i hovedsak undersøkt vannføringens betydning for fangst (Millicamp & Lambert 1966; Jones 1968; Alabaster 1970; Jensen 1979; Gee 1980; Clarke et al. 1991; Potts & Malloch 1991; Saksgård et al. 1992). Vanntemperaturens betydning er det arbeidet mindre med (Gee 1980; Saksgård et al. 1992; L' Abée-Lund & Aspås 1999). I likhet med flere andre undersøkelser som har vurdert vannføringens betydning, fant Alabaster (1970) at antall fangede laks økte med vannføring og antall laks i elva (River Coquet i England). Fangsteffektiviteten sank imidlertid med økende vannføring. Dårlige fiskeforhold og lavere antall sportsfiskere ved høye vannføringer kan være en forklaring på nedgangen i fangsteffektivitet. Fangstene i Gaula var over en femårs periode påvirket av både vannføring og temperatur (L' Abée-Lund & Aspås 1999). De høyeste fangstene ble gjort

ved vannføringer mellom 50 og 150 m³/s og ved vanntemperaturer mellom 13 og 16°C. Fangstene var dårlige når vannføringen oversteg 250 m³/s, men gode fangster ble registrert ved fallende vannføringer. Laks ble fanget ved temperaturer mellom 4 og 21°C, men det var en terskelverdi rundt 8°C. Den lave fangsten av laks under denne temperaturen kan skyldes at relativt få laks hadde vandret opp i elva på dette tidspunkt (L' Abée-Lund & Aspås 1999). I Altaelva gav en økning i vanntemperaturen en økning i fangst per time fisket i seks av ti undersøkte år (Saksgård et al. 1992). En økning i vannføring gav økt fangst i kun tre av de ti årene.

5.6 "Catch and release"

Gjenutsetting av fisk etter at de har blitt tatt på sportsfiskeredskap ("Catch and release", "fang og slipp") har blitt mer vanlig internasjonalt de seinere årene. Så tidlig som på 1950 og 60-tallet ble fang og slipp fiske innført i en del elver i Nord-Amerika med den hensikt å redusere uttaket i sårbare bestander (Muniz 1997; Anderson et al. 1998). Fang og slipp fiske er i liten grad praktisert i norske elver. I Norge er det så langt vi kjenner noen få laksebestander som helt eller delvis forvaltes slik (Rauma, Jølstra, Suldalslågen, Altaelva, Olden, Loen, Stryn, Vosso, Aa og Hopeelva). I Suldalslågen i Rogaland er fiskerne pålagt å sette ut igjen villaks som er større enn 75 cm. Likeledes skal laks som fanges i Sautso i Altaelva settes ut igjen. Det eksisterer relativt lite kunnskap om effektene av fang og slipp på laks under norske forhold. Hvis fang og slipp fiske skal ha noen hensikt forutsetter det at laksen overlever etter gjenutsetting. Flere faktorer kan ha betydning for overlevelsen deriblant vanntemperatur, osmoregulatorisk status (hvorvidt laksen er fullstendig tilpasset ferskvann) og hvor lenge laksen har vært i elva (reduerte energilagre) (Brobbel et al. 1996). En litteratursammenfatning over "Fang og slipp" er gjort av Muniz (1997).

Laksen blir kraftig stresset av den kraftanstrengelsen som fangsten medfører. Anstrengelsen i seg selv fører til høyt energiforbruk og produksjon av melkesyre. ATP og fosfokreatin forbrukes og laksen klarer ikke å opprettholde nivåene av disse ved aerob metabolisme. Resultatet blir anaerob metabolisme med produksjon av melkesyre, noe som fører til fall i blodets pH. I tillegg til dette kan mer langvarig stress bli induert og dette kan måles som vedvarende forhøyet cortisol i blodet. Cortisol

virker ytterligere nedbrytende (katabolsk), og bidrar til å svekke energilagrene til laksen (Wilkie et al. 1997; Thorstad et al. 2000). Vanntemperaturen påvirker disse prosessene og er således en viktig faktor med tanke på laksens overlevelse etter fangst. Andre viktige faktorer som kan ha betydning for anstrengelsene og stresset fisken blir påført er varigheten av kampen, behandlingen laksen får når den fanges og eventuelle krokskader (Muniz 1997). Hvor lenge laksen har oppholdt seg i ferskvann og hvor lenge de har gått uten å spise kan sannsynligvis også ha en betydning (Wilkie et al. 1997).

Relativt lav eller ingen dødelighet som følge av kraftig utmattelse er dokumentert i flere undersøkelser (Tufts et al. 1991; Booth et al. 1995; Thorstad et al. 2000). I Altaelva var vanntemperaturen 10-12°C ved fangst og utsetting av 14 radiomerkede laks (Thorstad et al. 2000). Det ble ikke registrert dødelighet på noen av disse, og alle var til stede på gyte plassene seinere i sesongen. En dødelighet på ca 40% er imidlertid rapportert av Wilkie et al. (1996) for laks fanget ved ca 20°C om sommeren i Miramichi River i Canada. Ingen dødelighet ble registrert i en lignende undersøkelse som ble foretatt ved vanntemperaturer på 4-6°C om våren og høsten (Booth et al. 1995; Brobbel et al. 1996). Anderson et al. (1998) undersøkte dødeligheten til villaks og utsatt laks fra Noel Paul's Brook i Canada etter fangst og utsetting. 80% av laksen døde etter utsetting ved en temperatur på ca 20°C. Ved 8 og 16,5°C var det ingen dødelighet, men ved 16,5°C var laksen svært slapp og hadde problemer med balansen.

Fordi laksens fysiologi er temperaturavhengig, bestemmer vanntemperaturen hvor lang tid laksen bruker på å restituere seg etter utmattelse. Wilkie et al. (1997) utsatte laks for kraftig aktivitet ved å jage dem rundt i et forsøkskar til de var helt utmattet. Dette ble gjort ved 12, 18 og 23 °C. Fisk som ikke var utsatt for stress fungerte som kontrollgruppe ved de ulike temperaturene. Det tok lengre tid for alle de målte fysiologiske parametere å gå tilbake til normale hvilenivåer ved 12°C enn ved 18 og 23°C. Imidlertid var det kun ved 23°C at det ble registrert dødelighet av laks. Høy vanntemperatur medførte altså en raskere restituering etter utmattelse, men medførte samtidig at laksen hadde en høyere risiko for å dø (Wilkie et al. 1997).

6. VASSDRAGSREGULERINGER

Vassdragsreguleringer påvirker ca 1/3 (185 av 640) av alle norske lakseførende vassdrag. I 106 av de 185 berørte vassdragene er reguleringen vurdert som en trussel mot laksebestanden (NOU 1999). Fylkesmennenes miljøvernmyndigheter vurderer vassdragsreguleringer som en trusselfaktor i 16% av de norske lakseelvene (NOU 1999). De berørte elvene utsettes for fysiske og hydrologiske endringer, som for eksempel forandringer i vannføring og temperatur (Tabell 2). Graden av endringer varierer sterkt, og er blant annet avhengig av om det er elvekraftverk eller magasinkraftverk. Selv om laksebestanden har gått tilbake i noen elver som følge av regulering, har mange lakse- og sjørret bestander i regulerte elver holdt seg godt. Av de 20 elvene som toppet fangststatistikken i perioden 1998-2000 var 10 til 11 regulerte. Dette inkluderer kjente vassdrag som Namsen, Orkla og Numedalslågen (Statistisk Sentralbyrå).

I magasinkraftverkene samles vannet i ett eller flere magasin i vannrike perioder av året og slippes gjerne ut om vinteren, men også i tørre perioder ellers i året. Overføring av vann fra ulike deler av vassdraget og mellom nabovassdrag er vanlig (for eksempel Ulla-Førre, Lyse, Røssåga, Svartisen og Kobbelv). Utløpet fra kraftverket kan være direkte i fjorden (for eksempel Lyse, Blåfalli I, Jostedøla) eller i den regulerte elva (for eksempel Brokke (Otra), Røssåga, Surna). Utløpet kan også gå ut i et magasin (for eksempel Kvilldal kraftverk (Ulla-Førre)).

Rene elvekraftverk har en forholdsvis liten utbredelse i Norge, og er stort sett lokalisert i de nedre delene av vassdragene (for eksempel Glomma, Nidelva og Numedalslågen), men er vanlige i for eksempel Sverige. I elvekraftverkene benyttes det vannet som til en hver tid er tilgjengelig. I den grad det finnes noe inntaksmagasin, er dette ofte lite og effekten på vannføring og vanntemperatur er mindre enn ved magasinkraftverk.

Tabell 2 Målte vanntemperaturendringer ved kraftutbygginger i Norge. Tabellen er satt opp av Arve Tvede (Statkraft Grøner).

Utbygging	Målested	Endring Vinter °C	Endring Sommer °C	Merknad
Suldalslågen	Suldalsosen	- 0,5	-(0,2-2,2)	Gjelder fra 1972 til 1994.
"	Tjelmane	- (0,5-1,4)	-(0,5-2,1)	"
Eio	Ved utløp	+(0,5 – 1)	+/- 1,0	Gjelder fra 1974 til 1999. Ikke korrigert for klima.
Bjoreia	Sæbø	+(1-2)	-(1-3)	Gjelder fra 1974 – 1999. Ikke korrigert for klima.
Aurland	Vassbygdi	Ingen	+ (0,5 - 2)	Gjelder fra 1965 til 1988.
"	Skjærshølen	- (0-1)	- (0 - 2,5)	"
Lærdalselva	Mørkedøla		- (2-3)?	Gjelder fra 1968 til 1980.
"	Tønjum	+ 0,5	-(0-1)?	Gjelder fra 1964 til 1980.
Jostedøla	Myklemyr	?	- (0-1)	Gjelder fra 1981-97. Mest nedgang i august.
Vetlefjordelva	Ndf Mel	+ (1-2)	- (0-5)	Gjelder fra 1983-95. Begrenset sommerkjøring.
Oselva i Sunnfjord	Endestadvatn			Ikke beregnet. Data finnes fra 1983.
Surna		?	?	
Orkla	Øyum	?	- (0-1)	Gjelder fra 1975 til 1990.
Stjørdalselva	Gudå, Øverkil	+ (0,5-1)	- (0,5-1,8) + (0,5-1,5)	Kaldere på våren, varmere på ettersommeren.
Beiarelva		0	+0,2 (juni-juli) - 0,2 (august)	Gjelder fra 1986-99.
Kobbelv	Utløp Kobbvatn	+ (0,5-1,5)	?	Normalt lite kraftverksdrift om sommeren.
Alta	Sautso	+ 0,5	-(0-2) + (0-3,5)	Forsommer Ettersommer/høst

Den vanligste effekten av magasin kraftverk på elvestrekningen nedstrøms utslippet fra kraftverket er økt vannføring og høyere temperatur om vinteren og lavere temperatur om sommeren i forhold til naturlig tilstand. Økt vintertemperatur kommer av at magasin vannet tappes fra dypere lag av magasinet som har en høyere temperatur enn overflatelagene. Om sommeren medfører dette imidlertid lavere vanntemperatur siden de dypere lagene av magasinet har en lavere temperatur enn overflatelagene. Mellom magasinet og utslippet fra kraftverket er ofte vannføringen redusert hele året mens temperaturen gjerne er høyere om sommeren og lavere om vinteren enn før regulering.

