



MILJØ-  
DIREKTORATET

RAPPORT

M136-2014

# Smolt – en kunnskapsoppsummering



# Smolt – en kunnskapsoppsummering

**Utførende institusjon:**

NINA

**Oppdragstakers prosjektansvarlig:**

Ola Ugedal

**Kontaktperson i Miljødirektoratet:**

Roy M. Langåker

**M-nummer:**

M136-2014

**År:**

2014

**Sidetall:**

128

**Utgiver:**

Miljødirektoratet

**Prosjektet er finansiert av:**

Miljødirektoratet og

Norges vassdrags- og energidirektorat

**Forfatter(e):**

Ola Ugedal (NINA)

Frode Kroglund (NIVA)

Bjørn Barlaup (UniMiljø)

Anders Lamberg (Skandinavisk naturovervåking)

**Tittel - norsk og engelsk:**

Smolt – en kunnskapsoppsummering

**4 emneord:**

Laksesmolt, Atferd, Produksjon, Metoder

**4 subject words:**

Atlantic salmon, Smolt, Migration, Production

**Forside:**

Foto: Frode Kroglund

**Design:**

Guri Jermstad AS

**Sammendrag:**

Kunnskap om laksesmoltens økologi, om vandring i ferskvann, brakkvann og ut til beiteområdene i havet er blitt stadig mer etterspurt i forbindelse med kunnskapsbasert forvaltning av bestandene av anadrome laksefisk i Norge. Rapporten oppsummerer kunnskap om smoltproduksjon av laks i Norge samt kunnskap om økologi, atferd og fysiologi hos smolt. Rapporten beskriver også metodene for hvordan denne kunnskapen er innhentet. Siden smoltstadiet er sårbart, og kanskje utgjør det svakeste leddet i laksens livssyklus, kan miljøendringer få store konsekvenser, på bestandsnivå. Det er behov for ytterligere studier av hvordan menneskeskapte miljøendringer påvirker smoltens atferd, overlevelse og videreutvikle metoder for å estimere smoltproduksjonen. En trenger også mer kunnskap om naturtilstanden, det vil si kunnskap om den naturlige variasjonen i smoltens fysiologi, atferd, overlevelse og i årlig smoltproduksjon i vassdragene.

**Summary:**

This report summarizes results from recent Norwegian studies on 1) production of Atlantic salmon smolts in Norwegian rivers and 2) the ecology, behaviour and physiology of smolts. It emphasize the need for further development of methods for estimating the numbers of smolts produced in Norwegian rivers. Smolt is a critical life stage for the Atlantic salmon and other anadromous salmonid fishes. Environmental changes and anthropogenic factors affecting the ecology, migration behaviour and physiology of the smolts may have a large impact on smolt survival during the freshwater and marine phase of the life cycle. Further studies should be carried out to assess and quantify how different anthropogenic factors affect smolt migration behaviour and survival, and also in rivers not affected by anthropogenic factors to serve as reference points with respect to the natural variation in smolt physiology, behaviour and survival.

# Forord

Kunnskap om laksesmoltens økologi i ferskvann og når den vandrer videre gjennom brakkvann, fjordområder og ut til beiteområdene i havet, har blitt mer og mer vektlagt i forvaltningen av laksebestandene i Norge. Miljødirektoratet tok initiativ til å oppsummere kunnskap om laksesmolt som et ledd i arbeidet med å ha en best mulig kunnskapsbasert forvaltning av norske laksebestander. Hovedvekten av kunnskapen omfatter laksesmolt, men det er også referert til undersøkelser av sjøaure og sjørøye.

Hvor mange smolt som årlig vander ut av ei elv er viktig å vite når en skal vurdere hvor mange smolt som overlever oppholdet i havet og videre hvor mange gytelakser en forventer skal komme tilbake til elva. Estimering av antallet smolt som årlig produseres er grunnleggende informasjon for å vurdere effekt av trusler som fører til unormal høy dødelighet på smolt både i elva og sjøen. Tidspunktet for når storparten av laksesmolten vandrer ut av elva er viktig å vite både for å vurdere effekt av trusler i sjøen, og når en skal iverksette tiltak for å redusere effekten av trusler både i elva og i sjøen. Kunnskap om hvor, hvordan og hvor fort smolten vandrer i elv, brakkvann og fjordområder gir grunnlag for å iverksette mer treffsikre tiltak for å fjerne eller dempe effekten av truslene. Dette kan for eksempel være når en skal designe et sideløp for å lede laksesmolten utenom et kraftverk for å hindre stor dødelighet og skader på smolten.

Smolten sin helsetilstand kan bli påvirket både av for dårlig vannkvalitet og av fysiske endringer i elva som fører til dårlige livsvilkår for fisken. Et eksempel på dette er giftig aluminium som blir dannet som følge av sur nedbør. Mange lakseelver i Sør-Norge er igjen blitt livskraftige som følge av at det sure vannet kalkes for å fjerne giftig aluminium. Oppbygging av ny kunnskap om smoltens helsetilstand, når den er upåvirket av giftig aluminium har vært avgjørende for gjenoppbygging av laksebestandene på Sørlandet.

I løpet av de siste 10-15 årene er det tatt i bruk flere nye metoder for å undersøke årlig smoltproduksjon, smoltens adferd og smoltens helsetilstand, for å si hvordan den vil takle overgangen fra ferskvann til saltvann. De ulike undersøkelsesmetodene har styrker og svakheter som det er viktig å ha kunnskap om, når en skal planlegge nye undersøkelser eller vurdere resultatene til undersøkelser som er gjennomført. Ny kunnskap og nye metoder har ført til nye anbefalinger vedrørende bruken og presisjonen til mer etablerte metoder.

Arbeidet startet med forberedelser og gjennomføring av et todagers arbeidsmøte der mange av ekspertene på smoltøkologi i Norge deltok. Det har vært mer arbeid med rapporten enn først antatt, noe som har krevd en betydelig egeninnsats fra personene i arbeidsgruppa. Miljødirektoratet og NVE har finansiert avtalen med ekspertgruppa om å sammenstille dagens kunnskap om smolt. Gruppa har vært ledet av Ola Ugedal fra Norsk institutt for naturforskning (NINA). De andre deltakerne har vært Frode Kroglund fra Norsk institutt for vannforskning (NIVA), Anders Lamberg fra Skandinavisk naturovervåking og Bjørn T. Barlaup fra UniMiljø.

Roy M. Langåker, Miljødirektoratet har representert oppdragsgiver ovenfor ekspertgruppa, og er Miljødirektoratets kontaktperson for Smoltprosjektet. Miljødirektoratet vil med dette takke alle som har bidratt i dette arbeidet.

Trondheim, januar 2014

Yngve Svarte  
direktør, avdeling for artsforvaltning

# Hva er en smolt og hva vet vi om den?

Laks, sjøaure og sjørøye har regelmessige vandring mellom ferskvann og sjøvann. En blank laksefisk som vandrer fra elv til sjø for første gang i sitt livsløp kalles smolt, og smoltifisering involverer en systematisk og koordinert omlegging av en rekke fysiologiske prosesser/mekanismer, alle rettet inn på å sikre at fisken kan opprettholde en normal kroppsfunksjon når det gjelder vann og saltbalanse ved vandring til saltvann. Smoltifisering innebærer også en forandring i fiskens utseende og atferd da den får sølvblank kropp, endrer sosial atferd og vandrer til sjøen. Alle disse egenskapene må være på plass for at en smolt skal ha god sjanse for å overleve vandringen ut til beiteområdene i havet.

Kunnskapen om vandring, atferd og produksjon av smolt i Norge har økt vesentlig de siste ti-årene. Antallet lokaliteter med fellefangster av utvandrende smolt har økt, og flere nye fellestyper er tatt i bruk. Observasjon av atferd og tellinger av smolt med video foregår i et økende antall lokaliteter. Telemetri metoder er brukt i mer detaljerte studier av vandring og atferd til smolt i saltvann og i ferskvann. I denne utredningen har vi også tatt med ny kunnskap om smoltens atferd og vandring i Norge.

## Smoltøkologi

**Smoltkvalitet:** Fysiologisk status hos villsmolt av laks i Norge er grundigst undersøkt i vassdrag påvirket av forsuring og spesielt i bestander fra vassdrag som kalkes. Når vannkjemien har vært god i disse vassdragene har smolten hatt god helsestatus. I forsura elver uten tiltak eller i elver hvor tiltaket har vært utilfredsstillende, påvises det fra moderate til betydelige avvik fra en forventet normaltilstand i fysiologi.



Bildet viser en laksesmolt og en lakseunge. I tillegg til forandringer i utseende, skjer det også store indre forandringer når laksen skal tilpasse seg et pelagisk liv i havet. Denne prosessen skjer i løpet av våren og kalles smoltifisering. I denne fasen er laksen svært sårbar for ytre påvirkninger. Foto: Roy M. Langåker

Målinger av fysiologisk helsestatus til vill lakse-smolt fra vassdrag upåvirket av forsurening i Norge er fåtallige. Vill lakse-smolt skal være sjøvannstolerant ved utvandring og skal derfor ha en forventet økning av enzymet  $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATPase}$ , som har en viktig funksjon for fiskens regulering av salt i kroppen. Fysiologisk status vurdert ved verdier av  $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATPase}$  i gjellene til lakse-smolt på vandring kan variere både gjennom sesongen innen elv og mellom elver. Undersøkelser tyder på at det kan være forskjeller i fysiologisk status hos sjøauresmolt i norske vassdrag, men få bestander er undersøkt. Studier tyder på at røyesmolt har en velutviklet sjøvannstoleranse og/eller høye  $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATPase}$  -verdier ved utvandring, men i tillegg til dette kan evnen til å sjøvannsregulere være avhengig av røyas størrelse.

**Livshistorie:** Kunnskapen om smoltalder og smoltstørrelse for laks, sjøaure og sjørøye i norske vassdrag er omfattende. For sjøaure er det gjennomført analyser av hvordan livshistorien varierer med breddegrad og størrelse på gytebekker. Hos laks og sjørøye er det ikke gjennomført en samlet analyse for norske bestander. Vi mangler også systematisert kunnskap om variasjoner i smoltstørrelse innad i vassdrag for alle tre artene. Dette gjelder for eksempel om størrelsen til smolten er systematisk forskjellig mellom individ som vokser opp i elv og innsjø. I Norge er det samlet inn en stor mengde data om smolt som kan belyse viktige spørsmål og bør kunne analyseres bedre.

**Sjøoverlevelse.** Data om sjøoverlevelse hos smolt av laks, sjørøye og sjøaure er fåtallige da slike publiserte data bare foreligger fra vassdrag hvor det har vært feller som fanger utvandrende og oppvandrende fisk og hvor den utvandrende fisken har blitt merket. Overlevelsestall basert på merket vill fisk regnes for å være minimumstall fordi fangst, håndtering og merking av vill smolt gir ekstra dødelighet, dessuten er det usikkerheter knyttet til merkerapportering og merketap.

Overlevelse fra smoltstadiet til kjønnsmoden laks kan variere mye mellom år, både innenfor og mellom bestander. I mesteparten av laksens utbredelsesområde har det vært en betydelig økning i dødelighet av laks i havet de siste 20-25 årene. Overlevelsen var høyere på 1970- og 1980-tallet enn senere. Redusert sjøoverlevelse hos laks skyldes forhold i havet, men kan også være påvirket av forhold i vassdragene. Variasjon i sjøoverlevelse for førstegangsvandrende sjøaure og sjørøye synes minst like stor som for laks.

Overlevelsen synes imidlertid gjennomgående større i løpet av første sjøopphold for smolt av sjøaure og sjørøye, noe som er å forvente da disse artene har et vesentlig kortere sjøopphold enn laks. Overlevelsen til veteranvandrere, det vil si individer som har vært i sjøen tidligere, av sjøaure og sjørøye er gjennomgående vesentlig større enn hos smolt. Alt i alt tyder dette på at smoltstadiet er mest kritisk med tanke på sjøoverlevelse hos sjøaure og sjørøye som hos laks.

**Atferd og vandring i ferskvann:** Smoltutvandring er en aktiv prosess og fiskens atferd under utvandringen er fleksibel. Smolten driver delvis med vannstrømmen, men benytter aktiv svømming nedstrøms og svømming motstrøms for å kontrollere hvor i elva den er og hvor hurtig den forflytter seg nedover. Smolten følger hovedstrømmen og det er vanlig å observere at mye av fisken passerer i et begrenset område av et elvetvernsnitt. Kunnskapen om smoltens dybdefordeling i elva og hvordan dette varierer med miljøforhold som lys, temperatur, sikt og elveprofilets utforming er bare beskrevet for få lokaliteter.

Videoovervåking viser at smolten i stor grad synes å vandre sammen i små grupper (stimer). Stimstørrelsen er vanligvis mindre enn 20-30 individ og bare et fåtall stimer har bestått av mer enn 100 individ. Det er hovedsakelig mindre til mellomstore elver som er undersøkt. Der det er mer enn en art anadrom laksefisk ser det ut til at smolt av laks, sjøaure og sjørøye forekommer i samme stim.

Det har vært vanlig å anta at smolten vandrer hovedsakelig i mørket, men at andelen som vandrer om dagen øker med økende vanntemperatur og at det synes å være omtrent lik andel natt- og dagvandring ved 12-13 °C. Undersøkelser basert på fellefangster i små smoltfeller tyder på hovedsakelig nattvandring i Sør-Norge ved lave temperaturer. Når det brukes feller er det imidlertid en mulighet for at døgnaktivitetsmønster sammenblandes med fellenes fangsteffektivitet. I Nord-Norge foregår det vandring av smolt til alle døgnets timer, og hovedvandringen kan skje i de lyseste timene på døgnet.

Smoltens atferd påvirkes når den møter vandringshindre i elva. Demninger og andre vandringshindre kan forsinke nedvandringen såfremt velfungerende tiltak ikke er etablert.

Vi har liten kunnskap om vandringshastigheter til vill smolt i ferskvann i Norge. Det ble registrert lave vandringshastigheter (1 km/døgn eller lavere) i Lundeavatn i Storelva, i Mannflåvann i Mandalselva og i et minstevannføringsløp i Kvina. Dette kan skyldes at smolten vandrer sakte når det er lite vann i et løp eller at smolten vandrer sakte i innsjøer. Vandringshastigheten var også relativt lav i nedre deler av Altaelva, mens det ble funnet til dels høye hastigheter i Lærdalselva.

Alt i alt tyder undersøkelsene i norske og utenlandske vassdrag på at smoltens vandringsatferd er fleksibel og modifiseres av fysiske forhold som lys (sikt), vanntemperatur, vannføring og fysiske forhold i elvemiljøet. Vi kan derfor ikke forvente at atferd studert på en lokalitet uten videre kan overføres

til atferd på en annen lokalitet med andre fysiske forhold. Vi må også forvente at atferden vil variere mellom elver. Det er også sannsynlig at smoltens atferd i noen grad er situasjonsbetinget, det vil si at atferden endres som følge av ulike stimuli smolten mottar under vandringen.

**Predasjon i ferskvann:** Ved utvandring blir smolten utsatt for predasjon fra rovfisk, fugl og pattedyr. I Storelva ved Tvedestrand ble det estimert at gjedde kunne spise fra 30 til 50 % av villsmolten som gikk gjennom Lundeavatn. Tapet i prosent var størst når smoltantallet var lavest. I videostudier er det registrert et betydelig antall situasjoner der smolt blir tatt av predatorer mens de oppholder seg i bildet. Den vanligste predatoren i disse observasjonene er stasjonær aure.



*Undersøkelser med flere nye metoder og ny teknologi har gitt svar på spørsmål omkring hvor mange smolt som årlig vandrer ut til sjøen, hvordan den vandrer og hvilken helsestatus smolten har. Det er fortsatt ubesvarte spørsmål omkring smoltadferd og smoltproduksjon i elvene. Bildet viser et smolthjul i elva Driva, som har blitt benyttet i flere undersøkelser de siste 15 årene. Foto: Jarl Koksvik*



*En smolt er en liten fisk selv sammenlignet med ei lita jente. I norske elver er smolten normalt mellom 11 og 17 cm. Det er påvist at den lille fisken kan vandre hele 60 km ut fjorden på et døgn, selv om den gjennomsnittlig vandrer over kortere avstander. Foto: Frode Kroglund*

**Utvandringstidspunkt:** I rapporten er det sammenstilt data på tidspunkt for når 50 % (median) av smolten har utvandret, målt som fangst i feller eller ved videoobservasjon, hos laksesmolt fra 23 norske vassdrag. I Norge er det laksesmolt på vandring fra omtrent midten av april i sør til i månedsskiftet juli/august i nord. I et vassdrag kan det være smolt på vandring i en periode på mellom 1-3 måneder. Mai er hovedmåneden for utvandring av laksesmolt i Norge nord til og med sørlige deler av Nordland. Variasjonen i tidspunkt for smoltutvandring er imidlertid stor i Sør-Norge. Her finner vi vassdrag med median registrert utvandringstidspunkt (median av flere års data) fra 1. mai til 27. mai. Fra midten av Nordland og nordover synes utvandringen å skje senere med juni som hovedmåned for utvandringen de fleste år. I Troms og Finnmark skjer mesteparten av utvandringen fra midten av juni til månedsskiftet juni/juli de fleste år.

Variasjonen mellom år i tidspunkt for 50 % utvandring av laksesmolt i samme vassdrag er fra to uker opp til en måned i vassdrag med fem eller flere års data. Denne variasjonen skyldes sannsynligvis variasjoner i klimatiske forhold, der en kald eller mild vår kan være en viktig faktor. En kald vår fører til senere utvandring. Undersøkelser fra vassdrag i Nord-Norge viser god overensstemmelse i tidspunkt for 50 % utvandring av smolt av laks, sjøaure og sjørøye i samme år. I Halselva, vassdraget med lengst tidsserie, var sjørøyesmoltens utvandringsperiode mer konsentrert og varierte mindre mellom år enn hos de to andre artene. Basert på vassdrag hvor det har vært brukt smoltfeller som fanger en mindre andel av smolten synes det også å være overensstemmelse mellom tidspunkt for 50 % utvandring mellom laks og sjøauresmolt i Sør-Norge. Utvandringsforløpet i noen elver synes imidlertid å være lengre for smolt av sjøaure enn for laks. I Imsa, i Rogaland, vandrer

det ut sjøaure av smoltstørrelse i de fleste av årets måneder, med en utvandringstopp av smolt i mai og en ny topp av fisk om høsten. Vi har ikke kunnskap om hvor generelt dette fenomenet er for bestander i området eller i Norge for den del.

**Atferd og vandring i sjøen:** Manuelle peilinger av smolt (merket med akustiske sendere) like etter den ble sluppet i sjøen har vist at smolten svømmer aktivt, og at de ikke driver passivt med strømmen. Både laks og aure svømmer i alle himmelretninger, og i alle retninger i forhold til fjordstrømmen. Lakse-smolt har en mindre grad av forflytninger innover fjorden enn i andre retninger, noe som resulterer i en netto forflytning utover fjorden. Laksesmolten viser altså ikke en presis navigering ut fjordsystemet.

Laksesmolten svømmer hovedsakelig på 1-3 m dyp om dagen, mens flere individ ble funnet nært overflata om natta. Smolt kan gjøre sporadiske dykk ned til 6 m dyp. Laksesmolten beveger seg i hele fjordens bredde mens auresmolt helst svømmer nærmere land.

Det er stor individuell variasjon i smoltens vandrings-hastighet. Vill laksesmolt fra elva Eira i Møre og Romsdal, hadde en gjennomsnittlig vandrings-hastighet på 1,9 km/døgn, med en variasjon fra 0,6 til 24,7 km/døgn, på de første 37 km av fjordvandringen. Vill laksesmolt fra Altaelva hadde en gjennomsnittlig vandrings-hastighet på 20,7 km/døgn med en varia-sjon fra 4,5 til 62 km/døgn, fra elvemunningen og 31 km ut i Altafjorden. Andre undersøkelser i norske fjorder har funnet liknende vandrings-hastigheter for vill laksesmolt. I Romsdalsfjorden var vandrings-hastigheten til kultivert og vill laksesmolt uttrykt som kroppslengde per sekund ikke signifikant forskjellig. Da den kultiverte smolten var større enn den ville, var den absolutte vandrings-hastigheten til kultivert smolt større. Undersøkelser i Masfjorden utenfor Matre tyder på at oppdrettssmolt som rømmer om våren har en tilsynelatende naturlig vandringsatferd under den første delen av fjordvandringen.

**Dødelighet under utvandring i sjøen:** Tidligere studier har vist at predasjonen av laksesmolt kan være betydelig i selve elvemunningen i enkelte vassdrag som Surna og Orkla, mens i andre vassdrag som Tana synes predasjonen å være liten. Under-søkelsen utenfor Tana tyder på at laksesmolt kan være mindre utsatt for predasjon i den første fasen av sjøvandringen hvis det er store forekomster av alternative byttedyr i området.



*Bildet viser død smolt etter vandring gjennom kraftverk. Det er stor variasjon i dødelighet knyttet til at smolten går gjennom kraftverk. Smolt som overlever kan dø eller bli spist av en predator som følge av skadene den påføres i kraftverket. Foto: Frode Kroglund*

Telemetriundersøkelser har også vist at dødelig-heten til laksesmolt kan være betydelig i første fase av sjøvandringen, og at det skjer dødelighet både i munningsområdet og under vandringen utover i fjorden. Overlevelse for vill laksesmolt fra Eira var 58 % fra slipp til registrering ytterst i Eresfjorden som er 17 km fra munningen, og 35 % til ytterst i Langfjorden som er 37 km fra munningen. I Altafjorden var overlevelsen av vill laksesmolt på 75 % under de første 17 km av fjordvandringen. Utenfor Eira var det ikke forskjell i overlevelse mellom vill og kultivert laksesmolt, og overlevelsen til kultivert smolt varierte lite mellom år. I Hardangerfjorden ble det funnet fra 24-38 % overlevelse over om lag 170 km hos kultivert laksesmolt som ble sluppet utenfor elva Opo. Samlet sett tyder de ulike undersøkelsene på at dødeligheten til laksesmolt kan variere mye mellom fjordsystemer.

### Smoltantall og smoltproduksjon

Smoltproduksjonen av laks, sjøaure og sjørøye har blitt undersøkt med feller som fanger alt, eller mesteparten av den nedvandrende smolten i noen mindre vassdrag. I de siste årene har også video-teknologi blitt benyttet til å telle smolt av laks, sjøaure og sjørøye. Smoltproduksjonen av laks er også estimert ved merking/gjenfangst i flere vassdrag.



Flesteparten av disse undersøkelsene er basert på merking av presmolt og gjenfangst av smolt, slik at disse undersøkelsene egentlig gir et estimat av presmoltbestanden på merketidspunktet og ikke direkte estimerer antallet utvandrende smolt. I de siste årene er det imidlertid også gjennomført estimater basert på merking/gjenfangst av vandrende smolt i to vassdrag, noe som gir et direkte estimat av antallet smolt.

Totalt har vi oppsummert tellinger av antall villsmolt av laks i feller eller ved video fra sju norske vassdrag og Utsjoki, et sidevassdrag i Tana som grenser inn til Norge. I tillegg er ulike kultiveringstiltak som rognplanting eller utsetting av uføret yngel eller settefisk undersøkt med feller i fire vassdrag. Alle vassdragene med tellinger i feller er små vassdrag, mens tre av vassdragene med videotellinger er middelstore. I tillegg foreligger det estimater av smoltutvandringen basert på merking av smolt og gjenfangst av smolt i to regulerte vassdrag.

Totalt har vi oppsummert estimater av presmoltbestand av villaks fra åtte vassdrag, sju av disse er påvirket av vassdragsregulering i større eller mindre grad. De regulerte vassdragene er middels store til store mens det siste vassdraget er lite. I tillegg er resultatet av rognplanting undersøkt i et lite regulert vassdrag.

Resultatene fra de ulike undersøkelsene av laks tyder på at det er til dels stor variasjon i tetthet av smolt mellom de ulike vassdragene. I en vurdering av forskjeller mellom vassdrag må en også ha i mente at tellingene og estimatene har ulik presisjon og usikkerheter knyttet til seg, og at det kan være betydelig forskjell mellom antallet presmolt eller smolt i elva før vandringen starter og det faktiske antallet smolt som går ut av elva. Vassdragene er i tillegg svært forskjellige med hensyn på størrelse, geografisk plassering og graden av menneskelig påvirkning. Vassdragene er sannsynligvis også vesensforskjellig med hensyn på hvor stor andel av arealet som er gode oppvekstområder for laksunger. Vår gjennomgang har vist at hvordan vanndekket areal beregnes har stor betydning for hvilke tettheter av smolt som de enkelte undersøkelsene finner.

I noen vassdrag gjennomføres det også undersøkelser av antallet utvandrende smolt av sjørøye og sjøaure. I vår gjennomgang gjengir vi de tallene for utvandrende fisk som er tilgjengelige for de

vassdragene hvor det også er gjort undersøkelser av laksesmolt. Vi har ikke gjennomført noen samlet oppsummering eller vurdering for sjøaure eller sjørøye.



*Bildet viser laksesmolt produsert i kultiveringsanlegg i det den slippes ut. Kultivert smolt har vanligvis en vesentlig lavere overlevelse fra utsetting til voksen fisk enn vill smolt. Undersøkelser har vist at faktorer som utsettingstidspunkt, utsettingssted, smoltens alder og størrelse, vannkvalitet, kjønnsmodning og akklimatisering til sjøvann har betydning for overlevelse til voksen laks. Foto: Bjørn Barlaup*

Rapporten inneholder en gjennomgang av de biologiske forutsetningene for og diskusjon vedrørende usikkerheter i merke/gjenfangst estimater basert på merking av presmolt og fangst av smolt. En kort oppsummering av fordeler, begrensninger og kunnskapsbehov for de ulike metodene som benyttes for å bestemme eller estimere smoltproduksjonen er som følger:

**Heldekkende feller:** Tellinger i heldekkende feller gir presise totaltall for smoltutvandringen så sant fella ikke neddykkes eller skades. Hvis en ønsker totaltall for utvandringen av fisk fra et vassdrag må fellene være operative gjennom hele sesongen det er åpent vann. En god oversikt over antallet smolt kan imidlertid oppnås ved at en felle er i drift fra starten av utvandringen og 1-3 måneder frem i tid.



*Videobilder av laksesmolt og vinterstøing på veg gjennom et omløp etablert like ved vanninntaket til et kraftverk. Videoovervåkning kan gi detaljert informasjon om utvandring av smolt i vassdrag. Metoden er best egnet når siktforholdene er gode. Foto: Anders Lamberg*

Bruk av heldekkende feller gir muligheter for presis måling, prøvetaking og merking av fisk som kan gi mye relevant biologisk informasjon. Felletypene som tradisjonelt har vært benyttet har begrensninger når det gjelder elvestørrelse og vannføringsregime det er mulig å operere i. Disse fellene er kostbare å bygge og drive.

**Video:** Tellinger med video kan gi presise totaltall for utvandringen av smolt. Dårlige observasjonsforhold som følge av naturlig lav sikt i vannet eller redusert sikt i vannet som følge av flommer eller utilstrekkelig belysning om natta synes å være de største begrensningene. Metoden er derfor best egnet i vassdrag hvor siktforholdene er gode og stabile og hvor hovedparten av smolten går ut når det er relativt lyst om natta.



*En blank laksefisk som vandrer fra elv til sjø for første gang i sitt livsløp kalles smolt. Når en laksunge endres til smolt skjer det store endringer i fiskens fysiologi, utseende og atferd. Smolten blir sølvblank med mørk rygg og får slankere kropp før den vandrer til sjøen. Denne endringsprosessen kalles smoltifisering. Foto: Anders Gjørvald Hagen*

Metoden gir detaljert informasjon om utvandring av smolt i vassdrag. Metoden gir ikke informasjon på individnivå, og må suppleres med andre metoder dersom en er avhengig av å håndtere fisken. Elvestørrelse, vannføringsregime og sikt i vannet setter begrensning for hvilke vassdrag som det er mulig å operere i.

**Merking presmolt og gjenfangst smolt:** Estimering basert på merking av presmolt og gjenfangst i smoltfeller et estimat av bestanden av presmolt på merketidspunktet og gir derfor vanligvis et overestimat av antallet smolt som vandrer forbi stedet for gjenfangst på grunn av naturlig dødelighet i mellomtiden. Dessuten er det sannsynlige andre feilkilder knyttet til metoden, spesielt at det merkes fisk som ikke vandrer ut, som ytterligere bidrar til overestimering. Størrelsen på de samlede feilkildene med hensyn på å angi antall smolt som vandrer ut er vanskelig å anslå, men metodetester fra små vassdrag tyder på at de kan være betydelige. En metodetest tyder også på at feilkildene kan være betydelig større for sjøaure enn for laks.

I dag er dette i praksis den eneste metoden som gir muligheter for estimerer av presmoltbestand i store vassdrag, men feilkilder er ikke undersøkt og tallfestet i slike vassdrag. I store vassdrag vil det også være lav presisjon i estimatene fordi det er vanskelig å få merket nok fisk og/eller vanskelig å fange nok smolt under utvandring for å sjekke merkestatus.

**Merking smolt og gjenfangst smolt:** Estimering basert på merking og gjenfangst av vandrende smolt gir muligheter for estimerer av det virkelige antallet smolt både av laks og sjøaure og sjørøye, som årlig går ut av et vassdrag. For å gjennomføre slike estimerer må det driftes én eller flere smoltfeller i vassdraget, og en er avhengig av at fellenes fangsteffektivitet blir estimert gjennom hele utvandringsperioden. Hvis det brukes PIT-merker kan gjendeteksjon av merket fisk i PIT-antennar bidra i estimeringsprosedyren.

Metoden kan i prinsippet gjennomføres både i store og små vassdrag, men metoden krever at det er mulig å fange smolt skånsomt gjennom størsteparten av utvandringsperioden. I større vassdrag vil en risikere å få lav presisjon på estimatene på grunn av vansker med å fange og kontrollere nok smolt.



*Bildet viser en torsk som har spist smolt. Ved utvandring blir smolten utsatt for predasjon fra rovfisk, fugl og pattedyr. Ved vandring gjennom en innsjø på lakseførende strekning er det vist at gjedde kan ta fra 30 – 50 % av smolten. Når det gjelder dødelighet i saltvann, viser studier tyder på at dødelighet på utvandrende smolt varierer mye mellom ulike fjordssystem. Foto: Frode Kroglund*

## Menneskeskapte påvirkninger

De aller fleste bestander av anadrome laksefisk i Norge er utsatt for menneskeskapte påvirkningsfaktorer i større eller mindre grad. I denne rapporten har vi gjort en kort oppsummering av kunnskap om effekter av noen slike påvirkningsfaktorer på smoltatferd og smoltoverlevelse.

**Vassdragsreguleringer** påvirker fysiske forhold i vassdrag og fjorder, fører til endring i vannføring, vanntemperatur og isforhold og kan også påvirke vannkvaliteten. Dette er faktorer som virker på både smoltifisering og smoltutvandring og kan derfor også påvirke smoltens sjøoverlevelse. Det finnes lite dokumentert kunnskap om effektene av ulike vassdragsreguleringer på tidspunktet og forløp for utvandring av smolt i Norge. Hovedsakelig skyldes dette at det mangler før og etter undersøkelser av fenomenet. Ved mange reguleringsinngrep blir vårvannføringen i vassdraget mindre. Undersøkelser tyder på at økt vannføring i utvandringsperioden for smolt gir høyere fangster av voksen laks.

Elvekraftverk vil hemme fiskens frie vandring. Nedvandrende fisk må passere en kraftverksturbin hvis alternative utvandringsveier ikke foreligger. Det er stor variasjon i dødelighet knyttet til at smolten går gjennom kraftverk. Dødeligheten er avhengig av turbin størrelse- og type, fallhøyder og den fysiske

utformingen av inntak og tunneler. Den direkte dødeligheten øker med økende lengde på fisken. Smolt som overlever gjennom turbinløpet, kan likevel ha økt dødelighet og redusert vandringshastighet nedenfor kraftverket. Samlet kan derfor skadene forårsaket av et elvekraftverk bli vesentlig større enn det som påvises som død fisk i turbinåpningen.

Erfaringer fra utlandet viser at dersom smolten har tilgang til et sideløp som er riktig plassert og utformet, vil den kunne velge denne utvandringsruten fremfor turbinløpet. Forsøk med utforming av slike alternative vandringsruter er igangsatt flere steder i Norge. Resultatene så langt tyder på at de kan være vellykkede, og lede en stor del av smolten utenom turbinløpet. Det er trolig ikke mulig å lede smolten til slike sideløp forbi alle demninger og kraftverk, og da kan andre løsninger bli nødvendig.

**Vannkvalitet:** I ferskvann kan smoltens fysiologi og/eller atferd påvirkes både ved eksponering for langtransporterte luftforurensninger og lokale



*Bildet viser forsøk med utforming av sideløp for å gi smolt og utgytt fisk en mulighet for å vandre utenom kraftverket. Dersom sideløpet er riktig plassert og utformet kan det lede en stor andel av smolten utenom turbinløpet. Foto Frode Kroglund*

forurensninger. Smolt er mer følsom for endringer i vannkjemi enn parr, og følsomheten for forurensninger øker kraftig ukene før utvandring. Effekter av forringet vannkjemi på smoltkvalitet er best dokumentert for forsuring og pesticider, men internasjonalt er også ulike tungmetaller og ulike miljøgifter studert. Kunnskap fra utlandet kan være vanskelig å overføre til norske forhold fordi studiene ofte er utført i vann typer og vannkvaliteter og på arter som er mindre relevante for Norge. Vi vet ikke hvor mange bestander av anadrom fisk som kan være negativt påvirket på grunn av forurensninger i Norge.

I løpet av de siste 20 årene er vurdering av påvirkning på smolt flyttet fra dødelighet til at det i dag stilles krav til at smolten skal kunne ioneregulere normalt i saltvann. Denne endringen har medført at vannkvalitetskravene knyttet til både forsuring, men også til kjemisk måloppnåelse ved tiltak ved for eksempel kalking er skjerpet. I Norge er dette best dokumentert for forsuring. Høye konsentrasjoner av aluminium vil drepe fisk i ferskvann. Forsøk med kultivert laksesmolt har vist at selv en kortvarig eksponering for meget lave doser av aluminium reduserer sjøoverlevelsen. Forsøk har også vist at smolt som ble eksponert for lave konsentrasjoner aluminium i ferskvann var mer mottakelig for lakselus i saltvann.

Ut fra dagens kunnskap om vannkvalitetskrav til smolt regner vi med at minst 50 laksebestander er påvirket av aluminium i ferskvann som følge av forsuring. Nyere forskning tyder på at smolt som må vandre ut gjennom brakkvannsområder i en fjord som tilføres aluminium fra sure vassdrag, kan ha redusert overlevelse. Hvor mange laksebestander som er negativt påvirket av aluminium i brakkvann i Norge er uavklart.

### Kultiveringssmolt

I Norge har det blitt satt ut laksesmolt fra kultiveringsanlegg siden midten av 1950-årene. Det totale omfanget av smoltutsettinger i dag er noe usikkert, men det settes ut om lag 500 000 laksesmolt årlig, enten som kompensasjonsutsettinger i forbindelse med vassdragsreguleringer eller for andre formål. Det settes også ut et mindre antall sjøauresmolt.

Kultivert smolt har vanligvis en vesentlig lavere overlevelse fra utsetting til voksen fisk enn vill smolt. Kultivert smolt har også generelt større feilvandring til andre elver enn villsmolt. Dessuten er kultivert smolt vanligvis yngre ved gjenfangst enn vill smolt.



*Det har vist seg å være vanskelig å få gode tall på årlig smoltproduksjon i et vassdrag. Merking og gjenfangst av vandrende smolt gir muligheter for estimater av det virkelige antallet smolt både av laks og sjøaure og sjørøye, som årlig går ut av et vassdrag. For å gjennomføre slike estimater må det driftes én eller flere smoltfeller som for eksempel smolthjul som vist på bildet. Foto: Frode Kroglund*

Det vil si at andelen én-sjø-vinter laks gjennomgående er større hos laks med klekkeribakgrunn enn hos vill laks. Det har vært vanlig å anta at en må sette ut to kultivert smolt for å kompensere for tapet av en vill smolt, men undersøkelser både i Norge og Sverige tyder på at dette forholdstallet er for lavt.

Utsettelsesforsøk med kultivert smolt har vist at faktorer som utsettingstidspunkt, utsettingssted, smoltens alder og størrelse, vannkvalitet, kjønnsmodning og akklimatisering til sjøvann har betydning for overlevelse. Hvor laksesmolten settes ut har også betydning for den voksne fiskens evne til å finne tilbake til utsettingsstedet.

Kultivert smolt er benyttet som modellorganisme for villsmolt for å få kunnskap om atferd og sjøoverlevelse. Bruk av kultivert smolt synes nødvendig i forsøk for å belyse respons på ulike påvirkninger som effekter av forurening og lakselusinfeksjon på sjøoverlevelse. Det bør gjennomføres flere komparative studier med kultivert smolt og villsmolt for å belyse i hvor stor grad resultater oppnådd ved bruk av kultivert smolt har overføringsverdi til vill smolt.

Det mangler en generell produksjonsprotokoll for kultiverings-smolt i Norge og det er heller ikke standardiserte rutiner for å fastslå den økologiske kvaliteten denne fisken skal ha ved utsetting.

Mangel på produksjonsveiledning medfører at det kan være store forskjeller i produksjonsrutiner og i rutiner for håndtering, transport og utsetting som kan bety mye for overlevelse. Kvaliteten på kultivert smolt kan forbedres dersom det utarbeides en produksjonsveileder, samt et kriteriesett som definerer om en kultivert smolt har tilfredstillende kvalitet.

## Metoder

Det benyttes ulike metoder i smoltundersøkelser i Norge. I dette kapittelet beskriver vi de viktigste metodene og vurderer styrker og svakheter spesielt i forhold til spørsmålene som skal belyses og i hvilken grad de skader smolt.

**Smoltfeller benyttet i norske vassdrag:** Prinsippet for innfangning av smolt består i å plassere ut redskap som «siler» smolten fra vannstrømmen. Alle fellene krever ettersyn en til flere ganger om dagen der fellene rengjøres og tømmes for smolt. Det er hovedsakelig seks forskjellige typer feller som er benyttet i norske vassdrag. To av disse kan dekke hele elvetvernsnittet, mens de andre fire andre dekker bare deler.

Wolf-fellen er en heldekkende felletype som er benyttet i seks vassdrag i Norge. Fordelen med Wolf-fellen er at den kan fange all smolt som vandrer ut.

Den benyttes i elver med middelvannføring under 5 m<sup>3</sup>/s. Den tåler høyere vannføring, men fangst-effektiviteten i episoder med høy vannføring kan ligge under 100 %. Smolten fanges uten å bli skadet. Kostnadene med å bygge opp en Wolf-felle er relativt høye og den er benyttet på lokaliteter med et langsiktig perspektiv på overvåkingen.

Smoltskruen er en felletype som kun dekker en del av elvetverrsnittet. Åpningen som smolten må treffe, er som en trakt med diameter 1,5 meter. Bruk av ledegjerde/not kan øke andelen av tverrsnittet som avsiles. Roterende blader i trakten gjør at smolten får redusert anledning til å rømme ut og kan fanges uskadd inn i et kammer. Skruen må monteres der det er relativt høy vannhastighet og brutt overflate.

Storruse er et fangstredskap som normalt er benyttet i innsjøer. Den kan benyttes der vandedybden er fra 5 til 10 meter, men kan også rigges som flyteruse som bare fanger i overflaten. Fangståpningen er fra 1 til 1,5 meter, men ledegarn gjør at den kan dekke et større område. Storruse egner seg for elvestrekninger med lav vannhastighet eller i stillestående vann. Ruser av denne typen påfører smolten lite skade, men storrusen kan få redusert funksjonalitet ved høy vannføring og mye driv i vannet.