I vassdrag der kraftverket slipper driftsvannet rett i fjorden, eller der deler av nedbørsfeltet er overført til et annet nedslagsfelt, bidrar bare restfeltet til vannføringen. Vannføringen reduseres da gjennom hele året. Resultatet blir ofte høyere vanntemperatur om sommeren og lavere om vinteren. Redusert vintervannføring kan imidlertid gjøre at grunnvanntilsiget til elva utgjør en forholdsvis større andel av vannføringen. Dette kan gi høyere vintertemperaturer enn ventet (Sima, Vassbygdelva). Imidlertid kan vannføringen bli svært høy også i slike vassdrag i perioder dersom det forekommer overløp fra overforliggende dammer (Storåna, Otra, Røssåga), eller dersom kapasiteten i bekkeinntakene overskrides (Gluggvasselv). En grundig gjennomgang av de hydrologiske endringene som følge av vassdragsreguleringer er gitt av Tvede (1993).

I de etterfølgende underkapitlene har vi tatt for oss temperaturrelaterte regulerings effekter på ulike stadier av laksens livssyklus. Noen av problemstillingene er også behandlet tidligere i rapporten, men utdypes ytterligere her.

6.1 Klekke- og swim-up tidspunkt

Eggutviklingen fra befruktning til klekking er direkte avhengig av vanntemperaturen, og utviklingstiden synker med økende temperatur (kap.2.3). Økt vintertemperatur som følge av regulering kan føre til tidligere klekking av fiskeegg. Altaelva er et eksempel på dette. Reguleringen har ført til økt vanntemperatur om høsten/vinteren og dermed kortere inkubasjonsperiode frem til klekking. Crisps modell (1981) (kap. 2.3) ble benyttet til å beregne forskjeller i klekkes tidspunkt i Sautso (øverst i Altaelva) før og etter regulering (Næsje et al. 1998). Etter reguleringen var tidspunktet for 50% klekking fra 9. mai til 2. juni mens den før reguleringen var vesentlig senere, fra 4. til 19. juni. Selv om endrete vanntemperaturer som følge av menneskelige inngrep kan gi forskjellig klekkes tidspunkt, som vist i øvre del av Altaelva, trenger dette ikke å bety at tidspunkt for oppgang fra grusen endrer seg i særlig grad. I Altaelva benyttet Næsje et al. (1998) modellen til Jensen et al. (1989) (kap. 2.4) for å beregne tidspunktet for når yngelen kom opp av grusen og begynte å spise (swim-up). Swim-up tidspunktet var omtrent det samme som før reguleringen. Dette skyldes at vanntemperaturen på

forsommeren sank etter reguleringen og yngelen brukte lenger tid på utviklingen fra klekking til oppgang fra grusen. Tilsvarende beregninger er vist av Grande & Andersen (1990). De testet to ulike vanntemperaturregimers effekt på klette- og swim-up tidspunktet for laks. I det ene forsøket ble vintervannet tatt fra overflaten av en innsjø (ca 1°C) mens det i det andre ble tatt fra dypområdene i innsjøen som hadde høyere vintertemperatur (ca 3°C). Eggene som fikk vann fra de varmere dypområdene klevet betraktelig tidligere (mars-april) enn de som fikk vann fra det kaldere overflatelaget (april-mai). Tidspunktet for swim-up var imidlertid relativt likt (overgangen mai-juni). Plommesekkstadiet varte mye kortere når laksen gikk i varmere overflatevann. Dette skyldtes hurtig oppvarming av overflatevannet om våren og akselerert yngelutvikling og oppgang fra grusen.

Tilgjengelige modeller for beregning av klette- og swim-up tidspunkt kan benyttes til å forutsi endringer som følge av vanntemperaturforandringer (Crisp 1981; Heggberget & Wallace 1984; Wallace & Heggberget 1988; Jensen et al. 1989).

Temperaturen ved første fødeopptak, det vil si når yngelen kommer opp av grusen, har stor betydning for overlevelsen (Jensen & Johnsen 1999). Det er hevdet at i hvert enkelt vassdrag er laksebestanden tilpasset slik at yngelen kommer opp fra grusen når miljøforholdene i det lange løp har vært optimale for overlevelse og vekst. Under oppdrettsforhold er det vist at vanntemperaturen bør være over 8°C for å gi en vellykket overgang fra plommesekkstadiet til fritt svømmende yngel (Refstie 1979). I Aurlandselva er vanntemperaturen om sommeren redusert med ca 1-2°C som følge av regulering. Dette har avgjørende betydning for laksungenes overlevelse (Sægrov et al. 1998a; Sægrov et al. 2000). I perioden 1989-1999 var det bare ett år, 1991, med god overlevelse av laksyngelen i Aurlandselva. Dette var det eneste året da temperaturen ved første fødeopptak var over 9°C. En beregning av tidspunktet for første fødeopptak i 10 norske lakseelver viste også at oppgang fra grusen og fødeopptak ikke startet før vanntemperaturen var steget til ca 8°C (Jensen et al. 1991). Vannføringen hadde imidlertid også betydning for fiskens overlevelse og ernæring. Tidspunkt for første fødeinntak var enten før eller etter vårflommen. Hvis vanntemperaturen steg til ca 8°C før vårflommen, begynte yngelen å ta til seg føde før flommen. Hvis vanntemperaturen

ikke var nådd ca 8°C før vårflommen, skjedde første fødeinntak først etter at flommen var over uansett hva vanntemperaturen da var.

Reguleringer som medfører et endret klekke- og swim-up tidspunkt kan medføre at yngelen kommer opp av grusen på et ugunstig tidspunkt, for eksempel ved høy vannføring og temperaturer under 8°C, med høy dødelighet som resultat.

6.2 Redusert / økt vekst hos lakseyngel med effekt på smoltalder

Når lakseyngelen har brukt opp plommesekken er den videre veksten avhengig av faktorer som vanntemperatur, næringsforhold og fiskens vekt. Av disse faktorene er vanntemperaturen den viktigste. Førsteårsvekst for laksunger i norske vassdrag ligger normalt mellom 4 og 8 cm ved avsluttet vekstsesong. Temperaturendringer i vekstsesongen er en relativt vanlig effekt av et reguleringsinngrep. Dette fører til endret veksthastighet hos fisken.

Fiskeyngelen vokser dårligere i kalde år (Saltveit 2000). Eksempler på regulerte vassdrag der yngelen generelt har fått redusert vekst i sommersesongen som følge av redusert temperatur, er Orkla og Surna nedenfor kraftverksutslippet. I Orkla økte smoltalderen med ca 0,5 år i gjennomsnitt som følge av tilførsel av kaldt magasin vann om sommeren (NOU 1999). I Surna var veksten hos laksungene dårligere på strekningen nedenfor utløpet av kraftstasjonen der vanntemperaturen var lavere om sommeren enn ovenfor utløpet (Saltveit 1990). Dette ga høyere smoltalder nedenfor kraftstasjonen (4+) enn ovenfor (3+), uten at dette hadde noen effekt på smoltstørrelsen.

Reguleringer som innebærer økt sommertemperatur kan føre til økt vekst og lavere smoltalder. Dette er vist i Elvegårdelva i Skjomen der årsveksten økte med 1,5-2,0 cm etter regulering som følge av økt sommertemperatur. Den økte vanntemperaturen var et resultat av varme somre og fraføring av kaldt vann fra høyereliggende deler av nedbørfeltet. I Ekso ble smoltalderen redusert med ett til to år på grunn av økt sommertemperatur på strekninger med redusert vannføring (NOU 1999). Et eksempel

på et annet inngrep som har gitt redusert smoltalder finner vi i elven Fiddich, en sideelv til Spey i Skottland (Morrison 1989). Her skyldes ikke endringene vassdragsregulering, men produksjon av whisky. Varmt kjølevann fra flere whiskybrennerier i nedre del av elven hevet vanntemperaturen gjennom året med 1-3°C over naturlig elvetemperatur. Laks fra denne nedre delen smoltifiserte ett år tidligere enn fisken i øvre del, og vandret ut som 2+ smolt (Morrison 1989).

6.3 Vinteroverlevelse

Vinteren representerer en flaskehals for laksunger med tanke på overlevelse. Fiskens vanninnhold øker og fettinnholdet synker utover vinteren (Pinder & Eales 1969; Elliott 1994). Hvorvidt fisken overlever vinteren er et resultat av balansen mellom energiinntak via næring og forbruk av lagret energi (fett). Hvordan og hvorvidt endrete vanntemperaturer om vinteren påvirker laksungenes fysiologiske kondisjon og aktivitet er dårlig kjent. Det er imidlertid vist at vinteroverlevelsen til yngel av laksefisk er positivt korrelert med vanntemperaturen og med fiskestørrelsen (Hunt 1969).

Det er imidlertid også hevdet at økte vintertemperaturer kan redusere vinteroverlevelsen (Forseth et al. 2000). Den eneste lokaliteten i Norge hvor dette er undersøkt, er i de øvre delene av Altaelva (Sautso). Her har tettheten av laksunger gått tilbake etter reguleringen (Næsje et al. 1998), samtidig som vanntemperaturen om vinteren har økt med ca 0,3°C etter reguleringen. Studier av laksungenes kvalitative og kvantitative fettinnhold gjennom året ble gjennomført for å dokumentere eventuelle kritiske perioder i laksungenes årssyklus (Forseth et al. 2000). Resultatene viste at reduksjonen av lagringsfett om vinteren generelt var større i de øvre delene av elva (Sautso) enn lengre ned (Forbygningen). Den økte vanntemperaturen i Sautso etter regulering var imidlertid ikke årsaken til reduksjonen i lagringsfett da en økning i temperaturen på 0,3°C bare medførte en økning i de metabolske utgiftene på ca 3%. Dette var ikke tilstrekkelig til å forklare forskjellene i fettforbrenning i Sautso og Forbygningen (Forseth et al. 2000). Man vet også lite om hvordan større økning i vintertemperaturen enn 0,3°C påvirker laksungenes vinteroverlevelse.

6.4 Smoltproduksjon

Den totale produksjonen av laksesmolt i et vassdrag påvirkes av en rekke andre faktorer i tillegg til vanntemperatur. Gytebestandens størrelse, intra- og interspesifikk konkurranse, predasjon, vannføring, vannkvalitet, næringstilgang og habitatforskjeller er andre potensielt viktige faktorer for smoltproduksjon. Det finnes få gode beregninger av smolttettheter i norske vassdrag, og de færreste av disse analyserer vanntemperaturens betydning for smoltproduksjonen i de aktuelle studiene.

I dag vet vi lite om hvordan reduserte sommertemperaturer som følge av regulering påvirker den totale smoltproduksjonen. Kalde somrer gir imidlertid generelt lavere vekst og en høyere smoltalder hos laksungene. Økt smoltalder kan teoretisk gi redusert smoltproduksjon ved at antall overlevende individer fra en gitt årsklasse synker med antall år de oppholder seg i elva. Dette er imidlertid avhengig av at dødeligheten er konstant og uavhengig av temperatur. Sægrov et al. (1998b; 2001) konkluderte ut i fra en studie av 11-14 Vestlandselver at den totale tettheten av presmolt (laks og ørret) avtok med økende vannføring. Vannføringen var ikke nødvendigvis den kontrollerende faktoren. Elvestørrelse og vannhastighet, som er relatert til vannføring, kan være viktige faktorer. Vanntemperaturen kunne imidlertid være avgjørende for tettheten av presmolt av laks i vassdrag som var svært kalde om våren da overlevelsen til lakseyngelen de første ukene etter at den har kommet opp av grusen var sterkt avhengig av vanntemperaturen.

At reduserte sommertemperaturer ikke nødvendigvis medfører redusert smoltproduksjon er vist i Orkla (Hvidsten et al. 1996). Her er vanntemperaturen i gjennomsnitt gått ned med 0,5-1,5°C etter reguleringen, og smoltalderen har økt med ca 0,5 år. Likevel har smoltproduksjonen økt med 85% etter reguleringen. Før reguleringen ble vintervannføringen i Orkla betraktet som en sterkt begrensende faktor for smoltproduksjonen. Reguleringen sikret imidlertid en høyere og mer stabil vintervannføring som har gitt større permanente, vanddekte produksjonsarealer for næringsdyr og fisk. Denne faktoren betraktes som hovedårsaken til den økte smoltproduksjonen (Hvidsten et al. 1996).

Betydningen av økt vanntemperatur i vekstsesongen for den totale smoltproduksjonen er også dårlig dokumentert. Hvis man antar at økt temperatur medfører økt smoltproduksjon per arealenhet betyr ikke dette nødvendigvis høyere smoltproduksjon for elva sett under ett, fordi dette også er avhengig av vanndekket areal (vannføring).

6.5 Smoltutvandring

Økende fotoperiode regnes som den viktigste faktoren for initiering av smoltifiseringsprosessen (kap. 4.1). Vanntemperaturen er først og fremst bestemmende for hvor raskt fisken responderer på økende fotoperiode og hvor fort selve smoltifiseringen skjer. Selve smoltutvandringen initieres ofte av økende vannføring, men økende vanntemperatur er også en viktig faktor (Jonsson & Ruud-Hansen 1985). Endrete temperaturer forut for, eller i smoltutvandringsperioden kan således påvirke tidspunktet for smoltutvandring. I Altaelva er det foreslått at redusert vanntemperatur om våren kan forårsake endringer i smoltifiseringsrytmen, utvandringstidspunktet og atferden (Næsje et al. 1998). Det hevdes videre at dette kan føre til forskjellig utvandringstidspunkt for smolt fra de øvre og nedre delene av elva, noe som kan ha betydning for overlevelsen i sjøen.

Smoltutvandringen faller gjerne sammen med tidspunktet for når havtemperaturen går over 8°C (Hvidsten et al. 1998). Endret smoltutvandringstidspunkt som følge av et reguleringsinngrep kan medføre endret overlevelse i sjøen. Hvis utvandringen foregår for tidlig medfører dette at smolten ikke er fullt tilpasset overgangen til sjøvann og at smolten kommer ut i sjøen før planktonproduksjonen er på topp. Hvis smolten vandrer ut for seint, og kommer ut etter toppen i planktonproduksjonen, kan dette innebære dårligere næringsforhold og redusere fiskens overlevelse og vekst. Det synes således å være et tidsvindu for når smolten må vandre ut for at overlevelsen i sjøen skal bli best mulig (Hansen & Jonsson 1989).

6.6 Oppvandring og fiske

Reduserte vår- og sommertemperaturer som følge av et reguleringsinngrep kan teoretisk sett forsinke oppvandringen av voksen laks i et vassdrag. Siden laksen er vekselvarm, vil aktivitetsnivået være temperaturavhengig. Lave temperaturer gjør fisken mindre aktiv, mens høy temperatur gir høyt aktivitetsnivå (ved temperaturer over ca 20°C kan laksens aktivitetsnivå begrenses av vannets oksygeninnhold). Laksen er avhengig av en viss vanntemperatur for å kunne forsere fosser og stryk. Avhengig av hindringens størrelse og vanskelighetsgrad trenger laksen temperaturer i størrelsesorden 5-11°C for å kunne passere hindringen (Pyefinch 1955; Jackson & Howie 1967; Mills & Graesser 1981; Jensen 1990; Johnsen et al. 1997; Gowans et al. 1999). Så langt vi kjenner til er det ikke påvist forsinket oppvandring i norske lakseelver på grunn av lav vanntemperatur forårsaket av regulering. Vannføringen er imidlertid også svært viktig for oppvandringen, og det er dokumentert at redusert vannføring etter regulering kan medføre at laksen har problemer med å vandre opp i vassdraget (Heggberget 1982).

Effekten av vanntemperatur på laksens bitevillighet er relativt dårlig vitenskapelig dokumentert (L' Abée-Lund & Aspås 1999), og endringer i bitevillighet som følge av reguleringsinngrep eksisterer det så langt vi kjenner til ingen arbeider på. Siden laksen er vekselvarm påvirker imidlertid vanntemperaturen aktivitetsnivået, og store reduksjoner i vanntemperaturen kan redusere aktivitetsnivået. Det er sannsynlig at dette også reduserer bitevilligheten. I den regulerte Aurlandselva hevdes det fra lokalt hold at tørrfluefisket etter sjørret har gått tilbake som følge av reduserte sommertemperaturer (Borgstrøm & Aass 2000), men dette er ikke vitenskapelig dokumentert (Sægrov et al. 2000).

6.7 Interspesifikk konkurranse

I de fleste av våre laksevassdrag finnes flere fiskearter enn laks. Hvis vi holder oss til laksefisk er dette i første rekke ørret og røye (*Salvelinus alpinus*). Disse artene konkurrerer i utgangspunktet om de samme ressursene i elva (næring). Utfallet av en slik konkurranse avhenger av flere faktorer som for eksempel vanntemperatur,

vannkvalitet, vannføring og næringstilgang. Laks, ørret og røye har til dels ulike krav til habitat og fysiske forhold. Når det gjelder vanntemperatur er laks den av artene som tåler høye temperaturer best (Elliott 1991). De nedre og øvre temperaturgrensene for vekst er høyere hos laks enn for ørret. Optimal veksttemperatur for laks er mellom 16 og 20°C, mens den for ørret er 13,6 til 16°C (Elliott 1975; Forseth & Jonsson 1994; Elliott et al. 1995; Elliott & Hurley 1997; Elliott & Hurley 1999; Forseth et al. 2001; Jonsson et al. 2001). Veksteffektiviteten til laks er høyere ved høy temperatur og den øvre kritiske grensen for overlevelse er høyere enn hos ørret og røye (Elliott 1981; Elliott 1991; Elliott & Hurley 1997; Forseth et al. 2001).

Vassdragsreguleringer som medfører endringer i vanntemperaturen kan derfor medføre forskyvninger i forholdet mellom forskjellige fiskearter. Ved lave temperaturer har ørret og spesielt røye høyere veksteffektivitet enn laks. Det vil si at de utnytter maten mer effektivt enn laksungene, hvilket gir dem et konkurransefortrinn ved lave temperaturer og i perioder når det er lite mat. Dette forholdet kan være med på å forklare den geografiske utbredelsen til artene. I en undersøkelse av 11-14 vassdrag på Vestlandet fant Sægrov et al. (1998b; 2001) at tettheten av presmolt laks økte med økende sommertemperatur, mens tettheten av ørret avtok omtrent tilsvarende med økende temperatur. Dette forklares med at ørreten blir utkonkurrert av laksen ved høye temperaturer, mens laksen er konkurransesvak ved lave temperaturer. Det siste skyldes antagelig at laksen har sterkere fysiologiske avgrensinger ved lave temperaturer (Sægrov et al. 1998b; Sægrov et al. 2001). Rekrutteringen av laks i vårkalde elver blir sannsynligvis avgjort de første ukene etter at yngelen kommer opp av grusen (Sægrov et al. 1998b).

7. REFERANSER

Alabaster, J.S. 1970. River flow and upstream movement and catch of migratory salmonids. *Journal of Fish Biology*. **2**, 1-13.

Alabaster, J.S. 1989. River Axe Fish Study - Stage 2. Mander, Raikes & Marshall, Bristol. Environmental Assessment for River Abstraction.

Alabaster, J.S. 1990. The temperature requirements of adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., during their upstream migration in the River Dee. *Journal of Fish Biology*. **37**, 659-661.

Allan, I.R.H. 1966. Counting fences for salmon and sea-trout and what can be learned from them. *Salmon and Trout Magazine*. **176**, 19-26.

Allen, D.M., D.M. Loew, & W.N. McFarland. 1982. Seasonal change in the amount of visual pigment in the retinae of fish. *Canadian Journal of Zoology*. **60**, 281-287.

Allen, D.M., W.N. McFarland, F.W. Munz, & H.A. Poston. 1973. Changes in the visual pigments of trout. *Canadian Journal of Zoology*. **51**, 901-914.

Allen, K.R. 1940. Studies on the biology of the early stages of the salmon (*Salmo salar*). I. Growth in the River Eden. *Journal of Animal Ecology*. **9**, 1-23.

Allen, K.R. 1941. Studies on the biology of the early stages of the salmon (*Salmo salar*). III. Growth in the Thurso River system, Caithness. *Journal of Animal Ecology*. **10**, 273-295.

Allen, K.R. 1944. Studies on the biology of the early stages of the salmon (*Salmo salar*). IV. The smolt migration in the Thurso River in 1938. *Journal of Animal Ecology*. **13**, 63-85.

Allen, K.R. 1969. Limitations on production in salmonid populations in streams. I: *Salmon and trout in streams*. Northcote, T.G. (red.). s. 3-18. H.R. MacMillan Lectures in Fisheries, University of British Columbia, Vancouver, B.C.

Alm, G. 1959. Connection between maturity, size and age in fishes. *Report of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm*. **40**, 5-145.

Anderson, W.G., R. Booth, T.A. Beddow, R.S. McKinley, B. Finstad, F. Økland, & D. Scruton. 1998. Remote monitoring of heart rate as a measure of recovery in angled Atlantic salmon, *Salmo salar* (L.). *Hydrobiologia*. **371/372**, 233-240.

Antonsson, T., S. Gudjonsson, G. Gudjonsson, S.M. Einarsson, & T. Tomasson. 1995. Timing of smolt migration of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Icelandic rivers. *ICES CM 1995/M:22*. 17s.