Elveruse er en mindre utgave av storrusen. Den består av flere fangstkalver med ledegarn foran.

Dette gjør at den kan dekke hele elvetverrsnittet. Her vil også smolten kunne oppholde seg i fangstkammeret relativt uskadd.

Fishlift er en felletype som flyter i overflaten. Denne smoltfellen avsiler ca 2 m<sup>2</sup> av elvetverrsnittet. Smolten havner i et fangstkammer via en rist. Fishliften påfører smolten skjelltap og skader som gir dødelighet. Fellen må plasseres i et område av elva med relativt høy vannhastighet. Den er sårbar for høy vannføring og driv i vannet.

Nottrålfellen består av en stålramme med påmontert notpose. Rammen monteres som regel på en bru. Fangståpningen varierer fra 1 til drøyt 2 m<sup>2</sup>. Den monteres der det er høy vannhastighet. Smolten får et betydelig skjelltap med påfølgende dødelighet.

**Videoovervåking av smolt:** Denne overvåkingen foregår ved å plassere et varierende antall undervannskamera på elvebunnen. Videosignalet føres opp til elvebredden der videoopptakerne er plassert. Det gjøres kontinuerlig opptak med fra 2 til 4 bilder pr sekund i hele observasjonsperioden. Videoovervåkingsprosjektene har hatt ulike formål fra å kartlegge smoltatferden ved vandringshindre og kraftverksinntak til å overvåke totalt antall utvandrende smolt i vassdrag. Avhengig av problemstilling, vil sikten i vannet og vannføringen sette begrensninger for hvor metoden kan anvendes. For-



*Merking av smolt benyttes til alt fra vandringsstudier til estimering av smoltproduksjon og sjøoverlevelse. Bildet viser en antenne i elv for registrering av vandrende fisk merket med passive radiotranspondere (PIT). Dette er en metode som er tatt i bruk i nyere tid i Norge, og har gitt nyttige resultater. Foto Frode Kroglund*

delene med metoden er at smolten ikke påvirkes. Det er imidlertid et omfattende arbeid knyttet til den manuelle analysen av videobildene i ettertid. Dette arbeidet krever erfaring og baserer seg på artsbestemmelse av et mer eller mindre godt bilde.

**Metoder basert på merking av smolt:** Merking av smolt benyttes til alt fra vandringsstudier til estimering av smoltproduksjon og sjøoverlevelse. Smoltmerker kan grovt deles i to typer: Elektroniske merker og andre merker. Etter merking kan fisk med elektroniske merker spores uten å håndtere fisken mens bruk av de andre merkene krever gjenfangst av smolten. Noen merker kan bare identifiseres ved å avlive fisken. Elektroniske merker omfatter radiosendere, akustiske sendere, datalagringsmerker og passive radiotranspondere (PIT).

Akustiske- og radiosendere har innebygget batteri som driver senderenheten. De akustiske senderne er mest brukt i saltvann men fungerer også i ferskvann. Turbulent og strømmende vann påvirker rekkevidden, noe som gjør at akustiske sendere ikke fungerer like bra i elver. Det kan benyttes manuell peiling eller automatiske lyttebøyer for å hente informasjon fra den merkede smolten. Merket sender ut merkeidentitet, som registreres av loggere. I tillegg logges informasjon fra andre sensorer som merkene kan utstyres med. Radiomerker gir samme informasjon om smolten som akustiske merker, men overfører identitetsinformasjon via radiobølger. Radiobølger kan ikke sendes i saltvann. Fordelen med radio- og akustiske sendere er at de gir informasjon om vandring hos enkeltindivider. Akustiske sendere kan også gi grunnlag for å anslå dødelighet hos smolt under den første delen av sjøvandringen.

PIT-merker er i økende grad brukt til individmerking av smolt. Data samles inn ved bruk av antenner som sender ut en elektromagnetisk bølge til den merkede smolten. Det genereres da strøm i merket som sender en identifikasjonskode tilbake. Størrelsen på PIT-merket avgjør rekkevidden til senderen i merket. Deteksjonsavstand er fra 30 til 90 cm i vann avhengig av merkestørrelse. Systemene kan ha problemer med å detektere smolt som passerer antennen mindre enn ca 20 cm fra hverandre. Metoden krever kun håndtering av smolten på merketidspunktet.

Andre merker er her en kategori merker der smolten må håndteres både under merking og ved registrering. Det er hovedsakelig to typer merker i bruk på smolt i dag: Synlige eksterne merker og interne merker. Av førstnevnte type er Carlin-merket det

mest brukte. Det festes med to tynne metalltråder gjennom basen av ryggfinnen. Merket har en lesbar kode som gir individidentifikasjon. Finneklipping er en annen mye anvendt metode for ekstern merking av smolt. Klipping av finner blir ofte brukt i forbindelse merke/gjenfangst av smolt, og benyttes også ofte til å identifisere kultivert smolt.

Det vanligste interne merket som benyttes i dag er det såkalte snutemerket. Dette er en ståltråd med en kode som skytes inn i snuten på smolten. Merket kan detekteres fra utsiden av en magnetleser, men fisken må obduseres for avlesning av merkekode.

**Merkeeffekter:** Merking av presmolt blir oftest gjort i elva en til to måneder før utvandring. Fangst og håndtering av fisken vil sannsynligvis føre til økt dødelighet. Selv om merkingen blir kvalitetssikret ved å oppbevare presmolten en kort stund for utsetting, er det i dag lite kunnskap om forsinket dødelighet og håndteringens påvirkning på atferden. Ved merking av presmolt benyttes finneklipping. Det er kjent at klipping av fettfinnen kan påvirke svømmeevnen til fisken.

Merking av smolt for registrering av sjøoverlevelse, beskatningsrater og vandringsatferd er til nå hovedsakelig gjennomført med Carlin-merke i Norge. Det er flere studier som dokumenterer økt dødelighet på grunn av dette merket i seg selv. Smolten blir mer synlig med et eksternt merke og er derfor utsatt for økt predasjon. Økt dødelighet hos merket fisk kan også skyldes negative effekter av håndtering og bedøvelse i forbindelse med selve merkeprosessen, slik at en vil forvente økt dødelighet også ved bruk av interne merker som snutemerker og PIT-merker. Merking av vill smolt med snutemerker er vist å gi en økt dødelighet under sjøoppholdet sammenlignet med umerket vill smolt. Merking av smolt med akustiske sendere og radiosendere innebærer også et inngrep i smolten, men undersøkelser spriker med hensyn til hvor store effekter denne typen merker har på atferd, overlevelse og prestasjon til fisken kort tid etter utsetting.

Det er et ønske at merkemethodene skal påvirke smolten i minst mulig grad. Den atferden og overlevelsen som registreres skal være mest mulig lik den for umerket og uhåndtert vill smolt. Det er behov for å gjøre flere undersøkelser som kan kvantifisere effekter av merkemethodene på smolten både med hensyn på kvaliteten på dataene, men også i forhold til dyrevelferd.

# Innhold

Forord.....	3
Utvidet sammendrag.....	4
Innhold.....	16
<b>1 Innledning.....</b>	<b>18</b>
<b>2 Smoltøkologi.....</b>	<b>19</b>
2.1 Smolt, smoltifisering og smoltkvalitet.....	19
2.1.1 Fysiologisk status til villsmolt i Norge.....	22
2.2 Livshistorie, sjøopphold og sjøoverlevelse.....	25
2.2.1 Sjøoverlevelse og sjøopphold.....	26
2.3 Atferd og vandring i ferskvann.....	29
2.3.1 Svømmeatferd.....	29
2.3.2 Døgnvariasjon i vandring.....	33
2.3.3 Vandringshastighet.....	36
2.3.4 Dødelighet (predasjon) under utvandring.....	37
2.3.5 Utvandringstidspunkt og forløp.....	38
2.4 Atferd og vandring til smolt etter utvandring til sjøen.....	46
2.4.1 Svømmeatferd.....	47
2.4.2 Vandringshastighet.....	47
2.4.3 Dødelighet (predasjon) under utvandring.....	48
<b>3 Smoltantall og smoltproduksjon.....</b>	<b>51</b>
3.1 Fellefangster av smolt.....	52
3.2 Videotellinger av smolt.....	54
3.2.1 Test av videoovervåking i Daleelva.....	56
3.3 Merking/gjenfangst estimater av presmoltbestand.....	57
3.3.1 Merking/gjenfangst med vandrende smolt.....	60
3.3.2 Metodiske betraktninger merking/gjenfangst.....	61
3.3.3 Feilkilder ved merking/gjenfangst basert på presmolt.....	62
3.3.4 Test av andel merket presmolt som vandrer ut.....	64
3.3.5 Andre feilkilder.....	65
3.3.6 Presisjon i estimatene.....	65
3.3.7 Merking/gjenfangst i utlandet.....	67
3.4 Oppsummering.....	69
3.4.1 Oppsummering laksesmolt.....	70
3.4.2 Oppsummering metoder.....	71
<b>4 Menneskeskapte påvirkninger.....</b>	<b>73</b>
4.1 Vassdragsreguleringer.....	74
4.1.1 Smoltutvandring og kraftverksinntak.....	76
4.2 Vannkvalitet.....	79
4.2.1 Forsuring i ferskvann.....	80
4.2.2 Aluminium i brakkvann.....	81



5	Kultiveringssmolt .....	83
5.1	Kultiveringssmolt for å erstatte tapt fiskeproduksjon .....	83
5.2	Kultiveringssmolt for bruk i forskning .....	84
5.3	Hva er en god kultiveringssmolt? .....	86
6	Metoder .....	88
6.1	Smoltfeller benyttet i norske vassdrag .....	88
6.2	Videoovervåking av smolt .....	97
6.3	Metoder basert på merking av fisk .....	99
6.3.1	Elektroniske merker - telemetri .....	99
6.3.2	Andre merkemetoder .....	103
6.3.3	Merkeeffekter .....	103
7	Kunnskapsbehov .....	107
8	Referanser .....	108



*Overlevelse fra smoltstadiet til kjønnsmoden laks kan variere mye mellom år. Altså i den tiden laksen lever i saltvann. I mange vassdrag har dødeligheten i havet økt betydelig de siste 25 årene. Dagens kunnskap tyder på at smoltstadiet er mest kritisk for sjøoverlevelsen hos både laks, sjøaure og sjørøye. Foto: Bjørn Barlaup*

# 1 Innledning

Formål med dette prosjektet har vært å oppsummere kunnskap om smoltøkologi, smoltproduksjon og undersøkelsesmetodikk som er kommet fram de siste 10-15 årene. Det er lagt størst vekt på arbeid som er gjennomført i Norge, men i tillegg er noe kunnskap fra sentrale internasjonale publikasjoner oppsummert.

Totalt antall utvandrende smolt gir fasiten på hvor velfungerende et elvesystem er for produksjon av anadrome laksefisk. I mange sammenhenger er det derfor viktig å gjøre anslag over smoltproduksjonen. Det finnes ulike metoder for å anslå smoltproduksjonen i et vassdrag eller vassdragsavsnitt. Antallet smolt som vandrer ut kan undersøkes ved tellinger i feller som sperrer av hele vassdraget. Så sant fella er operativ i hele smoltutvandringsperioden gir dette totaltall for den årlige smoltproduksjonen. Antall utvandrende smolt kan også telles ved bruk av videoovervåking. Nøyaktigheten i denne metoden er avhengig av størrelsen på elvetvernsnittet som overvåkes, og sikten i vannet gjennom utvandringsseasonen. I tillegg finnes det metoder som benytter seg av registrering av et utvalg av smolten som vandrer ut. Nøyaktigheten til utvalgsmetodene avhenger blant annet av fiskens atferd og fiskens livshistorie (f.eks. kriterier for å skille mellom smolt og fisk som ikke skal vandre samme år). I tillegg til metoder som anslår smoltproduksjonen direkte gjennom merking av et utvalg individer, brukes også tetthet av presmolt om høsten (estimert ved elfiske) i vurderinger av hvor produktive vassdrag eller vassdragsavsnitt er. Alle estimater har en rekke forutsetninger og feilkilder knyttet til seg.

En korrekt beskrivelse av smoltens vandringstaferd (for eksempel utvandringsforløp, variasjoner i når på døgnet fisken går ut, og svømmeatferd) kan ha stor betydning for mulighetene til å anslå mengden av smolt. I tillegg vil også smoltens vandringstaferd ha betydning for fiskens overlevelse ved utvandring (f.eks. i forbindelse med vandring forbi eller inn i kraftverksinntak). Dessuten kan ulike inngrep og forurensing i vassdrag påvirke smoltøkologien på en slik måte at de gir effekter på sjøoverlevelsen til fisken.

Undersøkelser av smoltproduksjon og smoltøkologi har etter hvert fått et relativt stort omfang i Norge. I mange regulerte vassdrag har det blitt gjennomført merke-gjenfangst estimater i forbindelse med etterundersøkelser for å anslå effekter av vasskraftutbygging. I flere andre vassdrag (hovedsakelig regulerte) er også utvandringsforløpet til smolt studert ved fellefangster. Dessuten er antallet lokaliteter hvor smoltutvandringen undersøkes ved videotellinger økende. I enkelte tilfeller har ulike metodikk gitt ulike resultater med hensyn på smoltproduksjon og smoltatferd. Det er derfor et behov for en gjennomgang av kunnskap vedrørende estimeringsmetoder og smoltatferd og hvilke feilkilder som er knyttet til ulike metoder for å studere disse. I elver som er påvirket av sur nedbør er det gjennomført undersøkelser for å vurdere om vannkvaliteten påvirker smoltens overlevelsessevne både i elva og når senere smolten vandrer ut i saltvann. Ved utsetting av smolt som kompensasjon for vassdragsreguleringsinngreper det avgjørende at kvaliteten på den utsatte smolten er god og at utsettingen skjer på riktig måte. Også her er det behov for en oppsummering av dagens kunnskap.

Prosjektet er i hovedsak gjennomført av en prosjektgruppe med fire medlemmer. I løpet av prosjektet ble det arrangert en workshop hvor sentrale problemstillinger og kunnskapsmangler vedrørende smoltundersøkelser diskutert. På denne workshopen deltok prosjektgruppa sammen med følgende personer: Jo Vegar Arnekleiv (NTNU), Bengt Finstad (NINA), Sjur Gammelsrud (Statkraft), Nils Arne Hvidsten (NINA), Jan Henning L'Abée-Lund (NVE), Roy M. Langåker (Miljødirektoratet), Lars Midttun (NVE), Audun Rikardsen (UiTø), Martin Svenning (NINA), Harald Sægrov (Rådgivende Biologer) og Eva B. Thorstad (NINA). Deltakerne på denne workshopen kom med synspunkter og innspill som ble tatt med i det videre arbeidet med kunnskapsoppsummeringen. Vurderingene som er gjort i denne rapporten vedrørende kunnskapsstatus og de viktigste behovene for FoU på feltet er imidlertid prosjektgruppas ansvar.

## 2 Smoltøkologi

I dette kapitlet diskuterer vi først begrepene: smolt, smoltifisering og smoltkvalitet. Litteraturen som omhandler fysiologiske endringer i forbindelse med smoltifisering av laksefisk er svært omfattende og vi har ikke tatt sikte på noen oppdatert gjennomgang av den internasjonale litteraturen. I den forbindelse kan det vises til nyere oversiktsartikler som oppsummerer kunnskapsstatus på dette feltet (f.eks. Bjørnsson mfl. 2011). I dette kapitlet fokuserer vi hovedsakelig på kunnskap om fysiologisk status hos vill smolt i Norge. Deretter tar vi en kort gjennomgang av hva vi vet om smoltalder/smoltstørrelse og sjøoverlevelse til de tre artene i Norge. Det er i de senere årene blitt publisert flere artikler og bøker som oppsummerer kunnskap om livshistorie og økologi til laks, sjøaure og sjørøye og det vises til disse arbeidene for en grundigere gjennomgang (f.eks. Klemetsen mfl. 2003, Aas mfl. 2011, Jonsson & Jonsson 2011). Hoveddelen av dette kapitlet oppsummerer ny kunnskap i Norge vedrørende atferd og vandring til smolt både i ferskvann og i den første delen av sjøvandringen. Også her finnes nyere internasjonale kunnskapsoppsummeringer som gir en grundig oversikt over den internasjonale litteraturen (f.eks. Drenner mfl. 2011, Thorstad mfl. 2012a).

### 2.1 Smolt, smoltifisering og smoltkvalitet

Laks, sjøaure og sjørøye er anadrome laksefisk, noe som innebærer at de har regelmessige vandringer mellom ferskvann og sjøvann. Gyte- og oppvekstområdene er i ferskvann, mens ernæringsområdene er i saltvann. En blank laksefisk som vandrer fra elv til sjø for første gang i sitt livsløp kalles smolt, og prosessen hvor fisken endres fra å være ferskvannstilpasset til å bli saltvannstilpasset kalles smoltifisering. Smoltifisering og smoltifiseringsprosessen eller "hva er en smolt?" har vært tema på internasjonale arbeidsseminarer som avholdes hvert 4. år siden 1981 (f.eks. Iwata 2007, Schreck mfl. 2012). Denne arbeidsgruppa har ikke maktet å gi en entydig beskrivelse av hva det vil si å være en smolt. Fravær av en entydig beskrivelse skyldes at det er variasjoner i selve smoltifiseringsprosessen mellom arter men også mellom ulike bestander av samme art. Forskjellene innenfor en art kan delvis

knyttes til forskjeller i livsmiljø knyttet til region og til vassdragsspesifikke forhold som kan ha resultert i lokale tilpasninger. Det er samtidig full enighet i at det er klare fellestrekk knyttet til det å smoltifisere. Smoltifiseringsprosessen omfatter endringer i kroppsfasong og utseende, fysiologiske egenskaper samt atferd hvor alle deler av smoltifiseringsprosessen er like viktig.

Det finnes flere enkle og pragmatiske definisjoner på smolt og smoltifisering. Allan & Ritter (1977) navnsatte og definerte ulike livsstadier for laks og sjøaure. Ifølge denne artikkelen er en laksesmolt: "*Fully silvered juvenile salmon migrating to sea*". En sjøauresmolt er: "*Fully silvered juvenile migratory trout*". Ifølge denne definisjonen er altså smolt en vandrende fisk som har gjennomgått de morfologiske endringene som en vanligvis forbinder med smoltifisering. En definisjon på smolt må også inneholde fysiologiske kriterier. En smolt vil forflytte seg fra ferskvann til saltvann. Dette utsetter fisken for utfordringer knyttet til endringer i saltnivå. Fra å måtte ta vare på salt i ferskvann må fisken kunne kvitte seg med salt i saltvann. Som følge av dette må en smolt ha gjennomgått omfattende fysiologiske tilpasninger knyttet til saltregulering før den forlater elva (Hoar 1988, McCormick mfl. 1998).

En normal smolt skal se ut som en smolt, oppføre seg som en smolt og kunne opprettholde normal kropps-fysiologi i saltvann. Forhold som påvirker utseende (sølvfarging, størrelse), atferd (vandringstidspunkt, sosial atferd og fluktnespons) eller fysiologi (evne til å opprettholde normale kroppsfunksjoner i ferskvann/saltvann) forventes å kunne påvirke overlevelse i saltvann negativt. For å kunne identifisere om en smolt er av god kvalitet må man vite hva som karakteriserer det normale, noe som også innebærer at en karakteriserer eventuelle tilpasninger til lokale forhold som for eksempel at vandringsutløsende faktorer kan variere mellom vassdrag. Ettersom all smolt må endre fysiologiske prosesser fra å ivareta salt i kroppsvesker til å kvitte seg med salt er denne egenskapen typisk for smolt. Samtidig kan det være lokal variasjon i selve smoltifiseringsforløpet, hvor denne variasjonen kan være knyttet til vandringslengde samt hydrologiske og klimatiske forhold. Fisk som ikke smoltifiserer normalt kan ha redusert kvalitet og dermed redusert sannsynlighet for å overleve i saltvann.

## Morfologisk smolt

Når fisken går fra å være en stasjonær parr til vandrende smolt endrer den kroppsfasong og utseende. Endringene i kroppsfasong betyr at K-faktoren avtar: fisken blir slankere. Endringene i utseende innebærer tap av parrmerker samt at fisken får mørk overside og sølvfarget underside. Dette er tilpasninger til et pelagisk liv, mens parrmerker er en tilpasning til et stasjonært liv i elva. I smoltundersøkelser utført i forsura elver i Norge er det benyttet en modifisert versjon av smolt-indeksen til Johnston & Eales (1970) for å angi endringer i smoltdrakt fra parr til sjøvannstolerant smolt til desmoltifiserende fisk (tabell 2.1). Desmoltifiserende fisk karakteriseres med svært løstsittende skjell og skal normalt ikke påvises i et vassdrag.

## Fysiologisk smolt

Fysiologiske endringer knyttet til det å smoltifisere og behovet for smolt av god kvalitet til utsetting er godt dokumentert og har vært kjent i mange tiår (Hoar 1988, McCormick mfl. 1998). Bevissthet rundt "produksjon av kvalitetssmolt" har for eksempel stått sentralt i oppbyggingen av norsk oppdrettsnæring. Det er mer sjeldent at smoltkvalitet undersøkes og inkluderes i vurdering som årsak til svekket bestandsstatus hos villaks, med unntak av forsureningspåvirkede og kalkede elver i Sør-Norge. Dette kan føre til at årsaken til svekket bestandsstatus tilordnes feil påvirkningsfaktor.

Smoltifisering involverer en systematisk og koordinert omlegging av en rekke fysiologiske prosesser/mekanismer, alle rettet inn på å sikre at fisken kan opprettholde en normal kroppsfunksjon (vann og saltbalanse) når den ankommer saltvann. De viktigste organene for regulering av vann- og saltbalansen er gjellene, nyrene og tarmkanalen. Denne fysiologiske tilpasningen er vesentlig på grunn av de store forskjellene det er i saltnivå mellom ferskvann og saltvann. Når det er mindre ioner utenfor enn inni fisken (ferskvann) vil vann strømme inn i fisken samtidig som fisken mister ioner (hyper-osmoregulatorisk regulering). Her må fisken ta vare på ioner. Når ionetrykket er større utenfor fisken (saltvann) vil vann trekkes ut av fisken samtidig som at ioner strømmer inn (hypo-osmoregulatorisk regulering). Her må fisken kvitte seg med ioner. Endringer i saltregulering innebærer blant annet en økning antall mitokondrierike celler (Evans mfl. 2005). Selve ionereguleringen drives av enzymet Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>-ATPase i samvirke med en rekke andre enzymer/hormoner (Folmar & Dickhoff 1980, Evans mfl. 2005, Hiroi & McCormick 2007). I perioden like forut for utvandring inntreffer det store endringer i en rekke hormoner og enzymer. Økning i Na-K-ATPase benyttes ofte som indikator på smoltifisering (Stefansson mfl. 2003, 2012). Denne økningen kan enten måles direkte eller sannsynliggjøres gjennom bruk av saltvannstoleransetest (Blackburn & Clarke 1987, McCormick 1993). Benyttet saltvannstester forventes det fravær av dødelighet samt normal ionekonsentrasjon i blodveske etter ett døgn i fullstyrke saltvann for laks.

**Tabell 2.1.** Endringer i smoltdrakten fra parr til sjøtolerant smolt (1-3) og hos desmoltifiserende fisk (4). Skalaen er basert på visuelle karakterer. Endring fra 1.5 til 2.5 (3) vil erfaringsmessig ta 3-4 uker, men modifiseres sterkt av blant annet vanntemperaturen. Verdiene må fastsettes før fisken har tørket. Både uttørring og saltvanns-eksponering medfører sannsynlighet for feilbestemmelse (Kroglund mfl. 1996).

Verdi	Morfologiske karakterer
1.0:	Parr-merker er <u>tydelig</u> synlig, ingen sølvfarging av fisken (typisk parr);
1.5:	Parr-merker er synlig, noe sølvfarging. Fisken er ikke utvandningsklar.
2.0:	Fisken er sølvfarget, parr-merker <u>kan</u> skimtes, mørkning av bryst- og halefinnene, skjell sitter fast. Fisken er sjøvannsdyktig og kan vandre til sjøvann.
2.5:	Fisken <u>er</u> sølvfarget, parr-merker <u>er ikke</u> synlig, finnene <u>har</u> mørke kanter (typisk smolt). Skjellene sitter fast. Fisken er smolt og er sjøvannsdyktig.
3.0:	Fisken er smolt, skjellene er løse, men fortsatt lite skjelltap (maks 1-10 skjell).
4.0:	Stort skjelltap ved håndtering. Smolten desmoltifiserer.

En fysiologisk veltilpasset laksesmolt vil gjenopprette normal kroppsphysiologi innenfor ett døgn i fullstyrke saltvann såfremt temperaturen i saltvannet ikke er lavere enn 6 °C (Handeland mfl. 1998). I naturen har dette trolig stor tilpasningsverdi ved at fisken raskt kan passere brakkvannsområdene utenfor elvemunningen hvor smolten kan være svært utsatt for predasjon. Hvis temperaturen i saltvann er lav tar det lengre tid å gjenopprette normal kroppsphysiologi. Fisken vil da ha atferdsendringer og blant annet mangle eller ha ufullstendig fluktrespons (Järvi 1989, Handeland mfl. 1996). Smolten bør derfor ankomme saltvann når temperaturen er tilstrekkelig høy.

De utvandrende individene til sjøaure og sjørøye må som hos laks gjennomgå en smoltifisering. Mens laks vandrer til fullstyrke saltvann vandrer de to andre artene vanligvis kortere strekninger og oppholder seg mer lokalt i fjordsystem eller langs kysten. Dette innebærer at postsmolt til sjøaure og sjørøye kan utsettes for andre miljøforhold enn laks med hensyn til saltholdighet og temperatur. Selve smoltifiseringsforløpet til disse artene avviker ofte fra det som er typisk for laks. Blant annet tar det lengre tid for disse artene og ioneregulere normalt i saltvann.

## Atferd til smolt

Foruten endring i utseende og fysiologi skal en kvalitetssmolt også vandre ut av vassdraget til rett tidspunkt. For smolt synes det å være en relativ kort periode på våren og forsommeren som gir god overlevelse og vekst i sjøen (smoltvinduet, McCormick mfl. 1998). Tidspunktet for vandringen til saltvann kan derfor ha stor betydning for fiskens suksess. Fisken kan i denne perioden karakteriseres i henhold til en fysiologisk akse (se over) og en økologisk akse som inkluderer atferd. Økologisk sett er smolten avhengig av å finne nok mat av høvelig størrelse og kvalitet slik at den kan vokse raskt. Rask vekst synes å være viktig for god overlevelse (f.eks. Friedland mfl. 2000). Fisk som utvandrer utenfor sitt eget eller bestandenes smoltvindu har en redusert sannsynlighet for å overleve i havet selv om den fysiologisk sett er tilpasset saltvann (for eksempel har høye verdier for Na-K-ATPase; Virtanen mfl. 1991, Staurnes mfl. 1993a). Dette illustrerer samtidig at smoltkvalitet ikke kun er et spørsmål om hormoner og enzymer, men også tidspunkt for utvandring.

Hvis en eller flere av egenskapene som endres i løpet av smoltifiseringsperioden er påvirket negativt har smolten en redusert kvalitet. Det forventes at

**Tabell 2.2.** Kriterier benyttet til evaluering av fysiologiske status hos laksesmolt i forsuringspåvirka vassdrag. Normaltilstand er verdier som ofte påvises eller måles under referanseforhold. Grensene er ikke absolutte og det er ikke en nødvendig nivå-relasjon mellom de enkelte parametrene. Ofte vil f.eks glukose påvirkes før det påvises effekter på plasmaklorid og hematokritt. Gjelle-Aluminium er ikke en fysiologisk respons, men inngår som standard mål for eventuell forsuringspåvirkning. Tilsvarende verdier er angitt for andre metaller i Anonym (2011a). For egenskaper som endres i løpet av smoltifiseringsprosessen som evne til å ioneregulere i saltvann og Na-K-ATPase er det viktig at målingene utføres flere ganger i løpet av sesongen for å unngå at feilaktig konklusjoner trekkes fordi prøvene er tatt på parr. Faglig grunnlag for tabellen er delvis angitt i (Kroglund mfl. 2008).

	Svært betydelig effekt	Betydelig effekt	Moderat effekt	Mulig effekt	Normal tilstand
Plasma-Cl i ferskvann	<90	90-110	110-119	120-125	>125
Hematokrit i ferskvann	>65	55-65	51-55	46-50	35-45
Glukose	>12	9-12	6-9	5-6	3-5
Gjelle-Al*	>150	60-150	30-60	15-30	0-15
Na-K-ATPase	<3	3-5	5-7	7-12	>12
Plasma-Cl i saltvannstester	>170	166-170	161-165	150-160	<150
Hematokrit i saltvannstester	<20	20-24	25-29	30-34	35-45

smolt (både vill og settefisk) med redusert kvalitet har redusert sannsynlighet for å overleve frem til voksen laks (McCormick mfl. 1998, Finstad & Jonsson 2001). En god smoltkvalitet er således en av forutsetningene for oppnåelse av gytebestandsmål for laks.

Vanligvis antas det at fisken først vil vandre ut når den er ferdig smoltifisert og sjøvannsdyktig. Kultivert smolt med svekket evne til å ioneregulere i saltvann som følge av eksponering til forsuret vann (aluminium) synes å vandre ut som normalt (Kroglund mfl. 2007a, 2012a). Svekket fysiologiske status som følge av eksponering for forsuret vann synes altså ikke å påvirke vandringsvillighet. Andre miljøgifter kan påvirke smolt ulikt fra det som er typisk for forsuringsresponsene og hemmet utvandring av smolt er rapportert for noen typer miljøgifter (Rosseland & Kroglund 2011). Det at smolten vandrer ut fra et vassdrag betyr derfor ikke nødvendigvis at den har normal saltvannstoleranse.

### 2.1.1 Fysiologisk status til villsmolt i Norge

Fysiologisk status hos villsmolt av laks i Norge er grundigst undersøkt i vassdrag påvirket av forsuret og/eller hvor bestandene er under reetablering etter igangsatt kalking. Undersøkelsene har hatt som formål å sjekke om vannkvalitetskravet til smolt er overskredet eller om det vannkjemiske målet er oppnådd etter kalking (Kroglund 2010). Når vannkjemien har vært god i disse vassdragene (og metallakkumulering på gjellene har vært lav) har smolten hatt normal fysiologisk status basert på blod- og gjelleverdier (se tabell 2.2). I forsura elver uten tiltak eller i elver hvor tiltaket har vært utilfredsstillende påvises fra moderate til betydelige responser, her målt som avvik fra en forventet normaltilstand. Disse vil hos stedege fisk lettest påvises som histologiske forandringer i gjellevev samt svekket saltvannstoleranse. Dersom anleggsprodusert fisk eksponeres til samme vannkjemie påvises effektene lettest ut fra analyser av blodparametere. Forskjellen i hvilke biologiske indikatorer som er mest robust skyldes at fisk som lever under suboptimale forhold må tilpasse seg det vannkjemiske miljøet eller dø. Fisken tilpasser seg redusert vannkvalitet gjennom iverksettelse av en rekke kompensatoriske mekanismer hvor målet er å "normalisere" blod pH og syre-base nivåer. Dette kan blant annet skje ved at fisken oppregulerer sitt blodsukknivå. Iverksettelse av slike

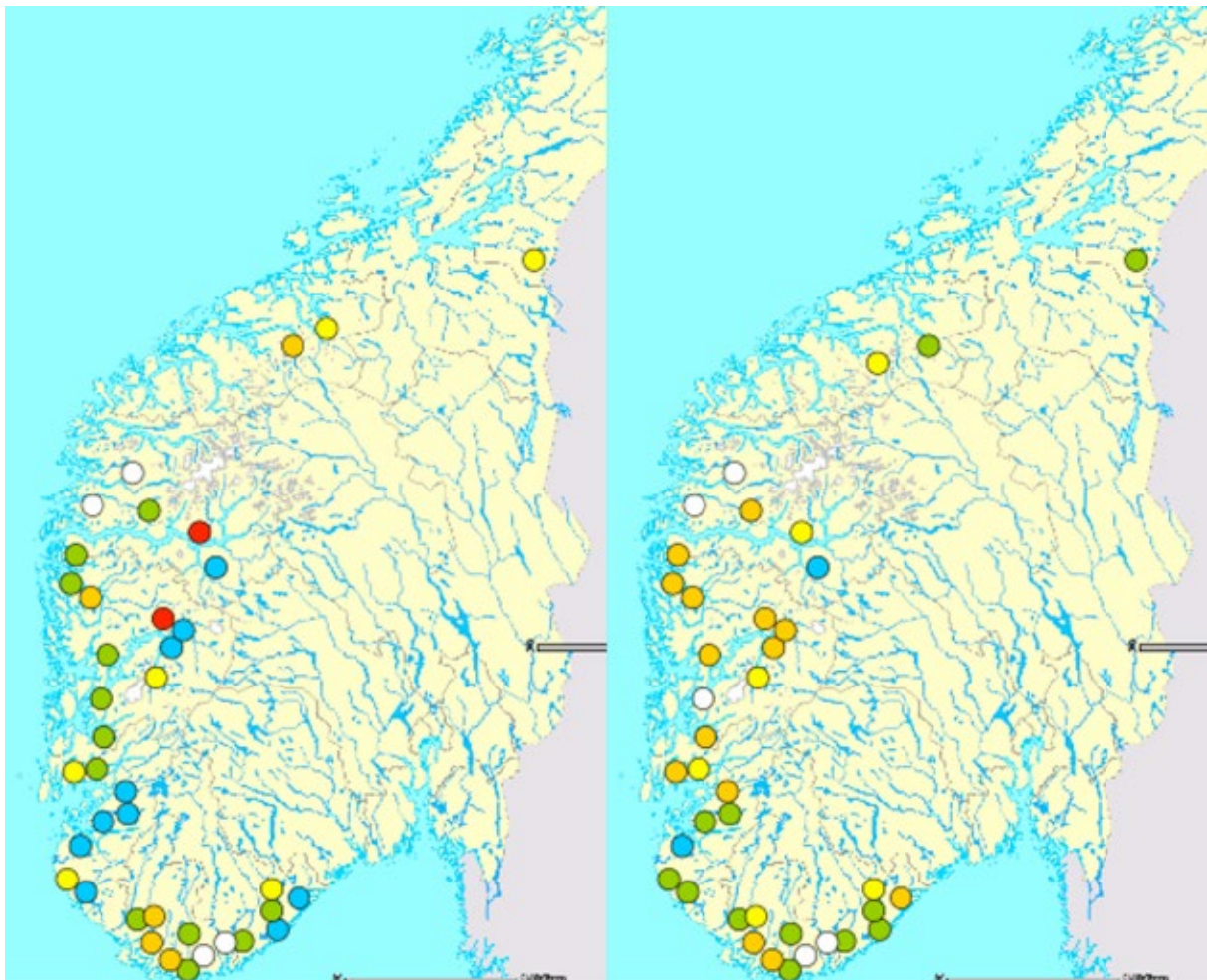
kompensatoriske tiltak har imidlertid en kostnad i form av økt energiforbruk. Anleggsprodusert fisk benyttet i ulike eksponeringsforsøk har ikke mobilisert slike kompensatoriske mekanismer og effekter av dårlig vannkvalitet påvises enkelt ved analyser av blodkjemie. Hos stedege fisk kan skadene ofte lett påvises gjennom gjellevevsforandringer (Evans mfl. 2005). Begge typer smolt vil imidlertid ha svekket saltvannstoleranse. Samtidig innebærer resultatene at fisk som har normale blodverdier ikke nødvendigvis er en fysiologisk robust smolt. Sammenhenger mellom forsuret vann og fysiologiske responser er sammensatt (Kroglund mfl. 2008). Vi mangler imidlertid tilsvarende systematiske undersøkelser fra vassdrag som ikke er påvirket av forsuret vann eller av metaller. Inntil slike foreligger vil konklusjonene over være usikre.

Analyse av aktiviteten til enzymet Na-K-ATPase i fiskens gjelle anbefales ofte som en metode for å evaluere saltvannstoleranse. Metoden benyttes som standard protokoll av de fleste smoltoppdrettere. Gjelle aluminium og gjelle Na-K-ATPase ble undersøkt hos vill laksesmolt før utvandring i en rekke vassdrag våren 2005 til 2007 (figur 2.1). I de fleste elvene hadde presmolten normale Na-K-ATPaseverdier. Der hvor utviklingen avvek fra det forventede kunne dette tilskrives enten forurensinger eller lav temperatur (Frode Kroglund, NIVA, upubliserte data). Ettersom Na-K-ATPase øker kraftig umiddelbart før utvandring kan det være metodiske problemer knyttet til å ta prøver av relevant fisk til rett tid. Fisk som ikke har påbegynt vandring kan fortsatt ha lave verdier uten at dette skyldes en negativ påvirkning. Fisk fanget langt oppe i et vassdrag kan f.eks. ha lave Na-K-ATPase verdier, men ha normale verdier før fisken når sjøen. Slike prøver bør derfor helst tas på utvandrende smolt slik at vandring inngår som en del av vurderingsgrunnlaget. Det vil være metodisk problem med å benytte indekser basert på egenskaper som er under kontinuerlig utvikling. Mens normale verdier kan forstås som god tilstand, kan lave verdier skyldes at utviklingen ikke er fullført, alternativt at den er negativt påvirket. Systematiske undersøkelser av utvikling i Na-K-ATPase er likevel mangelfull så lenge gode data ikke foreligger fra vassdrag antatt påvirket av forurensinger.

Målinger av fysiologisk status til villsmolt fra vassdrag påvirket av forsuret vann i Norge er utført bare i noen få vassdrag. I Altaelva ble det funnet relativt lave verdier for Na-K-ATPase i smolt

fanget i feller ved Øvre Alta bru (om lag 11 km fra utløpet) i slutten av juni 2007 (Strand mfl. 2011). Vurdert ut fra fellefangster ble denne smolten fanget like i etterkant av den første store utvandringstoppen. Smolt fanget en uke senere hadde 4x så høye Na-K-ATPase-verdier som den første gruppa. Smolt fra disse to utvandringstidspunktene ble også merket med akustiske sendere (Davidsen mfl. 2009), og smolt fra den første gruppa brukte gjennom-

gående dobbelt så lang tid på å vandre ut av elva som den siste gruppa (Strand mfl. 2011). Det ble ikke funnet vesentlig forskjeller i vandringshastighet eller overlevelse i Altafjorden hos disse to utvandring-gruppene. Resultatene tyder på at det kan være forskjeller i Na-K-ATPase-verdier hos smolt som vandrer ut på ulikt tidspunkt og at dette kan ha betydning for vandringshastighetene i elva.



Gjelle-Al, µg/g	0-15	Na+K+ATPase	>12
	15-30		7-12
	30-60		5-7
	60-150		3-5
	>150		<3

**Figur 2.1.** Påslag av aluminium på gjeller (til venstre) og aktivitet av Na-K-ATPase i gjeller (til høyre) hos presmolt av laks fanget under el-fiske våren 2006 i ulike elver i Sør Norge (Frode Kroglund, NIVA, upubliserte data).

I Bjoreio hadde laksesmolt fanget i en smoltruse i Eidfjordvatn i mai 2009 lave Na-K-ATPase-verdier, mens vesentlig høyere verdier ble funnet i smolt fanget i begynnelsen av juni (Lehmann mfl. 2010). Hovedutvandringen av laksesmolt fra Bjoreio synes å være i begynnelsen av juni dette året. Ved alle innsamlingstidspunkt i Bjoreio ble fisken vurdert å være smolt ut fra utseendet (blank med mørke finnekanten), noe som understreker at morfologisk og fysiologisk smoltstatus ikke trenger å stemme overens.