-
- Arnekleiv, J.V., L. Rønning, S.W. Johansen, A. Haug, & T. Bongard. 1995. Fiskeribiologiske referanseundersøkelser i Stjørdalsvassdraget 1990-1994, i forbindelse med Meråkerutbyggingen. Vitenskapsmuseet. Rapport Zoologisk Serie nr. **1995-5**. s. 1-86.
- Austreng, E., T. Storebakken, & T. Åsgård. 1987. Growth rate estimates for cultured Atlantic salmon and Rainbow trout. *Aquaculture*. **60**, 157-160.
- Baglinière, J.-L. 1976. Les populations de saumon atlantique (*Salmo salar* L.. 1776) en Bretagne-Basse Normandie. *Ann. Hydrobiol.* **7**, 141-158.
- Baglinière, J.-L. & A. Champigneulle. 1986. Population estimates of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, as indices of smolt production in the R. Scorff, Brittany. *Journal of Fish Biology*. **29**, 467-482.
- Baglinière, J.-L. & G. Maise. 1985. Precocious maturation and smoltification in wild Atlantic salmon in the Armorican Massif, France. *Aquaculture*. **45**, 249-263.
- Baglinière, J.-L., G. Maise, & A. Nihourn. 1990. Migratory and reproductive behaviour of adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in a spawning stream. *Journal of Fish Biology*. **36**, 511-520.
- Banks, J.W. 1969. A review on the literature on the upstream migration of adult salmonids. *Journal of Fish Biology*. **1**, 85-136.
- Barlaup, B.T., H. Lura, H. Sægrov, & R.C. Sundt. 1994. Inter- and intra-specific variability in female salmonid spawning behaviour. *Canadian Journal of Zoology*. **72**, 636-642.
- Berg, M. 1953. A relict salmon, *Salmo salar* L., called "småblank" from the river Namsen, North-Trøndelag. *Acta Borealia A. Scientia*. **6**, 1-19.
- Berg, M. 1977. Tagging of migrating smolts (*Salmo salar* L.) in the Vardnes river; Troms, Northern Norway. *Report of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm*. **56**, 5-11.
- Berg, O.K., B. Finstad, G. Grande, & E. Wathne. 1990. Growth of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a variable diel temperature regime. *Aquaculture*. **90**, 261-266.
- Berg, O.K. & V. Moen. 1999. Inter- and intra population variation in temperature sum requirements at hatching in Norwegian Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*. **54**, 636-647.
- Berger, H.M., T. Nøst, H. Sægrov, B.A. Hellen, & A.J. Jensen. 2001. Fiskebiologiske undersøkelser i Eidfjordvassdraget, Hordaland fylke 2000-2001. NINA. Oppdragsmelding nr. **692**. s. 1-40.
-

-
- Berglund, I. 1992. Growth and early sexual maturation in Baltic salmon (*Salmo salar*) parr. *Canadian Journal of Zoology*. **70**, 205-211.
- Berglund, I. 1995. Effects of size and spring growth on sexual maturation in 1+ Atlantic salmon (*Salmo salar*) male parr: interactions with smoltification. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **52**, 2682-2694.
- Berglund, I., L.P. Hansen, H. Lundqvist, B. Jonsson, T. Eriksson, J.E. Thorpe, & L.-O. Eriksson. 1991. Effects of elevated winter temperature on seawater adaptability, sexual rematuration, and downstream migratory behaviour in mature male Atlantic salmon parr (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **48**, 1041-1047.
- Berry, J. 1932. Report of an investigation of the migrations of smolts in the River Tay during spring, 1931. *Fish. Scot. Salm. Fish.* **6**, 1-21.
- Berry, J. 1933. Notes on the migration of salmon smolts from Loch Ness, summer 1932. *Fish. Scot. Salm. Fish.* **1**, 1-12.
- Bishai, H.M. 1960. Upper lethal temperatures for larval salmonids. *Journal du Conseil*. **25**, 129-133.
- Björnsson, B.Th., H. Thorarensen, T. Hirano, T. Ogasawara, & J.B. Kristinsson. 1989. Photoperiod and temperature affect plasma growth hormone levels, growth, condition factor and hypoosmoregulatory ability of juvenile Atlantic salmon (*Salmon salar*) during parr-smolt transformation. *Aquaculture*. **82**, 77-91.
- Boeuf, G. 1993. Salmonid smolting: a pre-adaptation to the oceanic environment. I: *Fish Ecology*. Rankin, J.C. & F.B. Jensen (red.). s. 105-135. Chapman & Hall.
- Bohlin, T., C. Dellefors, & U. Faremo. 1986. Early sexual maturation of male sea trout and salmon - an evolutionary model and some practical implications. *Report of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm*. **66**, 17-25.
- Booth, R.K., J.D. Kieffer, K. Davidson, A.T. Bielak, & B.L. Tufts. 1995. Effects of late-season catch and release angling on anaerobic metabolism, acid-base status, survival and gamete viability in wild Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **52**, 283-290.
- Borgstrøm, R. & P. Aass. 2000. Miljøendringer, Vassdragsreguleringer. I: *Fisk i Ferskvann. Et samspill mellom bestander, miljø og forvaltning*. Borgstrøm, R. & L.P. Hansen (red.). s. 216-229. Landbruksforlaget.
- Bremset, G. 1999. Young Atlantic salmon (*Salmon salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.) inhabiting the deep pool habitat, with special reference to their habitat use, habitat preferences and competitive interactions. Dr. scient. thesis. Zoologisk avdeling, NTNU Trondheim.
- Brobbel, M.A., M.P. Wilkie, K. Davidson, J.D. Kieffer, A.T. Bielak, & B.L. Tufts. 1996. Physiological effects of catch and release angling in Atlantic salmon (*Salmo salar*) at
-

different stages of freshwater migration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **53**, 2036-2043.

Brännäs, E. 1987. Influence of photoperiod and temperature on hatching and emergence of Baltic salmon (*Salmo salar* L.). *Canadian Journal of Zoology*. **65**, 1503-1508.

Campbell, P.M., T.G. Pottinger, & J.P. Sumpter. 1992. Stress reduces the quality of gametes produced by rainbow trout. *Biology of Reproduction*. **47**, 1140-1150.

Chapman, D.W. & T.C. Bjornn. 1969. Distribution of salmonids in streams, with special reference to food and feeding. I: *Salmon and trout in streams*. Northcote, T.G. (red.). s. 153-176. H.R. MacMillan Lectures in Fisheries. Vancouver, University of British Columbia.

Clarke, D., W.K. Purvis, & D. Mee. 1991. Use of telemetric tracking to examine influences on catch effort indices. A case study of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the River Tywi, South Wales. I: *Catch effort sampling strategies. Their application in freshwater fisheries management*. Cowx, I.G. (red.). s. 33-48. Blackwell Scientific Publications Ltd.

Clarke, W.C. 1989. Photoperiod control of smolting: A review. *Physiol. Ecol. Japan Spec.* **1**, 497-502.

Conover, D.O. & E.T. Schultz. 1995. Phenotypic similarity and the evolutionary significance of counter-gradient variation. *Trends in Ecology and Evolution*. **10**, 248-252.

Contor, C.R. & J.S. Griffith. 1995. Nocturnal emergence of juvenile rainbow trout from winter concealment relative to light intensity. *Hydrobiologia*. **299**, 179-183.

Crisp, D.T. 1981. A desk study of the relationship between temperature and hatching time for the eggs of five species of salmonid fishes. *Freshwater Biology*. **11**, 361-368.

Crisp, D.T. 1988. Prediction, from temperature, of eyeing, hatching and "swim-up" times for salmonid embryos. *Freshwater Biology*. **19**, 41-48.

Crisp, D.T. & M.A. Hurley. 1991. Stream channel experiments on downstream movements of recently emerged trout, *Salmo trutta* L., and salmon, *Salmo salar* L. - II. Effects of constant and changing velocities and day and night upon dispersal rate. *Journal of Fish Biology*. **39**, 363-370.

Cunjak, R.A. 1988. Behaviour and microhabitat of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **45**, 2156-2160.

Dahl, K. 1910. *Alder og vekst hos laks og ørret belyst ved studiet av deres skjæl*. s. 1-60. Centraltrykkeriet. Kristiania.

Dahl, K. 1927. Byglandsfjordens "blege" eller dverglaksen. Fiskeriinspektørens innberetning om ferskv.fiskeriene 1926. s. 45-56.

-
- Dalley, E.L., C.W. Andrews, & J.M. Green. 1983. Precious Male Atlantic Salmon Parr (*Salmo salar*) in Insular Newfoundland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **40**, 647-652.
- Dempson, J.B. & D.E. Stansbury. 1991. Using partial counting fences and a two-sample stratified design for mark-recapture estimation of an Atlantic salmon smolt population. *North American Journal of Fisheries Management*. **11**, 27-37.
- Dickhoff, W.W., C.V.W. Mahnken, W.S. Zaugg, F.W. Waknitz, M.G. Bernard, & C.V. Sullivan. 1989. Effects of temperature and feeding on smolting and seawater survival of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*. **82**, 93-102.
- Duston, J., R.L. Saunders, & D.E. Knox. 1991. Effects of increases in freshwater temperature on loss of smolt characteristics in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **48**, 164-169.
- Dwyer, W.P. & R.G. Piper. 1987. Atlantic salmon growth efficiency as affected by temperature. *The Progressive Fish-Culturist*. **49**, 57-59.
- Elliott, J.M. 1975. The growth rate of brown trout (*Salmo trutta* L.) fed on maximum rations. *Journal of Animal Ecology*. **44**, 805-821.
- Elliott, J.M. 1981. Some aspects of thermal stress on freshwater teleosts. I: *Stress and Fish*. Pickering, A.D. (red.). s. 209-245. Academic Press.
- Elliott, J.M. 1991. Tolerance and resistance to thermal stress in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Freshwater Biology*. **25**, 61-70.
- Elliott, J.M. 1994. *Quantitative Ecology and the Brown Trout*. s. 1-286. Oxford University Press.
- Elliott, J.M. & M.A. Hurley. 1995. The functional relationship between body size and growth rate in fish. *Functional Ecology*. **9**, 625-627.
- Elliott, J.M. & M.A. Hurley. 1997. A functional model for maximum growth of Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, from two populations in northwest England. *Functional Ecology*. **11**, 592-603.
- Elliott, J.M. & M.A. Hurley. 1999. A new energetics model for brown trout, *Salmo trutta*. *Freshwater Biology*. **42**, 235-246.
- Elliott, J.M. & M.A. Hurley. 2000a. Daily energy intake and growth of piscivorous brown trout, *Salmo trutta*. *Freshwater Biology*. **44**, 237-245.
- Elliott, J.M. & M.A. Hurley. 2000b. Optimum energy intake and gross efficiency of energy conversion for brown trout, *Salmo trutta*, feeding on invertebrates or fish. *Freshwater Biology*. **44**, 605-615.
-

-
- Elliott, J.M., M.A. Hurley, & R.J. Fryer. 1995. A new improved growth model for brown trout, *Salmo trutta*. *Functional Ecology*. **9**, 290-298.
- Elson, P.F. 1957. The importance of size in the change from parr to smolt in Atlantic salmon. *Canadian Fish Culturist*. **21**, 1-6.
- Elson, P.F. 1962. Predator-prey relationships between fish-eating birds and Atlantic salmon (With a supplement on fundamentals of merganser control). *Fisheries Research Board of Canada, Bulletin*. **133**, 1-87.
- Elson, P.F. 1969. High temperature and river ascent by Atlantic salmon. *ICES C. M. 1969/M: 12*. 9s.
- Eriksson, L.-O. & H. Lundqvist. 1980. Photoperiod entrains ripening by its differential effect in salmon. *Naturwissenschaften*. **68**, 202-203.
- Eriksson, L.-O. & H. Lundqvist. 1982. Circannual rhythms and photoperiod regulation of growth and smolting in Baltic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture*. **28**, 113-121.
- Eriksson, L.-O., H. Lundqvist, & H. Johansson. 1979. On the normality of size distribution and the precocious maturation in a Baltic salmon, *Salmo salar* L. parr population. *Aquilo*. **19**, 81-86.
- Erkinaro, J., M. Julkunen & E. Niemelä. 1998. Migration of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* in small tributaries of the subarctic River Teno, northern Finland. *Aquaculture*. **168**, 105-119.
- Erkinaro, J., F. Økland, K. Moen, E. Niemelä, & M. Rahiala. 1999. Return migration of Atlantic salmon in the River Tana: the role of environmental factors. *Journal of Fish Biology*. **55**, 505-516.
- Evans, G.T., J.C. Rice, & E.M.P. Chadwick. 1985. Patterns of growth and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr in a southwestern Newfoundland river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **42**, 539-543.
- Evropeytseva, N.V. 1960. Correlation between the process of early gonad ripening and transformation to the seaward migration stage among male Baltic salmon (*Salmo salar* L.) held in ponds. *Fisheries Research Board of Canada, Translated Series*. **430**.
- Fleming, I.A., B. Jonsson, M.R. Gross, & A. Lamberg. 1996. An experimental study of the reproductive behaviour and success of farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of Applied Ecology*. **33**, 893-905.
- Fleming, I.A., A. Lamberg, & B. Jonsson. 1997. Effects of early experience on the reproductive performance of Atlantic salmon. *Behavioral Ecology*. **8**, no. 5: 470-480.
- Forseth, T., M.A. Hurley, A.J. Jensen, & J.M. Elliott. 2001. Functional models for growth and food consumption of Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, from a Norwegian river. *Freshwater Biology*. **46**, 173-186.
-

- Forseth, T. & B. Jonsson. 1994. The growth and food ration of piscivorous brown trout (*Salmo trutta*). *Functional Ecology*. **8**, 171-177.
- Forseth, T., T.F. Næsje, R. Saksgård, O. Ugedal, M. Aursand, E.B. Thorstad, & K. Hårsaker. 2000. Fettforbrenning og fysiologisk kondisjon hos laksunger fra Altaelva. Altaelvarapport nr. **14**. s. 1-37.
- Forsythe, M.G. 1967. Analysis of the 1965 smolt run in the Northwest Miramichi River, New Brunswick. *Fisheries Research Board of Canada, Technical Report*. **4**, no. 2: 1-73.
- Forsythe, M.G. 1968. Analysis of the 1966 smolt run in the Northwest Miramichi River, New Brunswick. *Fisheries Research Board of Canada, Technical Report*. **91**, 1-33.
- Fraser, N.H.C., J. Heggenes, N.B. Metcalfe, & J.E. Thorpe. 1995. Low summer temperatures cause juvenile Atlantic salmon to become nocturnal. *Canadian Journal of Zoology*. **73**, 446-451.
- Fraser, N.H.C., N.B. Metcalfe, & J.E. Thorpe. 1993. Temperature-dependent switch between diurnal and nocturnal foraging in salmon. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*. **252**, 135-139.
- Fried, S.M., J.D. McCleave & G.W. LaBar. 1978. Seaward migration of hatchery-reared Atlantic salmon, *Salmo salar*, smolts in Penobscot river estuary, Maine: Riverine movements. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. **35**, 76-87.
- Friedland, K.D. 1998a. Ocean climate influences on critical Atlantic salmon (*Salmo salar*) life history events. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **55 (Suppl. 1)**, 119-130.
- Friedland, K.D., L.P. Hansen, & D.A. Dunkley. 1998b. Marine temperatures experienced by postsmolts and the survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the North Sea area. *Fisheries Oceanography*. **7**, no. 1: 22-34.
- Fry, F.E.J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish. I: *Fish Physiology*. Hoar, W.S. & D.J. Randall (red.). s. 1-98. Academic Press.
- Gardiner, W.R. & P. Geddes. 1980. The influence of body composition on the survival of juvenile salmon. *Hydrobiologia*. **69**, 67-72.
- Garnås, E. & N.A. Hvidsten. 1985. Density of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts in the river Orkla, a large river in central Norway. *Aquaculture and Fisheries Management*. **16**, 369-376.
- Garside, E.T. 1973. Ultimate upper lethal temperature of Atlantic salmon *Salmo salar* L. *Canadian Journal of Zoology*. **51**, 898-900.
- Gee, A.S. 1980. Angling succes of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the River Wye in relation to effort and river flows. *Fisheries Management*. **11**, 131-138.

-
- Gibson, R.J. 1978. The behaviour of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) with regard to temperature and to water velocity. *Transactions of the American Fisheries Society*. **107**, 703-712.
- Gjerde, B. 1984. Response to individual selection for age at sexual maturity in Atlantic salmon. *Aquaculture*. **38**, 229-240.
- Godin, J.G.J. 1981. Migrations of salmonid fishes during early life history phases: daily and annual timing. I: *First salmon and trout migratory behavior symposium, 1981*. Brannon, E. & E.O. Salo (red.). s. 22-50. School of Fisheries, University of Washington.
- Gorodilov, Y.N. 1996. Description of the early ontogeny of the Atlantic salmon, *Salmo salar*, with a novel system of interval (state) identification. *Environmental Biology Of Fishes*. **47**, 109-127.
- Gowans, A.R.D., J.D. Armstrong, & I.G. Priede. 1999. Movements of adult Atlantic salmon in relation to a hydroelectric dam and fish ladder. *Journal of Fish Biology*. **54**, 713-726.
- Graham, W.D., J.E. Thorpe, & N.B. Metcalfe. 1996. Seasonal current holding performance of juvenile Atlantic salmon in relation to temperature and smolting. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **53**, 80-86.
- Grande, M. & S. Andersen. 1990. Effect of two temperature regimes from a deep and a surface water release on early development of salmonids. *Regulated Rivers: Research & Management*. **5**, 355-360.
- Grande, M. & S. Andersen. 1991. Critical thermal maxima for young salmonids. *J. Freshwater Ecology*. **6**, 275-280.
- Gravem, F.R., C.S. Jensen, & A.B.S. Poléo. 2000. Statusrapport. Ferskvannssøkologiske undersøkelser i Årdalsvassdraget 1997-1999. Statkraft Engineering. nr. **2000/38**. s. 1-74.
- Gray, J. 1929. The growth of fish III. The effect of temperature on the development of the eggs of *Salmo fario*. *British Journal of Experimental Biology*. **6**, 125-130.
- Gregory, J.S. & J.S. Griffith. 1996. Winter concealment by subyearling rainbow trout: space size selection and reduced concealment under surface ice and in turbid water condition. *Canadian Journal of Zoology*. **74**, 451-455.
- Gries, G., K.G. Whalen, F. Juanes, & D.L. Parrish. 1997. Nocturnal activity of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in later summer: evidence of diel activity partitioning. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **54**, 1408-1413.
- Gudjonsson, T. 1978. The Atlantic salmon in Iceland. *J. Agric. Res. Icel.* **10**, no. 2: 11-39.
- Gunnes, K. 1979. Survival and development of Atlantic salmon eggs and fry at three different temperatures. *Aquaculture*. **16**, 211-218.
-

- Gustafson-Marjanen, K.I. & H.B. Dowse. 1983. Seasonal and diel patterns of emergence from the redd of Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **40**, 813-817.
- Hamor, T. & E.T. Garside. 1976. Developmental rates of embryos of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in response to various levels of temperature, dissolved oxygen, and water exchange. *Canadian Journal of Zoology*. **54**, 1912-1917.
- Hamor, T. & E.T. Garside. 1977. Size relations and yolk utilization in embryonated ova and alevins of Atlantic salmon *Salmo salar* L. in various combinations of temperature and dissolved oxygen. *Canadian Journal of Zoology*. **55**, 1892-1898.
- Hansen, L.P. 2000. Anadrome fiskearter. Atlantisk laks. I: *Fisk i ferskvann. Et samspill mellom bestander, miljø og forvaltning*. Borgstrøm, R. & L.P. Hansen (red.). s. 38-49. Landbruksforlaget.
- Hansen, L.P. & B. Jonsson. 1985. Downstream migration of hatchery-reared smolts of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the River Imsa, Norway. *Aquaculture*. **45**, 237-248.
- Hansen, L.P. & B. Jonsson. 1989. Salmon ranching experiments in the river Imsa: effect of timing of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt migration on survival to adults. *Aquaculture*. **82**, 367-373.
- Hansen, L.P. & B. Jonsson. 1994. Homing of Atlantic salmon: effects of juvenile learning on transplanted post-spawners. *Animal Behaviour*. **47**, 220-222.
- Hansen, L.P., B. Jonsson, R.I.G. Morgan, & J.E. Thorpe. 1989. Influence of parr maturity on emigration of smolting Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **46**, 410-415.
- Hansen, L.P., N. Jonsson, & B. Jonsson. 1993. Oceanic migration of homing Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Animal Behaviour*. **45**, 927-941.
- Hansen, L.P. & P. Pethon. 1985. The food of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. caught by long-line in Northern Norwegian waters. *Journal of Fish Biology*. **26**, 553-562.
- Harden Jones, F.R. 1968. *Fish Migration*. s. 1-325. Edward Arnold. London.
- Harriman, P. 1961. Water control and artificial freshets = Atlantic salmon. *Maine Atlantic Salmon Federation Document*. **2**, 1-14.
- Hasler, A.D. 1966. *Underwater guideposts: homing of salmon*. s. 1-155. University of Wisconsin Press. Madison, Wisconsin.
- Hawkins, A. D. Factors affecting the timing of entry and upstream movement of Atlantic salmon in the Aberdeenshire Dee. 101-105. 1989. Univ. Washington, Seattle.

Salmon and trout migratory behaviour symposium. Brannon, E. and Jonsson, B (red.).

Hayes, F.R. 1953a. Artificial freshets and other factors controlling the ascent and population of Atlantic salmon in the LaHave River, Nova Scotia. *Fisheries Research Board of Canada*. **99**.

Hayes, F.R., D. Pelluet, & E. Gorham. 1953b. Some effects of temperature on the embryonic development of the salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Zoology*. 42-51.

Heggberget, T.G. 1982. Om laks og ørret i Skjoma etter regulering og terskelbygging. NVE - Vassdragsdirektoratet. Terskelprosjektet nr. **19**. s. 1-58 + vedlegg.

Heggberget, T.G. 1988. Timing of spawning in Norwegian Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **45**, 845-849.

Heggberget, T.G. & J.C. Wallace. 1984. Incubation of the eggs of Atlantic salmon, *Salmo salar*, at low temperatures. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **41**, 389-391.

Heggenes, J., O.M.W. Krog, O.R. Lindas, J.G. Dokk, & T. Bremnes. 1993. Homeostatic behavioural responses in a changing environment: brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal during winter. *Journal of Animal Ecology*. **62**, 295-308.

Heggenes, J. & N.B. Metcalfe. 1991. Bimodal size distribution in wild juvenile Atlantic salmon populations and their relationship with age at smolt migration. *Journal of Fish Biology*. **39**, 905-907.