Samlet sett tyder disse resultatene på at fysiologisk status vurdert ved verdier av enzymet Na-K-ATPase i gjellene til laksesmolt på vandring kan variere både gjennom sesongen innen elv og kanskje også mellom elver i Norge. At laksesmolt fanget på ulike tidspunkt i utvandringen kan ha forskjellig fysiologisk status er også funnet i elver i Nord-Amerika (McCormick mfl. 1999). I Conne River på New-Foundland, Canada, ble det for eksempel i flere år funnet at Na-K-ATPase-aktivitet i villsmolt av laks økte utover i sesongen.

Vill laksesmolt fanget under utvandring i Halselva og Driva hadde velutviklet sjøvannstoleranse vurdert ut fra overlevelse og ioneregulering i sjøvannstester (Lysfjord & Staurnes 1998, Urke mfl. 2010a). I Driva sjøvannsregulerte hybrider mellom laks og aure nesten like godt som vill laks. Begge disse gruppene av fisk hadde også rimelig høye Na-K-ATPase-verdier ved prøvetakingstidspunktene. Sjøauresmolt i Driva hadde dårlig evne til ioneregulering og mye av fisken døde i sjøvannstester. Sjøauren hadde også vesentlig lavere Na-K-ATPase-verdier enn laks og hybrider (Urke mfl. 2010a). I Halselva hadde vill sjøauresmolt en velutviklet sjøvannstoleranse ved utvandring (Lysfjord & Staurnes 1998, Ugedal mfl. 1998). Disse studiene tyder altså på at det kan være store forskjeller i fysiologisk status hos sjøauresmolt i norske vassdrag. En mulig forklaring på forskjellene mellom sjøaure i Halselva og Driva kan være at Sunndalsfjorden har store brakkvannsområder (Urke mfl. 2010b) mens slike områder er små utenfor Halselva i Altafjorden. Sjøauren i Driva trenger derfor ikke å ha samme evne til å sjøvannsregulere som sjøauresmolten i Halselva for å ha god overlevelse. Smolten i Driva ble fanget i feller om lag 5-6 km fra utløpet i sjøen, mens smolten i Halselva ble fanget i fiskefella like ovenfor utløpet. Prøvetaking i ulik avstand fra sjøen kan også ha betydning for fysiologisk status til vandrende fisk.

Flere studier tyder på at røyesmolt også har en velutviklet sjøvannstoleranse og/eller høye Na-K-ATPase-verdier ved utvandring både i Norge (Arnesen mfl. 1992, Halvorsen mfl. 1994, Finstad & Heggberget 1995, Gulseth mfl. 2001) og på Svalbard (Nilssen mfl. 1997). Små røyesmolt fanget i fiskefella i Halselva syntes imidlertid å ha en noe dårligere evne til å sjøvannsregulere ved utvandring enn laks- og sjøauresmolt (Arnesen mfl. 1995, Lysfjord & Staurnes 1998), og andre studier tyder også på at evnen til å sjøvannsregulere hos røyesmolt er avhengig av fiskestørrelse (Arnesen mfl. 1992). En slik størrelsesavhengig smoltfysiologi kan ha betydning for habitatbruk og overlevelse til røyemolten etter utvandring til sjøvann.

Norske elver munner enten ut i kyststrømmen som har høyt saltinnhold, eller ut i fjorder. Saltnivået i fjorder kan variere fra å være salt til å være nesten ferskt da de øverste vannlag av fjorden er dominert av brakkvann (ha lavt saltinnhold). Innenfor fersk- eller brakkvannspåvirka fjorder kan saltnivået endres gradvis fra elv til kyststrøm, alternativt flyter ferskvannslaget oppå et saltvannslag, hvor ferskvannslaget opphører enten "gradvis" eller "momentant", avhengig av vind og andre innblandingsmekanismer når vannet når kyststrømmen. Ulike smoltpopulasjoner vil oppleve alt fra en "gradvis" endring i saltnivå til "plutselige" og store endringer etter utvandring. Dette kan ha betydning for dødelighet hos mistilpasset smolt, hvor en smolt med forringet kvalitet kan leve i brakt vann for å dø i salt vann. Dette kan også ha betydning for utvandringstidspunkt fra ferskvann hos anadrome fisk. Vi vet heller ikke om smoltstatus varierer mye mellom vassdrag, og om for eksempel status er forskjellig mellom bestander som skal vandre ut i en brakkvannsfjord versus smolt som skal direkte ut i fullt sjøvann.

Vi har begrenset kunnskap om naturlige variasjoner i fysiologi hos vill smolt som vandrer ut fra norske vassdrag. Vi vet ikke om det er vanlig at det er forskjeller i fysiologi på fisk som vandrer ut på ulike tidspunkt under smoltutvandringen. Vi vet heller ikke om det er store forskjeller mellom vassdrag. Vi vet også lite om smoltfysiologien avhenger av salinitetsforskjeller dit smolten vandrer for eksempel om status er forskjellig mellom bestander som skal vandre ut i en brakkvannsfjord versus bestander hvor smolten skal direkte ut i fullt sjøvann.



## 2.2 Livshistorie, sjøopphold og sjøoverlevelse

Laks og sjøaure er utbredt langs kysten av hele fastlands-Norge, mens sjørøya har en mer nordlig utbredelse. På Svalbard er røye eneste fiskeart som lever i ferskvann og det finnes også flere bestander med sjørøye her (Klemetsen mfl. 2003). Laksen i Norge, med unntak av to nålevende bestander som lever hele livet i ferskvann (bleka i Byglandsfjorden og småblanken i Namsen), må anses å være obligat anadrom, det vil si at vi antar (forventer) at alle individer som lever lenge nok vandrer ut i sjøen. Hanner kan bli kjønnsmodne som parr om høsten (gyteparr), men disse kan vandre ut som smolt allerede påfølgende vår hvis de er store nok. Individ som kjønnsmodner har imidlertid mindre sannsynlighet for å smoltifisere våren etter enn umoden fisk (Lundqvist mfl. 1988, Hansen mfl. 1989, Whalen & Parrish 1999, Letcher mfl. 2002). Dødeligheten hos gyteparr kan også være større enn hos umoden fisk av samme størrelse, og alt i alt gjør dette at det er en overvekt av hunner blant laksesmolten. Det foreligger ingen samlet oversikt over hvordan kjønnsforholdet hos laksesmolt varierer mellom bestander i Norge, men ut fra en grov vurdering synes om lag 55-65 % hunner å være vanlig. Vurdert ut fra utsetting av kultivert smolt kan sjøoverlevelse til smolt som har vært kjønnsmoden parr være minst like stor som hos annen smolt (Skilbrei & Holm 2011).

Hos laks er det en klar sammenheng mellom fiskens vekst i ferskvann og fiskens smoltalder fordi et individ må oppnå en viss minimumsstørrelse på høsten (om lag 10 cm) før den kan vandre ut som smolt neste vår (f.eks. Elson 1957). I sørlige bestander vil det kunne vandre laksesmolt allerede som 1-års smolt, dvs. om lag ett år etter at de har kommet opp av grusen og begynt å spise (Jonsson mfl. 1998a). I nordlige bestander er de eldste laksesmoltenene opp til 8 år gamle (Klemetsen mfl. 2003). Lund mfl. (1989) sammenstilte data om smoltstørrelse hos laks fra ulike vassdrag i Norge basert på rapporterte lengder av vandrende smolt eller tilbakeberegnet lengde ved overgang til sjøvekst i skjell fra voksen laks. Gjennomsnittlig smoltstørrelse i 28 bestander varierte fra 11,5 cm til 16,2 cm. Den minste molten ble rapportert fra Eira i Møre og Romsdal og Årgårdsvassdraget i Nord-Trøndelag, mens den største molten ble funnet i Imsa i Rogaland og i Tanavassdraget. Gjennomgående synes

molten å være størst i sør og i nord og minst på Vestlandet og i midt-Norge. Laksunger som vokser opp i innsjøer synes å være større som smolt enn laksunger som vokser opp i elver (Halvorsen 1996, Klemetsen mfl. 2003).

Sjøaure- og sjørøyebestandene består av en blanding av stasjonære (residente) og sjøvandrende (anadrome) individ hvor den sjøvandrende andelen varierer fra vassdrag til vassdrag og vanligvis med en overvekt av hunner (Jonsson & Jonsson 1993, Rikardsen & Elliott 2000, Jonsson mfl. 2005). I motsetning til laks er det ikke uvanlig at sjøaure og sjørøye kjønnsmodner allerede etter en sommer i sjøen. Antall sjøopphold før fisken kjønnsmodner varierer imidlertid mellom bestander (L'Abée-Lund mfl. 1998).

L'Abée-Lund mfl. (1998) studerte livshistorie hos sjøaure i 34 vassdrag langs norskekysten og fant at smoltalderen til individer varierte fra 1 til 8 år, som hos laks. Smoltalderen i denne undersøkelsen er hovedsakelig bestemt ut fra skjellkarakterer, det vil si når vekstmønsteret i skjellene viser at fisken har fått økt vekst på grunn av at den har begynt å beite i et rikere miljø. Gjennomsnittlig smoltalder hos disse 34 bestandene varierte fra 1,5 år (Årungsella) til 5,6 år (Tana). Gjennomsnittlig lengde ved første utvandring varierte fra 10,7 cm (Årungsella) til 22,6 cm (Tana). Gjennomsnittlig smoltalder økte fra sør mot nord, mens det var ingen sterke sammenhenger mellom smoltstørrelse og breddegrad. Størrelse ved utvandring hos sjøaure kan også variere mye innad i vassdrag hvor det er forskjeller i levevilkår for fisken. I Eidsella i Sogn og Fjordane for eksempel var gjennomsnittlig smoltstørrelse henholdsvis om lag 15 cm hos elvelevende fisk og om lag 31 cm hos smolt fra Hornindalsvannet (Urdal 2010).

Jonsson mfl. (2005) undersøkte hvordan livshistorie til sjøaure varierte med bekketørrelse i 17 bekker langs Skagerrakkysten, på Vestlandet og i midt-Norge. Bekkene var små med årlig middelvannføring mellom 40 og 1000 l/s. I to av de minste bekkene var sjøaurengene gjennomsnittlig bare 6,7 og 8,4 cm lange ved utvandring til sjøen beregnet ut fra skjell hos voksen fisk. I slike små bekker kan aureunger gå ut i brakkvann allerede første høst. Gjennomsnittlig lengde ved utvandring fra de andre bekkene varierte fra om lag 12 cm til 18,5 cm, og det var ingen signifikant sammenheng mellom smoltstørrelse og bekketørrelse for bekker med middelvannføring

større enn 100 l/s. Det kan stilles spørsmål om små utvandrende sjøaureunger (mindre enn 10-12 cm) gjennomgår en fysiologisk smoltifisering før utvandring, men vi har ikke kunnskap om dette. Hvis aureungene oppholder seg hovedsakelig i brakkvann trenger de heller ikke å være fysiologisk smoltifisert for å ha god overlevelse. Sjøaure som er født i svært små bekker på Gotland synes å leve mesteparten av livet i brakkvann utenfor bekken (Limburg mfl. 2001), og det spekuleres også om sjøauren der i enkelte tilfeller kan ha vellykket gyting i brakkvann.

Vi kjenner ikke til noen samlet fremstilling av smoltstørrelse og smoltalder til sjørøye i norske vassdrag. Jensen (1994) fant at røyesmolt fra Beiar-elva (gjennomsnittsverdier: 3,1 år og 16,7 cm) var yngre og mindre enn røyesmolt fra Saltdalselva (gjennomsnittsverdier: 5,0 år og 21,9 cm). Røya fra Saltdalselva vokser hovedsakelig opp i en innsjø (Vassbotnvatn) i et sidevassdrag, mens røya fra Beiarelva har oppvekst i selve elva. Dette kan tyde på at smoltstørrelse og alder ved utvandring er avhengig av oppvekstmiljø (Jensen 1994). Røyesmolt fra Halselva var i gjennomsnitt 17,3 cm og 4,9 år, og i dette vassdraget er det en innsjø (Storvatnet) som er viktigste oppvekstområde for røye (Jensen mfl. 2012). Førstegangs-vandrerne (smolten) i Halsvassdraget var svært variabel både i alder og størrelse. Alderen varierte fra 2 til 12 år, mens gjennomsnittslengda for ulike årsklasser varierte fra 12,8 cm (for 2-åringene) til litt under 20 cm for den eldste røya (9-åringene og eldre).

Kunnskapen om smoltalder og smoltstørrelse for laks, sjøaure og sjørøye i norske vassdrag er omfattende. For sjøaure er det gjennomført analyser av hvordan livshistorien varierer med breddegrad og miljøforhold (størrelse på bekker). Hos laks og sjørøye synes det ikke å være gjennomført noen slik samlet analyse for norske bestander. Vi mangler også systematisert kunnskap om variasjoner i smoltstørrelse innad i vassdrag for alle tre artene, som for eksempel om størrelsen til smolten er systematisk forskjellig mellom individ som vokser opp i elv og innsjø. Her er det en stor mengde data som bør kunne analyseres bedre.

## 2.2.1 Sjøoverlevelse og sjøopphold

Data om sjøoverlevelse hos smolt av laks, sjørøye og sjøaure er fåtallige da slike publiserte data bare foreligger fra vassdrag hvor det har vært feller som fanger utvandrende og oppvandrende fisk og hvor den utvandrende fisken har blitt merket. Det finnes god dokumentasjon på at fangst, håndtering og merking av vill smolt gir ekstra dødelighet (se kapittel 6.3.3). I tillegg kommer usikkerheter knyttet til merkerapportering og merketap. Overlevelsestall basert på merket vill fisk (eksterne merker eller andre merker) må derfor regnes for å være minimumstall for overlevelse sammenliknet med en situasjon hvor fisken ikke hadde blitt håndtert og merket.

### Sjøoverlevelse hos laks

Overlevelse fra smoltstadiet til kjønnsmoden laks kan variere mye mellom år, både innenfor og mellom bestander (Anonym 2011b, Chaput 2012). Overlevelsen til laksen i havet regnes for å være tetthetsuavhengig fordi det synes svært sannsynlig at populasjonstettheten av laks i havet ligger langt under den antatte bæreevnen (Jonsson & Jonsson 2004). For laksen i lmsa er det funnet at antall voksne øker proporsjonalt med antall smolt; det vil si at jo flere smolt som vandrer ut, jo flere gytefisk vil gjennomgående komme tilbake til lmsa (Jonsson mfl. 1998b). For villsmolten som vandret ut fra lmsa mellom 1975 og 1992, ble det estimert at i gjennomsnitt om lag 30 % ble gjenfanget som voksne og av disse ble i gjennomsnitt 7,8 % fanget i fiskefella i lmsa. Disse gjenfangsttallene er korrigert for ekstra dødelighet som følge av at fisken ble håndtert og merket med Carlin-merker (Hansen 1988) og også korrigert for urapportert fangst (Hansen & Jonsson 1988, se Jonsson mfl. 1998a). Estimaten tyder på at overlevelsen fra utvandring som smolt frem til beskatning av voksen laks i sjøfiskeriene varierte fra om lag 10 % opp til 40 % i denne perioden. Selv om det er usikkerheter knyttet til korrigeringsfaktorene benyttet i denne studien, viser resultatene at sjøoverlevelse til laks under gunstige betingelser kan være høy. Sjøoverlevelsen til smolten i lmsa overensstemmer med sjøoverlevelsesestimater fra River Bush, Nord-Irland, i samme periode hvor det også rapporteres om opp til 36 % overlevelse for én-sjøvinter laks frem til beskatning i sjøfiskerier på kysten (Kennedy & Crozier 1997).

I de fleste andre og nyere rapporteringer av sjøoverlevelse til vill laksesmolt i Norge er det ikke gjort noe forsøk på å korrigere for effekter av merking, merketap og eventuell manglende rapportering av merker. Disse dataene er derfor minimumsestimater på sjøoverlevelse. Resultater fra Imsa viser at gjenfangstene av Carlin-merket villsmolt har vært på et vesentlig lavere nivå de siste 15-årene sammenliknet med hva den var på 1980-tallet (Chaput 2012). Kunnskapen om sjøoverlevelse hos laks i Norge er oppsummert i rapporter fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning, og resultatene tyder på at sjøoverlevelsen til laks har avtatt vesentlig de siste årene. Vitenskapelig råd for lakseforvaltning summerer opp utviklingen i sjøoverlevelse hos laks på denne måten (Anonym 2011b):

*«I mesteparten av laksens utbredelsesområde har det vært en betydelig økning i dødelighet av laks i havet de siste 20-25 år. Overlevelsen var høyere på 1970- og 1980-tallet enn senere. Resultater fra norske indeksvassdrag viser at 2006-2008-årsklassene av smolt hadde spesielt dårlig sjøoverlevelse. Overlevelsen ser ut til å ha bedret seg noe for 2009-årgangen (som kom tilbake som ensjøvinterlaks i 2010). En del av ensjøvinterlaksen som returnerte fra smoltårsklassene 2006-2009 var svært små.*

*Sammenhengene mellom det fysiske og biologiske miljøet i havet er kompleks, og det er sannsynligvis flere faktorer i tillegg til dårlig mattilgang som har medvirket til redusert vekst og overlevelse. Laksesmoltens sjøoverlevelse kan reduseres av påvirkninger i ferskvann som reduserer smoltkvaliteten (for eksempel forurensing), genetisk integritet (innblanding av rømt oppdrettsfisk), og infeksjon av lakselus eller andre sykdommer. Det er imidlertid vanskelig å skille mellom betydningen av storskala forhold i havet, og mer lokale forhold. Dårlig mattilgang i havet gjør det enda viktigere å redusere andre negative påvirkninger som laksen opplever underutvandringen i elv og gjennom fjord for å øke laksens sjanse for å vokse og overleve.»*

Disse resultatene viser at det ikke går an å operere med noen "naturlig" forventet sjøoverlevelse hos laks. Vi kan i enkelte tilfeller forvente høy overlevelse frem til beskatning i sjøfiskerier mens i andre tilfeller kan sjøoverlevelsen være marginal. Vi har liten kunnskap om hvordan sjøoverlevelsen til laks varierer langs Norskekysten. Det er ikke urimelig å anta at det er forskjeller i overlevelse hos smolt under utvandring både mellom elver i samme region og

mellom regioner avhengig av lengde på vandringsruta, lokale forskjeller i tetthet av predatorer, lokale forskjeller i tetthet av alternative byttedyr for disse predatorene (Svenning mfl. 2005a,b) og lokale forskjeller i forekomst av parasitter som for eksempel lakselus (Skilbrei & Wennevik 2006, Anonym 2012). Forskjeller i forekomst av næringsdyr som kan gi postsmolten rask vekst kan også ha betydning for variasjoner i sjøoverlevelsen både mellom fjorder og mellom år i samme fjord (Hvidsten mfl. 2009). I tillegg kan forskjeller i forekomst av byttedyr og andre økologiske forskjeller i beiteområdene ute i åpent hav, som er forskjellig for laks fra ulike deler av Norge, ha betydning for geografisk variasjon i sjøoverlevelse til laks.

### **Oppholdstid i sjø og overlevelse hos smolt av sjørøye og sjøaure**

Smolt av sjørøye har et kortere sjøopphold enn smolt av sjøaure i Halsvassdraget (Jensen mfl. 2005). Den gjennomsnittlige oppholdstiden i sjøen var om lag en måned for sjørøyesmolt (gjennomsnittlig årlig variasjon fra 24 til 43 dager) mens sjøauresmolten oppholdt seg om lag to måneder i sjøen (gjennomsnittlig årlig variasjon fra 47 til 64 dager). I Halsvassdraget overvintret mesteparten av røyesmolt i heimevassdraget. Hos sjøaure var det en større andel som overvintret utenfor vassdraget. I Halselva kom i gjennomsnitt 31 % av sjørøyene tilbake til vassdraget etter sin første sommer i sjøen, med en årlig variasjon fra 16 % til 59 % (Jensen mfl. 2005). En lavere andel sjøaure kom tilbake til vassdraget samme år, og for denne arten var gjennomsnittet 17 % med en årlig variasjon fra 7 % til 37 %. Hvis en tar høyde for at bare om lag halvparten av sjøauren vendte tilbake til Halsvassdraget for overvintring etter første sesong blir sjøoverlevelsestallene om lag de samme for røye og aure. Det var en positiv sammenheng mellom sjøoverlevelse til smolt av sjørøye og sjøaure, dvs. at i år den ene arten hadde høy overlevelse var overlevelsen også gjennomgående høy hos den andre arten (Jensen mfl. 2005). Det ble også funnet en signifikant samvariasjon mellom sjøoverlevelse til smoltårsklasser av laks og smoltårsklasser av sjørøye og sjøaure i Halsvassdraget (Jensen & Finstad 2004). Om dette skyldes at årsklassestyrken til laks hovedsakelig bestemmes av miljøforhold under utvandring i fjorden eller om det er storskala samvariasjon mellom ernæringsforhold for anadrome fisk av smoltstørrelse i Altafjorden og ute i åpent hav er uavklart. Uansett kan dette tyde

på at en overvåking av sjøoverlevelse til smolt av sjøaure og sjørøye også kan ha prediktiv verdi for å forutsi om vi får sterke eller svake årsklasser av laks.

I Vardnesvassdraget var gjennomsnittlig oppholdstid i sjøen for førstegangsvandrere av sjørøye og sjøaure henholdsvis 47 og 70 dager (Berg & Berg 1989, 1993). Oppholdstiden var med andre ord lengre i Vardnes på Senja enn i Halselva i Altafjorden. I begge vassdragene er sannsynligvis oppholdstiden i sjø noe overvurdert på grunn av at oppgangsfellene kan fungere som vandringshindre og således forsinke oppvandringen (Berg 2001, Strand & Finstad 2011).

I et videoovervåkingsstudie i Lakselva på Senja ble det registrert en sjøoverlevelse for sjøauresmolt tilbake som førstegangsvandrende sjøaure på fra 49 til 53 % i perioden 2009 til 2011 (Lamberg mfl. 2012c). Sjøoppholdstiden målt mellom kumulativ utvandring og kumulativ oppvandring for denne smolten varierte fra 32 til 45 dager. I Roksdalsvassdraget på Andøya var gjennomsnittlig sjøoverlevelse for førstegangsvandrende sjørørret 32 % i årene 2006 til 2011 (Lamberg mfl. 2012d). I begge disse undersøkelsene ble ikke smolten håndtert og merket, men samtidig kan det heller ikke verifiseres at all oppvandrende fisk stammet fra det vassdraget den vandret opp i.

Finstad og Heggberget (1993) rapporterte at 80 % av sjørøya fra Halselva ble gjenfanget innenfor 30 km, og ingen ble gjenfanget mer enn 100 km fra elvemunningen. Det antas at sjøaure har omtrent samme vandringsmønster som sjørøye. Halselvas bestander av sjøaure og sjørøye synes i svært stor grad å vandre opp i ferskvann om vinteren. Ut fra gjenfangst-mønster synes de aller fleste individene som ikke kommer tilbake til Halselva å overvintre i Altaelva (Arne Jensen NINA pers. med.). Berg & Berg (1987a) fant at om lag halvparten av sjøauren fra Vardnes-vassdraget ble rapportert gjenfanget mindre enn 3 km fra elvemunningen, og at få fisk ble gjenfanget mer enn 80 km fra heimelva. Gjenfangst-mønsteret for sjørøye i sjøen var svært likt sjøaurens. I begge disse vassdragene synes altså mesteparten av fisken å overvintre i ferskvann. I andre vassdrag i Nord-Norge rapporteres det om overvintring av sjøaure og sjørøye i brakkvann (Jensen & Rikardsen 2008, 2012). Dette kan være mer vanlig i vassdrag uten innsjøer.

Sjøauren i Imsa har et komplisert vandringsmønster. Førstegangsvandrere som gikk til sjøen mellom januar og juni oppholdt seg nedenfor fella mellom seks til ni måneder før de kom tilbake, det vil si at de (stort sett) kom tilbake samme år som de gikk ut (Jonsson & Jonsson 2009a). Førstegangsvandrere som forlot Imsa mellom juli og desember var i gjennomsnitt mellom åtte måneder og 1,5 år borte før de vendte tilbake, det vil si at de enten overvintret i ferskvann eller brakkvann nedenfor fiskefella, i brakkvann/sjøen andre steder eller i andre vassdrag. Sjøaure som overvintret i sjøen på Sørlandet synes å holde seg i brakkvann nær elve- og bekkeutløp (Olsen mfl. 2006). For førstegangsvandrere fra Imsa var sjøoverlevelsen vesentlig større for de individene som gikk ut av elva i april-juni i den tradisjonelle utvandringsperioden for smolt. Overlevelsen var størst for smolt som gikk ut i mai, med en gjennomsnittlig overlevelse på 15 % (variasjon fra om lag 1 til 40 %) i perioden 1976-2005 (Jonsson & Jonsson 2009a).

I Imsa var sjøoverlevelsen for auresmolten uavhengig av tettheten av smolt som gikk ut av elva (Jonsson & Jonsson 2009a), slik at det gjennomgående kommer flere aure tilbake jo flere smolt som går ut. Overlevelsen av sjøauresmolt av en årsklasse var imidlertid avhengig av hvor mye laksesmolt som vandret ut samme år, slik at det var større overlevelse for sjøaure i de årene det vandret ut mange laksesmolt. Dette kan tyde på at dødeligheten like etter at smolten går ut i sjøen har stor betydning for overlevelsen. Sjøoverlevelsen til auresmolten i Imsa har vist en gjennomgående negativ trend i perioden 1976-2005. I samme periode har de rapporterte fangstene av sjøaure i Rogaland avtatt. Det rapporteres også om svært lav sjøoverlevelse hos sjøauresmolt i Guddalsvassdraget i Hordaland de siste årene med om lag 1-3 % gjenfangst av utvandrende smolt merket i fiskefella (Skaala mfl. 2010).

Fangsten av sjøaure ble nær halvert på Vestlandet og i Midt-Norge utover på 2000-tallet, og et utvalg nedsatt av Direktoratet for naturforvaltning la frem en rapport som dokumenterer og diskuterer utviklingen i sjøaurebestander langs Norskekysten (Anonym 2009). De skriver blant annet:

«Bestandsreduksjonen som er registrert for sjørret på strekningen fra Rogaland til Nord-Trøndelag fra 2001-2002 av, skyldes mest sannsynlig økt sjødødelighet på sjørretsmolt. Den økte dødeligheten har skjedd i områder med høy oppdrettsaktivitet og høye infeksjoner av lakselus på sjørreten. I Trondheimsfjorden har infeksjonspresset vært relativt lavt i den

aktuelle perioden sammenlignet med tidligere, men sjørretbestandene er likevel redusert på nivå med bestandene i de øvrige områdene. Også i en rekke andre fjordområder med mye brakkvann og lite lakselus har sjørreten hatt tilsvarende store bestandsreduksjoner. Disse observasjonene tyder på at det også har kommet inn andre faktorer i tillegg til lakselus de siste 4-6 år som har redusert overlevelsen til ørret i sjøen.»

Variasjon i sjøoverlevelse for førstegangsvandrende sjøaure og sjørøye synes minst like stor som variasjonene for laks. Overlevelsen synes imidlertid gjennomgående større i løpet av første sjøopphold for smolt av sjøaure og sjørøye, noe som er å forvente da disse artene har et vesentlig kortere sjøopphold enn laks. Resultatene fra Imsa tyder på at miljøforhold den første tiden etter utvandring også kan være viktig for overlevelsen til sjøauresmolt. Overlevelsen til veteranvandrere (dvs. individer som har vært i sjøen tidligere) av sjøaure og sjørøye er gjennomgående vesentlig større enn hos smolt. Alt i alt tyder dette på at smoltstadiet også er det mest kritiske med tanke på sjøoverlevelse hos sjøaure og sjørøye som hos laks.

## 2.3 Atferd og vandring i ferskvann

Inntil for om lag 10-15 år siden var så godt som all kunnskap om smoltvandring og smolt-atferd til villsmolt i Norge basert på fangst av smolt i feller, enten heldekkende feller som fanger all eller mesteparten av smolten, eller feller som bare fanger en mindre (liten) andel av den smolten som vandrer. Antallet lokaliteter med fellefangster av utvandrende smolt har økt ganske mye de siste ti årene, og flere nye felletyper har blitt tatt i bruk (se kapittel 6). De siste ti årene har også observasjon av atferd og tellinger av smolt med video blitt tatt i bruk som metode, og antall lokaliteter hvor slike undersøkelser foregår er også økende (se kapittel 6). I tillegg har ulike telemetri metoder i større grad blitt tatt i bruk i mer detaljerte studier av vandringer og atferd til smolt i ferskvann (se kapittel 6). Kunnskapen om smoltutvandring og smoltatferd er selvsagt preget

av omfanget av studier og også hvilken metodikk som er brukt i de ulike studiene og hvor studiene er gjennomført. Det er derfor å vente at de nye metodene sammen med mer utstrakt bruk av tradisjonelle metoder har økt kunnskapen om ulike trekk ved smoltens atferd og vandring. I denne gjennomgangen har vi forsøkt å fokusere på hva disse nye studiene i Norge har bidratt til av ny kunnskap om smoltens atferd og vandring. I de tilfeller hvor vi har funnet spesielt relevant litteratur fra utlandet har vi supplert med omtale av denne, men vi har ikke tatt sikte på å gjøre en altomfattende oppsummering av kunnskap om smoltatferd.

Atferden til smolt må forstås i lys av kostnader og fordeler knyttet til migrasjon (f.eks. Bohlin mfl. 2001, Hendry mfl. 2004). Fordelene ved migrasjon er at fisken kan vokse seg større ved å vandre til områder med bedre tilgang på næringsdyr enn ved å forbli stasjonær. For hunnfisk betyr økt kroppsstørrelse at den kan produsere flere egg mens for hannfisk betyr dette økt konkurransevne på gyteplassene. Kostnadene ved migrasjon er først og fremst økt risiko for å bli spist og økt energibruk i forbindelse med vandringen. Vi vil derfor forvente at smolten har en atferd som søker å minske sjansen for å bli spist av predatorer samtidig som den forsøker å minske energibruken i forbindelse med vandringen. For fisk av smoltstørrelse synes det også å være en relativt kort periode på våren og forsommeren som gir god overlevelse og vekst i sjøen, slik at tidspunktet for vandringen også kan ha stor betydning for fiskens suksess (McCormick mfl. 1998). Moore mfl. (1995) skriver: *“The behaviour patterns of wild salmon smolts appear to have evolved to permit rapid, energetically favourable migration through the estuary at the optimum time whilst minimising the risk of predation”*. Dette utsagnet vil kanskje også ha gyldighet for vandringen i ferskvann.

### 2.3.1 Svømmeatferd

Tidligere ble det hevdet at smoltutvandringen i elver hovedsakelig var en passiv prosess og at smoltens hovedforflytning skjedde ved at smolten drev passivt med strømmen. Flere undersøkelser viser imidlertid at smolt av flere arter av laksefisk reagerer på endrede strømforhold med modifisert atferd (se referanser i Williams mfl. 2011). Smolt reagerer for eksempel på at strømhastighetene avtar når vannet nærmer seg en barriere eller at strømhastighetene øker når kanalen innsnevres eller at vannet går i fritt fall over en foss. Smolt viser i mange tilfeller

klar unnvikelsesatferd for raske endringer i miljøforhold som kan oppfattes som truende for fisken (Enders mfl. 2012). Svømmeevnen til smolt er ikke redusert sammenliknet med andre livsstadier (Peake & McKinley 1998), og smolten er godt i stand til å unnvike trusler.

Flere studier tyder på at smolten vandrer eller posisjonerer seg aktivt i vannstrømmen under utvandringen. En av de mest overbevisende studiene av dette fenomenet ble nylig gjennomført i Spørring Å, en liten elv i Danmark (Svendson mfl. 2007). I denne elva ble posisjonen til smolt av laks og aure registrert med hensyn på både vertikal og horisontal plassering i elveløpet ved passering av et tverrsnitt i elva hvor det var plassert ut fem sirkulære PIT-antennar. Samtidig ble fordelingen av vannhastigheter i elveløpet også kartlagt. Posisjonering av smolt (villsmolt av sjøaure og kultiveringssmolt av to laksestammer) i elveløpet samsvarte ikke med fordelingen av vannhastigheter i elva og smoltens posisjon i elva var dermed ikke tilfeldig. Vertikalt viste smolt av kultivert laks og vill sjøaure en preferanse for posisjoner nærmere bunnen enn overflaten i denne grunne elva. Horisontalt ble all smolt registrert i midten av elva hvor vannhastighetene var høyere enn i tverrsnittet som helhet.

Videoobservasjoner bekrefter også at smolten gjør aktive valg og endrer atferd under utvandringen. I Utsjoki, en finsk sideelv til Tana, svømte 71 % av smolten aktivt forbi kameraene og litt over halvparten av denne fisken passerte med hodet vendt nedstrøms, mens resten forandret atferd fra å drive med strømmen med halen først til aktiv svømming når de passert kamerarekken (Davidsen mfl. 2005).

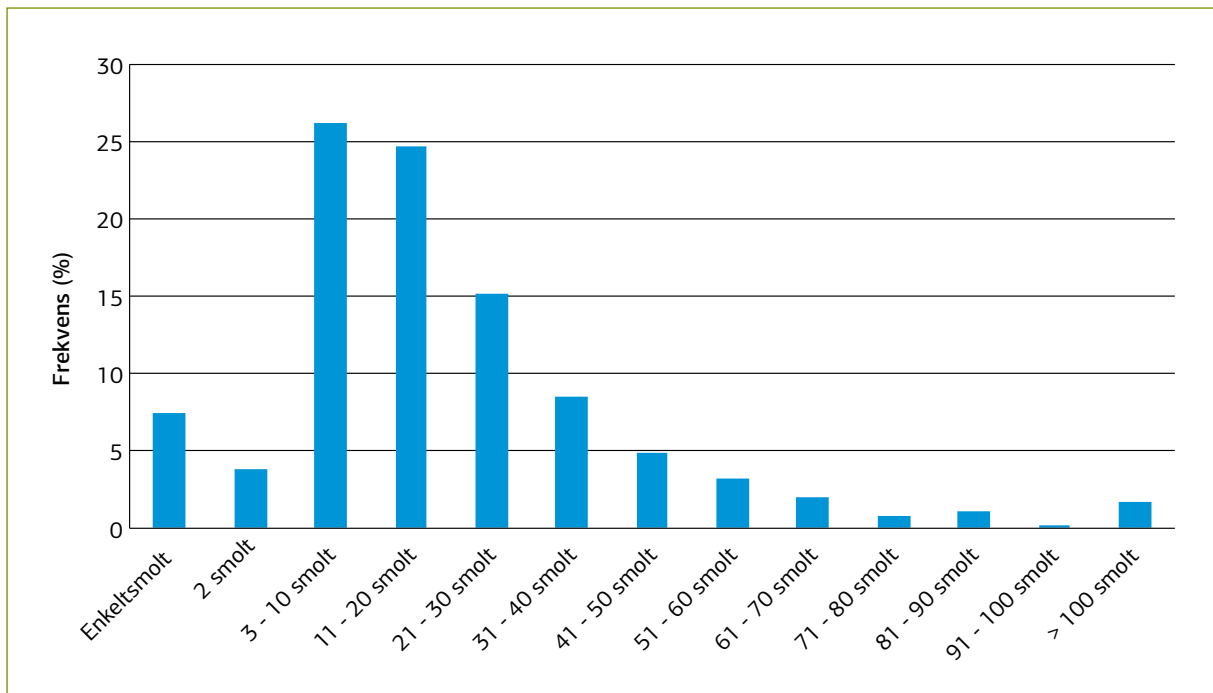
Disse to studiene sammen med flere andre studier tyder altså på at fiskens atferd under utvandringen er fleksibel og at smolten delvis driver med vannstrømmen, men benytter aktiv svømming nedstrøms og svømming motstrøms for å kontrollere hvor i elva den er og hvor hurtig den forflyttes nedover elva.

Ved videoovervåking er det også vanlig å observere at fisken langt fra er jevnt fordelt i elva. Davidsen mfl. (2005) fant at 85 % av smolten ble registrert i tre kameraer (av i alt åtte kameraer) som dekket et tverrsnitt i Utsjoki. Mesteparten av smolten vandret i den dypeste halvdel av vannsøylen, og bare en liten andel gikk i overflaten. Mesteparten av smolten vandret ned midt i elva hvor det også var dypest og vannhastigheten også størst. Videoovervåking i norske vassdrag har i stor grad bekreftet at mye av

smolten vandrer i en begrenset del av det tverrsnittet som overvåkes (Lamberg mfl. 2007, Lamberg & Strand 2010a).

Smolten i Spørring Å og i Utsjoki vandret ikke helt øverst i vannsøylen. Det foreligger så vidt vi vet ikke noen publiserte data på hvordan smolt fordeler seg i vannsøylen fra norske vassdrag. De minste smoltfellene som brukes (tradisjonell notposefelle, smoltskruer, River Fish Lift) fisker alle i overflaten og fanger fisk som vandrer ned til om lag 0,75-1,5 m dyp. Ettersom disse fellene til dels fanger en god del smolt i enkelte vassdrag er det åpenbart at det vandrer ut fisk i overflatelagene av disse elvene. Vi har imidlertid ikke kunnskap om hvordan vandringsdyp varierer med miljøforholdene (som tid på døgnet (lys), sikt i vannet og vanntemperatur). Vi vet heller ikke om den horisontale posisjonen varierer med elvehabitatet, for eksempel om posisjonen til smolten er forskjellig i dypere mer stilleflytende deler av elva enn i strykpartier med riflet overflate. Det er også sannsynlig at smoltens atferd i noen grad er situasjonsbetinget, det vil si at atferden endres som følge av ulike biotiske og abiotiske stimuli smolten mottar under vandringen.

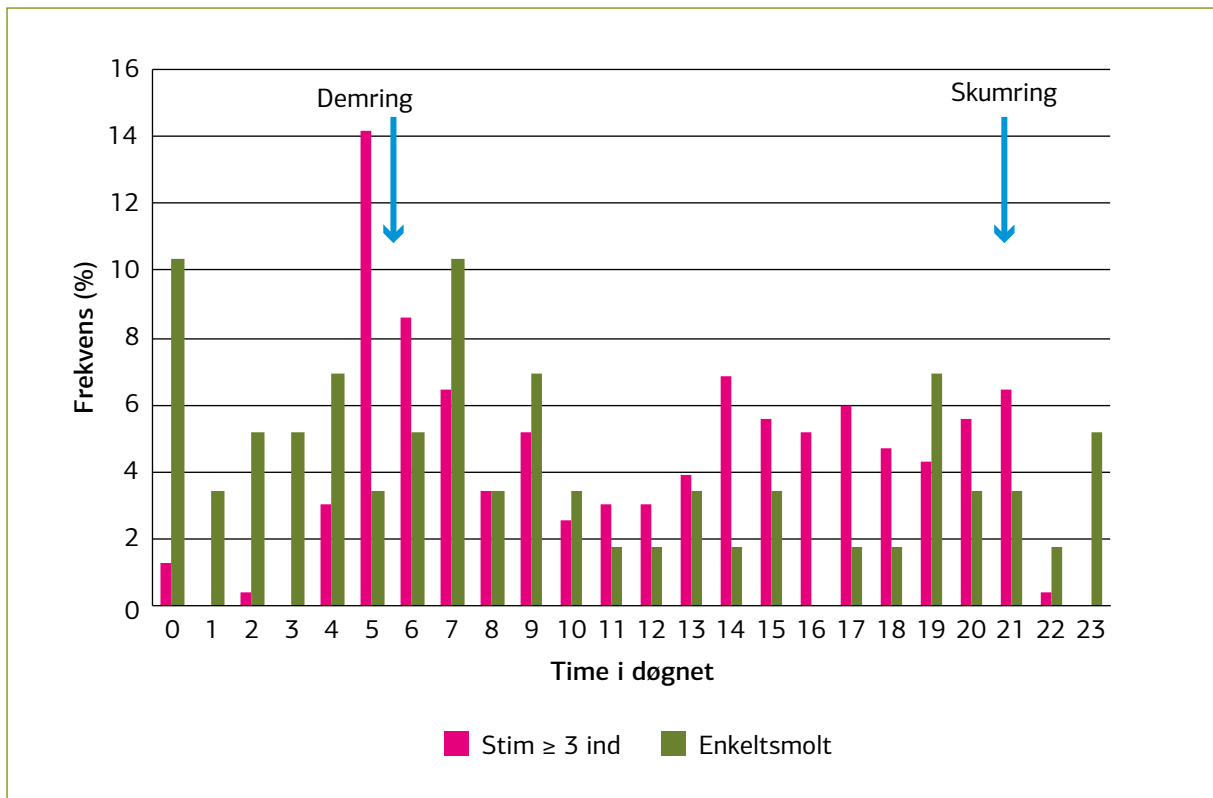
Videoovervåking av smoltutvandringen i Utsjoki viste at smolten i stor grad synes å vandre sammen i små grupper (stimer). Davidsen mfl. (2005) definerte en stim som en gruppe av smolt som passerte kameraene samtidig og på samme sted i elva. Generelt var smoltstimene lange og smale ved passering av kameraene i Utsjoki. Totalt ble det registrert 953 stimer (med totalt 12 852 smolt), og 543 (57 %) av disse stimene bestod av 1-10 smolt, hvorav 162 fisk ble klassifisert til å vandre alene (17 % av stimene, men bare om lag 1 % av det totale antallet). 89 % av stimene bestod av færre enn 30 smolt og bare tre stimer bestod av mer enn 100 smolt. Videoovervåking av smoltutvandringen i norske vassdrag har også vist at stimstørrelsene sjelden er større enn 30 individer. Av i alt 45 730 smolt som vandret ut i 12 elver over seks år vandret 60 % av all smolt i stimer bestående av 20 individer eller færre i hver stim (**figur 2.2**). Den største stimstørrelsen som ble observert var på 211 individer i Laukhellevassdraget på Senja (Lamberg mfl. 2009a). Undersøkelsene referert her er hovedsakelig fra mindre til mellomstore vassdrag og vi vet derfor ikke om stimstørrelsen øker vesentlig med økende størrelse på elva og med den totale størrelsen på smoltbestanden. Videoobservasjoner viser også at smolt av laks, sjøaure og sjørøye ofte forekommer i samme stim.



**Figur 2.2.** Fordeling av antall individer pr stim i for smolt registrert i 12 norske vassdrag i årene 2005 til 2009. Total N = 45 730 individer og N = 7658 stimer. (Anders Lamberg upubliserte data).

Det er velkjent at visuelle stimuli kan være viktig for å opprettholde stimingsatferd og for en rekke fiskearter er det rapportert om grenser for lysintensitet som skal til for at slik atferd skal opprettholdes. Vi vet lite om slike grenser for smolt av laksefisk, men hvis slike grenser finnes kan det bety at stimatferden i større eller mindre grad bryter sammen når det er mørkt om natta og at fisken vandrer mer enkeltvis i de mørkere delene av døgnet, i alle fall i sørlige vassdrag i Norge. Videoovervåking av smoltutvandring ved en kraftverksdam i Boenfoss i Tovdalselva viste at stimer (mer enn 3 individer) hovedsakelig vandret når det var lyst ved denne lokaliteten, mens enkelt smolt også vandret når det var mørkt (figur 2.3). Vi mangler imidlertid publiserte data på dette forholdet fra naturlige elveprofiler uten vandringshindre.

Flere undersøkelser fra utlandet viser at smoltens atferd påvirkes når den møter vandringshindre i elva, og det er rapportert om at smolt kan bruke mye tid på å holde posisjon eller vandre rundt på oversiden av demninger eller andre vandringshindre som sperrer elva (f.eks. Croze & Larinier 1999, Johnson & Moursund 2000). Videoobservasjoner på utløpet av Langvatnet i Hustadvassdraget, Møre og Romsdal, viste at smolten stoppet opp når den møtte en terskel med lav vanndybde som den måtte passere for å komme videre nedover i vassdraget (Lamberg & Strand 2011). Vurdert ut fra forholdet mellom antallet smolt som ble observert ovenfor terskelen og antallet smolt som faktisk passerte terskelen, kunne smolten gå ned mot terskelen opptil ti ganger før den passerte. I ett år tydet resultatene på at smolten ikke vandret videre i det hele tatt (Lamberg & Strand 2011). Laksebestanden i denne delen av vassdraget er svært fåtallig og dette året ble det bare gjort 135 observasjoner av smolt oven-



**Figur 2.3.** Fordeling av laksesmolt gjennom døgnet registrert på vei inn mot inntaksbassenget i Boenfoss i 2011. Figuren skiller mellom fordeling av passerende enkeltsmolt ( $N = 58$  enkeltsmolt) og passering av stimer med flere enn 2 individer ( $N = 233$  stimer). Fra Lamberg mfl. (2012a).

for terskelen, mens ingen ble observert å passere ned. Det er ukjent hvor stor andel av smolten som avbrøt utvandringen dette året eller hvor stor andel som den døde (for eksempel av predasjon) før den rakk å vandre ut. Det ble fisket opp flere individer av laks ovenfor vandringshinderet den påfølgende sommeren, og disse individene var ca 25 cm lange og hadde morfologiske karakterer som lignet den man finner hos laksesmolt.

Videoovervåking i Dalelva i Vaksdal, Hordaland, viste at vandringsatferden til smolt også kan påvirkes av heldekkende smoltfeller (Forseth mfl. 2009). Ved Wolf-fella i denne elva er det en grunn terskel som fisken må passere før den havner ned på ristene i fella. Videoovervåking i 2007 viste at stimer av smolt stoppet opp når den nærmet seg terskelen og ikke gikk umiddelbart ned i fella. Det var imidlertid ikke mulig å bestemme hvor stor andel som stoppet, og hvor lenge fisken eventuelt ble forsinket ved fella, fordi smolten vandret frem og tilbake forbi kameraene. Det er ikke umulig at også andre

heldekkende smoltfeller virker på samme måte fordi disse også bygges med en terskel på oversiden av fella. Vi vet heller ikke om slik atferd også kan forekomme ved "naturlige vandringshindre" i elver som for eksempel i overganger mellom dypere høler og grunne stryk nedenfor hølene.

Det er også vist at smolten reagerer på feller som dekker mindre deler av elva. I Varzuga på Kola svømte smolten med hodet vendt nedstrøms, men foran åpningen til fangstkammeret i en smolttruse (med lange ledegjerder) snudde den og holdt posisjon i strømmen. Etter hvert slapp smolten seg med halen først sakte inn i fangstkammeret til fella (Veselov mfl. 1998). For mindre feller kan smolten unngå fella ved hurtig å svømme til siden når den ser den eller sanser den på annen måte (smoltskrue; Erskine 1994). Videoovervåking av atferden til smolt i nærheten av smoltfeller ville gitt interessant informasjon om hvordan miljøforhold kan tenkes å påvirke fellenes fangsteffektivitet.



Alt i alt tyder undersøkelsene i Norske og utenlandske vassdrag på at smoltens vandringsatferd er fleksibel og modifiseres etter endringer i elvemiljøet. Vi kan derfor ikke forvente at atferd studert ved en lokalitet uten videre kan overføres til atferd ved en annen lokalitet med andre fysiske forhold i samme elv. Vi må også forvente at atferden vil variere mellom elver.

### 2.3.2 Døgnvariasjon i vandring

Det er gjennomført relativt mange studier på døgnrytmikk hos utvandrende laksesmolt både i felt og i eksperimentelle fasiliteter, men resultatene spriker en god del og noen av studiene kan ha metodiske svakheter. For eksempel rapporterer Baglinière (1976), Bakshtansky mfl. (1981) og Fångstam (1993) at det meste av smolten går på dagen, mens Greenstreet (1992), Hesthagen & Garnås (1986) og Antonsson & Gudjonsson (2002) rapporterer primært nattvandring. Kunnskap om døgnvariasjon i smoltvandring kan være viktig med tanke på metoder for innsamling av data omkring smoltutvandringens forløp og også være viktig med hensyn på manøvrering av vannføringer og kraftverk i forbindelse med smoltens passering av slike.

Thorpe mfl. (1994) sammenstilte data på døgnvandringens mønster hos laksesmolt for to elver på de britiske øyer og supplerte dette med observasjoner fra to skandinaviske vassdrag (Rickleån i Sverige og Imsa i Norge). Alle dataene var basert på fangster i heldekkende smoltfeller. Sammenstillingen viser at smolten hovedsakelig vandrer om natta når vanntemperaturen er under om lag 7 °C, mens andelen dagvandrere økte med økende vanntemperatur slik at ved 12-13 °C synes det å være en grense hvor det er like stor aktivitet dag som natt. Dette mønsteret ligner det vel etablerte mønsteret med nattaktivitet om høsten og vinteren (med skjulatferd om dagen) og dagaktivitet om sommeren hos parr av laksefisk (Fraser mfl. 1993, Heggenes mfl. 1993). Mønsteret kan hovedsakelig forklares som en antipredator strategi overfor predatorer som hovedsakelig jakter når det er lyst. Lys påvirker hvor utsatt fisken er for predasjon mens vanntemperaturen påvirker fiskens svømmekapasitet og således dens evne til å flykte fra predatorer. Det er imidlertid også velkjent at døgnaktiviteten til lakseparr ikke bare avhenger av vanntemperaturen og lysforholdene, men at fiskens tilstand (som for eksempel mengde energireserver) kan modifisere dette mønsteret for døgnaktivitet (Metcalf mfl.

1998, 1999). Døgnvandringens mønster kan også være avhengig av fiskestørrelse og lbbotson mfl. (2011) fant at små laksesmolt i større grad vandret om natta enn større smolt i den første delen av utvandringen i River Frome, Sør-England.

Undersøkelser av døgnvandringens mønster til villsmolt i Norge har inntil nylig vært fåtallige. I Orkla, Sør-Trøndelag, ble det gjennomført en sesong (i 1980) med undersøkelser av hvordan fangstene av smolt i en notposefelle varierte gjennom døgnet (Hesthagen & Garnås 1986). I Orkla ble mesteparten av smolten fanget i den mørkeste tiden på døgnet i en periode rundt midnatt (klokka: 22-02), mens fangstene var lave både før og etter (klokka: 20-22 og 02-08). I Suldalslågen ble fella (notposefelle) tømt i 6-timers perioder i deler av sesongen i 1995 og 1996 (Saltveit 1998). Tømmingene om morgenen (klokka: 06) ga klart størst fangst, mens det i perioder med stor fangst også var en god del smolt i fella ved tømmingen midt på natta (klokka: 24). På dagtid ble det fanget svært lite smolt i fella. I begge elvene ble det benyttet en notposefelle noe som gjør at smolten muligens kunne unngåe fellene når det var lyst. Vanntemperaturen under smoltutvandringen i Orkla er vanligvis lavere enn 8 °C, og observasjonene således i tråd med hypotesen til Thorpe mfl. (1994). Hovedutvandringen av smolt i Suldalslågen skjer også ved relativt lave vanntemperaturer. Begge disse undersøkelsene understøtter altså antagelsen om at smolt vandrer hovedsakelig om natta ved lave temperaturer, men vi vet ikke hvordan resultatene er påvirket av variasjoner i fangseffektivitet til fellene.

I Halselva i Finnmark røktes den heldekkende fiskefella vanligvis to ganger i døgnet (morgen og kveld). I perioden 1990-1994 var det bare små forskjeller i utvandring av smolt (gjennomsnittlig antall individ i 12 timers perioder) mellom "natt" (klokka: 20-08) og dag (klokka: 08-20) (Carlsen mfl. 2004). Under smoltutvandringen i Halselva er det midnattsol, men lysmålinger viste at det likevel var relativt store forskjeller i lysintensitet gjennom døgnet. I 1992 ble fella tømt hver tredje time i seks døgn gjennom utvandringens periode (Carlsen mfl. 2004). Det ble ikke funnet noen vesentlige forskjeller i utvandring som kunne knyttes til tid på døgnet. I Altaelva i Finnmark ble det heller ikke funnet vesentlige forskjeller i når på døgnet smolten ble fanget i feller ved Alta Bru (Davidsen mfl. 2009). Mesteparten av smolten i Altaelva ble fanget i en stor elveruse.

I de siste årene er det gjennomført videoregistreringer av smolt i en rekke vassdrag. Videoobservasjoner i Utsjoki viste at laksesmolten vandret over hele døgnet, men med størst vandringsaktivitet under stigende (klokka: 03-09) og høy sol (klokka: 09-15) (Davidsen mfl. 2005, Orell mfl. 2007). Videoobservasjoner i vassdrag i Nord-Norge viser også at smoltutvandringen skjer gjennom hele døgnet (Lakselva på Senja: Lamberg mfl. 2009a; Roksdalsvassdraget på Andøya: Lamberg mfl. 2009b). I Roksdals-vassdraget skjedde mesteparten av utvandringen på ettermiddagen, og dette døgnmønsteret varierte lite mellom år. I Lakselva var utvandringen relativt jevnt fordelt gjennom hele døgnet. Hva disse forskjellene i døgnmønster mellom lokaliteter/elver skyldes vet vi ikke. Det hadde vært nyttig med en grundig statistisk analyse med hensyn eventuelle endringer i utvandringstidspunkt gjennom sesongen og hvordan dette endres med fysiske forhold fra disse to vassdragene og andre vassdrag med videoovervåking.

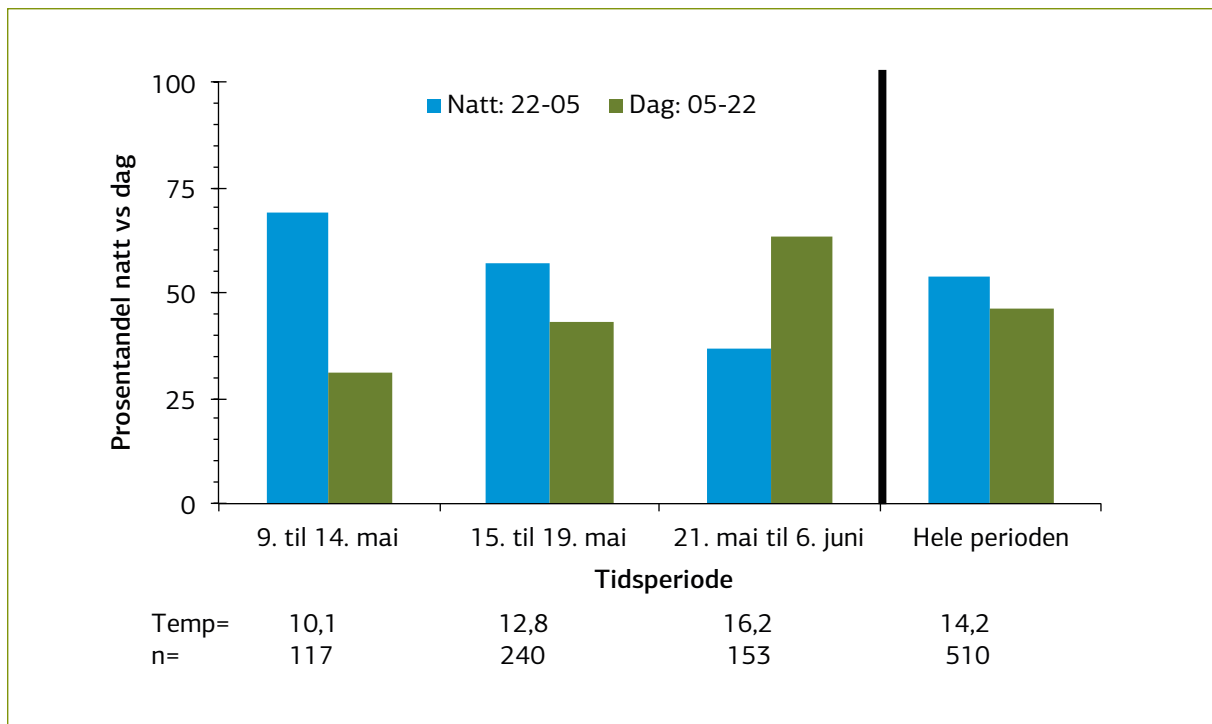
I Storelva ved Tvedestrand ble døgnutvandringen hos villsmolt studert i 2010 ved at fisk merket med PIT-merker lengre opp i vassdraget passerte en PIT-antenne ved utløpet av Lundevatn i overgangen mellom ferskvann og brakkvann (Frode Kroglund NIVA upubliserte data). Overvåkingslokaliteten er en naturlig terskel i vassdraget. Ved starten av utvandringsperioden skjedde mesteparten av vandringen (om lag 70 %) om natta, mens på slutten av perioden var det en overvekt av vandring på dagtid (om lag 35 % om natta) (figur 2.4). Utvandringsperioden sett under ett vandret om lag 55 % av smolten ut om natta. Her er natt og dag definert ut fra soloppgang/solnedgang. Vanntemperaturen økte fra om lag 10 °C i begynnelsen til om lag 17 °C på slutten av undersøkelsen.

I Lærdalselva fant Urke mfl. (2010b) at mesteparten av smolten, som var merket med akustiske sendere, passerte lyttebøyer i elva og i elvemunningen om natta. Vanntemperaturen under utvandring var lav. I Kvina vandret det smolt av laks og aure (merket med PIT-merker) i et minstevannføringsløp ved Trælandsfoss kraftverk gjennom hele døgnet, men mesteparten av fisken gikk i den mørke delen av døgnet (Kristensen mfl. 2011). Vanntemperaturen i Kvina under utvandring var gjennomgående høyere enn 10 °C.

Utvandring av smolt ned i en Wolffelle i Daleelva ble undersøkt med video i deler av sesongen 2008 (Lamberg & Øksenberg 2008). Ved Wolf-fella er det en grunn terskel som fisken må passere før den havner ned på ristene i fella, og kameraene var plassert like i forkant av terskelen. I tillegg var det også et overflatekamera som overvåket selve ristene i fella. Her gikk smolten ned i fella hovedsakelig om natta i den tidlige delen av utvandringen. På slutten av sesongen gikk det også ned fisk på dagtid.

Flere undersøkelser tyder på at smolt hovedsakelig vandrer forbi mulige vandringshindre eller «farlige» steder i elva i den mørkeste delen på døgnet. Flere års studier av smoltutvandring ved en grunn terskel i Hustadvassdraget viser at smolten hovedsakelig passerer terskelen når det er mørkt (Lamberg & Strand 2011). Det ble også vist at vandringen gjennom ei luke i terskelen foregikk om natta, mens vandring på andre steder i vassdraget (uten hindringer) foregikk også på dagtid. Dette kan tyde på at smolt vegrer seg for å passere steder som ansees for risikofylte mens det er lyst. Videoovervåking av en terskel ved inntaksdammen til Tveito kraftverk i Bjoreio viste også at mesteparten av smolten gikk ut over terskelen i den mørke delen av døgnet (Lehmann mfl. 2010). Telemetriundersøkelser i Mandalselva viste at mesteparten av smolten gikk inn i kraftverkstunnelen i den mørkeste delen av døgnet (Uglem mfl. 2005). I 2009 ble det gjennomført videoovervåking av smolt ved kraftverksinntaket til Svorkmo kraftverk i Orkla (Lamberg mfl. 2010a). Her ble det observert aktivitet av smolt gjennom hele døgnet, men det ble gjort færrest observasjoner om natta. Sikten var imidlertid marginal på det mørkeste og nattaktiviteten kan derfor være undervurdert.

Videoovervåking av smoltutvandring inn mot og over en 3 meter bred luke i en dam i utløpet av Mannflåvann i Mandalselva viser derimot at smolten her vandrer hovedsakelig etter at det er blitt lyst (Lamberg mfl. 2012b). Det samme ble funnet ved en kraftverksdam i Boenfoss i Tovdalselva (Lamberg mfl. 2012a). På begge lokaliteter var det enkeltsmolt som vandret i mørket men stimene (mer enn 3 individer) hovedsakelig vandret når det var lyst. Siden over 95 % av smolten ved disse lokalitetene vandret i stim, foregikk den totale vandringsaktiviteten på dagtid. I Boenfoss ble dette vandringsmønsteret observert i et tverrsnitt som var ca 6 x 2 meter. Etter å ha passert det første tverrsnittet, fortsatte smolten ca 20 meter nedstrøms og passerte deretter gjennom en åpning i en mur. Åpningen var



**Figur 2.4.** Utvandring av PIT-merket laksesmolt gjennom døgnet i Storelva i 2010 (Frode Kroglund, NIVA, upubliserte data).

0,6 meter i diameter. Også her vandret smolten hovedsakelig når det var lyst (mer enn 95 % av individene) (Lamberg mfl. 2012a).

Det er altså indikasjoner på at smoltens atferd kan påvirkes av heldekkende feller fordi fella representerer en klar forandring i elvemiljøet (vanligvis en grunn terskel som smolten må passere over). Videostudier tyder på at smolt på utvandring kan "vegge seg" for å passere slike steder hvor elvemiljøet endrer seg. Vi vet ikke om smolten blir vesentlig forsinket ved utvandring over slike feller, men sannsynligvis er en eventuell forsinkelse avhengig av miljøforholdene. En forsinkelse i utvandring kan imidlertid føre til at døgnmønster for utvandring blir noe forskjellig fra andre lokaliteter i elva. Dette kan for eksempel bety at andelen fisk som vandrer i de mørkeste delene av døgnet øker ved slike passeringpunkter, og at resultatene til Thorpe mfl. (1994) er mindre relevante for elveprofiler uten slike vandringshindre. Vi har sparsomt med data på døgnaktivitet hos smolt i elveprofiler uten vandringshindre i Sør-Norge. Smoltutvandringen i et åpent elvetverrsnitt i Suldalslågen i 2012 viste imidlertid at nærmere 90 % av laks- og sjøauresmolt vandret i mørket og at 80 % av alle registrerte individer vandret enkeltvis og ikke

i stim (Lamberg mfl. 2013a). Vanntemperaturen i store deler av denne utvandringen var lav, fra 5 til 6 °C, og vandringsmønsteret endret seg heller ikke i siste del av utvandringen da vanntemperaturen økte til 9 °C. I elveprofiler uten klare vandringshindre i Nord-Norge vandrer det vanligvis smolt hele døgnet.

Det finnes flere nyere undersøkelser fra vassdrag i Europa som rapporterer om hovedsakelig nattvandring av smolt i alle fall i den første delen av utvandringsperioden (f.eks. Ibbotson mfl. 2006, 2011). Flere av disse undersøkelsene har vært gjennomført med fisk merket med akustiske sendere eller PIT-merker og døgnmønsteret for vandring har blitt registrert i deler av elva hvor det ikke forekommer terskler eller åpenbare vandringshindre som kan tenkes å forsinke utvandrende smolt (Moore mfl. 1995, 1998a,b, Aarestrup mfl. 2002, Svendsen mfl. 2007). Felles for mange av disse undersøkelsene er imidlertid at antallet fisk som er merket og fulgt i den enkelte undersøkelse er lavt slik at andelen fisk som vandrer til ulike tider på døgnet har større usikkerheter knyttet til seg.

En rimelig prediksjon fra modellen til Thorpe mfl. (1994) er at laksesmolt vandrer hovedsakelig om natta når temperaturene er lave mens den gradvis øker dagaktiviteten når temperaturen øker. Ut fra denne modellen vil vi forvente hovedsakelig nattvandring i kalde vassdrag hvor smolten går ut på lave temperaturer, mens vi vil forvente mer vandring over hele døgnet i vassdrag hvor smolten går ut på høyere temperaturer. Dess lengre nord man kommer dess mindre blir forskjellen mellom lysforholdene i løpet av døgnet, og det er rimelig å anta at bestander som opplever midnattssol i utvandningsperioden velger andre strategier for å redusere predasjonsrisikoen. En mer systematisk sammenstilling av data fra norske undersøkelser vedrørende dette fenomenet ville vært nyttig med tanke på å forstå variasjoner i døgnaktivitet knyttet til vanntemperatur, lysforhold og fysiske karakteristika ved studielokalitetene.

### 2.3.3 Vandringshastighet

Vandringshastigheten til smolt i ferskvann kan variere mye og i en oppsummering av litteratur angir Ruggles (1980) en variasjonsbredde i rapporterte gjennomsnittsverdier for laksesmolt fra 0,2 til 28 km/døgn. Flere undersøkelser viser også at den individuelle variasjonen i vandringshastighet er betydelig og i en dansk elv fant Aarestrup mfl. (2002) at individer av sjøauresmolt kan vandre med en hastighet på opptil 60 km/døgn. Slike høye vandringshastigheter er bare dokumentert over relativt korte avstander så vi vet ikke hvor lenge smolt kan vandre med slik høy hastighet. Ruggles (1980) antyder også at vandringshastigheten synes å være lavere i små enn i store elver. Dessuten vandrer fisken raskere ved høy vannføring, rimeligvis fordi den benytter seg av økt vannhastighet til å komme raskere nedover elva. Vi har liten kunnskap om vandringshastigheter hos villsmolt i norske vassdrag, men noen telemetri-studier de senere årene har gitt noe kunnskap.

Villsmolt av laks i Altaelva (merket med akustiske sendere) brukte i gjennomsnitt 113 timer (7-1309 timer) på å vandre 11 km fra Øvre Alta Bru til munningen av elva (Davidsen mfl. 2009). Dette tilsvarer en gjennomsnittlig vandringshastighet på 2,3 km/døgn (variasjonsbredde: 0,2 - 38 km/døgn), eller 0,5 kroppslengder/sekund. For en 15 cm smolt tilsvarer altså gjennomsnittlig vandringshastighet i underkant av 10 cm/s. Vannhastighetene i Altaelva under smoltutvandringen på forsommeren er sannsynligvis jevnt over betydelig høyere enn dette noe som tilsier at smolten ikke er på kontinuerlig

vandring. I Altaelva ble det også funnet at smolt som ble merket relativt tidlig under smoltutvandringen brukte om lag dobbelt så lang tid på å vandre ned til munningen av elva enn smolt som ble merket en uke senere (Strand mfl. 2011). Forskjeller mellom vandringshastighet hos «tidlig» og «senere» utvandrende smolt kan også skyldes forskjeller i smoltfysiologi mellom de to utvandrings-gruppene (se kapitittel 2.1).

Villsmolt av laks i Storelva (merket med PIT-merker) brukte i gjennomsnitt 5,0 ( $\pm$  2,6 SD) døgn på å vandre fra Fosstveit til Strømmen (Kroglund mfl. 2010). Strekingen mellom disse to stedene i vassdraget består av 4,5 km i elv pluss 1,1 km i innsjø (Lundevatn). Gjennomsnittlig vandringshastighet blir derfor om lag 1,1 km/døgn.

Villsmolt av laks i Mandalselva (merket med radiosendere) brukte i 2003 gjennomsnitt 10 døgn fra slippstedet i innløpet av Mannflåvann til de vandret ut fra innsjøen. Utvandringen skjedde enten gjennom kraftverksinntaket til Laudal kraftverk ved utløpet av innsjøen, eller ut gjennom minstevannføringsløpet nedenfor innsjøen. I 2004 var smoltens oppholdstid i Mannflåvann kortere enn året før og fisken brukte i gjennomsnitt om lag 3 døgn før den vandret ut (Uglem mfl. 2005). Korteste avstand mellom innløp og utløp i Mannflåvann er om lag 2 km. I 2003 ble smolten fanget med elektrisk fiskeapparat mens i 2004 ble smolten fanget i smoltruser slik at det er mulig at metodeforskjeller kan være en medvirkende årsak til forskjeller i vandringshastighet mellom år.

Villsmolt av laks i Lærdalselva (merket med akustiske sendere) hadde en gjennomsnittlig beregnet vandringshastighet på 45 km/døgn fra ulike slippsteder i elva (4-18 km fra munningen) til de passerte lyttebøyer i elvemunningen (Urke mfl. 2010). Variasjonen i beregnet vandringshastighet var stor mellom individ noe som hovedsakelig skyldtes at smolten gikk ut av elva på ulikt tidspunkt etter merking. Mesteparten av villsmolten gikk ut like etter merking og enkelte individ i denne gruppen hadde vandringshastigheter opp mot 2 m/s, noe som tilsvarer om lag 7 km/time. Om lag tre uker etter merking vandret det også merket fisk ut av elva i forbindelse med en vannstands-økning, mens de siste to merkede fiskene gikk ut nesten to måneder etter merking. I Lærdalselva ble fisken fanget med elfiske og noe av forskjellene i tilsynelatende vandringshastighet kan skyldes at det ble merket fisk som ikke var under aktiv vandring.

Mesteparten av villsmolt av laks merket med PIT-merker i Kvina brukte 48-72 timer på å vandre ned en om lag 500 m lang strekning i et minstevannføringsløp ved Trælandsfoss kraftverk (Kristensen mfl. 2011). Villsmolt av aure brukte 24-48 timer på samme strekning. Vandringshastighetene i denne studien var altså gjennomgående en god del lavere enn 1 km/døgn. Vannføringen på denne strekningen i Kvina er svært lav med unntak av i perioder hvor vannføringen i vassdraget er større enn slukeevnen til kraftverket. Vannføringen under undersøkelsen i Kvina var stort sett lavere enn slukeevnen til Trælandsfoss kraftverk.

Vi har liten kunnskap om vandringsforløpet til individuell villsmolt nedover i vassdragene. Vi vet altså strengt tatt ikke om smolten vandrer kontinuerlig eller om den har kortere eller lengre stopp underveis. De lave vandringshastighetene som ble registrert i Altaelva tyder imidlertid på at mange individ i denne elva har stopp underveis i vandringen. I Lærdalselva ble det registrert såpass høye vandringshastigheter at mange av individene kunne gå ut av elva i løpet av få timer (Urke mfl. 2010b). Veselov mfl. (1998) hevder at laksesmolten i Varzuga, på Kola, vandret nedstrøms i maksimalt 10 timer av døgnet, og at vandringshastigheten i denne elva ikke oversteg 3-4 km per time. Dette utsagnet synes basert på observasjoner av vandrende smolt langs elva og fangster av smolt i en stor smoltruse langt nede i elva. I Varzuga skjer vandringen hovedsakelig på dagen. Moore mfl. (1995) peilet villsmolt av laks merket med akustiske merker i en elv i England, og fant at laksesmolt sto stille i dype partier av elva om dagen, mens vandringene nedover i vassdraget hovedsakelig skjedde om natta.

Denne gjennomgangen viser at vi har liten kunnskap om vandringshastigheter til vill smolt i ferskvann i Norge. Det ble registrert relativt lave vandringshastigheter i Storelva, i Mannflåvann og i et minstevannføringsløp i Kvina. Dette kan skyldes at smolten vandrer sakte i innsjøer (Lundevatn og Mannflåvann) eller at smolten vandrer sakte når det er lite vann i et løp (Kvina). Vandringshastigheten var også relativt lav i Altaelva, mens det ble funnet til dels høye hastigheter i Lærdalselva. Undersøkelsene i Altaelva tyder også på at smoltens fysiologiske status kan påvirke vandringshastigheten. Felles for alle disse studiene er at vandringshastigheter er beregnet for smolt like i etterkant at de har blitt fanget, håndtert og merket. De er derfor usikkert hvor representative studiene er med hensyn på vandringshastighet hos smolt under naturlig vandring.

### 2.3.4 Dødelighet (predasjon) under utvandring

Ved utvandring blir smolten utsatt for predasjon fra rovfisk, fugl og pattedyr (Mather 1998, Ward & Hvidsten 2011). Risikoen for å bli spist øker sannsynligvis hos utvandrende fisk, og mange atferdstrekk som observeres hos smolt kan lett tolkes å være tilpasninger for å minske predasjonsrisikoen. Vi har imidlertid liten kunnskap fra norske vassdrag om hvor stor dødelighet smolt har under utvandring og hvor mye av denne dødeligheten som skyldes predasjon.

I Storelva ved Tvedestrand ble det i to år estimert at gjedde kunne spise fra 30 til 50 % av villsmolten som gikk gjennom Lundevatn (Kristensen mfl. 2010, Kroglund mfl. 2011a). Tapet i prosent var størst når smoltantallet var lavest. I enkelte studier fra utlandet er det også rapportert om omfattende predasjon på utvandrende smolt av gjedde (Kekäläinen mfl. 2008) og fiskespisende ender (Feltham 1995). Smolten synes mer utsatt ved vandring i innsjøer med rovfisk og andre predatorer (Koed mfl. 2006) og spesielt utsatt er den i områder av elver hvor vandringshindre (for eksempel dammer og terskler) forstyrrer og forsinker utvandringen (Aarestrup mfl. 1999, Aarestrup & Koed 2003).

I Suldalslågen i 2012 viste videoovervåking av et åpent elvetverrsnitt at stasjonær aure var til stede i videobildet under hele smoltutvandringen som vare i drøyt 100 dager. Det ble registrert et høyt antall angrep på smolt fra stasjonær aure og flere tilfeller av at auren spiste smolt. Ut fra antall angrep og grad av at auren lyktes å få tak i smolt, spiste et individ alene trolig over 100 smolt dette året. En drivtelling av fisk midt i smoltutvandringsperioden i en elvestrekning på 2,2 km, viste at det var 42 individer av stasjonær aure store nok til å spise smolt. Det ble fanget en aure som hadde 8 smolt i magen (Lamberg mfl. 2013) Også i de fleste andre videoovervåkingstudiene er det registrert stasjonær aure som tar smolt (Lamberg mfl. 2012a,c).

I mange vassdrag finnes det et betydelig antall mulige predatorer på smolt. I Altaelva observeres det for eksempel mye laks- og siland i elva om våren og utover sommeren. En regneøvelse basert på disse endenes fødebehov viser at de teoretisk kan spise en ikke ubetydelig andel av bestanden av presmolt og smolt om våren (Næsje mfl. 2005). Mageanalyser av ender fra sensommeren i Altaelva viste at hovednæringsvalget i denne perioden av året var laksunger, og at endene spiste laksunger

av alle størrelser (Næsje mfl. 2005). Hva endene spiser om våren/forsommeren er ikke undersøkt, slik at det er usikkert hvor stor dødelighet det er av presmolt og smolt på grunn av andepredasjon i Altaelva. Mer kunnskap om predasjonsdødelighet på presmolt og smolt i Altaelva og andre vassdrag hadde vært nyttig for å sammenlikne estimater av presmoltbestand med det faktiske antallet smolt som går ut (jfr. kapittel 3).

### 2.3.5 Utvandringstidspunkt og forløp

Før laks- aure- og røyeunger vandrer til sjøs om våren som smolt gjennomgår de forandringer i fysiologi, utseende og atferd som forberedelser til livet i saltvann. De ytre faktorene som påvirker smoltutvandringen kan deles inn i regulerende og kontrollerende faktorer (Byrne mfl. 2003, 2004, Jonsson & Jonsson 2009b). De regulerende faktorene påvirker smoltifiseringsprosessen og virker før selve smoltutvandringen, mens de kontrollerende faktorene påvirker selve vandringen.

Smoltifiseringsprosessen er hovedsakelig styrt av daglengde og vanntemperatur. Økende og avtakende daglengde forteller fisken om hvilken sesong den er inne i. Siden daglengden er den samme på samme dato og sted hvert år vil ikke fotoperioden alene kunne gi variasjoner i smoltifiseringstidspunkt mellom år. I elver som er islagt om vinteren kan imidlertid variasjoner i lengden på isdekke mellom år gi variasjoner i lysmiljøet som fisken opplever om vinteren. Det er ukjent om dette påvirker tidspunktet for smoltifisering. Temperaturen påvirker hvor hurtig fysiologiske prosesser skjer (McCormick mfl. 2002), og svært lav vanntemperatur kan bremse eller forhindre hvor raskt fisken responderer i smoltifisering grunnet økt daglengde. Variasjoner i vanntemperatur mellom år kan derfor gi variasjon i smoltifiseringstidspunkt, noe som igjen vil kunne påvirke tidspunkt for vandring. I et eksperimentelt studie viste Zydlewski mfl. (2005) at vanntemperaturen fisken opplever i løpet av våren var avgjørende for både tidspunkt for start og avslutning av smoltvandringen hos laksesmolt. Smoltvandringen startet tidligere og varte kortere i tid når temperaturen om våren var høy enn når den var lavere. Smoltifisering er heller ikke en én gang for alle forandring hos fisken. Hvis fisken av en eller annen grunn ikke vandrer ut i sjøen vil den desmoltifisere, men den kan smoltifisere igjen neste år (Shrimpton mfl. 2000).

Vanntemperatur, vannføring og forandringer i disse to miljøfaktorene er de viktigste kontrollerende faktorene under smoltvandringen. Flere studier viser at vanntemperaturen og økningen i vanntemperatur om våren er vesentlige for når smoltvandringen starter (f.eks. Jonsson & Ruud-Hansen, 1985, Veselov mfl. 1998, Whalen mfl. 1999, Jutila mfl. 2005). Jonsson & Ruud-Hansen (1985) modellerte for eksempel med høy grad av nøyaktighet når laksesmolten i Imsa vandret ut ved å bruke kurven for temperaturutvikling i vassdraget om våren. Det synes ikke å være en spesifikk vanntemperatur som utløser vandringen, men en kombinasjon av aktuell temperatur og økningen i temperatur om våren før utvandring. Det er også god sammenheng mellom antall døgngrader molten utsettes for de siste månedene før utvandring og vandringstidspunktet noe som er rapportert fra flere laksevassdrag. (f.eks. Byrne mfl. 2004, Orell mfl. 2007). I enkelte elver kan høy og økende vannføring utløse smoltvandringen slik som i Rikleån i Sverige (Østerdahl 1969). Også i Orkla synes vannføringen å ha vesentlig betydning for starten på smoltutvandringen (Hesthagen & Garnås 1986). Den relative betydningen av ulike omgivelsesfaktorer for start og forløp av smoltutvandringen synes å variere mellom vassdrag, og populasjonsspesifikke tilpasninger til lokale forhold synes å kunne innvirke på tidspunktet for utvandringen (Jonsson 1991). Vi vet imidlertid ikke om slike tilpasninger skyldes at fisk fra ulike bestander responderer ulikt på ulike miljøstimuli (atferdsmessige tilpasninger) eller om det kan være at ulike bestander har ulik smoltifiseringsutvikling med hensyn på vanntemperatur.

#### Utvandringstidspunkt for laksesmolt i Norge

Vi har sammenstilt data fra undersøkelser som gir utvandringstidspunkt for laksesmolt fra 23 norske vassdrag (tabell 2.3). Undersøkelsene er basert på ulike metoder: fangst i heldekkende smoltfeller (3 lokaliteter), fangst i mindre smoltfeller (15 lokaliteter), og observasjon med video (5 lokaliteter). Mesteparten av dataene stammer altså fra ulike smoltfeller som bare fanger en mindre andel av den utvandrende fisken. I hvor stor grad forløpet gjenspeiler endringer i fangsteffektivitet av fellene heller enn endringer i migrasjonsaktivitet har det ikke vært mulig for oss å vurdere. Ved videoovervåking kan en også gå glipp av smolt hvis siktforholdene blir dårlige under utvandningsperioden,

og heldekkende feller kan også neddykkes ved stor vannføring. Uansett disse feilkildene har vi imidlertid håp om at dataene fra disse studiene fanger opp hovedmønsteret for når smolten vandrer ut i disse vassdragene. I mesteparten av disse undersøkelsene har utvandringen vært undersøkt nær vassdragets utløp i sjøen. I noen undersøkelser kan det imidlertid være langt fra studiestedet til sjøen. For eksempel er det om lag 10 mil fra observasjonsstedet i Utsjoki til Tanaelvas utløp i sjøen. I slike tilfeller kan det altså tenkes at det kan være forskjeller i tidspunkt for hovedutvandring av smolt mellom overvåkingsstedet og utløpet i sjøen.