Heggenes, J. & S.J. Saltveit. 1990. Seasonal and spatial microhabitat selection and segregation in young Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L., in a Norwegian river. *Journal of Fish Biology*. **36**, 707-720.

Hesthagen, T. & E. Garnås. 1984. Smolt age and size of Atlantic salmon *Salmo salar* L. and sea trout *Salmo trutta* L. in a Norwegian river. *Fauna norvegica Serie A*. **5**, 46-49.

Hesthagen, T., J. Ousdal, & A. Bergheim. 1986. Smolt production of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.) in a small Norwegian river influenced by agricultural activity. *Pol. Arch. Hydrobiol.* **33**, 423-432.

Higgins, P.J. & C. Talbot. 1985. Growth and feeding in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). I: *Nutrition and feeding in fish*. s. 243-263. Academic Press.

Hoar, W.S. 1988. The physiology of smolting salmonids. I: *Fish Physiology: The Physiology of Developing Fish. Viviparity and Posthatching Juveniles*. Hoar, W.S. & D.J. Randall (red.). s. 275-343. Academic Press.

Hubbs, C.L. 1922. Variations in the number of vertebrae and other meristic characters of fishes correlated with the temperature of water during development. *American Naturalist*. **56**, 360-372.

-
- Hunt, R.L. 1969. Overwinter survival of wild fingerling Brook trout in Lawrence Creek, Wisconsin. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. **26**, 1473-1483.
- Huntsman, A.G. 1939. Salmon for angling in the Margaree River. *Fisheries Research Board of Canada, Bulletin*. **57**, 1-77.
- Huntsman, A.G. 1942. Death of salmon and trout with high temperature. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. **5**, 485-501.
- Huntsman, A.G. 1948. Freshets and fish. *Transactions of the American Fisheries Society*. **75**, 257-266.
- Huru, H. 1986. Diurnal variations in the diet of 0 to 3 years old Atlantic salmon *Salmo salar* L. under semiarctic summer conditions in the Alta river, northern Norway. *Fauna norvegica Serie A*. **7**, 33-40.
- Hvidsten, N.A., A.J. Jensen, H. Vivås, Ø. Bakke & T.G. Heggberget. 1995. Downstream migration of Atlantic salmon smolts in relation to water flow, water temperature, moon phase and social interaction. *Nordic Journal of Freshwater Research*. **70**, 38-48.
- Hvidsten, N.A., T.G. Heggberget, & A.J. Jensen. 1998. Sea water temperatures at Atlantic salmon smolt entrance. *Nordic Journal of Freshwater Research*. **74**, 79-86.
- Hvidsten, N.A., A.J. Jensen, B.O. Johnsen, & J.G. Jensås. 1996. Bestand og rekruttering av laks i Orkla. NINA. Oppdragsmelding nr. **389**. s. 1-27.
- Hvidsten, N.A., A.J. Jensen, H. Vivås, Ø. Bakke, & T.G. Heggberget. 1995. Downstream migration of Atlantic salmon smolts in relation to water flow, water temperature, moon phase and social interaction. *Nordic Journal of Freshwater Research*. **70**, 38-48.
- Jackson, P.A. & D.I.D. Howie. 1967. The movement of salmon (*Salmo salar*) through an estuary and a fish-pass. *Irish Fisheries Investigations Series A*. **2**, 1-28.
- Jacobsen, J.A. & L.P. Hansen. 2001. Feeding habits of wild and escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*. **58**, no. 4: 916-933.
- Jensen, A.J. 1990. Effects of water temperature on early life history, juvenile growth and pre-spawning migrations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*). Dr. philos. thesis. University of Trondheim.
- Jensen, A.J. 1991. Possible effect of climatic changes on the ecology of Norwegian Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *ICES. C.M.* **1991 / M:34**, 1-38.
- Jensen, A.J., T.G. Heggberget, & B.O. Johnsen. 1986. Upstream migration of adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the river Vefsna, northern Norway. *Journal of Fish Biology*. **29**, 459-465.
-

Jensen, A.J., N.A. Hvidsten, & B.O. Johnsen. 1998. Effects of temperature and flow on the upstream migration of adult Atlantic salmon in two Norwegian rivers. I: *Fish Migration and Fish Bypasses*. Jungwirth, M., S. Schmutz, & S. Weiss (red.). s. 45-54. Department of Hydrobiology, Fisheries and Aquaculture, University of Agricultural Sciences, Vienna, Austria.

Jensen, A.J. & B.J. Johnsen. 1986. Different adaptation strategies of Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations to extreme climates with special reference to some cold Norwegian rivers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **43**, 980-984.

Jensen, A.J. & B.O. Johnsen. 1999. The functional relationship between peak spring floods and survival and growth of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*). *Functional Ecology*. **13**, 778-785.

Jensen, A.J., B.O. Johnsen, & T.G. Heggberget. 1991. Initial feeding time of Atlantic salmon, *Salmo salar*, alevins compared to river flow and water temperature in Norwegian streams. *Environmental Biology Of Fishes*. **30**, 379-385.

Jensen, A.J., B.O. Johnsen, & L. Saksgård. 1989. Temperature requirements in Atlantic salmon (*Salmo salar*), brown trout (*Salmo trutta*), and Arctic char (*Salvelinus alpinus*) from hatching to initial feeding compared with geographic distribution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **46**, 786-789.

Jensen, K.W. 1979. Lakseundersøkelser i Eira. I: *Vassdragsregulerings biologiske virkninger i magasiner og lakseelver*. Gunnerød, T.B. & P. Mellquist (red.). s. 165-173. Norges Vassdrags- og Elektrisitetsvesen, Direktoratet for Vilt og Ferskvannsfisk.

Jessop, B.M. 1975. Investigation of the salmon (*Salmo salar*) smolt migration of the Big Salmon River, New Brunswick, 1966-72. *Fish. Mar. Serv. Res. Dev. Tech. Rep. MAR/T-75-1*, 1-57.

Johnsen, B.O., F. Økland, A. Lamberg, E.B. Thorstad, & A.J. Jensen. 1997. Undersøkelser av laksens vandringer i Sandsfjordsystemet og i Suldalslågen i 1995 ved hjelp av radiotelemetri. Lakseforsterkningsprosjektet i Suldalslågen Fase II nr. **28**. s. 1-46.

Johnston, C.E. & R.L. Saunders. 1981. Parr-smolt transformation of yearling Atlantic salmon (*Salmo salar*) at several rearing temperatures. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **38**, 1189-1198.

Johnston, I.A. & A. Mc Lay. 1997. Temperature and family effects on muscle cellularity at hatch and first feeding in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Canadian Journal of Zoology*. **75**, 64-74.

Johnston, I.A., H.A. McLay, M. Abercromby, & D. Robins. 2000. Phenotypic plasticity of early myogenesis and satellite cell numbers in Atlantic salmon spawning in upland and lowland tributaries of a river system. *The Journal of Experimental Biology*. **203**, 2539-2552.

- Jones, A.N. 1968. The relationship of river flow and salmon angling success in the River Towy. South West Wales River Authority Report. s. 48-49.
- Jonsson, B., T. Forseth, A.J. Jensen, & T.F. Næsje. 2001. Thermal performance of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Functional Ecology*. **15**, 701-711.
- Jonsson, B., N. Jonsson, & L.P. Hansen. 1990b. Does juvenile experience affect migration and spawning of adult Atlantic salmon? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **26**, 225-230.
- Jonsson, B. & J. Ruud-Hansen. 1985. Water temperature as primary influence on timing of seaward migration of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **42**, 593-595.
- Jonsson, N. 1991a. Influence of water flow, water temperature and light on fish migration in rivers. *Nordic Journal of Freshwater Research*. **66**, 20-35.
- Jonsson, N., L.P. Hansen, & B. Jonsson. 1991b. Variation in age, size and repeat spawning of adult Atlantic salmon in relation to river discharge. *Journal of Animal Ecology*. **60**, 937-947.
- Jonsson, N., B. Jonsson, & L.P. Hansen. 1990a. Partial segregation in timing of migration of different aged Atlantic salmon. *Animal Behaviour*. **40**, 313-321.
- Jonsson, N., B. Jonsson, & L.P. Hansen. 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., B. Jonsson, & L.P. Hansen. 1998. Long-term study of the ecology of wild Atlantic salmon smolts in a small Norwegian river. *Journal of Fish Biology*. **52**, 638-650.
- Kaasa, H., J.A. Eie, A.H. Erlandsen, P.E. Faugli, J.H. L' Abée-Lund, S. Sandøy, & B. Moe. 1998. Sluttrapport 1990-1997. Resultater og konklusjoner. Lakseforsterkingsprosjektet i Suldalslågen. Fase II. nr. **49**. s. 1-82 + vedlegg.
- Kane, T.R. 1988. Relationship of temperature and time of initial feeding of Atlantic salmon. *The Progressive Fish-Culturist*. **50**, 93-97.
- Klinkhart, M.B., A.A. Straganov, & D.A. Pavlov. 1987. Motoricity of Atlantic salmon embryos (*Salmo salar* L.) at different temperatures. *Aquaculture*. **64**, 219-286.
- Koskela, J., J. Pirhonen, & M. Jobling. 1997. Feed intake, growth rate and body composition of juvenile Baltic salmon exposed to different constant temperatures. *Aquaculture International*. **5**, 351-360.
- Kristinsson, J.B., R.L. Saunders, & A.J. Wiggs. 1985. Growth dynamics during the development of bimodal length-frequency distribution in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture*. **45**, 1-20.

-
- L' Abée-Lund, J.H. 1989. Significance of mature male parr in a small population of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **46**, 928-931.
- L' Abée-Lund, J.H. & H. Aspås. 1999. Threshold values of river discharge and temperature for anglers' catch of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Fisheries Management and Ecology*. **6**, 323-333.
- Larsen, B.M. 1995. Fiskebiologiske undersøkelser. I: *Kalking i vann og vassdrag, Overvåking av større prosjekter i 1993*. DN-notat 1995-2. s. 46-57.
- Laughton, R. 1991. The movements of adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the River Spey as determined by radio telemetry during 1988 and 1989. *Scottish Fisheries Research Board*. **50**.
- Lee, R.L.G. & G. Power. 1976. Atlantic salmon (*Salmo salar*) of the Leaf River, Ungava Bay. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. **33**, 2616-2621.
- Leonko, A.A. & A.G. Chernitskiy. 1986. Comparative analysis of smolt migration of Atlantic salmon, *Salmo salar*, and sea trout, *Salmo trutta*. *Voprosy Ikhtiologii*. **5**: 795-801
- Letcher, B.H. & T.D. Terrick. 1998. Maturation of male age-0 Atlantic salmon following a massive, localized flood. *Journal of Fish Biology*. **53**, 1243-1252.
- Levinton, J.S. 1983. The latitudinal compensation hypothesis: growth data and a model of latitudinal growth differentiation based upon energy budgets. I. Interspecific comparison of Ophryotrocha (Polycheta: Dorvilleidae). *Biological Bulletin (Woods Hole)*. **165**, 686-698.
- Leyzerovich, K.A. 1973. Dwarf males in hatchery propagation of Atlantic salmon. *J. Ichthyol.* **13**, 382-392.
- Lillehammer, A. 1973. An investigation of the food of one- to four-month-old salmon fry (*Salmo salar* L.) in the River Suldalslågen, West Norway. *Norwegian Journal of Zoology*. **21**, 17-24.
- Lindroth, A. 1947. Time of activity of freshwater fish spermatozoa in relation to temperature. *Zoologiska Bidrag, Uppsala*. **25**, 164-168.
- MacCrimmon, H.R. & B.L. Gots. 1979. World distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Zoology*. **58**, 20-26.
- MacKinnon, D. & J.R. Brett. 1953. Fluctuations in the hourly rate of migration of adult coho and spring salmon up the Stamp Falls fish ladder. *Fisheries Research Board of Canada, Pacific Programme*. **95**, 53-55.
- Marr, D.H. 1966. Influence of temperature on the efficiency of growth of salmonid embryos. *Nature*. **212**, 957-959.
-