Utvandringsforløpet til smolt er kjennetegnet ved at det kan være relativt store variasjoner fra døgn til døgn gjennom utvandringsperioden (figur 2.5). Vanligvis kommer det noen smolt ned tidlig, mens hovedmengden av fisk vandrer ut av vassdraget over en relativt kort tidsperiode. Vi har tatt utgangspunkt i tidspunkt for 50 % utvandring (dvs. den dato hvor halvparten av årsfangsten /observasjonen av lakse-smolt ble registrert) i vår fremstilling (figur 2.5). I de tilfeller hvor det opplyses om dato for 25 % og for 75 % utvandring har vi også beregnet antall dager mellom disse to datoene. Dette kan betraktes å være tidsperioden for hovedutvandringen. I mange

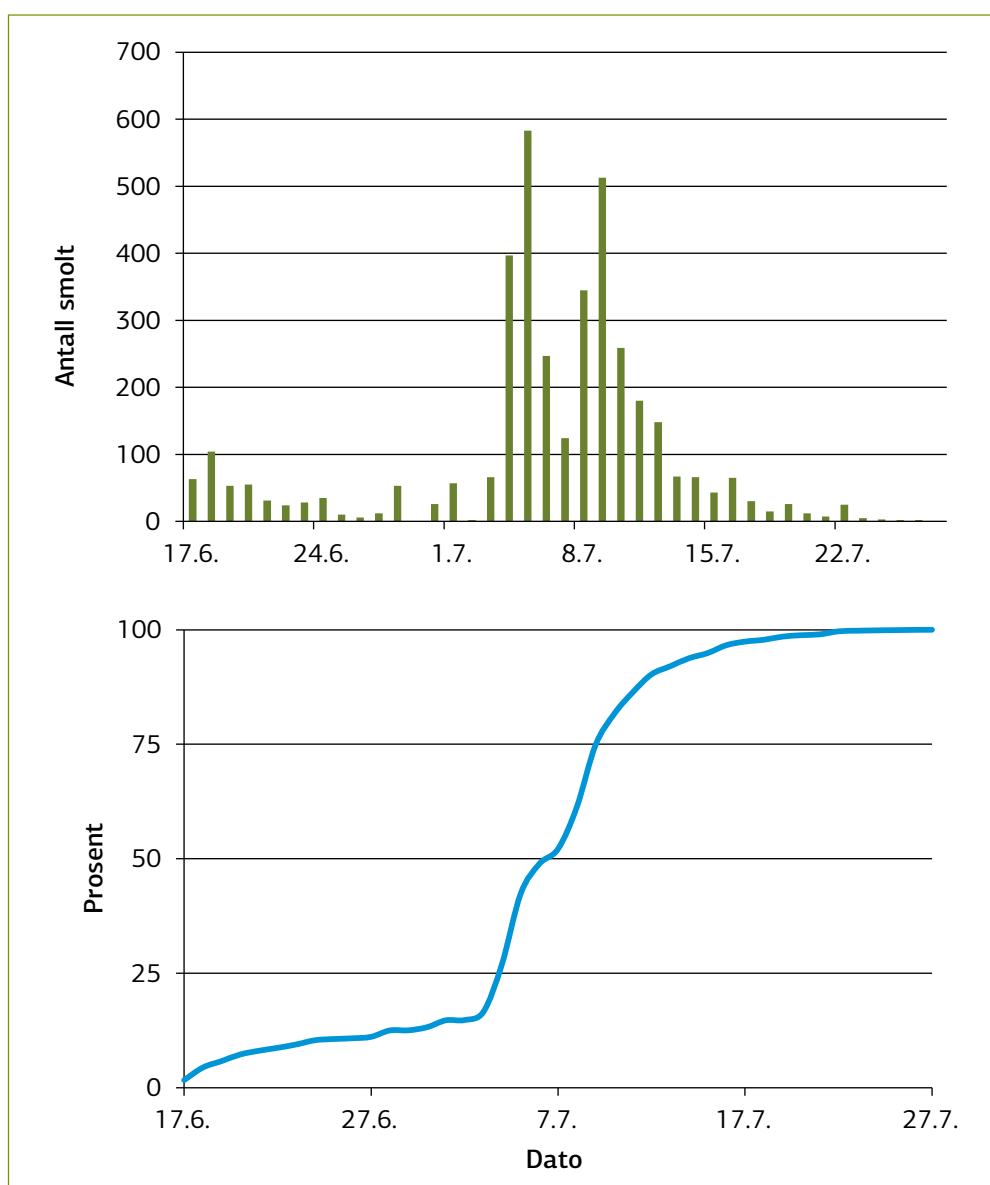
**Tabell 2.3.** Tidspunkt for 50 % nedvandring (fangst) av laksesmolt i Norske vassdrag. For vassdrag med mer enn 3-års data er tidspunkt for 50 % nedvandring i tidligste år, median tidspunkt for tidsserien og tidspunkt for 50 % nedvandring i seneste år tabulert. Tidl-sent angir størrelsen på mellomårsvariasjon i antallet dager mellom tidligste og seneste år i tidspunkt for 50 % nedvandring. Met: angir metode: HF = heldekkende felle; LF = mindre felle; V = video.

			Met	Periode	N År	tidligste	median	seneste	Tidl-sent	Ref.
1	Storelva	A-Agd	LF	05-09	5	29.apr	11.mai	24.mai	25	Kroglund mfl. 2010
2	Tovdalselva	V-Agd	LF	04-09	6	03.mai	14.mai	23.mai	20	Barlaup mfl. 2010
3	Mandalselva	V-Agd	LF	04-09	6	30.apr	09.mai	21.mai	21	Hvidsten mfl. 2010
4	Imsa	Roga	HF	76-95	20	07.mai	15.mai	25.mai	18	Hvidsten mfl. 1998
5	Suldalslågen	Roga	LF	96-08	13	27.apr	01.mai	12.mai	15	Sægrov 2009
6	Daleelva	Hord	HF	04-09	6	15.mai	27.mai	05.jun	21	Skilbrei mfl. 2010, Barlaup upub.
7	Vosso	Hord	LF	01-08	8	12.mai	16.mai	27.mai	15	Barlaup 2008
8	Ekso	Hord	LF	06-08	3	08.mai		02.jun		Barlaup upub.
9	Vikja	SF	LF	04-08	4	26.apr	03.mai	30.mai	34	Gabrielsen mfl. 2009
10	Flåmselva	SF	LF	02-06	5	06.mai	17.mai	22.mai	16	Hellen mfl. 2007
11	Aurlandselva	SF	LF	01-06	5	12.mai	27.mai	06.jun	25	Hellen mfl. 2007
12	Eira	MR	LF	01-08	8	06.mai	13.mai	24.mai	18	Jensen mfl. 2010
13	Driva	MR	LF	05-08	4	09.mai	17.mai	25.mai	16	Arnekleiv mfl. 2010
14	Orkla	ST	LF	83-09	25	06.mai	15.mai	03.jun	28	Hvidsten mfl. 2004, 2012
15	Stjørdalselva	NT	LF	91-05	15	13.mai	22.mai	07.jun	25	Arnekleiv mfl. 2007
16	Urdåa	Nord	V	06-08	3	12.mai		22.mai		Lamberg & Strand 2009
17	Saltdalselv	Nord	LF	90-95	6	23.mai	05.jun	19.jun	27	Jensen mfl. 2004b
18	Skjoma	Nord	V	04-08	5	22.mai	11.jun	14.jun	23	Lamberg mfl. 2009b
19	Roksdalsvassdraget	Nord	V	06-10	5	24.mai	08.jun	11.jun	16	Lamberg mfl. 2011a
20	Laukhelleelv/Lakselva	Troms	V	08-10	3	16.jun		04.jul		Lamberg mfl. 2011b
21	Halselva	Finn	HF	87-03	17	11.jun	22.jun	05.jul	24	Jensen& Finstad 2004
22	Altaelva	Finn	LF	89-96, 04-06	11	17.jun	29.jun	11.jul	24	Næsje mfl. 1998 og Næsje upub.
23	Utsjoki, Finland	Finn	V	02-08	7	17.jun	01.jul	07.jul	20	Orell mfl. 2007, Svenning upub.

sammenhenger hadde det også vært interessant å sammenstille data på starten og slutten av utvandringen for eksempel ved tidspunkt for 5 % og 95 % utvandring, men disse målepunktene angis vanligvis ikke i de rapportene vi har hentet mesteparten av informasjonen fra, og det kreves derfor tilgang til rådata for at disse målene på smoltutvandringsforløp kan fremskaffes. Det har vært utenfor rammene for denne rapporten å gjøre en slik detaljert datasammenstilling. I en del tilfeller er utvandringsforløpet

(fangsten) to-toppig eller flere-toppig i det enkelte vassdraget. I slike tilfeller trenger ikke tidspunkt for 50 % utvandring nødvendigvis å være noe godt mål på når hovedmengden av smolt vandrer forbi stedet som overvåkes.

I vassdrag langs kysten av Norge er det laksesmolt på vandring fra om lag midten av april (i sør) til månedsskiftet juli/august (i nord). I det enkelte vassdrag kan det være smolt på vandring i en periode på mellom 1-2 måneder. For eksempel, ble det registrert



**Figur 2.5.** Øverst. Fangst av laksesmolt i feller ved Alta Bru i Altaelva gjennom sesongen i 2005. Nederst: De samme fangstdataene fremstilt som kumulativ fangst (i %) gjennom sesongen. Dette året skjedde 50 % fangst av laksesmolt 7. juli, mens 25 og 75 % fangst fant sted henholdsvis 4. juli og 10. juli Data fra Ugedal mfl. (2006).

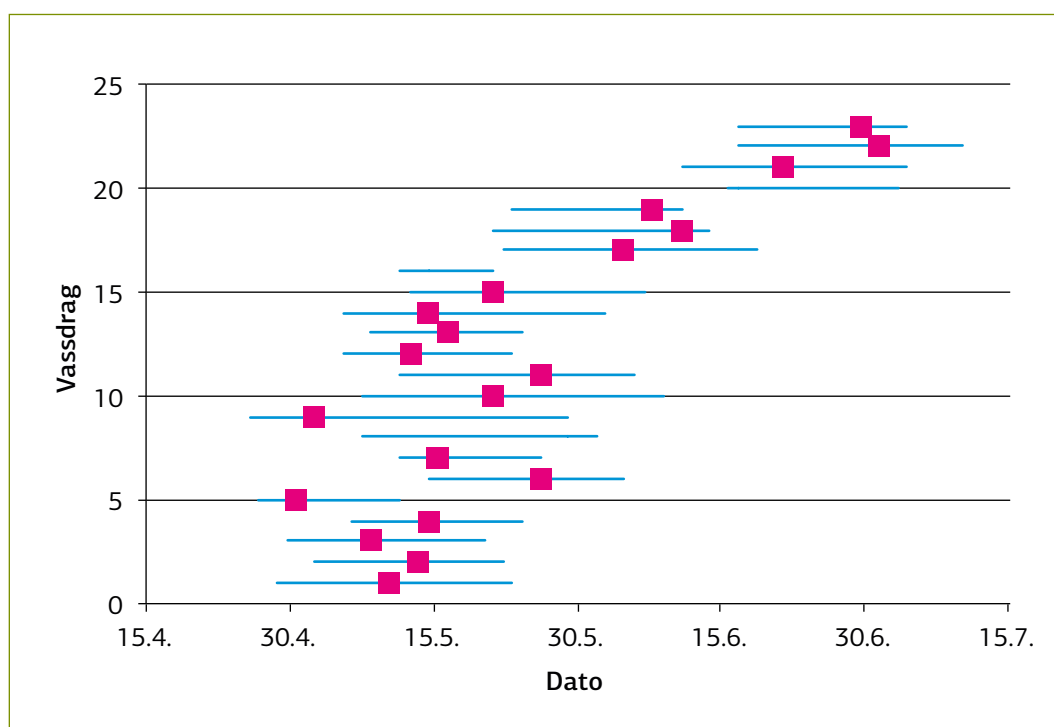


utvandrende laksesmolt i en periode på om lag 40 dager hvert år i perioden 2002-2004 i Utsjoki, en sideelv til Tana (Orell mfl. 2007).

Sammenstillingen viser at mai er hovedmåneden for utvandring av laksesmolt i Norge nord til de sydlige deler av Nordland (figur 2.6). Variasjonen mellom tidspunkt for smoltutvandring er imidlertid stor i denne delen av Norge. Her finner vi vassdrag med median utvandringstidspunkt (median av flere års data) fra 1. mai (Suldalslågen i Rogaland) til 27. mai (Daleelva i Hordaland). Dette betyr at i mange år vandrer en stor del av smolten ut i slutten av april i vassdrag i Sør-Norge med tidlig smoltutgang, mens det i vassdrag med gjennomgående sen smoltutgang vil kunne skje betydelig utvandring i første halvdel av juni. Fra midten av Nordland og nordover synes utvandringen å skje senere med juni som hovedmåneden for utvandringen de fleste år. I Troms og Finnmark skjer mesteparten av utvandringen fra midten av juni til månedsskiftet juni/juli de fleste år. Grovt sett synes dette spennet i utvandringstidspunkt fra sør til nord å samsvare med utviklingen i sjøtemperatur langs Norskekysten, slik at laksesmolten går ut når temperaturen i kystvannet nærmer seg om lag 7-9 °C (jfr. Hvidsten mfl. 1998).

tidspunkt fra sør til nord å samsvare med utviklingen i sjøtemperatur langs Norskekysten, slik at laksesmolten går ut når temperaturen i kystvannet nærmer seg om lag 7-9 °C (jfr. Hvidsten mfl. 1998).

Variasjonen mellom år i tidspunkt for 50 % utvandring (eller fangst/observasjon) i samme vassdrag er i størrelsesorden fra to uker opp til en måned i vassdrag med fem eller flere års data (tabell 2.3). En må anta at denne variasjonen delvis er avhengig av hvor stor variasjon det har vært i klimatiske faktorer som påvirker vanntemperaturen og vannføringen (snøsmelting/oppvarming) mellom år i undersøkelsesperioden i det enkelte vassdraget. Sannsynligvis er variasjonen i utvandringstidspunkt mellom år knyttet til variasjon i "tidspunkt for vår", slik at utvandringen av smolt i år med "sen vår" skjer senere enn i år med "tidlig vår" (jfr. referanser i innledningen til dette kapitlet). En statistisk analyse av variasjoner i smoltutvandringstidspunkt med hensyn på variasjon i klimatiske faktorer hadde vært svært nyttig.



**Figur 2.6.** Tidspunkt for 50 % utvandring (fangst eller observasjon) for laksesmolt i vassdrag langs Norskekysten (gruppert fra syd til nord). Blå linjer angir variasjonsbredde for 50 % utvandring, mens røde firkanter angir median utvandringstidspunkt for tidsserier med flere enn 3-års data. Vassdragsnummer i figuren samsvarer med nummerering i tabell 2.3

Sammenstillingen viser også at det kan være ganske store forskjeller i utvandringstidspunkt mellom vassdrag i samme fjordsystem. I Sognefjorden synes utvandringen av laksesmolt de fleste år å skje vesentlig tidligere i Vikja enn i Flåmselva og Aurlandselva (tabell 2.3). I 2005 for eksempel var tidspunkt for 50 % utvandring 8. mai i Vikja, mens den var om lag to uker senere i Aurlandselva og Flåmselva (henholdsvis 21. mai og 22. mai). En mer detaljert gjennomgang og analyser av utvandringsdata med hensyn på variasjoner mellom elver og mellom år i fysiske faktorer ville ha vært nyttig for å forstå slike forskjeller i utvandringstidspunkt mellom vassdrag i samme fjordsystem.

Det skal også bemerkes at mange av observasjonene kommer fra vassdrag som er påvirket av menneskelig aktivitet i stor grad. I Mandalselva og Tovdalselva er bestandene under reetablering etter forsurening (Hesthagen 2010), og det kan stilles spørsmål om laksesmoltens utvandringstidspunkt og forløp er preget av at laksen i disse vassdragene ikke er opprinnelig stedegen laks. De fleste av vassdragene er også påvirket av vassdragsregulering (tabell 2.3). Reguleringsregimene er forskjellige og i enkelte elver er vanntemperaturen og vannføringen om vinteren og våren forandret mye etter regulering sammenliknet med før vassdraget ble regulert. I slike vassdrag kan det tenkes at reguleringsregimet har stor betydning for tidspunkt og forløp for utvandringen.

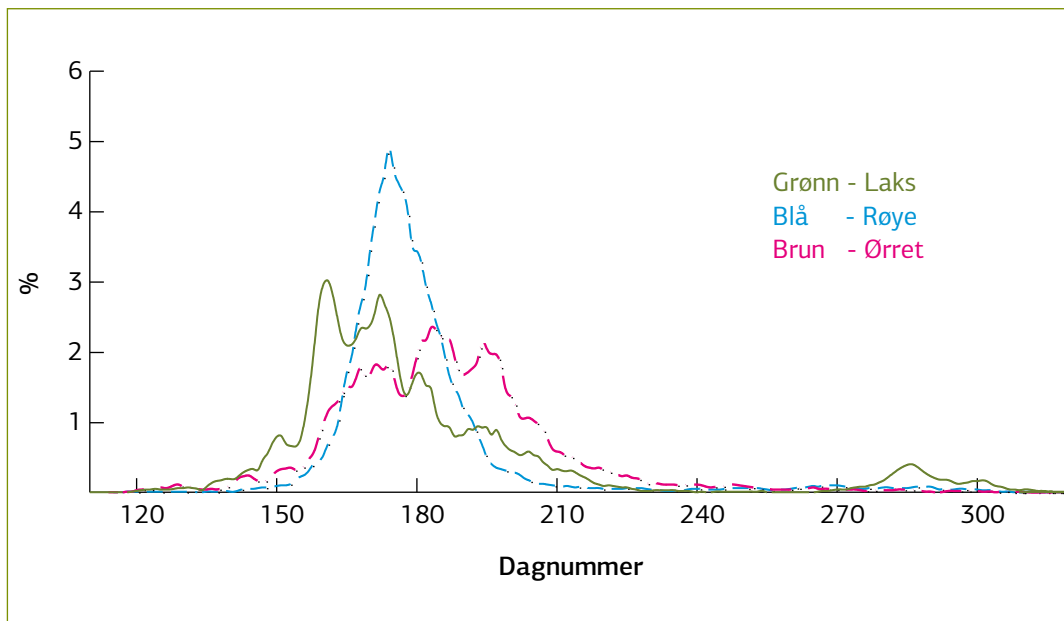
Tabellen gir så vidt vi kjenner til utvandringstidspunkt for vill laksesmolt også i de vassdragene hvor det drives utsettinger av laksunger. I Vikja er det utvandring av smolt fra en rognplantet lokal bestand (Gabrielsen mfl. 2009), men vi anser det for mindre sannsynlig at rognplantinger skal kunne påvirke tidspunkt for utvandring til smolt så lenge foreldrefisken er lokal villfisk. I Daleelva var smoltbestanden i en årrekke sammensatt av smolt som stammet fra naturlig gyting, smolt som stammet fra rognplantinger og smolt som stammet fra utsetting av relativt store laksunger høsten før. Utvandringen av smolt som stammet fra utsetting av laksunger høsten før var forsinket sammenliknet med utvandringen av villsmolt (Skilbrei mfl. 2010). I tabellen er det gitt utvandringstidspunkt for "villsmolt" (inkludert smolt fra rognplantinger) for Daleelva. I Suldalslågen skjedde det også utsettinger av settefisk i en årrekke, men her var settefisken merket med fettfinneklipping og er ikke med i oversikten over utvandringstidspunkt for laksesmolt (Saltveit 1998, 2004).

### Utvandringstidspunkt for smolt av sjøaure og sjørøye

Førstegangsvandrere (smolt) av laks, aure og røye går ut av Halselva i Finnmark i løpet av juni-juli (Jensen mfl. 2005, 2012). I gjennomsnitt vandrer laksen først, deretter røya og til slutt sjøauren. Median utvandringstidspunkt for smolt av de tre artene i perioden 1987-2004 var 23. juni for laks, 26. juni for sjørøye og 5. juli for sjøaure (Jensen mfl. 2005). Sjørøyesmoltens utvandringsperiode var mer konsentrert og varierte mindre mellom år enn hos de to andre artene. Både hos laks og sjøaure vandret noen individ av smoltstørrelse ut senere på sesongen enn under den tradisjonelle smoltutvandringsperioden. (figur 2.7).

I Lakselva på Senja var det også liten forskjell på tidspunkt for utvandring av smolt av de tre artene (Lamberg mfl. 2011b). I 2008 varierte tidspunkt for 50 % utvandring av smolten mellom 17. juni (røye) og 22. juni (aure), mens i 2009 varierte tidspunkt for 50 % utvandring mellom 16. juni (røye og laks) og 18. juni (aure). I 2010 var tidspunkt for 50 % utvandring 4. juli for alle tre artene. Også i Urvoldvassdraget i Bindal i Nordland synes tidspunkt for utvandring av smolt å være relativt lik mellom de tre artene, men her var 50 % utvandring rundt 17. mai (Lamberg & Strand 2010b). Urvoldvassdraget er kanskje det sørligste vassdraget i Nordland som per i dag synes å ha en bestand av sjørøye av noen størrelse.

I Vardnesvassdrager på Senja er det også gjort omfattende studier av vandringsforløpet av ulike størrelsesgrupper av sjøaure og sjørøye og laksesmolt. Disse studiene har vist at de største individene som har vært i sjøen tidligere (veteranvandrere) av røye og aure går ut av vassdraget tidligere enn smolten (Berg & Jonsson 1989). Dette overensstemmer med studier fra andre vassdrag med sjørøye og sjøaure i fastlands-Norge (f.eks. Halsvassdraget: Storvatn i Hammerfest: Rikardsen mfl. 1997, Imsa: Jonsson & Jonsson 2002). I Diesetvassdraget på Svalbard synes det imidlertid som om utvandring av smolt og større individ av sjørøye skjer samtidig og umiddelbart etter isløsning i utløpselva til Diesetvannet (Gulseth & Nilsen 2000, Svenning & Gullestad 2002). Denne utløpselva tørregges om vinteren og elva er bare åpen som vandringsvei i en til to måneder hvert år. Det har blitt spekulert i at et slikt utvandrings-mønster er en tilpasning til et uforutsigbart miljø med hensyn på hvor lenge elvene er åpne for vandring (Svenning & Gullestad 2002), slik at det er en fordel å begynne vandringen



**Figur 2.7.** Tidspunkt for utvandring (% av fisken) av smolt av laks, aure og røye i Halselva i perioden 1987-2004. Figuren er basert på samledata for hele perioden. Fra Jensen mfl. (2005).

til sjøen med en gang vandringsveien åpner seg. Dette funnet er en sterk indikasjon på at det er lokale tilpasninger til stimuli for vandringstidspunkt for førstegangsvandrere av sjørøye.

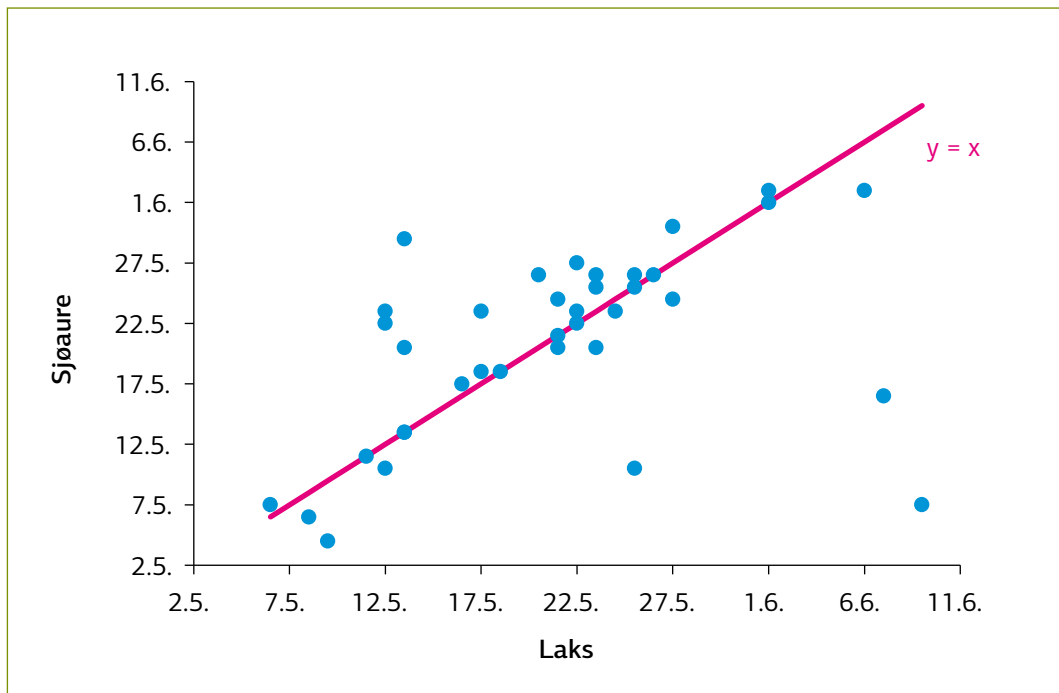
I vassdrag i Sør-Norge (dvs fra Trøndelag og sørover) hvor det har vært driftet smoltfeller for fangst av utvandrende fisk fanges det smolt av både sjøaure og av laks. Jevnt over er det godt samsvar mellom tidspunkt for 50 % utvandring (fangst) av sjøauresmolt og laksesmolt i det enkelte vassdrag og år (figur 2.8). En del av de undersøkte vassdragene er dominert av laks og her fanges det relativt få sjøauresmolt. Store avvik enkelte år kan skyldes lav fangst av sjøauresmolt og usikker bestemmelse av tidspunkt for 50 % nedvandring av denne arten. Smoltfeller opereres vanligvis i en begrenset tidsperiode i det enkelte vassdrag. Det kan derfor skje utvandring på andre tider av året som ikke er registrert i disse undersøkelsene. Ved videoovervåking i Aurland ble det for eksempel observert utvandring av sjøauresmolt (og noe laksesmolt) utover i juli (Lamberg mfl. 2007) etter at driften av en smoltfelle var avsluttet i slutten av juni (Hellen mfl. 2007). I slike tilfeller kan det reelle tidspunktet for 50 % utvandring være forskjellig fra det som anslås ut fra fangsten i smoltfella.

I Imsa i Rogaland skjer det utvandring av aure som ikke tidligere har vært i sjøvann gjennom alle årets måneder. Vurdert ut fra samlede fangster av førstegangsvandrende aure i perioden 1976-2005 er utvandringen gjennomgående større på høsten enn i den tradisjonelle smoltutvandringsperioden på våren (Jonsson & Jonsson 2002, 2009a). Jonsson mfl. (2005) fremhever at mens vårutvandringen i Imsa er en tradisjonell næringsvandring kan høstnedvandringen i større grad være en overvintringsvandring hvor auren søker å finne egnede plasser for overvintring i de nedre deler av elva eller i brakkvann. Hvor vanlig et slikt utvandringsmønster er i vassdrag med sjøaure i Sør-Norge vet vi ikke.

Alt i alt tyder denne korte gjennomgangen på at utvandringstidspunkt for smolt av sjøaure og sjørøye synes å skje på omtrent samme tid som for laksesmolt i vassdrag langs norskekysten.

#### Høstnedvandring av laks og bruk av estuarine områder

Både i Imsa og Halselva skjer det en utvandring av laksunger av smoltstørrelse (presmolt) om høsten, men antallet er lavt (< 10 % i Halselva) i forhold til smoltutvandringen om våren. I Halselva er det hovedsakelig kjønnsmodne hanner som vandrer ut,



**Figur 2.8.** Tidspunkt for 50 % fangst av lakse- og auresmolt i samme år fra Flåm, Aurlandsvassdraget, Eira, Driva og Stjørdalselva. Referanser til datagrunnlag er gitt i tabell 2.3.

og bare et fåtall individer har blitt gjenfanget som voksen fisk (Jensen mfl. 2005). Også i lmsa er gjenfangsten av voksne fisk fra høstutvandret laksesmolt svært lav (Bror Jonsson NINA pers med.). I disse to vassdragene synes altså høstnedvandring av laksunger ikke å gi noe vesentlig bidrag til produksjonen av voksen laks. Vi har liten eller ingen kunnskap om høstnedvandring av fisk i smoltstørrelse i andre norske laksevassdrag.

Fra Canada og de Britiske øyer er det kjent at lakseparr kan vandre ut i og oppholde seg i estuarier frem til smoltifisering (f.eks. Cunjak mfl. 1989, McCormick mfl. 1998, Pinder mfl. 2007). I Western Arm Brook, Newfoundland i Canada, skjedde det nedvandring av lakseparr om våren ut i estuarier. Denne parr kunne senere vandre videre som smolt samme sommer eller vende tilbake til elva for overvintring (Cunjak mfl. 1989). I River Frome, en kalkelv i Sør-England, skjer det en utvandring til estuarine områder av stor parr (presmolt) om høsten (Pinder mfl. 2007). I antall utgjør denne høstutvandringen om lag 20-25 % av den totale utvandringen av laks fra vassdraget (Pinder mfl. 2007, Riley mfl. 2008).

Den utvandrende parr har ikke utviklet full sjøtoleranse ved nedvandring om høsten (Riley mfl. 2008). Det har blitt gjenfanget voksen laks som stammer fra slik nedvandring, men det er foreløpig uavklart om sjøoverlevelsen er like stor hos høstnedvandret parr som hos smolt som vandrer ut om våren (Riley mfl. 2009).

I enkelte norske vassdrag utgjør områder som er påvirket av tidevann store arealer. Det gjennomføres knapt nok ungfiskundersøkelser i slike områder slik at deres betydning som oppvekstområde for ungfisk av laksefisk og produksjonen av smolt er lite kjent. Det er også velkjent at brakkevassområder kan benyttes som leveområder for ungfisk av aure og i enkelte små vassdrag på Skagerakkysten kan slike områder sannsynligvis være viktige som leveområder for årsyngel av aure allerede fra høsten av (Jonsson mfl. 2005). Estuarine områder kan ikke uten videre avskrives som viktige oppvekstområder for ungfisk i vassdrag med anadrome fisk. I vassdrag med store slike områder burde det vært gjennomført undersøkelser for å undersøke hvor stor betydning de kan ha for den totale produksjonen.

På de britiske øyer rapporteres det også om nedvandring av stor parr (presmolt) om høsten i enkelte elver. I Girnock Burn, en liten sideelv til River Dee, Skottland, skjer det en nedvandring av smolt om våren (mars-mai) og en nedvandring av parr (fisk som vil bli smolt kommende vår, altså presmolt) om høsten (oktober-desember) (Youngson mfl. 1983). Bidraget til tilbakevandringen av voksen laks til sideelva tilsvarer om lag de to utvandringsskorpene relative størrelse, dvs. at overlevelsen frem til tilbakevandet voksen laks er om lag like stor for høstnedvandet presmolt som for individ som vandrer ut fra Girnock Burn som smolt påfølgende vår (Youngson mfl. 1994, Gurney mfl. 2008). Mesteparten av laksungene forlater sideelva som smolt om våren (om lag 70 %, Gurney mfl. 2008). I dette tilfellet er det mulig/sannsynlig at individene som vandrer ned om høsten overvintre i hovedelva før de går ut som smolt påfølgende vår. Tellinger av antall smolt som forlater Girnock Burn om våren vil altså undervurdere denne sideelvas totale bidrag til smoltproduksjonen i River Dee.

Ved å fokusere for mye på smolt (dvs. utvandring av blank fisk om våren) som det avgjørende målet på produksjon i et vassdrag eller vassdragsavsnitt kan en gå glipp av interessante vandringer/forflytninger som også kan være av stor viktighet for den totale produksjonen i et vassdrag.

### Lokale tilpasninger i utvandningsforløp

Genetiske forskjeller mellom fiskebestander i ulike biologiske trekk kan bare fastslås sikkert ved eksperimenter hvor fisken har blitt drettet opp under de samme betingelsene ("common garden"). Ved slike eksperimenter kan en utelukke at ulike miljøforskjeller under oppveksten påvirker resultatene (men en kan ikke nødvendigvis utelukke eventuelle maternale effekter). Slike forsøk har blant annet vist at det er genetiske forskjeller i tidspunkt for når voksen laks vandrer opp i elver både mellom (Hansen & Jonsson 1991) og innen (Stewart mfl. 2002) vassdrag. Det er gjennomført få slike eksperimenter for å studere genetiske forskjeller knyttet til tidspunkt for smoltutvandring hos Atlantisk laks (Garcia de Leaniz mfl. 2007), og ingen av dem er gjennomført i Norge. Vi kjenner heller ikke til slike eksperimenter for aure og røye fra Norge.

Orciari & Leonard (1996) fant forskjeller i tidspunkt for smoltutvandring (og smoltstørrelse) mellom tre stammer av laks som hadde blitt satt ut som yngel i et vassdrag i USA. Fisk fra en islandsk bestand hadde mindre smoltstørrelse og tidligere utvandring enn fisk fra lokale stammer. Nielsen mfl. (2001) fant forskjeller i utvandringstidspunkt hos utsatt smolt mellom to stammer i ett dansk vassdrag. Stewart mfl. (2006) fant at utsatt yngel som var avkom fra en laksebestand i øvre deler av et britisk vassdrag startet smoltvandringen tidligere på sesongen enn utsatt yngel som var avkom fra en bestand i nedre deler av samme vassdrag.

Selv om en finner indikasjoner på det er genetiske forskjeller i ulike trekk ved slike "common garden" forsøk er det ikke sikkert at forskjellene representerer en lokal tilpasning i dette trekket. For å fastslå at slike genetiske forskjeller er lokale tilpasninger må en også demonstrere (eller sannsynliggjøre) at forskjellene har betydning for fiskens fitness (det vil si livstids reproduktiv suksess).

I fravær av "common garden" eksperimenter må lokale tilpasninger knyttet til smoltmigrasjon sannsynliggjøres på andre måter. Det er allment antatt at det finnes lokale tilpasninger som påvirker tidspunkt for utvandring av smolt i norske og utenlandske vassdrag (Jonsson 1991, Hvidsten mfl. 1998, Antonsson & Gudjonsson 2002, Svenning & Gullestad 2002), men det er usikkert hva som er basisen for disse tilpasningene. Vi vet ikke om slike tilpasninger skyldes at fisk fra ulike bestander responderer ulikt på ulike miljøstimuli (atferdsmessige tilpasninger) eller om det kan være at ulike bestander har ulik smoltiferingsutvikling med hensyn på vanntemperatur.

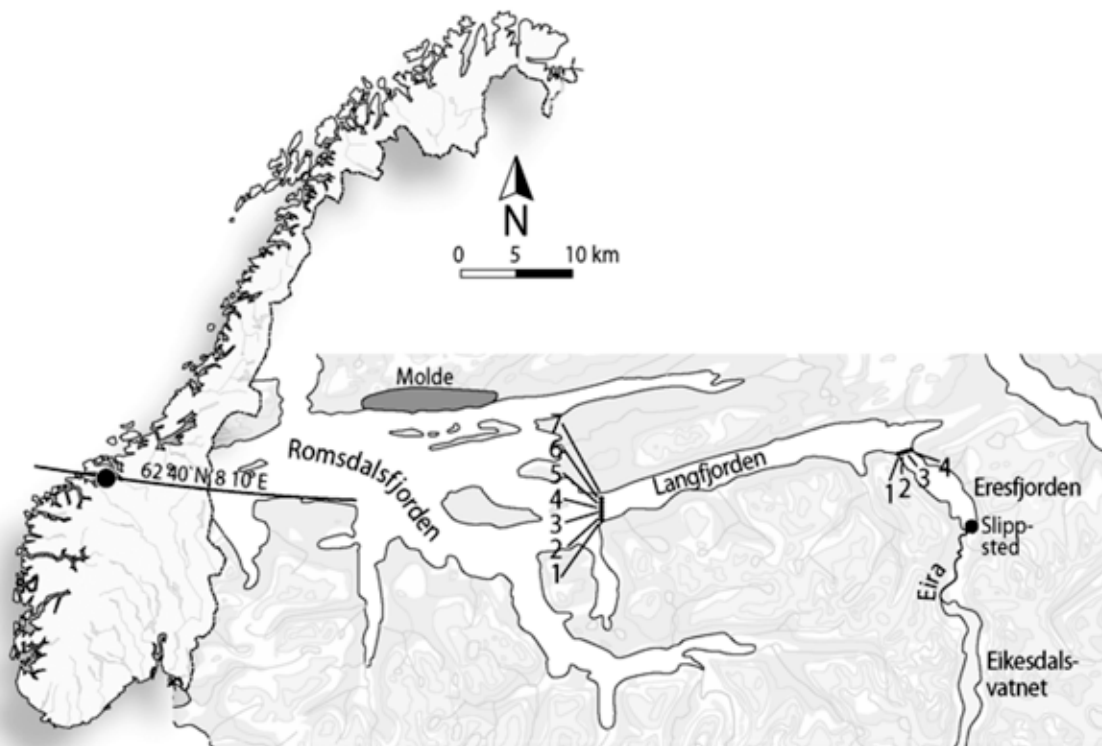
Kunnskap om det finnes lokale tilpasninger knyttet til utvandring og hva disse består i hadde vært nyttig av flere grunner. Slik kunnskap kan være av betydning for å vurdere mulige effekter av innblanding av rømt oppdrettsfisk på smoltøkologien. Slik kunnskap vil også være sentral med tanke på å vurdere eventuelle effekter av klimaendringer på smoltutvandringstidspunkt (Jonsson & Jonsson 2009b). I slike vurderinger hadde det også vært gunstig å kjenne til arvbarehet til de aktuelle biologiske trekkene for å kunne vurdere hvor raskt bestandene kan svare på miljøendringer via naturlig seleksjon.

## 2.4 Atferd og vandring til smolt etter utvandring til sjøen

Det har tidligere eksistert lite presis kunnskap om fjordvandringen av laksesmolt både i Norge og andre steder i verden. Trålinger etter smolt i norske fjordsystemer har imidlertid gitt viktig kunnskap om diett, fysiologi, påslag av lakselus, og også noe kunnskap om hvor lenge smolten oppholder seg i fjordsystemene (Rikardsen mfl. 2004). Forsøk med akustisk merket smolt på 1980- og 1990-tallet ga også noe kunnskap om postsmoltens vandringshastighet etter utvandring, men da en var avhengig av og "båtfølge" den enkelte smolt ble antallet individer som kunne studeres i den enkelte undersøkelse svært begrenset (f.eks. Hvidsten mfl. 1992). Etter årtusenskiftet har det vært gjennomført telemetriundersøkelser av vandring til postsmolt i flere norske fjorder. Undersøkelsene er gjennomført ved å merke smolt med akustiske sendere, for deretter å følge vandringene

deres ved å plassere ut automatiske lyttebøyer i smoltens utvandningsrute (figur 2.9). Hvis deteksjons-sannsynligheten for smolt som passerer et sted i utvandningsruta er høy, enten ved at det er satt ut et nettverk av lyttebøyer eller ved at sannsynligheten for deteksjon estimeres på andre måter, gir også slike undersøkelser kunnskap om smoltens overlevelse under fjordvandringen.