- Matschak, T.W. & N.C. Stickland. 1995. The growth of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) myosatellite cells in culture at two different temperatures. *Experientia*. **51**, 260-266.
- Matschak, T.W. & N.C. Stickland. 1996. The influence of temperature on mRNA levels for muscle contractile protein and a proto-oncogene associated with cell division in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **53**, 408-413.
- Matschak, T.W., N.C. Stickland, A.R. Crook, & T. Hopcroft. 1995. Is physiological hypoxia the driving force behind the temperature effects on the muscle development in embryonic Atlantic salmon (*Salmo salar* L.)? *Differentiation*. **59**, 71-77.
- McCormick, S.D., B.Th. Björnsson, S. Moriyama, J.B. Carey, & M.F. O'Dea. 1995. Plasma growth hormone (GH), insulin-like growth factor I (IGF-I), cortisol and thyroid hormones during environmental manipulation of the parr-smolt transformation of Atlantic salmon. *American Zoologist*. **75**, no. 93A.
- McCormick, S.D., R.A. Cunjak, B. Dempson, M.F. O'Dea, & J.B. Carey. 1999. Temperature-related loss of smolt characteristics in Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the wild. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **56**, 1649-1658.
- McCormick, S.D., L.P. Hansen, T.P. Quinn, & R.L. Saunders. 1998. Movement, migration and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **55 (Suppl. 1)**, 77-92.
- McCormick, S.D., R.L. Saunders, E.B. Henderson, & P.R. Harmon. 1987. Photoperiod control of parr-smolt transformation in Atlantic salmon (*Salmo salar*): changes in salinity tolerance, gill Na⁺, K⁺-ATPase activity, and plasma thyroid hormones. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **44**, 1462-1468.
- Melnikova, M.N. 1970. Some features of young Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in several rivers in the White Sea Basin. *J. Ichthyol.* **10**, 311-319.
- Menzies, W.J.M. 1939. I: *Conference on salmon problems*. Moulton, F.R. (red.). s. 100-101. *Publ. Am. Ass. Advmt. Sci.*
- Metcalf, N.B., A. Huntingford, & J.E. Thorpe. 1988. Feeding intensity, growth rates, and the establishment of life-history patterns in juvenile Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology*. **57**, 463-474.
- Metcalf, N.B. & J.E. Thorpe. 1990. Determinants of geographical variation in the age of seaward-migrating salmon, *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology*. **59**, 135-145.
- Millicamp, R.I. & A.O. Lambert. 1966. On investigations into the relationship between salmon catch and flow in the River Usk during the 1965 season. I: *Symposium on river management*. Isaac, P.C.G. (red.). s. 199-223. McLaren.
- Mills, D. 2000. *The ocean life of atlantic salmon, environmental and biological factors influencing survival*. s. 1-228. Fishing News Books. Oxford.

- Mills, D.H. 1964. The ecology of young stages of the Atlantic salmon in the River Bran, Ross-shire. *Department of Agriculture and Fisheries for Scotland. Freshwater and Salmon Fisheries Research*. **32**, 1-58.
- Mills, D.H. 1989. *Ecology and management of Atlantic salmon*. s. 1-351. Chapman & Hall. London.
- Mills, D.H. & N.W. Graesser. 1981. *The Salmon Rivers of Scotland*. Cassel. London.
- Morrison, B.R.S. 1989. The growth of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L. in a Scottish river system subject to cooling-water discharge. *Journal of Fish Biology*. **35**, 539-556.
- Muniz, I.P. 1997. Forvaltningstiltak ved rekreativt fiske på anadrom laksefisk. En litteratursammenfatning over "Fang og Slipp" ("Catch and Release"). NINA. Oppdragsmelding nr. **482**. s. 1-28.
- Myers, R.A., J.A. Hutchings, & R.J. Gibson. 1986. Variation in precocious maturation within and among populations of Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **43**, 1242-1248.
- Müller, K. 1978. The flexibility of circadian rhythms shown by comparative studies at different latitudes. I: *Rhythmic activity of fishes*. Thorpe, J.E. (red.). s. 91-104. Academic Press.
- Nathanailides, C., O. Lopez-Albors, & N.C. Stickland. 1994. Influence of pre-hatch temperature on the development of muscle cellularity in post-hatch Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **52**, 675-680.
- Nicieza, A.G., F. Braña, & M.M. Toledo. 1991. Development of length-bimodality and smolting in wild stocks of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., under different growth conditions. *Journal of Fish Biology*. **38**, 509-523.
- NOU. 1999. Til laks åt alle kan ingen gjera? Om årsaker til nedgangen i de norske villaksbestandene og forslag til strategier og tiltak for å bedre situasjonen. nr. **1999:9**. s. 1-155 + vedlegg.
- Næsje, T.F., B. Finstad, A.J. Jensen, J.I. Koksvik, H. Reinertsen, L. Saksgård, M. Aursand, T. Forseth, T.G. Heggberget, N.A. Hvidsten et al. 1998. Fiskeribiologiske undersøkelser i Altaelva 1981-1998. Altaelva-Rapport nr. **9**. s. 1-159.
- Nævdal, G. 1983. Genetic factors in connection with age at maturation. *Aquaculture*. **33**, 97-106.
- Nævdal, G., M. Holm, O. Ingebrigtsen, & D. Møller. 1978. Variation in age at first spawning in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. **35**, 145-147.

- Ojanguren, A.F., F.G. Reyes-Gavilán, & R.R. Muñoz. 1999. Effects of temperature on growth and efficiency of yolk utilisation in eggs and pre-feeding larval stages of Atlantic salmon. *Aquaculture International*. **7**, 81-87.
- Orton, J.H., J.W. Jones, & G.M. King. 1938. The male sexual stage in salmon parr (*Salmo salar* L. juv.). *Proceedings of the Royal Society of London Series B*. **125**, 103-114.
- Pavlov, D.A. 1984. Effect of temperature during early ontogeny of Atlantic salmon, *Salmo salar*. I. Variability of morphological characters and duration of development under different temperatures. *J. Ichthyol.* **24**, 30-38.
- Peterson, R.H. & D.J. Martin-Robichaud. 1989. First feeding of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fry as influenced by temperature regime. *Aquaculture*. **78**, 35-53.
- Peterson, R.H., C.E. Spinney, & A. Sreedharan. 1977. Development of Atlantic salmon (*Salmo salar*) eggs and alevins under varied temperature regimes. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. **34**, 31-43.
- Pinder, L.J. & J.G. Eales. 1969. Seasonal buoyancy changes in Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr and smolt. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. **26**, 2093-2100.
- Potts, W.T. & J.C. Malloch. 1991. River flow, Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) movement and rod catch in the Aberdeenshire Dee. *Journal of Fish Biology*. **39**, 755-764.
- Power, G. 1969. The salmon of Ungava Bay. *Arctic Institute of North America*. **22**, 1-72.
- Prévost, E., E.M.P. Chadwick, & R.R. Claytor. 1992. Influence of size, winter duration and density on sexual maturation of Atlantic salmon (*Salmo salar*) juveniles in Little Codroy River (southwest Newfoundland). *Journal of Fish Biology*. **41**, 1013-1019.
- Pyefinch, K.A. 1955. A review of the literature on the biology of the Atlantic salmon (*Salmo salar* Linn.). Scottish Home Department. *Freshwater and Salmon Fisheries Research* nr. **9**. s. 1-24.
- Ratkowsky, D.A., R.K. Lowry, T.A. McMeekin, A.N. Stokes, & R.E. Chandler. 1983. Model for bacterial culture growth rate throughout the entire biokinetic temperature range. *Journal of Bacteriology*. **154**, 1222-1226.
- Refstie, T. 1979. Produksjon av smolt og settefisk. I: *Oppdrett av laks og aure*. Gjedrem, T. (red.). s. 96-111. Landbruksforlaget.
- Refstie, T. & A. Kittelsen. 1976. Effect of density on growth and survival of artificially reared Atlantic salmon. *Aquaculture*. **8**, 319-326.
- Refstie, T. & T.A. Steine. 1978. Selection experiments with salmon. III. Genetic and environmental sources of variation in length and weight of Atlantic salmon in the freshwater phase. *Aquaculture*. **14**, 221-234.

- Rimmer, D.M. & U. Paim. 1990. Effects of temperature, photoperiod, and season on the photobehaviour of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Zoology*. **68**, 1098-1103.
- Rimmer, D.M., U. Paim, & R.L. Saunders. 1983. Autumnal habitat shift of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a small river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **40**, 671-680.
- Rimmer, D.M., U. Paim, & R.L. Saunders. 1984. Changes in the selection of microhabitat by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the summer-autumn transition in a small river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **41**, 469-475.
- Rimmer, D.M., R.L. Saunders, & U. Paim. 1985. Effects of temperature and season on the position holding performance of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Zoology*. **63**, 92-96.
- Rowe, D.K. & J.E. Thorpe. 1990a. Differences in growth between maturing and non-maturing male Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr. *Journal of Fish Biology*. **36**, 643-658.
- Rowe, D.K. & J.E. Thorpe. 1990b. Suppression of maturation in male Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr by reduction in feeding and growth during spring months. *Aquaculture*. **86**, 291-313.
- Ruggles, C.P. 1980. A review of the downstream migration of Atlantic salmon. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*. **952**, 1-39.
- Saksgård, L., T.G. Heggberget, A.J. Jensen, & N.A. Hvidsten. 1992. Utbygging av Altaelva - virkninger på laksebestanden. NINA. Forskningsrapport nr. **34**. s. 1-98.
- Saltveit, S.J. 1990. Effect decreased temperature on growth and smoltification of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in a Norwegian regulated river. *Regulated Rivers: Research & Management*. **5**, 295-303.
- Saltveit, S.J. 1998. Smoltutvandring hos laks i Suldalslågen. Lakseforsterkingsprosjektet i Suldalslågen, Fase II nr. **44**. s. 1-26.
- Saltveit, S.J. 2000. Årsrapporter 1999 - biologiske forhold. Suldalslågen - Miljørapport nr. **4**. s. 1-48.
- Saunders, R.L. & J. Duston. 1992. Increasing production of Atlantic salmon smolts by manipulating photoperiod and temperature. *World Aquaculture*. **23**, no. 4: 43-46.
- Saunders, R.L. & E.B. Henderson. 1970. Influence of photoperiod on smolt development and growth of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. **27**, 1295-1311.
- Siemien, M.J. & R.F. Carline. 1989. Effect of temperature cycles on growth of Atlantic salmon (*Salmo salar*). 119th Annu. Meeting Am. Fish. Soc. Anchorage, Alaska, 4-8 Sept. 1989. Abstracts Fisheries Management Controversies s. 9-9.