I de siste årene har det i mange regioner av Norge vært gjennomført synkronisert avlusing av oppdrettslaks. Dette har ført til at bestanden av lakselus i slike regioner har en senere oppblomstring på våren enn den ellers ville ha hatt (Bjørn mfl. 2011). Kunnskap om utvandringstidspunkt for laksesmolt, og kunnskap om postsmoltens vandringshastigheter, vandringsruter og oppholdstid i ulike deler av fjordsystemene er viktig for å vurdere i hvor stor grad slike synkroniserte avlusninger beskytter laksesmolten mot skadelige infeksjoner av lakselus under utvandringen.



**Figur 2.9.** Eksempel på studiedesign for å undersøke vandringshastighet og overlevelse hos post-smolt i et fjordsystem. Figuren viser slippsted for akustisk merket smolt ved munningen av Eira og plassering av automatiske lyttestasjoner ytterst i Eresfjorden (fire lyttestasjoner, nummerert fra 1 til 4) og ytterst i Langfjorden (sju lyttestasjoner, nummerert fra 1 til 7). Sakset fra Thorstad mfl. (2007b).

### 2.4.1 Svømmeatferd

I Eresfjorden, utenfor utløpet av Eira, ble det gjennomført manuelle peilinger av smoltens bevegelse like etter den ble sluppet hvor svømme-hastighet og -retning ble korrigert for fjordstrømmen for å registrere fiskens egenbevegelse (Thorstad mfl. 2004, Økland mfl. 2006, Thorstad mfl. 2007b). Disse manuelle peilingene viste at smolten svømmer aktivt, og at de ikke driver passivt med strømmen. Det var generelt store individuelle variasjoner i vandrings-hastighet. For vill laks var vandringshastigheten i forhold til bakken i gjennomsnitt 1,22 kroppslengder per sekund, mens fiskens egenbevegelse var i gjennomsnitt 1,17 kroppslengder per sekund. At egenbevegelsen var noe lavere enn vandrings-hastigheten i forhold til bakken betyr at fisken til en viss grad hadde svømt med strømretningen. Vandringshastighetene for kultivert smolt av laks var omlag de samme som for vill laksesmolt, mens vandringshastighetene for utsatt smolt av sjøaure var vesentlig lavere. Både laks og aure svømte i alle himmelretninger, og i alle retninger i forhold til fjordstrømmen. Laksesmolt hadde en mindre grad av forflytninger innover fjorden enn i andre retninger, noe som resulterte i en netto forflytning utover fjorden. Laksesmolten viste altså ikke en presis navigering ut fjordsystemet. Dette betyr blant annet at en vil undervurdere den faktiske vandrings-hastigheten til smolt ved å undersøke hvor lang tid det tar fra smolten slippes til den passerer lyttebøyer i utvandringruta. Ved å sammenligne vandrings-hastigheter registrert under manuelle peilinger med vandringshastigheter fra slipp til første registrering ved automatiske lyttebøyer, ble det funnet at lakse-smolten hadde svømt om lag dobbelt så lang distanse som korteste rute når de ble registrert ved lyttebøyene ytterst i Eresfjorden og Langfjorden (figur 2.9). Dette gjaldt både vill og utsatt laks. Strømhastigheten i Eresfjorden målt under manuell peiling av postsmolt var generelt lav (gjennomsnittlig 0,09 og 0,16 m<sup>3</sup>/s), og under slike forhold vil smoltens egenbevegelse være av stor betydning under utvandringen (Thorstad mfl. 2007b). I fjordsystemer med sterkere vannstrømmer vil disse strømmene ha større betydning.

I Hardangerfjorden ble det gjennomført hyppige peilinger av kultivert laksesmolt utstyrt med akustiske sendere med dybdesensorer og salinitets-sensorer, like etter utsetting (Davidsen mfl. 2008, Plantalech Manel-la mfl. 2009). Laksesmolten svømte hovedsakelig på 1-3 m dyp om dagen, mens

flere individ ble funnet nært overflata (mindre enn 0,5 m dyp) om natta. Det ble også observert at smolt kunne gjøre sporadiske (irregulære) dykk ned til 6,5 m dyp, men hvorfor den gjør slike dykk er uklart. Svømming hovedsakelig i overflatelagene gjorde at smolten i Hardangerfjorden hovedsakelig svømte i brakt vann (mindre enn 20 promille salt). Sendere som kan registrere dybde og salinitet er foreløpig for store til å implanteres i vill smolt så det foreligger ikke slike data for villsmolt fra Norge.

Registreringer av utvandrende vill og kultivert smolt av laks på lyttebøyer som er plassert på tvers av fjorder har vist at laksesmolten kan bevege seg i hele fjordens bredde slik at postsmolten passerte lyttestasjoner like gjerne midtfjords som nærmere land (Thorstad mfl. 2007a,b). Auresmolt, derimot, svømte helst nærmere land (Thorstad mfl. 2007a).

### 2.4.2 Vandringshastighet

Vill laksesmolt fra Eira brukte i 2004 i gjennomsnitt 19 dager (variasjonsbredde 1,5-62 dager) på å vandre fra utslippstedet ved munningen av Eira til Langfjorden, lengre ute i Romsdalsfjorden, en strekning på 37 km (Thorstad mfl. 2007a). Dette tilsvarer en gjennomsnittlig vandringshastighet på 1,9 km/døgn (variasjonsbredde: 0,6-24,7 km/døgn). Vill laksesmolt fra Altaelva brukte i gjennomsnitt 1,5 dager (variasjonsbredde 0,5-6,9 dager) på å vandre fra elvemunningen og 31 km ut i Altafjorden (Davidsen mfl. 2009). Dette tilsvarer en gjennomsnittlig vandringshastighet på 20,7 km/døgn (variasjonsbredde: 4,5-62 km/døgn). Det var det utplassert lyttebøyer på tvers av disse to fjordene og i begge studiene var deteksjonssannsynligheten for utvandrende smolt høy. Det er derfor sannsynlig at vandringshastighetene til utvandrende fisk er representative for den fisken som inngikk i undersøkelserne. I Eira ble smolten fanget i en smoltfelle under utvandring og overført til oppholdsakar i sjøen for restitusjon i et par dager før fisken ble sluppet ut sammen med umerket smolt. I Altaelva ble smolten fanget og merket i en smoltfelle ved Øvre Alta Bru (11 km fra sjøen) og satt ut igjen på samme sted etter merking og restitusjon. Smolten fra Altaelva fikk altså gjennomføre vandringsen fra elv til sjø på egen hånd. Om disse forskjellene i prosedyrer har påvirket vandrings-hastighetene vet vi ikke.

Bremseth mfl. (2007) rapporterer at vandrings-hastighetene til vill laksesmolt fra Nausta, Sogn og Fjordane, fra den forlot elvemunningen til de ble registrert ute i Førdefjorden (en strekning på i

overkant av 20 km) varierte fra 0,22 til 0,97 km/t, noe som tilsvarer fra 5 til 23 km/døgn. Vandringshastigheter for smolt som bare ble registrert i lyttebøyer nærmere munningen av Nausta var imidlertid lavere enn dette. Urke mfl. (2010) fant at vill laksesmolt fra Lærdalselva hadde en vesentlig høyere gjennomsnittlig vandringshastighet i Lærdalsfjorden (45 km/døgn) enn lengre ut i Sognefjorden (10 km/døgn). Urke mfl. (2011) fant at gjennomsnittlig vandringshastighet hos vill laksesmolt i Repparfjorden var 0,8 km/time noe som tilsvarer 19 km/døgn. I Førdefjorden baserer resultatene seg på at smolten ble detektert i et longitudinelt transekt av lyttebøyer. I Sognefjorden var en avhengig av at merka fisk beveget seg nært land på steder hvor det var plassert ut lyttebøyer, for at den kunne bli detektert. I begge disse fjordene er det mulig at en større andel av den smolten som vandret ut ikke ble detektert av lyttebøyene og det er derfor større usikkerheter knyttet til hvor representative de estimerte vandringshastighetene er.

Disse studiene tyder på at vandringshastigheter til villsmolt av laks kan variere ganske mye mellom lokaliteter, men studiene er basert på et relativt lite antall merkede (overlevende) individ og bare gjennomført i en sesong i hver fjord slik at det ikke er mulig å dra noen generelle konklusjoner. I alle studiene ble det også funnet en stor individuell variasjon i vandringshastigheter. Det hadde vært svært nyttig med flere studier av vandring hos villsmolt i norske fjorder. Vandringshastighetene til villsmolt i de norske studiene samsvarer i store trekk med tilsvarende studier av vandringshastighet til villsmolt i Canada (Hedger mfl. 2008, Lacroix 2008, Thorstad mfl. 2012a).

Mesteparten av studiene på vandringshastighet og atferd til laksesmolt etter utvandring til sjø er gjennomført med kultivert smolt. I Eresfjorden fant Thorstad mfl. (2007a) at utsatt smolt brukte vesentlig kortere tid på å vandre ut av fjorden enn villsmolt i 2004. Klekkerismolten var imidlertid vesentlig større (snitt: 19,8 cm) enn villsmolten (snitt: 15,2 cm) og hvis vandringshastighetene uttrykkes i kroppslengder per sekund var det ikke signifikante forskjeller mellom villsmolt og utsatt smolt dette året.

I Hardangerfjorden ble det gjennomført sammenliknende studier av kultiveringssmolt fra to bestander i Sognefjorden, Lærdalselva og Flekkeelva. Lærdalslaksen har en lang vandringsvei (144 km) for å komme til kysten sammenliknet med Flekkelaksen

som har en kort vandringsvei (20 km). Smolten ble sluppet utenfor elva Opo, og vandringen fulgt utover i Hardangerfjorden ut til en distanse fra elvemunningen på 170 km (Plantalech Manel-la mfl. 2011). Fisken av Lærdalsstamme brukte gjennomsnittlig 15 dager (variasjon 7-26 dager) på de første 17 milene av fjordvandringen, mens fisken av Flekestamme brukte gjennomsnittlig 18 dager (variasjon 14-26 dager), noe som tilsvarer gjennomsnittshastigheter på henholdsvis om lag 11 og 9 km/døgn. Smolten fra Lærdalsstammen startet å vandre raskere etter utsetting og hastighetsforskjellene mellom smolt fra de to stammene var størst i de midtre deler av fjorden. Undersøkelsen tyder på at det er genetiske forskjeller knyttet til vandringsatferden til smolt fra de to stammene. Det kan spekuleres i om dette er en lokal tilpasning knyttet til forskjeller i naturlig vandringslengde hos disse to bestandene, og at smolt fra bestander med lang vandringslengde svømmer hurtigere og har en mer effektiv utvandringssatferd.

Det foreligger også data på vandring hos oppdrettet postsmolt fra Masfjorden utenfor Matre i Hordaland (Skilbrei 2010). Her ble det gjennomført forsøk med simulert rømming av oppdrettslaks på postsmoltstadiet utover i sesongen 2008, og i hver utsettingsgruppe befant det seg også noen individ utstyrt med akustiske sendere. Postsmolt som ble sluppet i mai og juni beveget seg raskt ut av fjorden, og det ble ikke registrert dødelighet i løpet av den 21 km lange strekningen fra slippstedet til utløpet av Masfjorden. Vandringshastighetene var relativt sett noe høyere enn det som har blitt registrert hos kultiveringssmolt i andre undersøkelser. En vesentlig lavere andel av oppdrettslaks (postsmolt) som ble sluppet senere på sesongen vandret ut av fjorden og blant disse utsettingsgruppene ble individer gjenfanget i fjorden flere måneder etter at de var sluppet ut (Skilbrei 2010). Undersøkelsen tyder på at oppdrettssmolt som rømmer på våren under den naturlige smoltutvandringsperioden har en tilsynelatende naturlig vandringsatferd under den første delen av fjordvandringen.

### 2.4.3 Dødelighet (predasjon) under utvandring

Overlevelsen til laks i sjøen varierer mye både mellom og innen bestander. Mesteparten av dødeligheten antas å skje i de første månedene etter at fisken går ut av elvene. Dødeligheten kan skyldes både predasjon, parasitter, sykdommer og nærings-



forholdene, men det antas at predasjon kanskje er den viktigste faktoren for overlevelse i mange systemer (Hansen & Quinn 1998). Risikoen for å bli spist avtar vanligvis med økende fiskestørrelse slik at det vil kunne være en sammenheng mellom næringsforhold og predasjonsdødelighet. I år hvor næringsforholdene er gode kan postsmolten vokse raskt og få mindre predasjonsdødelighet enn i år hvor næringsforholdene er dårlige. I flere studier er det vist eller sannsynliggjort at postsmoltens overlevelse avtar når veksten er dårlig (f.eks. Friedland mfl. 2000).

Studier i elvemunningene i Surna og Orkla, har vist at predasjonen av laksesmolt kan være betydelig i selve elvemunningen (Hvidsten & Møkkelgjerd 1987, Hvidsten & Lund 1988). I elvemunningen av Surna ble det estimert at torsk kunne spise opptil om lag 25 % av Carlin-merket kultiveringssmolt (Hvidsten & Møkkelgjerd 1987). I estuariet til Orkla ble det funnet om lag 20 % predasjon på Carlin-merket laksesmolt fra torsk og sei, og dødeligheten synes like stor hos villsmolt som hos utsatt smolt (Hvidsten & Lund 1988). I Eira ble det funnet Carlinmerker fra utsatt smolt på land både langs elva og langs fjorden, og det er antatt at dette stammer fra smolt som er spist av måker, mink og oter, enten under utvandring i elva eller etter at fisken har kommet ut i sjøen (Reitan mfl. 1987). Undersøkelser i utlandet har også funnet til dels omfattende predasjon på smolt like etter at den har vandret ut (Dieperink mfl. 2002, Koed mfl. 2006).

I munningen av Tana tyder mageanalyser av laksand i 1981 og 2000 på at disse fuglene, som finnes i stort antall i området når laksesmolten går ut av elva, ikke hadde noen vesentlig betydning som predator på laksesmolt (Svenning mfl. 2005a). Basert på analyse av 2308 otolitter funnet i mageinnholdet til laksene var sil det dominerende byttedyret mens bare ett par av lakseotolitter ble funnet i magene. I 2000 ble det heller ikke funnet rester av laksesmolt eller otolitter av smolt ved en undersøkelse av mageinnhold til flere potensielle fiskepredatorer (blant annet torsk, sei og sjøaure) i området (Svenning mfl. 2005b). Fiskepredatorene hadde også sil som hovedføde. Det er mulig at høye tettheter av sil og gode forekomster av andre marine fisk i høvelig byttedyrstørrelse for predatorerne gjør at smolten blir mindre attraktiv som bytte. Undersøkelsen tyder på at laksesmolt kan være mindre utsatt for predasjon i den første fasen av sjøvandringen hvis det er store forekomster av alternative byttedyr i området (Svenning mfl. 2005a,b).

Telemetri-undersøkelser kan også gi informasjon om dødeligheten til smolt hvis deteksjons-sannsynligheten for merket smolt i utplasserte lyttebøyer er høy (ved at bøyene dekker hele tverrsnitt av fjorden) eller at deteksjonssannsynligheten kan estimeres ved andre metoder (se Davidsen mfl. 2009). I motsetning til andre metoder kan telemetri gi kunnskap om størrelsesorden av den totale dødeligheten under utvandring uten at det trengs å gjennomføres analyser av mageinnhold hos predatorer og estimering av størrelsen på bestandene av predatorer som spiser smolt.

Undersøkelsene i Romsdalsfjorden har vist at dødeligheten til laksesmolt kan være betydelig i første fase av sjøvandringen, og at det skjer dødelighet både i munningsområdet og under vandringen utover i fjorden (Jepsen mfl. 2006, Thorstad mfl. 2007a, Thorstad mfl. 2012b). Overlevelse for vill laksesmolt i 2004 var 58 % fra slipp til registrering ytterst i Eresfjorden (17 km fra munningen) og 35 % til ytterst i Langfjorden (37 km fra munningen). Overlevelse for kultiveringssmolt av laks i 2004 var 55 % fra slipp til registrering til ytterst i Eresfjorden, og 35 % til ytterst i Langfjorden (figur 2.9). Overlevelsen var altså ikke forskjellig mellom vill og utsatt laksesmolt dette året. Flere års studier med kultiveringssmolt av laks i Romsdalsfjorden har gitt liknende overslag over hvor stor andel av fisken som overlever ut til Langfjorden (om lag 30 %: Thorstad mfl. 2007a, Thorstad mfl. 2011, Thorstad mfl. 2012b).

I Altafjorden var overlevelsen av vill laksesmolt på 75 % under de første 17 km av fjordvandringen (Davidsen mfl. 2009). I Hardangerfjorden synes overlevelsen å ha vært større for kultiveringssmolt av Lærdalsstammen enn av Flekkestammen, og i 2006 ble henholdsvis 38 % og 24 % av den utsatte fisken fra de to stammene registrert på de ytterste lytte-stasjonene i fjorden om lag 170 km fra munningen på Opo hvor fisken ble sluppet (Plantalech Manel-la mfl. 2011). En mulig årsak til denne forskjellen i overlevelse kan være at smolten av Lærdalsstammen hadde en raskere utvandring i fjordsystemet, noe som antas å være viktig for overlevelse når fisken skal passere områder med høy predatoritet (jfr. Moore mfl. 1995).

Telemetriundersøkelser gir i utgangspunktet minimumstall for overlevelse fordi fisk kan passere lyttebøyene uten å bli detektert eller senderen kan svikte. I noen tilfeller kan telemetriundersøkelser også gi overestimerer av overlevelse fordi signaler fra sendere til smolt som er spist av fiskepredatorer

som torsk og sei fanges opp av lyttebøyene. Erfaringer tyder på at akustiske sendere fra smolt som blir spist av fiskepredatorer kan forbli i predatorene inntil 47 dager (Thorstad mfl. 2012b). Bruk av akustiske sendere med dybdesensor gjør det imidlertid mulig å skille ut slike tilfeller idet predatorene jevnlig går ned på vesentlig større dyp enn postsmolten (Thorstad mfl. 2012b).

Høy dødelighet av postsmolt laks i Eresfjorden i første fase av sjøvandringen antas å hovedsakelig skyldes predasjon fra sei, torsk og måker. Sei og torsk ble observert og samlet inn i munningen av Eira. Torsken angrep gjerne smolten fra dypere vann, mens seien jaget smolten i stor hastighet nær overflaten (Jepsen mfl. 2006). Begge artene hadde spist smolt. Sei hadde gjennomsnittlig 1,8 postsmolt i magen og torsk gjennomsnittlig 0,9 postsmolt i magen. Opp til 8 postsmolt ble funnet i én fiskemage. Torsken hadde annet mageinnhold i tillegg til postsmolt. Seien hadde bare postsmolt i magen, noe som tyder på at seien i større grad enn

torsken hadde spesialisert seg på å spise postsmolt. Seien hadde spist både aure, utsatt laks og vill laks, mens torsken i større grad bare hadde spist utsatt laks. Senere undersøkelser i Eresfjorden har vist at minst 2/3 av dødeligheten til kultivert smolt innerst i fjorden (inntil 2 km fra elvemunningen) med sikkerhet kan tilskrives marine fisker (Thorstad mfl. 2012b).

Samlet sett tyder de ulike undersøkelsene på at dødeligheten til smolt kan variere mye mellom fjordssystemer. Det er imidlertid sjelden at det er gjennomført undersøkelser i flere sesonger i samme fjordsystem. Dette gjelder både undersøkelser basert på analyse av mageinnhold og undersøkelser med telemetri. Unntaket er undersøkelsene i Romsdalsfjorden som tyder på en relativt liten variasjon mellom år i andelen kultiveringssmolt av laks som overlever under utvandringen i fjorden. Det er åpenbart at flere studier både i samme fjordsystem og i ulike fjorder kunne ha gitt oss verdifull kunnskap om denne fasen av postsmoltens liv.



*Predasjon medfører dødelighet av postsmolt i fjorden. Torsk og sei fanget i munningen av Eira i 2004 hadde gjennomsnittlig 1,5 postsmolt laks i magen (Jepsen mfl. 2006). Foto: Eva B. Thorstad*

## 3 Smoltantall og smoltproduksjon

Antall smolt som produseres i et vassdrag omtales ofte som smoltproduksjon. Denne størrelsen vil være avhengig av på hvilket tidspunkt en forsøker å måle eller estimere den og også hvor i vassdraget produksjonen måles eller anslås. Det dør fisk på alle livsstadier, også smolt under utvandring. Antall smolt som faktisk går ut av et vassdrag vil være lavere enn antallet som startet vandringen, og tapet under utvandring vil påvirkes av både naturlige faktorer som predasjon og ulike menneskeskapt påvirkningsfaktorer. I tilfeller hvor tapet av smolt under utvandring er stort vil derfor smoltproduksjonen målt som antall fisk før vandringen kommer i gang være betydelig større enn smoltproduksjonen målt som antall fisk som faktisk vandrer ut av vassdraget (f.eks. Kroglund mfl. 2011a). Generelt vil det være slik at jo lengre før smoltutvandringen i tid en forsøker å estimere antallet presmolt, det vil si fisk som ved første anledning sannsynligvis vil vandre til sjøs, jo større kan tapet være fram til det faktiske antallet fisk som vandrer.

Smoltproduksjonen av laks, sjøaure og sjørøye har blitt undersøkt med feller som fanger all (eller mesteparten) av den nedvandrende smolten i noen mindre vassdrag. I de siste årene har også videoovervåking blitt benyttet til å telle smolt av laks, sjøaure og sjørøye. Smoltproduksjonen av laks er også estimert ved merking/gjenfangst i flere vassdrag. Flesteparten av disse undersøkelsene er basert på merking av presmolt og gjenfangst av smolt, slik at disse undersøkelsene egentlig gir et estimat av presmoltbestanden på merketidspunktet og ikke direkte estimerer antallet utvandrende smolt. I de siste årene er det imidlertid også gjennomført estimater basert på merking/gjenfangst av vandrende smolt i to norske vassdrag, noe som gir et direkte estimat av antallet smolt.

I dette kapitlet tar vi først en kort gjennomgang av resultatene fra de ulike undersøkelsene i norske vassdrag med hensyn på laks. Oppsummerte data fra ulike undersøkelsene er samlet i **tabell 3.1**, **tabell 3.2** og **tabell 3.4**. Detaljeringsgraden i omtale av undersøkelsene i de ulike vassdragene varierer. Vi har trukket fram detaljer fra enkelte undersøkelser som vi synes er metodisk interessante mens resultatene fra andre vassdrag er mer summarisk omtalt.

I dette kapitlet tar vi deretter en grundigere gjennomgang av usikkerheter knyttet til de biologiske forutsetningene i merke/gjenfangst estimater basert på merking av presmolt. Vi gir også noen eksempler på merke/gjenfangst for å estimere antall smolt av laksefisk i utenlandske vassdrag for å se om det er noe å lære derfra.

I noen vassdrag gjennomføres det også undersøkelser av antallet utvandrende smolt av sjørøye og sjøaure. I vår gjennomgang gjengir vi de tallene for utvandrende fisk som er tilgjengelige for de vassdragene hvor det også er gjort undersøkelser av laksesmolt. Vi har ikke gjennomført noen samlet oppsummering eller vurdering for smoltproduksjonen av sjøaure eller sjørøye. Det foreligger også tellinger av smolt av sjørøye og sjøaure fra vassdrag som vi ikke har omtalt. Utvandrende smolt av sjørøye og sjøaure har blitt talt i feller i noen mindre vassdrag i Nord-Norge (f.eks. Anonym 1997, Rikardsen & Elliott 2000, Svenning & Klemetsen 2001). Med unntak av Møkkelandsvassdraget ved Harstad (Svenning & Klemetsen 2001) har undersøkelsene vært kortvarige. I Guddalsvassdraget i Hardangerjorden drifter Havforskningsinstituttet en Wolf-felle hvor det telles utvandrende smolt av sjøaure og laks (Skaala mfl. 2010, 2012). Vassdraget benyttes til blant annet til forsøk for å studere suksess til rognplantet laks med ulikt genetisk opphav (Skaala mfl. 2012).

### Smoltantall per arealenhet

For å kunne sammenlikne smoltproduksjonstall for laks mellom vassdrag beregnes ofte smoltproduksjonen i antall fisk per 100 m<sup>2</sup> elveareal. I Norge har det vært ganske vanlig å beregne dette arealet som arealet målt på 1:50 000 kart (N50), som representerer "breddfull" elv. Dette arealmålet er også benyttet i arbeidet med å sette første generasjons gytebestands-mål for norske laksebestander (Hindar mfl. 2007). I flere rapporter kan det være vanskelig å vite om de oppgitte arealene for produksjon korresponderer med arealer målt på 1: 50 000 kart. I vassdrag med innsjøer kan det være vanskelig å angi antall smolt per arealenhet fordi laksunger også benytter innsjøer til oppvekst (f.eks. Halvorsen 1996). Hvor stor del av produksjonen som foregår i innsjøene kan variere mye mellom vassdrag. I denne rapporten har vi likevel beregnet tetthet av laksesmolt basert på elvearealer også i de vassdragene hvor det er innsjøer på anadrom strekning. Dette for å kunne gjøre grove sammenlikninger mellom tetthet av laksesmolt i ulike vassdrag. I vassdrag med innsjøer vil disse tetthetene overvurdere tettheten

på elvestrekningene, men i varierende grad avhengig av hvor viktig innsjøene er for lakseproduksjonen.

### 3.1 Fellefangster av smolt

Smoltproduksjonen av laks, sjøaure og sjørøye har blitt undersøkt med feller som fanger all (eller mesteparten) av den nedvandrende smolten i noen mindre vassdrag.

I Imsa i Rogaland, (middelvanntføring 5 m<sup>3</sup>/s) har det vært drevet bestandsovervåking av laksefisk siden 1975. Wolf-fella i Imsa sperrer elva i et naturlig stryk 150 m ovenfor utløpet til fjorden. Fella fanger all laksefisk lengre enn ca. 10 cm som kommer vandrende nedover vassdraget. Oppvandrende fisk fanges i øverste trinn i ei fisketrapp, plassert parallelt med Wolf-fella. Imsa er 1-km lang og renner fra Liavatn (20 m over havet) til Høgsfjorden. Elva er sperret av en foss like nedenfor Liavatnet, slik at fisk som kommer fra sjøen ikke kan vandre videre oppover i vassdraget. Fram til midten på 1990-tallet var det imidlertid mulig for oppvandrende fisk å passere denne fossen. Imsa er dominert av laks, men det finnes også en sjøaurebestand her, dessuten vandrer det ned noe røye og sik fra innsjøene i vassdraget (Jonsson 1991).

I Imsa varierte utvandringen av laksesmolt fra 400 til 3100 i perioden 1975-1992. Vanndekket areal av Imsa (nedenfor Liavatnet) grovt vurdert til om lag 1

ha (10 000 m<sup>2</sup>, f.eks. Jonsson mfl. 1998a), og med dette arealet var smoltproduksjonen uttrykt i tetthet 15,5 smolt (variasjonsbredde 4-30) per 100 m<sup>2</sup> i perioden 1975-1992 (Jonsson mfl. 1998a). Hvis det ble produsert laksesmolt ovenfor Liavatnet i denne perioden vil dette gjøre at tetthetene er overvurdert. Det er senere gjennomført målinger av vanndekket areal av Imsa ovenfor fiskefella, og gjennomsnittlig vanndekket areal i perioden 1999-2004 ble beregnet å være 14 500 m<sup>2</sup> (Sigurd Einum, NTNU pers med). Variasjonen i vanndekt areal var relativt liten (beregnet til å variere fra minimum 12 300 m<sup>2</sup> til maksimum 17 100 m<sup>2</sup>). Brukes maksimum vanndekt areal i beregningene (som kanskje representerer en breddfull elv) blir den gjennomsnittlige tettheten av laksesmolt i Imsa 9,1 per 100 m<sup>2</sup> elveareal i perioden 1975-1992. Dette regnestykket illustrerer at hvordan vanndekket areal beregnes eller måles kan ha stor betydning for beregnet smolttetthet, noe som igjen har betydning for sammenlikning av smolttetthet mellom vassdrag. Imsa har også en sjøaurebestand, men denne bestandens vandringsmønster er kompleks (se kapittel 2), og førstegangsvandrere av aure går ut av vassdraget både i den tradisjonelle smoltutvandringsperioden om våren, og i stort antall om høsten (Jonsson & Jonsson 2002, 2009a). Det er derfor vanskelig å angi noe smoltantall for sjøaure fra dette vassdraget som er sammenliknbart med vassdrag hvor hovedutvandringen av aure skjer om våren.

**Tabell 3.1.** Tellingene av antall laksesmolt (gjennomsnitt med variasjonsbredde i parentes) i fiskefeller i norske vassdrag. Laksen stammer fra naturlig gyting (N), rognplanting (R) eller utsetting av yngel (Y) og settefisk (S). CV angir variasjonskoeffisienten for smolttellingene. Areal angir vanndekket areal for elvestrekninger i det aktuelle vassdraget og det oppgitte arealet er brukt for å beregne tetthet av smolt (gjennomsnitt med variasjonsbredde i parentes). \* angir at vanndekket areal kan beregnes på flere måter og det vises til teksten for hvilken beregningsmåte som er benyttet i denne tabellen. Referanser til de enkelte undersøkelser er gitt i teksten.

Elv (fylke)	Fisk	Periode	N (år)	Antall smolt	CV (%)	Areal (ha)	Tetthet (n/100m <sup>2</sup> )
Imsa (Rogaland)	N	1975-1992	18	1550 (400-3100)	48	1,0*	15,5 (4-31)
Daleelva (Hordaland)	R,N	2004-2011	8	1860 (970-2770)	35	3,4*	5,5 (2,9-8,2)
Dalåa (Nord Trøndelag)	S	1995-2004	7	1180 (815-1459)	16	5,0	2,4 (1,6-2,9)
Litjvasselva (Nordland)	Y	1986-89	4	1222 (593-2011)	43	7,0	1,7 (0,8-2,9)
Klubbvasselva (Nordland)	Y	1989-91, 93-94	5	178 (85-239)	36	1,5	1,2 (0,6-1,7)
Vardnes (Troms)	N	1960-63, 67-70	6	171 (35-524)	82	0,6*	2,9 (0,6-8,7)
Halselva (Finnmark)	N	1987-2004	18	1075 (333-2039)	40	2,7*	4,0 (1,2-7,6)

I Halselva i Finnmark (middelvannføring 4,3 m<sup>3</sup>/s) har det vært driftet nedvandrings- og oppvandringsfeller siden 1987. Wolf-fella, som er lokalisert om lag 200 m oppstrøms elvemunningen, fanger all fisk større enn ca 10 cm og er i funksjon fra slutten av april/midten av mai til begynnelsen av oktober. Halselva er 2,5 km lang og renner fra Storvatn (30 m over havet) til Altafjorden. Anadrom fisk kan vandre om lag 15 km opp i vassdraget. I perioden 1987-2004 vandret det i gjennomsnitt ut 1075 (variasjonsbredde: 333-2039) laksesmolt fra vassdraget hvert år (Jensen & Finstad 2004). I perioden 1988-2009 var den gjennomsnittlige årlige utvandringen av sjørøye og sjøaure henholdsvis 1350 (variasjonsbredde: 500-3600) og 950 smolt (variasjonsbredde: 300-1400) (Jensen mfl. 2012). Storvatnet og innløpselva til innsjøen er de viktigste gyte- og oppvekstområdene for sjørøye i vassdraget. Den stasjonære delen av bestanden synes å være relativt liten. Aure finnes i hele vassdraget, både på elvestrekningene og i innsjøen og det fins både sjøaure og stasjonær aure i vassdraget. (Jensen & Finstad 2004).

Laksen i Halsvassdraget har sine viktigste oppvekstområder i Halselva, men det forekommer også noe gyting i innløpselva til Storvatnet. Elfiske i denne elva tyder imidlertid på at det i de senere årene har skjedd lite lakseproduksjon her (Jensen & Finstad 2004, Arne Jensen NINA pers. med.). Hvis en antar at produksjonen av laksesmolt i vassdraget hovedsakelig skjer i elva nedenfor Storvatnet utgjorde antallet laksesmolt en gjennomsnittlig tetthet på 4,0 individ (variasjonsbredde: 1,2-7,6) per 100 m<sup>2</sup>.

Magnus Berg fikk bygget en nedgangsfelle av Wolf-typen i Vardnesvassdraget (middelvannføring 1 m<sup>3</sup>/s) på Senja i Troms på slutten av 1950-tallet (Berg 1977) og i flere år ble utvandrende laks, røye og aure fanget og merket i denne fella, mens oppvandrende fisk ble kontrollert i en oppgangsfelle. I løpet av åtte år (1960-1963 og 1967-1970) varierte antallet utvandrende laksesmolt fra 35 til 524, med et gjennomsnitt på 171 (Berg 1977). Basert på disse fangsttallene og en vurdering av hvor i vassdraget lakseproduksjonen skjedde (i elva mellom fella og Vardnesvatnet: totalt areal: 0,6 ha) gir dette en gjennomsnittlig smolttetthet på 2,9 (variasjonsbredde: 0,6 - 8,7) smolt per 100 m<sup>2</sup> (Berg 1977). Tettheten kan være noe overvurdert da laksunger også finnes i Vardnesvatnet og i innløpselva til vatnet (Halvorsen & Jørgensen 1996). Fangsteffektiviteten på fiskefella varierte med miljøforholdene (Jensen & Berg 1968, Berg 2001) slik at det er usikkert hvor stor

undervurderingen av antallet smolt var. Vi vet heller ikke om vassdraget var fullrekruttert av laks i de årene Berg gjorde sine undersøkelser.

I de siste årene har det også vært en smoltfelle i drift i Daleelva i Vaksdal i Hordaland, som måler utvandringen av smolt fra de øvre delene av vassdraget. Denne delen av Daleelva er om lag 1,7 km lang, er påvirket av vassdragsregulering og har en minstevannføring på 0,3 m<sup>3</sup>/s (Gabrielsen mfl. 2009). Fiskeproduksjonen i denne delen av vassdraget er basert både på naturlig rekruttering av sjøaure og laks og rognplantinger av laks. Det har også blitt satt ut laksunger (ensomrige) i denne delen av vassdraget (Skilbrei mfl. 2010). Den årlige utvandringen av vill laksesmolt (inkludert smolt som stammer fra rognplantinger) i Daleelva varierte mellom 970 og 2770 i perioden 2004-2011, med et gjennomsnitt på 1860 smolt (Skilbrei mfl. 2010, Gabrielsen mfl. 2011). Dette er imidlertid minimumstall da fella blir neddykket ved store vannføringer slik at den ikke fanger all utvandrende fisk. Slike episoder inntrer vanligvis en til to ganger per år (Skilbrei mfl. 2010). Uttrykt i tetthet (areal oppmålt ved normal lav vannføring) utgjør utvandringen av villsmolt i gjennomsnitt 5,5 (variasjon fra 2,9-8,2) smolt per 100 m<sup>2</sup>. Utvandringen av sjøauresmolt i perioden 2004-2011 varierte fra 1430 til 4765 individ, med et gjennomsnitt på 2650 smolt (Gabrielsen mfl. 2011). Høsten 2005 var det en storflom i vassdraget som forårsaket store endringer i elveleiet oppstrøms fella. Denne flommen hadde en klar negativ virkning på tettheten av ungfisk, men rognplantingene har ført til at tettheten av laks har blitt mindre berørt av flommen enn tettheten av aure (Gabrielsen mfl. 2009).

Det har også vært smoltfeller i drift for å måle effekten av kultiveringstiltak på lakseproduksjonen. I Vefsnvassdraget, Nordland ble det i en årrekke satt ut uføret yngel i to små sideelver som ikke var lakseførende (Johnsen mfl. 1991, 1997). Smoltutvandringen fra Litjvasselva varierte mellom 590 og 2010 i perioden 1986-1989, og dette gir en gjennomsnittlig smolttetthet på 1,7 (variasjonsbredde 0,8-2,9) per 100 m<sup>2</sup>. I Klubbvasselva varierte smoltutgangen mellom 85 og 257 i perioden 1989-1994 (unntatt 1992 da det ble fanget svært få smolt i fella), noe som gir en gjennomsnittlig smolttetthet på 1,2 (variasjonsbredde 0,6-1,7) per 100 m<sup>2</sup>. Fangsttallene for smolt ansees å være minimumstall for utvandringen i begge elvene. Forskjell i smoltproduksjon mellom de to elvene kan skyldes at det

i Klubbvasselve var en stedegen aurebestand, mens Litjvasselve ble rotenonbehandlet før utsettingen av lakseyngel tok til. I begge elvene ble det gjennomført gjødsling i deler av undersøkelsesperioden uten at dette hadde noen åpenbar effekt på ungfisktetthet.

I Dalåa, Meråker i Nord-Trøndelag, ble smoltutvandringen av laks undersøkt i perioden 1995 - 2004 ved en smoltfelle ved Øydammen (304 moh), flere km ovenfor lakseførende strekning i Stjørdalselva (Arnekleiv mfl. 2002a, Arnekleiv & Rønning 2005). Dalåa har sterkt redusert vannføring som følge av regulering, og har en tynn bestand av stasjonær aure. Det har vært satt ut laksunger på en om lag 2,5 km elvestrekning ovenfor fiskefella (hovedsakelig én-somrige, men også noe to-somrige) siden 1993. På deler av elvestrekningen ble det gjennomført ulike habitatforbedrende tiltak før utsettingen av laksunger tok til. I enkelte år har fiskefella vært oversvømt av flommer i kortere eller lengre perioder og en har gått glipp av deler av utvandringen. I de årene hvor fella sannsynligvis har fanget mesteparten av den utvandrende smolten har smoltutgangen variert mellom 820 og 1460 smolt med et gjennomsnitt på 1180. I tetthet utgjør dette om lag 2,4 (variasjonsbredde: 1,6-2,9) smolt per 100 m<sup>2</sup>. Smoltutgangen i året med størst fangst (1995 med 1460 smolt) er sannsynligvis en god del undervurdert da det var overløp over fella i starten av utvandningsperioden. Dette året var for øvrig det første med vesentlig utgang av smolt som følge av utsettingene, og det er sannsynlig at overlevelsen av settefisk var større enn de senere årene på grunn av at disse laksungene ikke hadde konkurranse fra eldre artsfrender under oppveksten (jfr. undersøkelsene i Vikja, Gabrielsen mfl. 2009).

### 3.2 Videotellinger av smolt

I de siste årene har også videoovervåking blitt benyttet til å telle hvor mange smolt av laks, sjøaure og sjørøye som går ut av norske og finske vassdrag (tabell 3.2). I disse undersøkelsene telles også antall oppvandrende fisk, og hensikten med undersøkelsene er å få detaljert bestands-informasjon på både utvandrende og oppvandrende fisk, både i antatt normalt fungerende vassdrag og i vassdrag der det er mistanke om redusert produksjon av smolt.

I Utsjoki, en finsk sideelv til Tana, har det vært gjennomført videoovervåking fra 2001, og fra og med 2002 har en hatt som formål å få fullstendig oversikt over antallet nedvandrende laksesmolt og

oppvandrende voksen laks (Davidsen mfl. 2005, Orell mfl. 2007, Borgstrøm mfl. 2010). Tellingene gjennomføres om lag 100 m ovenfor der Utsjoki renner ut i Tanaelva, om lag 100 km fra Tanaelvas munning. I perioden 2002-2009 (unntatt 2005 og 2008) varierte antallet laksesmolt som gikk ut av vassdraget mellom 12 500 og 26 400 (Orell mfl. 2007, Anonym 2011b). Vassdraget har flere innsjøer, men det antas at disse i liten grad brukes som oppvekstområder for laksunger. Produktivt elveareal i vassdraget er anslått å være 60 ha (Hindar mfl. 2007). Hvis vi legger dette arealet til grunn blir gjennomsnittlig tetthet av smolt 3,0 (variasjonsbredde: 2,1 - 4,4) per 100 m<sup>2</sup>.