Siemien, M.J. & R.F. Carline. 1991. Effect of temperature on the growth of first-feeding Atlantic salmon fry. *The Progressive Fish-Culturist*. **53**, 11-14.

Siginevich, G.P. 1967. Nature of the relationship between increase in size of Baltic salmon fry and water temperature. *Fisheries Research Board of Canada, Translated Series*. **952**, 1-14.

Skilbrei, O.T. 1988. Growth pattern of pre-smolt Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): the percentile increment method (PIM) as a new method to estimate length-dependent growth. *Aquaculture*. **69**, 129-143.

Skilbrei, O.T. 1990. Development rates of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in culture; general patterns and influences of light and temperature. Dr. philos thesis. Department of Fisheries and Marine Biology, University of Bergen.

Skilbrei, O.T. 1991. Importance of threshold length and photoperiod for the development of bimodal length-frequency distribution in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **48**, 2163-2172.

Skurdal, J., L.P. Hansen, Ø. Skaala, H. Sægrov, & H. Lura. 2001. Elvevis vurdering av bestandsstatus og årsaker til bestandsutviklingen av laks i Hordaland og Sogn og Fjordane. Direktoratet for Naturforvaltning. Utredning for DN nr. **2001-2**. s. 1-40 + vedlegg.

Solbakken, V.A., T. Hansen, & S.O. Stefansson. 1994. Effects of photoperiod and temperature on growth and parr-smolt transformation in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and subsequent performance in seawater. *Aquaculture*. **121**, 13-27.

Solomon, D.J. 1978. Some observations on salmon smolt migration in a chalkstream. *Journal of Fish Biology*. **12**, 571-574.

Spaas, J.T. 1960. Contribution to the comparative physiology and genetics of the European salmonidae. III. Temperature resistance at different ages. *Hydrobiologia*. **15**, 78-88.

Stefansson, S. & T. Hansen. 1996. Smoltifisering hos laks - en tilpasning til livet i sjøvann. I: *Frisk fisk - om liv og død i merdene*. Wergeland, H.I. (red.). s. 46-54. Universitetsforlaget.

Stefansson, S. & K. Pettersen. 1997. Vekst hos lakseunger ved lave temperaturer. Lakseforsterkingsprosjektet i Suldalslågen. nr. **29**. s. 2-25.

Stefansson, S.O., Å.I. Berge, & G.S. Gunnarsson. 1998. Changes in seawater tolerance and gill Na⁺-K⁺-ATPase activity during desmoltification in Atlantic salmon kept in freshwater at different temperatures. *Aquaculture*. **168**, 271-277.

Stewart, L. 1969. Criteria for the safeguarding fisheries, fish migration, and angling in rivers. *Proceedings of the Institute of Water Engineers*. **23**, 39-62.

-
- Summers, D.W. 1996. Environmental influences on the timing of spawning of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the River North Esk. *Fisheries Management and Ecology*. **3**, 281-283.
- Symons, P.E. 1979. Estimated escapement of Atlantic salmon (*Salmo salar*) for maximum smolt production in rivers of different productivity. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. **36**, 132-140.
- Sægrov, H., B.A. Hellen, A.J. Jensen, B.T. Barlaup, & G.H. Johnsen. 2000. Fiskebiologiske undersøkelser i Aurlandsvassdraget 1989-1999. Oppsummering av resultater og evaluering av tiltak. Rådgivende Biologer as. nr. **450**. s. 1-73.
- Sægrov, H., B.A. Hellen, G.H. Johnsen, S. Kålås, & K. Urdal. 1998a. Fiskeundersøkingar i Aurland i 1997. Rådgivende Biologer as. nr. **339**. s. 1-31.
- Sægrov, H., S. Kålås, & K. Urdal. 1998b. Tettleik av presmolt laks og aure i Vestlandselvar i høve til vassføring og temperatur. Rådgivende Biologer AS. nr. **350**. s. 1-23.
- Sægrov, H., K. Urdal, B.A. Hellen, S. Kålås, & S.J. Saltveit. 2001. Estimating carrying capacity and presmolt production of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and anadromous brown trout (*Salmo trutta*) in West Norwegian rivers. *Nordic Journal of Freshwater Research*. **75**, 99-108.
- Sømme, S. 1942. On the high age of smolts at migration in Northern Norway. Norsk Vidensk. Akad. Mat. Nat. Klasse 1941 nr. **16**. s. 1-5.
- Sømme, S. 1954. Undersøkelser over laksen og sjørretens gyting i Eira. *Jeger og Fisk*. nr. **6,7,10**.
- Thorpe, J.E. 1977. Bimodal distribution of length of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) under artificial rearing conditions. *Journal of Fish Biology*. **11**, 175-184.
- Thorpe, J.E. 1986. Age at first maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*: freshwater period influences and conflicts with smolting. *Canadian Special Publication Fisheries and Aquatic Sciences*. **89**, 7-14.
- Thorpe, J.E. & R.I.G. Morgan. 1978. Periodicity in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. smolt migration. *Journal of Fish Biology*. **12**, 541-548.
- Thorpe, J.E., R.I.G. Morgan, E.M. Ottaway, & M.S. Miles. 1980. Time of divergence of growth groups between potential 1+ and 2+ smolts among sibling Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*. **17**, 13-21.
- Thorpe, J.E., R.I.G. Morgan, C. Talbot, & M.S. Miles. 1983. Inheritance of developmental rates in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquaculture*. **33**, 119-128.
-

Thorstad, E.B., T.F. Næsje, B. Finstad, & J.B. Breistein. 2000. Effekter av fang og slipp fiske - undersøkelser av laks i Altaelva 1998 og 1999. NINA. Oppdragsmelding nr. 656. s. 1-26.

Trépanier, S., M.A. Rodríguez, & P. Magnan. 1996. Spawning migrations in landlocked Atlantic salmon: time series modelling of river discharge and water temperature effects. *Journal of Fish Biology*. **48**, 925-936.

Tufts, B.L., Y. Tang, K. Tufts, & R.G. Boutilier. 1991. Exhaustive exercise in wild Atlantic salmon (*Salmo salar*): Acid-base regulation and blood gas transport. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **48**, 868-874.

Tvede, A.M. 1993. Hydrologi. I: *Inngrep i vassdrag; Konsekvenser og tiltak- En kunnskapsoppsummering*. Faugli, P.E., A.H. Erlandsen, & O. Eikenæs (red.). s. 66-95. Norges Vassdrags- og Energiverk.

Tåning, Å.V. 1952. Experimental study of meristic characters in fishes. *Biological Reviews*. **27**, 169-193.

Usher, M.L., N.C. Stickland, & J.E. Thorpe. 1994. Muscle development in Atlantic salmon (*Salmo salar*) embryos and the effect of temperature on muscle cellularity. *Journal of Fish Biology*. **44**, 953-964.

Valdimarsson, S.K. & N.B. Metcalfe. 1999. Effect of time of day, time of year, and life history strategy on time budgeting in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **56**, 2397-2403.

Valdimarsson, S.K., N.B. Metcalfe, J.E. Thorpe, & F.A. Huntingford. 1997. Seasonal changes in sheltering: effect of light and temperature on diel activity in juvenile salmon. *Animal Behaviour*. **54**, 1405-1412.

Veselov, A.J., M.I. Sysoyeva, & A.G. Potutkin. 1998. The pattern of Atlantic Salmon smolt migration in the Varzuga River (White sea basin). *Nordic Journal of Freshwater Research*. **74**, 65-78.

Virtanen, E. 1988. Smolting and osmoregulation of Baltic salmon, *Salmo salar* L., in fresh and brackish water. *Finn. Fish. Res.* **7**, 38-65.

Vladic, T. & T. Järvi. 1997. Sperm motility and fertilization time span in Atlantic salmon and brown trout - the effect of water temperature. *Journal of Fish Biology*.

Wagner, H.H. 1974. Photoperiod and temperature regulation of smolting in steelhead trout (*Salmo gairdneri*). *Canadian Journal of Zoology*. **52**, 219-234.

Wallace, J.C. & T.G. Heggberget. 1988. Incubation of eggs of Atlantic salmon (*Salmo salar*) from different Norwegian streams at temperatures below 1°C. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **45**, 193-196.

- Webb, J.H. & A. Mclay. 1996. Variation in the time of spawning of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and its relationship to temperature in Aberdeenshire Dee, Scotland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **53**, 2739-2744.
- Wedemayer, G.A., R.L. Saunders, & W.C. Clarke. 1980. Environmental factors affecting smoltification and early marine survival of anadromous salmonids. *Marine Fisheries Review*. **42**, no. 6: 1-14.
- Wendt, C.A.G. & R.L. Saunders. 1973. Changes in carbohydrate metabolism in young Atlantic salmon in response to various forms of stress. *Int. Atl. Salmon Found. Spec. Publ. Ser.* **4**, 55-82.
- Whalen, K.G., D.L. Parrish, & S.D. McCormick. 1999. Migration timing of Atlantic salmon smolts relative to environmental and physiological factors. *Transactions of the American Fisheries Society*. **128**, 289-301.
- White, H.C. 1939. Factors influencing descent of Atlantic salmon smolts. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. **4**, 323-326.
- Wilkie, M.P., M.A. Brobbel, K. Davidson, L. Forsyth, & B.L. Tufts. 1997. Influences of temperature upon the postexercise physiology of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **54**, 503-511.
- Wilkie, M.P., K. Davidson, M.A. Brobbel, J.D. Kieffer, R. Booth, A.T. Bielak, & B.L. Tufts. 1996. Physiology and survival of wild Atlantic salmon following angling in warm summer waters. *Transactions of the American Fisheries Society*. **125**, 572-580.
- Williamson, D.S. 1843. *The statistical account of Tongland*.
- Youngson, A.F., R.J.G. Buck, T.H. Simpson, & D.W. Hay. 1983. The autumn and spring emigrations of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., from the Girnock burn, Aberdeenshire, Scotland: environmental release of migration. *Journal of Fish Biology*. **23**, 625-639.
- Zaugg, W.S. 1982. Relationships between smolt indices and migration in controlled and natural environments. I: *Salmon and trout migratory behavior symposium*. Brannon, E. & E.O. Salo (red.). s. 173-183. Univ. Washington.
- Zaugg, W.S. & H.H. Wagner. 1973. Gill atpase activity related to parr-smolt transformation and migration in steelhead trout (*Salmo gairdneri*): influence of photoperiod and temperature. *Comparative Biochemistry and Physiology*. **45B**, 955-965.
- Økland, F., B. Jonsson, A.J. Jensen, & L.P. Hansen. 1993. Is there a threshold size regulating seaward migration of brown trout and Atlantic salmon? *Journal of Fish Biology*. **42**, 541-550.
- Österdahl, L. 1969. The smolt run of a small Swedish river. I: *Salmon and trout in streams*. Northcote, T.G. (red.). s. 205-215. Univ. of British Columbia.