I Lakselva/Laukhellevassdraget på Senja i Troms varierte antallet laksesmolt som gikk ut i årene 2008-2010 mellom 5980 og 10 240 (Lamberg mfl. 2011b). Vassdraget har en lakseførende elvestrekning på 21 km og tre små innsjøer i tillegg. Totalt elveareal er beregnet til 138 ha (Hindar mfl. 2007) og hvis dette arealet legges til grunn blir gjennomsnittstettheten av smolt 0,6 (variasjonsbredde 0,4-0,7) per 100 m<sup>2</sup>. Produktivt elveareal er anslått til 40 ha (Jørgensen mfl. 1991) og med dette arealet blir gjennomsnittstettheten av laksesmolt 2,0 (variasjonsbredde 1,5-2,6) per 100 m<sup>2</sup>. Vassdraget har også en betydelig bestand av sjøaure og i de tre årene varierte antallet auresmolt fra 6130 til 9090. Dessuten er det sjørøye i vassdraget og av denne arten ble det talt mellom 350 og 1230 smolt hvert år.

I Åelva (400 m ovenfor utløpet i sjøen) i Roksdalsvassdraget på Andøya i Nordland har det vært bestandsovervåking av anadrome laksefisk siden 2005 (Lamberg mfl. 2012c). Fra og med 2006 har overvåkingen også omfattet utvandrende smolt. Antallet laksesmolt har variert mellom 270 og 1480, med et gjennomsnitt på 860. Lakseførende strekning i Roksdalsvassdraget består av seks elvestrekninger og tre innsjøer (Halvorsen & Jørgensen 1996, Lamberg & Osmundsvåg 2009). I alle elvestrekningene er det påvist laksegyting og det er også funnet laksunger i alle de tre innsjøene (Halvorsen & Jørgensen 1996). Det antas at laksungene fra noen av de øvre elvene i stor grad vandrer ut i innsjøene før de blir smolt. Det er derfor svært vanskelig å beregne noen tetthet av smolt fra dette vassdraget som kan sammenliknes med tettheter i andre vassdrag. Arealet av elvene i Roksdalsvassdraget er beregnet til 13,6 ha ut fra kart (Hindar mfl. 2007). Hvis dette arealet legges

**Tabell 3.2.** Videotellinger av antall laksesmolt (gjennomsnitt med variasjonsbredde i parentes) i tre norske og ett finsk vassdrag. I alle vassdragene er det bare villfisk. CV angir variasjonskoeffisienten for smolttellingene. Areal angir vanddekket areal for elvestrekninger i det aktuelle vassdraget og det oppgitte arealet er brukt for å beregne tetthet av smolt (gjennomsnitt med variasjonsbredde i parentes). \* angir at vanddekket areal kan beregnes på flere måter og det vises til teksten for hvilken beregningsmåte som er benyttet i denne tabellen. Referanser til de enkelte undersøkelser er gitt i teksten.

Elv (fylke)	Periode	N (år)	Antall smolt	CV (%)	Areal (ha)	Tetthet (n/100m <sup>2</sup> )
Skjoma (Nordland)	2004-2009	6	260 (59-566)	71	35,9*	0,07 (0,02-0,16)
Roksdalsvassdraget (Nordland)	2005-2011	6	860 (270-1480)	58	13,6*	0,6 (0,2-1,1)
Laukhelleelv/Lakselva (Troms)	2008-2010	3	7840 (5980-10 240)		40*	2,0 (1,5-2,6)
Utsjoki (Finland)	2002-04, 06-07, 09	6	17 780 (12 850-26 380)	32	60*	3,0 (2,1-4,4)

til grunn blir gjennomsnittstettheten av smolt 0,6 (variasjonsbredde 0,2-1,1) per 100 m<sup>2</sup>. En arealberegning basert på breddemåling av vanddekt areal i elvene sommeren 2010 ga et areal på 7,7 ha (Benberg & Ingvaldsen 2011). Vassdraget har en svært tynn sjøarebestand, med gjennomsnittlig årlig utvandring av 33 smolt i årene 2006 til 2011 (Lamberg mfl. 2011a).

I Roksdalsvassdraget har oppgangen av voksen laks variert mellom 1595 og 2546 i perioden 2005-2011 (Lamberg mfl. 2012c). Det er med andre ord et paradoks at det kommer flere laks tilbake til vassdraget enn antall smolt som vandret ut. Det har blitt pekt på en rekke mulige forklaringer på dette paradokset (Lamberg & Osmundsvåg 2009, Lamberg & Strand 2010b); 1) Videoovervåkingen fanger ikke opp all utvandrende smolt. 2) Det er en svært stor andel flergangsgytere i vassdraget, 3) det vandrer inn "feilvandrerere" fra andre vassdrag i nærheten. I tillegg er det mulig at overlevelsen fra smolt til voksen laks er vesentlig større her enn andre steder, kanskje fordi vassdraget ligger langt ute på kysten med gode produksjonsområder for fisk i nærheten. Høyere sjøoverlevelse kan ikke forklare paradokset, men bidra til mulighetene for det.

I 2012 ble det gjort en nøyere registrering av voksen laks som vandret opp i Roksdalsvassdraget (Lamberg mfl. 2013b). Om høsten blir det hvert år fanget ca 100 laks som det tas skjellprøve av, før fisken fettfinneklippes og settes ut igjen. I 2012 ble

76 fettfinneklippet laks registrert på oppvandring, noe som tyder på en svært høy andel flergangsgytere i bestanden. Om noen av disse individene stammer fra gytesesonger flere år tilbake og om noen av vinterstøingene har et års pause i sjøen er ukjent.

I 2010 ble det gjennomført en undersøkelse av ungfisk i vassdraget for å anslå om antallet utvandrende smolt registrert ved videoovervåking var rimelige. Disse undersøkelsene tydet på at presmoltbestanden av laks i vassdraget sommeren/høsten 2010 var på om lag 14 000 individ fordelt med om lag like mange individ på elvestrekningene og i innsjøene (Benberg & Ingvaldsen 2011). Smoltutvandringen av laks våren 2011 var på 424 individ, slik at det er et stort sprik mellom forventet smoltutgang basert på presmolt og antallet smolt i videotellingene. I 2012 ble oppløsningen i videoovervåkingssystemet økt med fire ganger høyere oppløsning. Det ble parallelt gjort registreringer med den oppløsningen som er benyttet de siste 7 årene. Foreløpige resultater fra 2012 viser at smolttallene fra videotellingene ikke ble større om en benyttet en vesentlig høyere videooppløsning. Dette tyder på at de lave smolttallene fra vassdraget ikke skyldes mangler ved videotellingene (Lamberg mfl. 2013b). Det er med andre ord fremdeles uløste spørsmål vedrørende sammenhenger mellom presmoltbestand, smoltbestand og voksenfiskbestand i Roksdalsvassdraget.

I Skjoma, et sterkt regulert vassdrag i Nordland, har det vært drevet videoovervåking av oppvandrende

fisk siden 2001, og fra og med 2004 har en også overvåket utvandringen av smolt fra vassdraget (Lamberg mfl. 2009c). I Skjoma ble det talt mellom 59 og 566 utvandrende laksesmolt i perioden 2004-2009 (Lamberg mfl. 2010b). I tetthet utgjør dette 0,07 smolt per 100 m<sup>2</sup> (variasjonsbredde: 0,02-0,16) hvis vanndekket areal på gjennomsnitt-vannføring etter regulering legges til grunn for beregningen (35,9 ha: Lamberg mfl. 2007b). Vassdraget har imidlertid store arealer som ansees å ha svært dårlige oppvekstvilkår for fiskeunger. Dessuten synes overlevelsen av laks fra egg til smolt å være svært lav i vassdraget (Lamberg mfl. 2010b). Antallet smolt som vandrer ut er sannsynligvis undervurdert enkelte år på grunn av perioder med dårlig sikt under utvandringen i forbindelse med flommer (Lamberg mfl. 2009c).

### 3.2.1 Test av videoovervåking i Daleelva

Videotellinger av laks- og auresmolt ble evaluert mot fellefangster i Daleelva, Vaksdal, i to påfølgende år. I 2007 var kameraene plassert i et transekt over elva 5 m fra terskelen som er anlagt i forbindelse med Wolf-fella (Forseth mfl. 2009). Atferden til smolten i dette transektet var "uryddig" og fisk vandret i stor grad både nedstrøms og oppstrøms. Det ble konkludert at med den valgte lokaliteten medførte så mange observasjoner av fisk som vandret rundt

kameraene at det ikke er mulig med sikkerhet verken å gi et godt estimat for totalnedvandringen, eller den daglige utvandringen som kan sammenlignes med fellefangstene.

I 2008 ble kameraene flyttet nærmere fellelerskelen og dette året var det mulig å sammenlikne videotellingene med fangsten i fella samme døgn (Lamberg & Øksenberg 2009). I tillegg ble det benyttet et overflatekamera som overvåket ristene på fella. Totalt ble det registrert 922 smolt ved manuell videoanalyse i tre perioder à 4 døgn. I den samme perioden ble det registrert 1097 smolt i fellefangstene. Forskjellen mellom fangst og videoregistrering varierte fra døgn til døgn (tabell 3.3). Totalt for alle de analyserte døgnene ble det registrert 175 færre smolt i videoopptakene enn i fella. Videoregistreringene utgjorde derfor 84 % av totalantallet som ble fanget i fella (Lamberg & Øksenberg 2009). Feilkildene var imidlertid større hvis vi ser på de to artene hver for seg fordi det var en systematisk tendens til at andelen laksesmolt ble overvurdert og andelen auresmolt ble undervurdert (se tabell 3.3). Lamberg & Øksenberg (2009) diskuterer de viktigste feilkildene for videoovervåkingen i Daleelva. De fremhever at sikten i vannet, forekomster av objekter i bildefeltet som dekker for fisken og utilstrekkelig belysning om natta er de viktigste faktorene som ga underestimert av smoltutgangen.

Tabell 3.3. Fellefangst av smolt i forhold til videoovervåking i Daleelva i 2008 (etter Lamberg og Øksenberg 2009).

Felledøgn	Smoltfellefangst			Videoobservasjon			% video av fellefangst
	Antall laksesmolt	Antall sjøørretsmolt	Totalt	Antall laksesmolt	Antall sjøørretsmolt	Totalt	
2.05 – 3.05	1	12	13	3	7	10	76,9
3.05 – 4.05	3	18	21	4	10	14	66,7
4.05 – 5.05	2	12	14	4	11	15	107,1
5.05 – 6.05	12	19	31	7	11	18	58,1
22.05 – 23.05	4	12	16	5	9	14	87,5
23.05 – 24.05	19	17	36	25	22	47	130,6
24.05 – 25.05	81	56	137	78	43	121	88,3
25.05 – 26.05	18	27	45	18	13	31	68,9
8.06 – 9.06	166	33	199	140	28	168	84,4
9.06 – 10.06	250	55	305	184	13	197	64,6
10.06 – 11.06	206	34	240	206	39	245	102,1
11.06 – 12.06	27	13	40	38	4	42	105,0
<b>Totalt</b>	<b>789</b>	<b>308</b>	<b>1097</b>	<b>712</b>	<b>210</b>	<b>922</b>	<b>Gj 86,7</b>



### 3.3 Merking/gjenfangst estimater av presmoltbestand

Estimater av smoltproduksjonen ved merking/gjenfangst har vært gjennomført i Norge siden starten på 1980 tallet. De aller fleste undersøkelsene har hatt som formål å undersøke effekter av vassdragsregulering på produksjonen av laksesmolt. Vassdragene som er undersøkt er til dels store, og annen metodikk enn merking/gjenfangst har vært vurdert som lite formålstjenlig for å skaffe oversikt over totalproduksjonen. Undersøkelsene har i store trekk hatt den samme designen med merking av fisk (presmolt) 1-2 måneder før utvandring og gjenfangst av utvandrende fisk i smoltfeller. Årsaken til at man har valgt å merke så vidt tidlig i forhold til smoltutvandringen, er at dette er det eneste tidspunktet man kan fange mye fisk ved elfiske i mange av

disse elvene. Fisket foregår etter at isen er gått, men før vårflommen starter. Nedenfor gir vi en kort gjennomgang av de viktigste resultatene fra disse undersøkelsene og en oppsummering finnes i tabell 3.4.

I Kvasseheimsåna, en liten produktiv elv i Rogaland påvirket av avrenning fra landbruk, estimerte Hesthagen mfl. (1986) smoltproduksjonen av laks til 7290 (konfidensintervall:  $\pm 915$ ) i 1984. Arealet for lakseproduksjon er 4,62 ha ved gjennomsnittsvannføring og uttrykt i tetthet utgjorde bestanden 15,8 presmolt per 100 m<sup>2</sup>. I Kvasseheimsåna ble det gjennomført omfattende studier av produksjonen av laks- og aureunger i perioden 1979 til 1983. Tettheten av ungfisk høsten 1983 var av de høyeste i denne perioden slik at smoltutvandringen våren 1984 kunne være i nærheten av elvas bæreevne (Bergheim & Hesthagen 1990).

**Tabell 3.4.** Estimater av antall laksepresmolt (gjennomsnitt med variasjonsbredde i parentes) basert på merking av presmolt og gjenfangst av smolt i norske vassdrag. Presmoltbestanden i disse vassdragene stammer fra naturlig gyting med unntak av Aurlandsvassdraget hvor det også var noe rognplanting og i Vikja der hele produksjonen er basert på rognplanting. CV angir variasjonskoeffisienten for presmoltestimatene. Areal angir vanndekket areal for elvestrekninger i det aktuelle vassdraget og det oppgitte arealet er brukt for å beregne tetthet av presmolt ((gjennomsnitt med variasjonsbredde i parentes)). \* angir at vanndekket areal kan beregnes på flere måter og det vises til teksten for hvilken beregningsmåte som er benyttet i denne tabellen. Referanser til de enkelte undersøkelser er gitt i teksten.

Elv (fylke)	Periode	N (år)	Antall presmolt	CV (%)	Areal (ha)	Tetthet (n/100m <sup>2</sup> )
Kvasseheimsåna (Rogaland)	1984	1	7290		4,6*	15,8
Suldalslågen (Rogaland)	1999-2003	5	42 500 (32 900-51 700)	19	155	2,7 (2,1-3,3)
Vikja (Sogn og Fjordane)	2005-2008	4	3230 (1400-7100)	70	3,3*	9,9 (4,5-21,9)
Flåmselva (Sogn og Fjordane)	2002-03, 05-06	4	6960 (4030-9750)	32	11,6	6,0 (3,5-8,4)
Aurlandsvassdraget (Sogn og Fjordane)	2005-2006	2	23 840 (23 750 – 23 930)		39,1	6,1
Eira (Møre og Romsdal)	2001-2009	9	18 100 (12 900 – 30 500)	26	50,5	3,6 (2,5-6,0)
Orkla (Sør Trøndelag)	1983-2002	19	195 000 (118 000- 323 000)	29	300	6,5 (3,9-10,8)
Stjørdalselva (Nord Trøndelag)	1991-2005	15	59 400 (37 800 – 115 400)	35	177	3,4 (2,1-6,5)
Altaelva (Finnmark)	2004-2006	3	550 000 (421 000 – 664 000)		372*	14,9 (11,3-17,9)

I Orkla (ovenfor Meldal Bru, om lag 35 km fra utløpet) i Sør-Trøndelag, varierte den estimerte presmoltbestanden av laks mellom 118 000 og 323 000 i perioden 1983 til 2002 (Hvidsten mfl. 2004). Uttrykt i tetthet (areal fra 1:50000 kart) utgjør dette i gjennomsnitt 6,5 (variasjon fra 3,9 - 10,8) presmolt per 100 m<sup>2</sup>. I Orkla ble det funnet en sammenheng mellom variasjoner i smoltproduksjon i perioden 1983-2002, og vintervannføring, fosforinnhold i vannprøver og smoltalder (Hvidsten mfl. 2004). Sammenhengen mellom smoltproduksjon og minste vintervannføring var positiv, dvs. at høyere minste vintervannføring ga større smoltproduksjon. Sammenhengen med smoltalder var negativ, det vil si at eldre smolt ga lavere produksjon. Undersøkelsen fra Orkla indikerte også at smoltproduksjonen økte i en 10-års periode etter reguleringen, muligens fordi at elvas bæreevne for lakseproduksjon var høyere enn "normalt" i en overgangsperiode som følge av ekstra tilførsler av næringssalter (fosfor; demningseffekt). Undersøkelsene i Orkla ble videreført i perioden 2004-2011 og gjennomsnittlig tetthet i denne perioden var 5,6 (variasjon fra 3,4 - 7,2) presmolt per 100 m<sup>2</sup> (Hvidsten mfl. 2012). Undersøkelsen tyder på at smoltproduksjonen ikke har endret seg i Orkla i perioden 1994-2011.

I Stjørdalselva (ovenfor Sona Bru) i Nord-Trøndelag, varierte presmoltestimatene av laks mellom 37 800 og 115 400 i perioden 1991 - 2005 (Arnekleiv mfl. 2007). Uttrykt i tetthet tilsvarer dette i gjennomsnitt 3,4 (variasjonsbredde: 2,1-6,5) presmolt per 100 m<sup>2</sup>, når arealet beregnes ut fra 1:50000 kart. I Stjørdalsvassdraget har det også vært satt ut laksunger på elvestrekninger ovenfor lakseførende strekning, men estimatene er korrigert for dette. Det ble ikke funnet noen signifikant tidstrend i presmoltestimatene. Det har også blitt merket presmolt av sjøaure om våren samtidig med merking av presmolt laks. Gjenfangstene av merket sjøaure har imidlertid vært så lave at det ikke har blitt presentert noe estimat for presmoltbestanden av denne arten (Arnekleiv mfl. 2007).

I Suldalslågen (ovenfor Litlehaga Bru, om lag 2-3 km fra utløpet) i Rogaland varierte presmoltestimatene av laks mellom 32 900 og 51 700 i perioden 1999-2003 (Saltveit 2004b). Uttrykt i tetthet tilsvarer dette i gjennomsnitt 2,7 (variasjon fra 2,1-3,3) presmolt per 100 m<sup>2</sup>. Det var ingen signifikante forskjeller i estimatene i undersøkelsesperioden, men det ble funnet en positiv, men ikke signifikant,

sammenheng mellom fangsten av smolt i fella det enkelte året og estimatet for presmoltbestand samme år (Saltveit 2004b).

I Eira, i Møre og Romsdal, har presmoltbestanden av laks blitt estimert årlig siden 2001. Her varierte estimatene mellom 12 900 og 30 500 i perioden 2001 - 2010 (Jensen mfl. 2011). Uttrykt i tetthet tilsvarer dette i gjennomsnitt 3,6 (variasjonsbredde: 2,5-6,0) presmolt per 100 m<sup>2</sup>. Tetthetsanslaget er basert på arealet i elva nedenfor Eikesdalsvatn, fordi det anses at det skjer lite lakseproduksjon i innsjøen og på elvestrekninger ovenfor. Det høyeste estimatet (i 2007) var signifikant forskjellig fra de øvrige. I Eira har det også blitt merket presmolt av sjøaure om våren samtidig med merking av presmolt laks. Gjenfangstene av merket sjøaure har imidlertid vært så lave at det ikke har blitt presentert noe estimat av presmoltbestanden av denne arten (Jensen mfl. 2011).

I Aurlandselva (ovenfor Hopen, om lag 500 m fra utløpet) i Sogn og Fjordane ble smoltproduksjonen av både sjøaure og laks estimert i perioden 2001-2006 (Sægrov mfl. 2007). De første årene var gjenfangstene av merkede laksunger svært lave og det lar seg ikke gjøre å estimere bestanden med noen sikkerhet. I 2005 og 2006 viste beregninger en presmoltbestand av laks på om lag 23 800 fisk begge årene (Hellen mfl. 2006, 2007). Uttrykt i tetthet tilsvarer dette i gjennomsnitt 6,1 presmolt per 100 m<sup>2</sup>, hvis en holder Vassbygdvatn utenfor arealberegningene. For sjøaure var estimatene av presmoltbestanden henholdsvis 27 500 og 28 900 i disse to årene. I Aurlandsvassdraget ble det merket presmolt både ovenfor og nedenfor Vassbygdvatn (i henholdsvis Vassbygdelva og Aurlandselva). I begge de aktuelle årene var gjenfangsten av fisk (både aure og laks) vesentlig lavere for presmolt merket ovenfor Vassbygdvatn enn nedenfor. Ved estimeringen valgte Hellen mfl. (2007) å benytte bare antallet merka og gjenfanget merka fisk fra den nederste delen av vassdraget, mens de benyttet det totale antallet smolt fanget i beregningene. Hellen mfl. (2007) antar derfor at deres estimater totalt sett undervurderer bestanden av presmolt fra vassdraget disse to årene. Ved å gjennomføre beregningene på denne måten brytes forutsetningen om lukket bestand (se kap 3.3.1), og det kan være vanskelig å avgjøre om dette bruddet på forutsetninger gir et overestimat eller underestimat av bestanden. Store forskjeller i gjenfangst av merket fisk fra ulike deler av et

vassdrag er et metodisk problem ved merke/gjenfangst undersøkelser som det er vanskelig å vurdere hvordan påvirker estimerer. En annen usikkerhet med estimatene i dette vassdraget er at det ikke ble merket fisk i Vassbygdvatnet. Hvis utvandningsforløp for smolt som oppholdt seg i innsjøen ved merketidspunktet avviker fra smolt fra elvestrekningene kan dette påvirke estimatene, men igjen er det ikke mulig å avgjøre hvordan estimatene påvirkes.

Videovervåking i Aurlandsvassdraget i 2005 tydet på at vesentlig færre smolt gikk ut av vassdraget enn antallet estimert ved merking/gjenfangst (Lamberg 2006). Året etter ble derfor kamerainnsatsen økt og det ble gjort et forsøk på tellinger av all utvandrende smolt (Lamberg & Øksenberg 2007). Videotellinger (fra 21. april til langt ut på året) ga et resultat på 350 laksesmolt og 881 auresmolt. Kameraene var plassert om lag 30 m nedenfor smoltfella, og videotellingene var derfor påvirket av felledriften, slik som uttak av fisk fra smoltfella og dødelighet og atferdsendringer til smolt som ble sluppet fri etter fangst. I smoltfella, som ble driftet fra 20. april til 30. juni, ble det i 2006 fanget i alt 1364 smolt, fordelt på 753 laks og 611 aure. Av dette ble 443 smolt tatt ut til analyse, mens resten ble sluppet fri (Hellen mfl. 2007).

Etter en grov vurdering av mulige feilkilder anslo Lamberg & Øksenberg (2007) at det maksimalt hadde gått ut i størrelsesorden 3000 - 4000 smolt fra vassdraget våren 2006. Merke/gjenfangst estimatene av presmoltbestanden i vassdraget var i størrelsesorden 24 000 (95 % KI: 16 700 - 35 700) laks og 28 900 aure (95 % KI: 16 400 - 55 800) våren 2006 (Hellen mfl. 2007). I tillegg er det vist at merke/gjenfangst estimerer av presmoltbestand kan gi en vesentlig større overestimering av aureutvandringen enn av lakseutvandringen (Forseth mfl. 2009 se også kapittel 3.3.4). Dette resultatet er bare vist i Daleelva, men det er ikke usannsynlig at det også gjelder for andre vassdrag med sjøaure. Estimaterne fra Aurlandsvassdraget har også tilleggsusikkerheter på grunn av design og beregningsmåte (se ovenfor). Uansett så er det en betydelig forskjell i forventet smoltutgang som følge av estimerer av presmoltbestand og antall smolt som ble observert med video. Hvis videoovervåkingen i vassdraget ikke var beheftet med ukjente feilkilder så tyder resultatene på at merke/gjenfangst av presmoltbestand overvurderte smoltutgangen vesentlig i Aurlandsvassdraget i 2006.

I Flåmsvassdraget, Aurland i Sogn og Fjordane, ble smoltproduksjonen av både sjøaure og laks estimert i perioden 2002-2006. Vassdraget er lite påvirket av regulering og hensikten med undersøkelsene i Flåm var å benytte vassdraget som et referansevassdrag til Aurlandsvassdraget i forbindelse med utprøving av et nytt manøvreringsreglement i dette (Hellen mfl. 2007). Gjenfangsten av merket laksesmolt var for lav (2 individ) i 2004 til å få et estimat, mens estimatet de andre fire årene varierte mellom 4030 og 9750 laksepresmolt. Uttrykt i tetthet tilsvarer dette i gjennomsnitt 6,0 (variasjon fra 3,5-8,4) presmolt per 100 m<sup>2</sup>. De to siste årene av undersøkelsen vandret det også ut noe smolt fra områder ovenfor naturlig lakseførende strekning som et resultat av at gytelaks ble satt ut her i 2002, men estimatene er korrigert for dette (Hellen mfl. 2007). Estimaterne av sjøaurepresmolt varierte fra 3380 til 8430 med et gjennomsnitt på 5880 i årene 2004-2006.

I Altaelva (ovenfor Øvre Alta Bru om lag 10 km fra utløpet) i Finnmark varierte presmoltestimatene av laks mellom 421 000 og 664 000 i 2004-2006 (Ugedal mfl. 2007). Uttrykt i tetthet tilsvarer dette gjennomsnittlig 14,9 (variasjonsbredde: 11,3-17,9) presmolt per 100 m<sup>2</sup>, hvis arealet av Altaelva ovenfor Øvre Alta Bru legges til grunn for tetthetsberegningene. Eibyelva renner inn i Altaelva ovenfor Øvre Alta Bru og det foregår også lakseproduksjon i dette sidevassdraget. Produksjonsforholdene for laksunger i Eibyelva fremstår som vesentlig dårligere enn i Altaelva og det er vurdert at bidraget fra Eibyelva utgjør en liten andel av den totale smoltproduksjonen i vassdraget (Ugedal mfl. 2006a). Tas det hensyn til bidraget fra Eibyelva blir de beregnede presmolttetthetene noe lavere. I Altaelva var det signifikante forskjeller i tidspunkt for utvandring hos merket presmolt fra ulike elveavsnitt (Ugedal mfl. 2007). Smolt fra de øvre deler av elva gikk senere ut enn smolt fra de nedre deler. Det ble ikke gjennomført noen vurdering av hvordan dette kunne påvirke estimatene av presmolt, annet enn at det ble bemerket at resultatene fra 2005 sannsynligvis var bedre med tanke på lik fangstsannsynlighet av merka og umerka fisk enn i 2004 og 2006 fordi det dette året ble merket presmolt på flere områder ovenfor fellene enn i de to andre årene (Ugedal mfl. 2007).

I forbindelser med smoltundersøkelser i Driva i Møre og Romsdal ble det gjennomført et forsøk på å estimere presmoltbestanden av laks i 2007 (Arnekleiv mfl. 2010). Beregningene antyder en presmoltbestand på om lag 10 000 laks i Driva ovenfor Kiklingbrekkbrua (om lag 6 km fra sjøen). Dette utgjør en tetthet på om lag 0,1 presmolt per 100 m<sup>2</sup>. Laksungene i Driva er infisert med *Gyrodactylus salaris* og estimatet bekrefter at lakseproduksjonen i elva er svært lav.

I Vikja i Sogn- og Fjordane har det vært gjennomført estimater av smoltproduksjonen for å måle effektene av kultiveringstiltak på elvestrekningen ovenfor kraftverksutløpet (Gabrielsen mfl. 2009). Denne strekningen har sterkt redusert vannføring etter kraftverksreguleringen av vassdraget og anadrome fisk kan ikke lengre vandre opp hit. Siden 2003 har det vært drevet utplanting av lakserogn. I Vikja har det i motsetning til andre undersøkelser blitt benyttet utseendekriterier ved merking av presmolt. Estimaten varierte i perioden 2005-2008 mellom 1400 og 7100. Uttrykt i tetthet tilsvarer dette et gjennomsnitt på 9,9 (variasjon fra 4,5-21,9) presmolt per 100 m<sup>2</sup>. Tetthetsberegningene i Vikja er basert på et areal ved normal lav sommervannføring. Den høye presmolttettheten i 2005, det første året med undersøkelser, stammer fra den første årgangen med rognplantinger av laks i elva og beregninger tyder på at denne årsklassen som vokste opp uten konkurranse fra eldre laksunger hadde svært høy overlevelse. De påfølgende årsklassene av rognplantet laks hadde en lavere overlevelse og redusert presmolttetthet. Vesentlig lavere tettheter av smolt i senere år skyldes sannsynligvis også ekstraordinær dødelighet hos fiskeunger som følge av dårlig vannkvalitet i ett år (Gabrielsen mfl. 2009).

### 3.3.1 Merking/gjenfangst med vandrende smolt

I utlandet er det vanlig at estimering av smoltbestanden skjer ved merking og gjenfangst av vandrende smolt (se kapittel 3.3.7). Denne estimeringsmetoden har også blitt tatt i bruk i Norge de seneste årene; i Storelva (Kroglund mfl. 2011a) og i Surna (Johnsen mfl. 2012).

Når smolt merkes under nedvandring vil det være kort tid mellom merking og tidspunkt for gjenfangst. Det kan være større geografisk avstand mellom merkested og gjenfangststed. I Storelva ved Tvedestrand har det vært gjennomført undersøkelser av

smoltutvandringen de siste årene (Kroglund mfl. 2011a). I 2009 ble smolt under utvandring fanget i smoltskruer utplassert to steder i vassdraget. Den øverste fella sto ved Fosstveit kraftverk, mens den nederste fella sto i elvemunningen. Smolt ble fanget og merket ved Fosstveit og gjenfanget i et smolthjul plassert i elvemunningen. Avstanden mellom de to fellene var om lag 6 km. Ovenfor smoltfella ved Fosstveit var det utplassert en PIT-antenne som gjorde det mulig å beregne felleeffektiviteten til det nederste smolthjulet basert på deteksjon av PIT-merket fisk.

I 2009 ble noe av laksesmolten fanget i den øverste fella merket med PIT-merker, mens sjøauresmolt og mesteparten av laksesmolten ble merket med klipping av fettfinne. Ut fra merke/gjenfangst (både fettfinne og PIT-merking) eller ut fra fellefangst samt estimat over fangsteffektivitet til smolthjulene ble det estimert en produksjon (det vil si antallet smolt i vassdraget når utvandringen startet) på 13-14.000 laksesmolt (Kroglund mfl. 2010). Som følge av smolttap innenfor vassdraget knyttet til kraftverk og predasjon (fra gjedde og ender) ble det beregnet at utvandringen fra vassdraget var på 8500 til 9500 laksesmolt og ca 2000 sjøauresmolt dette året. Beregningene tydet på at ca 30 % av laksesmolten døde under nedvandring som følge av predasjon alene i 2009.

I 2010 ble fangst og merkeinnsatsen økt. Dette året ble det benyttet fire smoltfeller og fire PIT-antenner utplassert på ulike steder i vassdraget (se Kroglund mfl. 2011a for detaljer). Det ble håndtert 10 800 laksesmolt og 2450 auresmolt. Det ble PIT-merket og satt ut 1885 laksesmolt samt 650 auresmolt i elva. Basert på smolt fanget i smolthjulene og estimat av fangsteffektivitet i disse, var produksjonen på 13 500 laksesmolt. Ettersom mye smolt ble transportert vekk fra elva og først satt fri i fjorden var antall smolt som utvandret forbi områdene med predasjon redusert i forhold til året før. Gjedd og ender spiste i 2010 ca 50 % av smolten som vandret forbi disse områdene. Totalt vandret det ut om lag 3200 laksesmolt av egen fri vilje, mens 4675 laksesmolt ble transportert ut i sjøen for studier av sjøoverlevelse (Kroglund mfl. 2012b). Basert på fangsteffektivitet til smoltskruene ble det beregnet en smoltproduksjon av aure på 6400. Av disse nådde i størrelsesorden 3000 elvemunningen. Viktigste årsak til tap her var også predasjon.

I Storelva ble det benyttet en kombinasjon av gjenfangst av merket fisk i feller og gjendeteksjon i PIT-antennar. I tillegg til estimater av bestandsstørrelse har undersøkelsen gitt informasjon om rekruttering av smolt fra ulike deler av vassdraget og overlevelse av smolt innenfor vassdraget. Samme smolt kunne bli gjenfanget i smoltfelle og detektert i PIT-antennar. Basert på slike data har det vært mulig å beregne fangsteffektivitet til både smoltfella og PIT-antenna nederst i vassdraget. PIT antenna nederst i vassdraget detekterte ca 90 % av passingene. Resultatene tyder på at fangsteffektivitet til smoltfella nederst i vassdraget avtok fra 31% til 19% og 10 % utover fangstsesongen. Endringene i fangsteffektivitet kan knyttes til endringer i utvandringssatferd gjennom sesongen og smolten var primært nattevandrende når temperaturen var < 12 °C og dagvandrende når temperaturen var høyere (se kapittel 2).

Totalt vanndekket areal i vassdraget er beregnet til 41,0 ha. Legges dette arealet til grunn blir tettheten av laksesmolt (det vil si antallet smolt i vassdraget når utvandringen startet) om lag 3,3 individ per 100 m<sup>2</sup>. (Kroglund mfl. 2011a).

Våren 2011 og 2012 ble det gjennomført undersøkelser av antallet laksesmolt som vandret ut av Surna, et vassdrag som er betydelig påvirket av vassdragsregulering (Johnsen mfl. 2012). Hensikten var å estimere antall utvandrende laksesmolt på to lokaliteter for å vurdere størrelsen på smoltproduksjonen i den nederste delen av Surna, nedenfor Trollheim kraftverk, opp mot produksjonen i de øvre deler av vassdraget. Utvandrende smolt ble både merket og gjenfanget ved hjelp av to smoltfeller, en felle ved Harang like ovenfor Trollheim kraftverk og en felle ved Tellesbø i de nedre deler av Surna (se Johnsen mfl. 2012 for detaljer). Etter fangst og merking ble smolten transportert 2-4 km oppstrøms fellene, og gjenfangster av den merkede fisken dannet grunnlag for å estimere fellenes fangsteffektivitet og smoltbestanden.

Undersøkelsene våren 2011 ga et estimat på om lag 17 000 smolt fra områdene ovenfor Trollheim kraftverk. Det var ikke mulig å få sikre estimater av den totale smoltutvandringen i Surna denne våren fordi smoltfella ved Tellesbø, i de nedre deler av vassdraget, ikke fanget fisk i store deler av utvandringssesongen (Johnsen mfl. 2012). I 2012 lyktes det å få estimater for smoltutgangen ved begge smoltfellene, men disse resultatene er ikke publisert foreløpig.

### 3.3.2 Metodiske betraktninger merking/gjenfangst

Ved merking/gjenfangst undersøkelser av smoltproduksjon i Norge blir antallet smolt (B) vanligvis estimert ved den såkalte Petersen estimatoren med Chapman-korreksjon (f.eks. Ricker 1975):

$$B = ((M+1)(C+1))/(R+1) \quad \text{likning 3.1}$$

hvor M er antall merka fisk, C er fangsten av smolt i fellene og R er gjenfangsten av antall merka fisk i fellene. Denne estimatoren har vært mye benyttet i undersøkelser av størrelsen på dyrestander og både feilkilder og statistiske egenskaper ved estimatoren er godt kjent. Konfidensintervaller for estimatene av bestandsstørrelse beregnes ved hjelp av Poisson-fordeling ( $R < 50$  og  $R/C < 0,1$ ), Binomisk fordeling eller Normalfordeling avhengig av størrelsen på R og R/C (f.eks. Ricker 1975). Ricker fremhever at hvis gjenfangsten av merka fisk er større eller lik 3 (og resten av forutsetningene er oppfylt) så gir denne estimatoren et «unbiased» estimat av bestandsstørrelse. Svakheten med undersøkelser hvor denne estimatoren benyttes er at det bare gjennomføres en merkerunde og en gjenfangstrunde. Dette gjør at det blir umulig å anslå størrelsen på en del mulige feilkilder ut fra undersøkelsene i seg selv, og en må bruke skjønn eller ekstra undersøkelser for å vurdere om forutsetningene for å bruke denne metoden til bestandsestimering er oppfylt.

Forutsetningene for å benytte denne metoden blir formulert noe forskjellig i ulike bøker og artikler som omtaler metoden, men de viktigste forutsetningene er (Ricker 1975, Dempson & Stansbury 1991):

- 1) Bestanden er lukket dvs. det skjer ikke nevneverdig rekruttering til eller tap fra bestanden i forsøksperioden. Det anbefales derfor at det hvis det er praktisk mulig bør det gå kort tid mellom merking og gjenfangst. Hvis det skjer dødelighet mellom merketidspunktet og gjenfangsttidspunktet så må dødeligheten være den samme for merket og umerket fisk.
- 2) Merket fisk må ikke miste merket.
- 3) All merket fisk blir registrert i gjenfangsten.
- 4) Merkingen må ikke påvirke fiskens fangst-sannsynlighet ved gjenfangst.
- 5) Den merkete fisken blir tilfeldig fordelt blant umerket fisk ved gjenfangst. Det er altså ikke noe krav til at merkingen skjer tilfeldig i bestanden, hvis gjenfangsten skjer tilfeldig.

### 3.3.3 Feilkilder ved merking/gjenfangst basert på presmolt

Av flere grunner er det sannsynlig at estimater basert på merking av presmolt og gjenfangst av smolt overestimerer antall smolt som går ut av elva. For det første så gjelder bestandsestimatet for merketidspunktet, som ofte er 1-2 måneder før smolten går ut av elva. Dødelighet i tidsrommet mellom merking og gjenfangst før og under utvandring må derfor trekkes fra for å estimere antall smolt som går ut av elva. Slik naturlig dødelighet (for eksempel predasjon under utvandring) er i seg selv ingen systematisk feilkilde med hensyn på å estimere bestanden ved merketidspunktet hvis dødeligheten ikke er forskjellig mellom merket og umerket fisk. For det andre er det ikke usannsynlig at dødeligheten til fisk som blir fanget/håndtert og merket er større enn hos umerket fisk. Dette vil være en systematisk feil som også gir et overestimat av bestanden på merketidspunktet (og også antallet utvandrende smolt). For det tredje har fisken i de fleste norske undersøkelser vanligvis blitt merket etter størrelseskriterier, og fiskens utseende (for eksempel ulike smoltkarakteristika) har ikke blitt vurdert. Det er derfor sannsynlig at ikke all fisk som merkes skal vandre vandrer ut samme sesong fordi noe av fisken kan bli gyteparer kommende høst eller være parer som ikke er klar til å smoltifisere av andre årsaker. Fisk som ikke vandrer kan ikke gjenfanges i fellene. Dette gjør at antallet merka fisk (M i ligning 3.1) tilgjengelig for fangst i fellene i virkeligheten er mindre enn hva merkeantallet tilsier. Denne feilkilden vil gi et overestimat av bestanden på merketidspunktet. Virkningen av denne feilkilden er proporsjonal slik at hvis 10 % av den fisken som merkes ikke skal vandre så vil bestanden gjennomgående overestimeres med 10 %. At noen fisk som er under størrelseskriteriet ved merketidspunktet også vil vandre ut som smolt spiller ingen rolle for estimeringen såfremt fellene ikke er selektive med hensyn på størrelse av smolten ved fangst.

Vi har liten detaljert kunnskap om når fiskunger dør i norske elver og heller ikke omfanget av dødeligheten i ulike sesonger. Vinteren er vanligvis antatt å være en flaskehals hvor det skjer større dødelighet enn ellers i året (Cunjak mfl. 1998), men det er ikke bestandig slik at dødeligheten om vinteren er større enn om sommeren (se oppsummering i Carlson mfl. 2008). Undersøkelser av vinterenergetikk hos parer i Altaelva tyder på at det kan skje en energiavhengig dødelighet hos laksunger på senvinteren (Finstad mfl.

2004), i den perioden hvor det er aktuelt å merke presmolt for merke/gjenfangst estimater. Det er ikke usannsynlig at slik energiavhengig dødelighet også skjer i andre elver siden energinivåene hos laksunger på senvinteren er gjennomgående svært lave i elver fra Rogaland i sør til Finnmark i nord (Finstad mfl. 2010). Vi vet imidlertid ikke hvor omfattende en slik dødelighet er og hvordan den varierer mellom elver og år. Undersøkelser fra Altaelva (PIT-merket fisk) tyder også på at vinterdødeligheten hos store laksunger (presmolt) kan være større enn hos små laksunger (parer) i den delen av elva (Sautso) som er mest påvirket av vannkraftreguleringen (Næsje mfl. 2005, Hedger mfl. 2013). Også andre undersøkelser av overlevelse viser at vinterdødelighet i elv i enkelte år kan være høyere hos større laksunger enn hos mindre laksunger (Letcher mfl. 2002, Carlson mfl. 2008). Det er altså ikke slik at overlevelse hos presmolt gjennom vinteren nødvendigvis er større enn hos parer.

Ved utvandring blir smolten utsatt for predasjon fra rovfisk, fugl og pattedyr (Mather 1998, Ward & Hvidsten 2011). Risikoen for å bli spist øker sannsynligvis hos utvandrende fisk, og mange atferdstrekk som observeres hos smolt kan lett tolkes å være tilpasninger for å minske predasjonsrisikoen. I norske vassdrag er det flere potensielle smolt-predatorer som stasjonær aure, sjøaure, laksand og siland, hegre og måker. I enkelte vassdrag er det også gjedde, og predasjon fra denne arten kan være betydelig i innsjøer eller sakteflytende deler av elver (Kristensen mfl. 2011). Oter og mink som tar smolt er filmet ved videoovervåking, og til og med vinterstøing av laks er observert å jage etter smolt (Anders Lamberg pers. obs.). Om merket og umerket fisk blir spist i samme grad er ukjent. Vi har imidlertid liten kunnskap fra norske vassdrag om hvor stor dødelighet smolt har under utvandring (se kapittel 2). Uansett, predasjon av smolt under utvandring vil sannsynligvis variere mellom elver og år, og være en kilde til overestimering av antallet smolt som går ut av en elv ved merking/gjenfangst basert på presmolt.

Fangst, håndtering og merking av fisk vil sannsynligvis føre til større dødelighet hos merka fisk enn hos umerka fisk. Vi har liten kunnskap om hvordan elfiske og håndtering av fisk påvirker dødeligheten til fisk under norske forhold (se kapittel 6.3.3). Ved merking av presmolt blir fisken vanligvis oppbevart en kort stund etter merking for observasjon før den settes ut i elva. Erfaringer tilsier at den umiddelbare

dødeligheten i forbindelse med fangst og merking av presmolt er svært lav (ofte mindre enn 1 %; Nils Arne Hvidsten NINA pers med.), men vi mangler kunnskap om eventuell forsinket dødelighet. Merkingen skjer vanligvis ved at en eller flere finner (enten hele eller deler av finnen) klippes av. Ved finneklipping vil ikke fisken risikere å miste merket, og finnene rekker ikke å regenerere i løpet av den korte tiden mellom merking og gjenfangst. Vanligvis er det heller ikke noe problem å registrere om en fisk er merket eller ikke i fangsten. Håndtering og merking kan også påvirke fiskens atferd og det er ofte rapportert om nedstrøms forflytning av fisk etter slike påvirkninger. En risiko i enkelte korte vassdrag kan derfor være at merka fisk i større grad enn umerka fisk vandrer nedstrøms forbi fangststedet før fellene settes ut. Forsøk for å studere endringer i dødelighet og atferd hos presmolt som fanges og merkes på senvinteren/våren ville kunne avklart slike spørsmål.

Ved merke/gjenfangst undersøkelser i Norge har fisken vanligvis blitt merket etter størrelseskriterier, og ikke etter smolttraktkriterier. Det er sannsynlig at ikke all fisk som blir merket vandrer ut samme sesong fordi noe av fisken kan bli gyteparr kommende høst eller være parr som ikke er klar til å smoltifisere av andre årsaker. Flere undersøkelser viser at gyteparr har mindre sannsynlighet for å vandre ut påfølgende vår enn umoden fisk (se kapittel 2). Det er derfor mulig at denne feilkilden kan være større i vassdrag hvor det er en stor andel gyteparr blant ungfisken. I de første årene av undersøkelsene i Orkla ble fisk mellom 10 og 11 cm gitt et annet merke enn fisk over 11 cm. Både antallet av merket fisk og gjenfangstene av presmolt mellom 10 og 11 cm var vesentlig lavere enn for fisk over 11 cm (Garnås & Hvidsten 1984) og i ettertid (etter 1987) har bare fisk over 11 cm blitt merket i Orkla (Hvidsten mfl. 2004). Samme størrelseskriterium ble benyttet i Stjørdalselva (Arnekleiv mfl. 2007) og Eira (Jensen mfl. 2009), og dette kriteriet har vist seg i gjennomsnitt å ligge nær 10 % persentilen for størrelsesfordelingen i smoltutvandringen i disse bestandene (Forseth mfl. 2009). I Suldalslågen ble fisk over 10 cm merket (Saltveit 2004b), mens i Aurlands-vassdraget og Flåm ble kriteriet økt fra 11 cm til 11,5 cm de siste årene (Hellen mfl. 2007). I undersøkelser i Altaelva (Ugedal mfl. 2007) ble grensen satt til 12 cm, men smolten der er større enn i elvene lengre sør, og også dette størrelseskriteriet er nær 10 % persentilen. Smoltstørrelse hos laks varierer ganske mye mellom vassdrag i

Norge, og laksesmolten synes å være størst i sør og i nord, og minst i midt-Norge og på Vestlandet (Lund mfl. 1989). Ved merking av presmolt basert på størrelseskriterier kan det derfor være nødvendig å benytte ulike lengdekriterier i forskjellige vassdrag.

Vi har mye kunnskap om smoltstørrelse av laks og sjøaure i norske vassdrag (Lund mfl. 1989; L'Abée-Lund mfl. 1989; Jonsson mfl. 2005), men lite kunnskap om hvor stor andel av lakseparr eller aureparr over en gitt størrelse som vandrer ut som smolt. Kunnskap om sammenhengen mellom parrstørrelse og sannsynlighet for utvandring er avgjørende for å vurdere størrelsen på feilen knyttet til å bruke størrelseskriterier ved merke/gjenfangst forsøk med presmolt. Ved elfiskeundersøkelser i april/mai i Stryneelva har laksungene blitt karakterisert som smolt eller parr avhengig av utseende (Jensen mfl. 2004a). I denne elva var den minste laksen som ble karakterisert å være smolt 9,5 cm. Videre ble det funnet at median smoltlengde var om lag 10,5 cm uavhengig av fiskens alder. For laksunger større eller lik 11 cm (det vanligste brukte kriteriet for merking av presmolt) var andelen fisk klassifisert som parr under 10 % (Arne Jensen, NINA, upubliserte data). I dette tilfellet ville en altså forvente mindre enn 10 % overestimering av smoltutgangen som følge av merking etter et størrelseskriterium på 11 cm (gitt at utseende ved tidspunkt for elfiske gir presis informasjon om fisken vil vandre samme sesong). Hvis størrelseskriteriet hadde blitt senket til 10 cm ville om lag 20 % av fisken blitt klassifisert som parr, og underestimeringen tilsvarende større. Undersøkelser i Nord-Amerika med PIT-merkede laksunger (som tillater en retrospektiv analyse av sammenhenger mellom kroppsstørrelse på ulike tidspunkt og senere livshistorievalg) har vist at relasjonen mellom kroppstørrelse om senhøsten og sannsynligheten for at fisken skal vandre ut som smolt påfølgende vår var forskjellig mellom bestander fra to elver (Horton mfl. 2009). I en av elvene ble det også funnet at denne relasjonen varierte mellom ulike årsklasser av fisk. Hvis dette også er tilfelle i norske vassdrag kan andelen vandrende fisk over et gitt størrelseskriterium variere mellom år. Dette vil i så fall bety at merking av presmolt etter størrelseskriterier vil gi varierende feil mellom år. Mer kunnskap fra norske vassdrag om sammenhenger mellom fiskestørrelse og sannsynlighet for utvandring ville gjort det mulig å vurdere hvor viktig denne feilkilden er.

### 3.3.4 Test av andel merket presmolt som vandrer ut

Feilkilden ved merke/gjenfangst metoden som den praktiseres i Norge med hensyn på å estimere antall smolt som går ut av elva er undersøkt ved merking av fisk i vassdrag med heldekkende feller (Forseth mfl. 2009). I Daleelva, Vaksdal i Hordaland, ble 190 laksepresmolt og 258 aurepresmolt merket oppstrøms fiskefella i slutten av april 2007. Mesteparten av fisken var større enn 12 cm ved merking. I løpet av utvandningsperioden ble henholdsvis 100 laksesmolt (53 %) og 92 auresmolt (36 %) gjenfanget i fella. Denne gjenfangsten av merka laksesmolt ga et bestandestimat på 2060 laksesmolt, mens den samlede fellefangsten var på 1089 laksesmolt (tabell 3.5). Dette betyr at merke/gjenfangst overvurderte smoltutgangen av laks med 89 %. På grunn av høy vannføring ble fella neddykket i deler av to døgn i løpet av utvandningsperioden, og det ansees som sannsynlig at det vandret ut smolt i disse periodene som ikke ble fanget i fella (Forseth mfl. 2009). Gjennomgang av video i etterkant kan tyde på at det ikke var spesielt høy vandringsaktivitet i den perioden fella ikke fanget (Anders Lamberg, pers. obs.), men det foreligger ikke noen publiserte tall på antallet smolt som vandret ut uten å bli fanget i fella. Andelen av merka fisk som ble gjenfanget i fella er derfor minimumstall for andelen som virkelig vandret ut, og beregningen av % overestimat ved merke/gjenfangst er derfor maksimumsverdier for overestimering i dette forsøket (tabell 3.5).

Overestimeringen av antallet smolt som gikk ut av elva var vesentlig høyere for auresmolt og om lag 2-3 ganger høyere enn fellefangsten (tabell 3.5).

I Imsa i Rogaland ble det også gjennomført elfiske og merking av presmolt i perioden 2007-2009 for å undersøke hvor stor andel av fisken som vandrer ned over fella. Det er vanskelig å fange mye presmolt med elektrisk fiskeapparat i Imsa om våren og antallet presmolt merket har derfor vært lavt. Merkingene har skjedd etter størrelseskriterier, og all fisk over

13 cm har blitt merket uavhengig av smoltdrakt. Smolten i Imsa er relativt stor (gjennomsnitt ca 16 cm) og 13 cm tilsvarer omtrent 10 % persentilen av mange års data på fordeling av smoltstørrelser i vassdraget (Forseth mfl. 2009). I 2007 ble det merket 22 fisk (alle hadde smoltdrakt) hvorav 18 (82 %) ble gjenfanget i fiskefella (Forseth mfl. 2009). Estimingsmessig betyr dette et overestimat på 21 % av smoltutgangen (tabell 3.5). I 2009 ble det merket 55 fisk (52 i smoltdrakt og 3 i parrdrakt) hvorav 36 (65 %) ble gjenfanget i fiskefella. Alle fiskene som ble gjenfanget hadde smoltdrakt ved merking (Torbjørn Forseth, NINA pers. med.). I 2008 ble det merket 33 fisk hvorav 24 (72 %) ble gjenfanget i fiskefella. Dette året ble imidlertid en stor andel av merkafisken gjenfanget utover sommeren etter at hovedsmoltutgangen hadde skjedd, og et estimat basert på gjenfangstene av merket fisk i hovedutvandningsperioden ville gitt en betydelig overestimering av smoltutgangen. Det er uklart hvorfor resultatene fra 2008 skiller seg så mye fra de to andre årene med hensyn på utvandring av den merkede fisken.

I Halselva i Finnmark ble det merket 101 presmolt ( $\geq 12$  cm) den 29. april 2008. Merkingen skjedde mens elva enda var delvis dekt av is. I fiskefella ble 41 (41 %) av disse gjenfanget (Arne Jensen, NINA pers. med.), noe som må anses å være en lav gjenfangstandel. I Halselva ble ristene på fiskefella montert den 5. mai 2008. Det er altså en teoretisk mulighet for at merket fisk kan ha vandret ned før fella ble montert. I Daleelva og Imsa er det ikke slike feilkilder knyttet til metodetestene.

Resultatene fra disse metodetestene sier noe om den mulige størrelsen på den systematiske feilen med merking/gjenfangst av presmolt med hensyn på å estimere antallet smolt som går ut av et vassdrag. I Imsa og Halselva ble det gjennomført merking- og gjenfangstforsøk som i prinsippet er svært likt det som er gjort i andre undersøkelser. Smolten ble fanget med elektrisk fiske og merket 1-2 måneder før smoltutgangen og gjenfanget under smoltutvandringen. Undersøkelsene er basert på svært få indivi-

Tabell 3.5. Estimat for smoltutvandring av laksesmolt i Imsa og laks- og auresmolt i Daleelva sammenlignet med antall smolt fanget i fellene (etter Forseth mfl. 2009).

	Estimat	95 % KI	Fellefangst	Differanse	% overestimat
Imsa laks	953	787-1155	787	166	21,1
Dale laks	2060	1825-2361	1089	971	89,2
Dale aure	4051	3503-4816	1454	2597	178,6



der, men resultatene er entydige. I enkelte tilfeller synes overestimeringen å kunne være betydelig. I Daleelva ble fiskene fanget og merket helt i starten av smoltutvandringen. Dette gjør at det er mindre sannsynlig at den naturlige dødeligheten i bestanden er stor mellom merketidspunktet og utvandringen hvis det da ikke er betydelig predasjonsdødelighet på smolten under utvandring. På den annen side er risikoen for merkedødelighet større fordi smolten sannsynligvis er mer sensitiv for håndtering jo nærmere en kommer smoltutvandringen (jfr. Rosseland mfl. 2001, Kroglund mfl. 2011a). Begge tilnærmingene har således egenskaper som tilsier overestimering av smoltutvandringen, og det er ikke umiddelbart klart hvilke av de to som sterkest tenderer mot overestimering (Forseth mfl. 2009).

Forseth mfl. (2009) peker på at selv om det gjøres flere tester opp mot kjente bestander vil en aldri oppnå presis kunnskap om avvik mellom estimerer og utvandring for alle situasjoner og vassdrag. Vurderinger av forholdet mellom størrelsesfordeling i bestanden ved merke og gjenfangsttidspunkt, forekomsten av gytepar og kunnskap om dødelighet om våren er kunnskap som kan bidra til å sannsynliggjøre graden av overestimering i de enkelte vassdrag og forsøk. Forseth mfl. (2009) peker også på at merking/gjenfangst ga en vesentlig høyere overestimering av utvandringen av auresmolt enn av laksesmolt. Støttet av kunnskap om livshistorievariasjon hos aure, viser dette at metoden ikke er egnet til å gi pålitelige estimerer for utvandringen av auresmolt.

### 3.3.5 Andre feilkilder

I tillegg til de systematiske feilkildene er det også andre mulige feilkilder ved merke/gjenfangst estimerer basert på presmolt. Metoden forutsetter at merket fisk blir tilfeldig fordelt i smoltbestanden ved utvandring, slik at fangstsannsynligheten for merka og umerka fisk er den samme i smoltfellene. Hvis fangstsannsynligheten for smolt i fella er konstant gjennom sesongen, og fella fanger i store deler av utvandringstiden er denne forutsetningen sannsynligvis oppfylt så fremt selve merkemethoden ikke påvirker fiskens fangstsannsynlighet. Fangstsannsynligheten til smolt i feller som fanger en liten andel av den totale utvandringen varierer sannsynligvis en god del med varierende fysiske forhold (vannføring, temperatur og lys), men vi mangler i stor grad kvantitativ kunnskap om denne variasjonen. Hvis merka og umerka fisk har ulikt utvandringstidspunkt kan dette medføre brudd på forutsetningene.

Dette kan for eksempel skje hvis det merkes en ulik andel presmolt i ulike elveavsnitt og utvandringstidspunktet fra ulike elveavsnitt er systematisk forskjellig. Hvordan slike brudd på forutsetningene påvirker bestandsestimatene er vanskelig å vurdere da de kan tenkes å gi både over- og underestimering. Slike forutsetninger kan bare undersøkes ved egne spesialtilpassede undersøkelser, men en sammenlikning av fordelingen av merket fisk og fordelingen av umerket fisk gjennom fangstsesongen kan gi indikasjoner på om forutsetningene er oppfylt eller ikke. Garnås & Hvidsten (1984) fant ingen signifikant forskjell i andelen merkafisk gjennom sesongen i fellefangsten i Orkla i 1983. Det lave antallet merkafisk som gjenfanges i mange undersøkelser gjør imidlertid at det kan være vanskelig å få noen statistisk styrke i slike tester. I de tilfeller hvor presmolt fra ulike deler av elva gis ulikt merke kan det sjekkes om det gjenfanges en like stor andel fra de ulike elvestrekningene. Dessuten kan en også undersøke om det er forskjeller i gjenfangsttidspunkt for fisk merket i ulike deler av elva. Lik gjenfangstandel og likt gjenfangsttidspunkt kan indikere at det ikke er vesentlige brudd på forutsetningene om lik fangstsannsynlighet for merka og umerka fisk. Simuleringer kan gi noe svar på hvordan estimerer og usikkerheten i disse påvirkes av slike brudd på forutsetningene, men slike simuleringer er ikke gjennomført så vidt vi kjenner til. Det lave antallet av merka fisk som gjenfanges i mange undersøkelser gjør at estimatene blir sårbare for slike usystematiske brudd på forutsetningene, men samtidig blir det også vanskelig å vurdere om slike brudd forekommer. Fremtidige undersøkelser bør dokumentere data vedrørende utvandringstidspunkt og gjenfangstandeler for fisk merket i ulike deler av elva.

### 3.3.6 Presisjon i estimatene

Ved merke/gjenfangst i større elver er det vanligvis slik at både antallet fisk merket og antallet fisk sjekket for merker blir lave i forhold til størrelsen på den estimerte presmoltbestanden (tabell 3.6). I tillegg vil antallet gjenfangster også bli lave. Et lavt antall gjenfangster (R) gjør at det enkelte estimatet får stor usikkerhet knyttet til seg (konfidensgrensene blir vide). Estimaterne i Altaelva kan tjene som eksempel (tabell 3.7). Her ble det i årene 2004-2006 estimert en presmoltbestand fra 421 000 til 664 000, men det er ikke noe statistisk forskjell mellom de tre estimatene.

**Tabell 3.6.** Noen karakteristika ved merke/gjenfangst undersøkelser for å estimere presmoltbestanden av laks i norske vassdrag. Tabellen viser variasjonsbredde i antall presmolt som ble merket, antall smolt som ble sjekket for merker under utvandring, og antall og prosentandel merkede presmolt som ble gjenfanget under utvandring i de ulike undersøkelsene. For referanse til de ulike undersøkelsene vises til omtale av det enkelte vassdrag i teksten.

Elv	År	Antall merket	Antall sjekket	Antall gjenfanget	% gjenfangst
Kvassheimsåna	84	1336	1079	197	14,7
Suldalslågen	99-03	581-984	266-985	5-17	0,7-2,1
Vikja	05-08	203-790	201-1550	22-172	10,8-37,8
Flåm	02-03, 05-06	402-813	63-775	6-56	1,4-6,9
Aurlandsvassdraget	05-06	890-1175	753-1130	27-55	3,0-4,7
Eira	01-10	574-1629	241-1517	23-110	1,5-13,3
Orkla	83-02	2345-5560	631-6524	14-126	0,3-2,7
Stjørdalslva	91-05	1170-1695	573-4127	15-69	1,2-5,5
Altaelva	04-06	4059-10358	1088-4836	11-58	0,2-0,8

**Tabell 3.7.** Oversikt over antall fisk merket, antall fisk sjekket for merker og antall fisk gjenfanget i smoltfellene ved Øvre Alta Bru. Estimer med 95 % konfidensintervall for presmoltbestanden ved merketidspunktet er også gitt i tabellen (fra Ugedal mfl. 2007).

År	Antall merket	Antall sjekket	Antall gjenfanget	Estimat	95% KI	% avik
2004	4059	4836	33	578000	415000-830000	28-44
2005	10338	3791	58	664000	521000-866000	22-30
2006	4638	1088	11	421000	252000-799000	40-90

Presisjonen på presmoltestimater er i stor grad en funksjon av hvilken feltinnsats som legges i fangst og gjenfangst. Dersom man merker en vesentlig andel av presmoltbestanden, kan man tillate seg å fange en forholdsvis mindre andel av utvandrende smolt, og samtidig få et brukbart presist presmoltestimat. Motsatt vil en stor fangstinnsetning i utvandringsperioden kunne kompensere for at det merkes en liten andel av den totale bestanden.

I flere bøker og artikler om statistisk metode er det gitt anbefalinger om hvilken presisjon på bestandsestimater som er ønskelig i ulike typer undersøkelser. Robson & Regier (1964) foreslo at 95 % konfidensintervall for estimatet bør være i størrelsesorden  $\pm 10\%$  av bestandsestimatet for forskningsformål, og  $\pm 25\%$  for forvaltningsformål. Cousens mfl. (1982) antyder at The International Pacific Salmon Fisheries Commission betrakter estimer hvor 95 % KI er lavere  $\pm 20\%$  av bestandsestimatet som gode, mens  $\pm 40\%$  er middels (average). Krebs (1989) mener at undersøkelser med et presisjonsnivå

på  $\pm 50\%$  egner seg som innledende undersøkelser for å få et begrep om bestandsstørrelse. I mange av de norske undersøkelsene av bestandsstørrelse med merking gjenfangst har presisjonsnivået ligget nærmere  $\pm 40-50\%$  enn  $\pm 25\%$  (tabell 3.7). Undersøkelsene i Kvassheimsåna og Vikja er imidlertid hederlige unntak i så måte, med konfidensintervall for estimatene i nærheten av  $\pm 10\%$  av den estimerte bestandsstørrelsen. Slike anbefalinger omkring ønsket presisjon kan betraktes som tommelfingerregler og er ikke absolutte krav. I den enkelte undersøkelse må formålet med undersøkelsen være avgjørende for hvilket presisjonsnivå en forsøker å oppnå. Krebs (1989) fremhever at en vurdering av sannsynlig bestandsstørrelse i forkant er en svært viktig del av planleggingen før en setter i gang bestandsundersøkelser med merking gjenfangst. Da kan en også gjøre en grov vurdering av hvor mange fisk en må merke og hvor mange fisk som må sjekkes for merker for å oppnå ønsket presisjon i estimatene

I forbindelse med evaluering av merke-gjenfangst metoden i Daleelva (se ovenfor) ble det gjennomført simuleringer for å vurdere hvordan fangsteffektivitet i smoltfeller kunne påvirke bestandsestimatene (Forseth mfl. 2009). Estimaten i Daleelva var i utgangspunktet basert på at all nedvandrende fisk skulle sjekkes for merker. Dette er meningsløst i en ordinær situasjon, og antall fisk det er mulig å sjekke er ofte en begrensing ved merke-gjenfangst metoden og bidrar til usikkerhet i estimatene. Det ble gjennomført simuleringer hvor fangsteffektiviteten i den tenkte smoltfella varierte mellom 5 % og 50 %. Simuleringene viste at i de fleste tilfellene ble estimatene lavere enn estimatet basert på alle fiskene som ble fanget i fella (**figur 3.1**). Som ventet ble variasjonen i estimatene store dersom en liten andel av fisken ble fanget, mens variasjonen avtok med økende andel av fisken fanget. Enkelte simuleringer ved lave gjenfangststandeler ga gjenfangster på færre enn tre fisk og svært høye estimater for smoltutvandringen. I slike tilfeller ville estimatet i praksis blitt forkastet på grunn av for lavt antall gjenfangst (jfr. Ricker 1975).

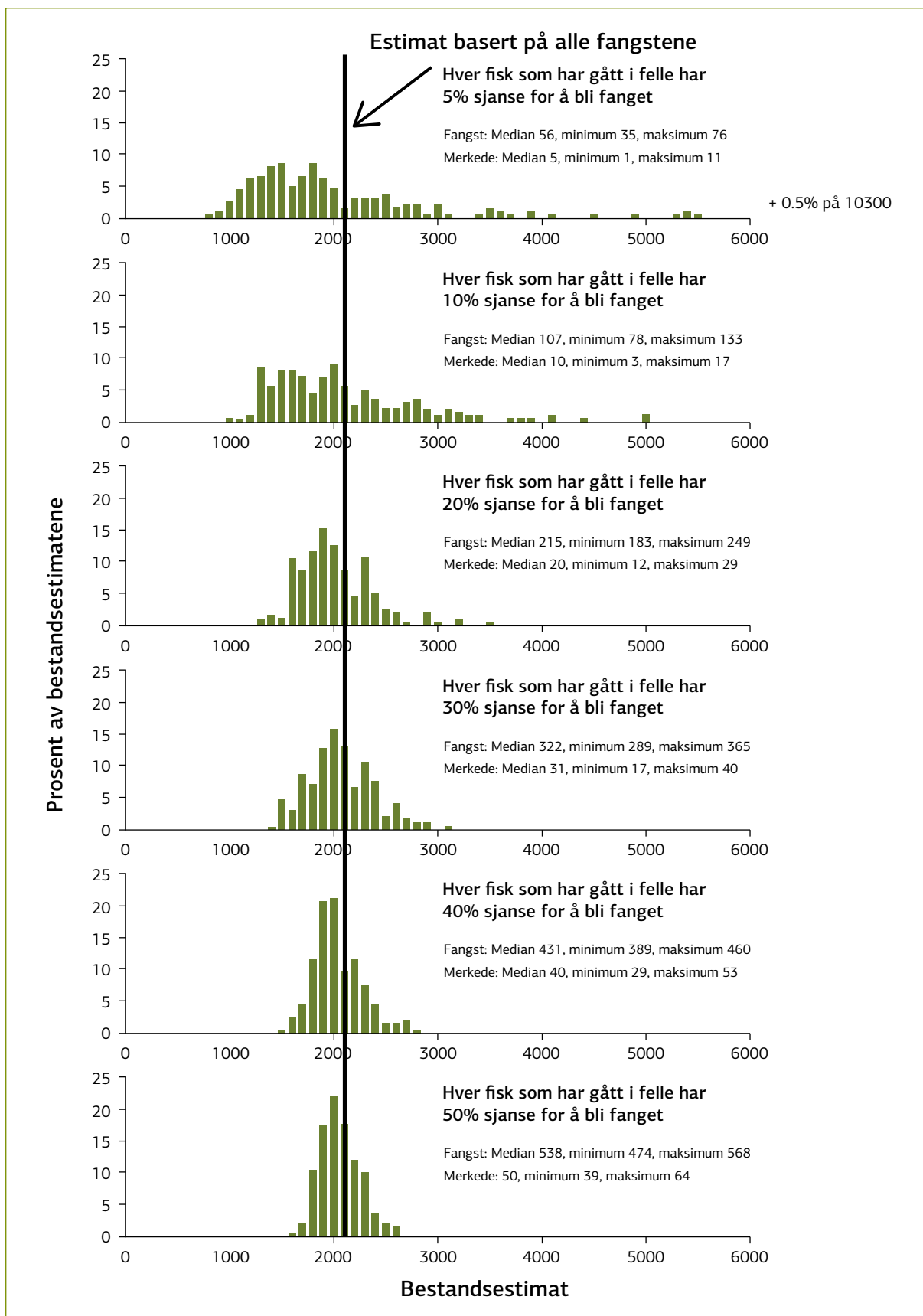
Fordi testen av merke/gjenfangstmetoden i Daleelva ikke inneholdt tilstrekkelig store fangster av merket smolt (og av utvandrende umerket smolt), var det ikke mulig å simulere med verdier av felleeffektiviteter ned mot 1-2 %, som ikke er uvanlig i norske smoltstudier de siste 30 årene. Simuleringer basert på fangster i vassdrag med høyere antall utvandrende smolt og også et høyere antall merket smolt ville avklart hvordan svært lav felleeffektivitet kan påvirke bestandsestimatene.

### 3.3.7 Merking/gjenfangst i utlandet

I andre land benyttes det også ulike metoder til å anslå smoltproduksjonen av laksefisk. I mindre vassdrag brukes heldekkende feller av Wolf-typen for å telle smolt. I andre vassdrag har det blitt benyttet midlertidige "counting fences", feller med ledegjerder som dekker hele elvetverrsnittet, for å telle antall nedvandrende smolt. Merking/gjenfangstmetodikk brukes også, men i motsetning til hva som har vært vanlig i Norge, baserer undersøkelsene seg hovedsakelig på merking av smolt under vandring. Vi vil omtale et par slike undersøkelser nærmere for å gi et inntrykk av ulike aspekter ved ulike undersøkelser for å illustrere arbeidsomfang etc ved slike undersøkelser.

Dempson & Stansbury (1991) brukte "partial counting fences", det vil si feller hvor ledegjerdene ikke dekket hele tverrsnittet, for å estimere smoltproduksjonen i Conne River, Newfoundland. De brukte to feller i sin undersøkelse. I den øverste fella ble smolt merket (med indivmerker: Floy streamer tags), mens i den nederste fella (10 km lengre ned i vassdraget) ble fisken sjekket for merker og fangsteffektiviteten til fella ble estimert. Basert på fangsteffektiviteten i den nederste fella ble smoltantallet estimert. Fangsteffektiviteten til den nederste fella varierte noe gjennom sesongen og i estimeringen ble det benyttet statistisk metodikk (stratifisert merke/gjenfangst metodikk) for å ta høyde for dette. I den øverste fella ble det merket om lag 5 000 smolt. I den nederste fella ble om lag 15 000 smolt sjekket for merker, og om lag 1 000 merka smolt (20 %) ble gjenfanget. Dette ga et bestandsestimat på om lag 65 000 smolt med et presisjonsnivå på  $\pm 8$  % konfidensintervall. Fellene ble driftet av to to-mannslag i løpet av om lag 1,5 måned. Det er altså ressurskrevende å fremskaffe presise smoltestimater i Conne River. Samme metodikk ble benyttet i en årrekke og det estimerte antallet laksesmolt i Conne River varierte fra 56 000 til 101 000 i perioden 1986-2004 (O'Connel mfl. 2005).

I andre undersøkelser brukes bare et fangststed (for eksempel: Mäntyniemi & Romakkaniemi 2002, Rivot & Prévost 2002, Lundquist mfl. 2010) og fangsteffektiviteten til fella (fellene) blir da estimert ved at utvandrende fisk merkes og transporteres en viss distanse oppstrøms før den slippes ut. Vanligvis forsøker en å merke og gjenfange så mange smolt at en kan gjøre flere estimater av fellenes fangsteffektivitet gjennom sesongen for å ta høyde for at denne kan variere på grunn av varierende fysiske forhold og mellom arter (Thedinga mfl. 1994). I de tilfeller hvor det ikke lar seg gjøre å estimere hvordan fellenes fangsteffektivitet varierer gjennom sesongen på en god måte estimeres bestanden med basis i Peterson-estimatoren, men dette anses ofte å være en nødløsning fordi fangsteffektiviteten vanligvis er variabel (Diethrich mfl. 2004). Thedinga mfl. (1994) brukte smoltskruer (med ledegjerder) for å estimere utvandringen av juvenile salmonider (artene) i et elvesystem i Alaska. Ved bruk av merke-gjenfangst teknikker ble utvandringens størrelse estimert på to ulike steder i et større vassdrags-system. Estimaten ga grunnlag for å si noe om størrelsen på produksjonen i de ulike avsnittene av dette systemet, og også grunnlag for å si noe om tapene under utvandring.



**Figur 3.1.** Frekvensfordeling av simulerte bestandsstørrelser basert på uttrekkinger fra den totale fangsten av laksesmolt i Wolf-fella i Daleelva i 2007. Etter: Forseth mfl. (2009). Merk at noen høye estimater ved 5 og 10 % gjenfangst er basert på gjenfangst av færre enn tre merkede fisk og derfor normalt ville ha blitt forkastet.

Roper & Scarnecchia (2000) diskuterte grunnleggende forutsetninger for å estimere bestandsstørrelse av utvandrende smolt ved bruk av kun et fangststed. For å øke kvaliteten på estimatene anbefalte de 1) at fellene skulle tømmes daglig, 2) at bare vandrende fisk skulle merkes, 3) at fisk som settes ut på oversiden av fellene (for å estimere fangsteffektivitet) settes ut på en plass slik at de passerer fellene innen få dager etter utsetting, 4) at fellenes potensielle fangsteffektivitet for smolt bør overstige 10 %, 5) at fangsteffektiviteten estimeres hver for seg med hensyn på art, bakgrunn (f.eks. fisk med klekkeri bakgrunn versus vill fisk), aldersgruppe og tidsperiode under utvandringen, og til slutt 6) at det gjøres en spesifikk vurdering om forutsetningene for estimering med merke-gjenfangst er oppfylt i den enkelte lokalitet og undersøkelse.

Estimater av fellenes fangseffektivitet krever at et relativt stort antall smolt merkes for at disse estimatene skal bli sikre. I vassdrag hvor smoltbestanden er fåtallig kan det derfor være vanskelig å få presise estimater på fangsteffektiviteten til fella noe som selvsagt gir bestandsestimater med tilsvarende stor usikkerhet (Dietrich mfl. 2004).

### 3.4 Oppsummering

Tellingene og estimatene av smoltproduksjon har ulik presisjon og usikkerheter knyttet til seg. Telling i heldekkende feller gir presise totaltall så sant fella ikke neddykkes og fellekonstruksjonen ikke trekker til seg predatorer som gir unormal dødelighet ved fella. Neddykking i den perioden det går smolt gir underestimerer som det kan være vanskelig å anslå størrelsen av. Smoltutvandringen er kjennetegnet av store variasjoner fra døgn til døgn slik at en risikerer å gå glipp av mye smolt hvis en er uheldig med tidspunkt for neddykking i forhold til utvandningsforløpet. I enkelte vassdrag, med enklere fellekonstruksjoner, rapporteres det om at en går glipp av deler av smoltutgangen enkelte år fordi fellene neddykkes (Arnekleiv & Rønning 2005, Skilbrei mfl. 2010).

Telling med video gir også presise totaltall for utvandringen dersom forholdene for registrering er tilstrekkelig gode. Sikten i vannet, forekomster av objekter i bildefeltet som dekker for fisken og utilstrekkelig belysning om natta var de viktigste faktorene som påvirket nøyaktigheten i videotellingene ved metodetesten i Daleelva (Lamberg & Øksenberg 2009). Ved dårlig sikt er det også vanskelig å skille mellom smolt av aure og laks, og i Daleelva ble

andelen laksesmolt overvurdert i forhold til andelen auresmolt. Ved nøye utvelgelse av elvetverrsnittets topografi i det transektet som overvåkes kan feil som skyldes forekomster av objekter i billedfeltet som dekker for fisken minimaliseres. I enkelte vassdrag er det også mulig å snevre inn vandringsveiene med ledegjerder, slik det for eksempel er gjort i Lakselva/Laukhelle (Lamberg mfl. 2009a). Mindre tellerolum gir sikrere tellinger og antallet kameraer som behøves for å telle fisk kan reduseres. Dårlige observasjonsforhold som følge av episoder med redusert sikt i vannet på grunn av for eksempel flommer er det imidlertid vanskelig å unngå i mange vassdrag. På samme måte som for neddykkede heldekkende feller kan en risikere å gå glipp av mye smolt hvis en er uheldig med tidspunkt for dårlige observasjonsforhold i forhold til utvandningsforløpet. Uansett må en anta at videotelling av smolt vanligvis vil være minimumstall for det smoltantallet som går ut av et vassdrag. Høye konsentrasjoner av smolt i bildene kan imidlertid føre til at man angir for høyt antall smolt ved noen anledninger fordi enkeltindivider kan telles mer enn en gang når den beveger seg inn og ut av stimen som passerer

Estimering med merking/gjenfangst med bruk av presmolt har feilkilder som svært sannsynlig gir et overestimat av antallet smolt som vandrer forbi stedet for gjenfangst. Undersøkelser i Daleelva, Imsa og Halselva tyder på at fra 20 % til kanskje 50-60 % av den merkede presmolten ikke vandrer ut eller kommer levende frem til fella. Estimeringsmessig vil dette bety at den reelle smoltutgangen av laks kan bli betydelig overvurdert. Hvis 50 % av fisken ikke vandrer ut eller kommer levende frem til fella vil antallet smolt som vandrer være tilnærmet halvparten av den estimerte (gitt ingen andre feilkilder). Denne feilkilden vil sannsynligvis variere mellom vassdrag og også mellom år, og de få undersøkelsene som er gjennomført gir ikke noe grunnlag for å generalisere størrelsen av feilen. I de tilfeller hvor det er av avgjørende betydning å kjenne til antallet smolt som går ut av et vassdrag bør en søke å undersøke eller vurdere størrelsen på feilkilden hvis en benytter merking/gjenfangst basert på presmolt. Det er imidlertid ikke enkelt å gjennomføre slike undersøkelser i store vassdrag.

Det bør også bemerkes at hvis de andre feilkildene knyttet til metoden ikke er alt for variabel mellom år kan merke/gjenfangst likevel være en metode for å sammenlikne presmoltbestand over tid i et vassdrag (jfr. Orkla). Alternativ metodikk for å undersøke

utvikling i presmoltbestand over tid i store vassdrag, som for eksempel tetthetsundersøkelser med elfiske, vil høyst sannsynlig ha minst like store usikkerheter knyttet til seg på grunn av problemer med representativitet av elfiskestasjoner (store deler av større vassdrag lar seg ikke undersøke med tradisjonelt elfiske), stor romlig variasjon i presmolttetthet innad i vassdraget, og andre usikkerheter knyttet til tetthetsestimater basert på utfangstmetoden ved elfiske (Forseth & Forsgren 2009, Sandlund mfl. 2011).

Merke/gjenfangst av vandrende smolt gir muligheter for å estimere det virkelige antallet smolt som vandrer forbi lokaliteten(e) hvor undersøkelsen gjennomføres. For å gjennomføre slike estimater må det driftes én eller flere smoltfeller i vassdraget, og størrelsen til den utvandrende bestanden estimeres ut fra andel merket i forhold til umerket smolt i fella/fellene. For å få gode estimater av bestanden er en avhengig av at fellenes fangsteffektivitet og variasjonene i effektivitet gjennom sesongen blir estimert. Ved estimering av fangsteffektivitet vil det være en stor fordel å benytte individmerket fisk, det vil i praksis si at smolten merkes med PIT-merker. Bruk av PIT-merket smolt gjør det også mulig å benytte PIT-deteksjon i antenner som et supplement for å få et uavhengig mål på fellas fangsteffektivitet. I så fall må antenna plasseres nært smoltfella (jfr. Kroglund mfl. 2011a). Det er behov for økt praktisk erfaring med konstruksjon og drift av PIT-antennene i større vassdrag for å kunne utnytte samvirkeeffekter mellom fellefangst og PIT-deteksjon. Hittil er det med hell bygd antenner som dekker elvetverrsnitt på inntil 20 m. Med mer metodeerfaring skal det være mulig å doble denne lengden. Slik metodeutvikling kan bidra til å øke presisjonen og sikkerhet av bestandsestimater basert på denne metoden.

De største usikkerhetene knyttet til estimering av bestand ved merking/gjenfangst basert på vandrende smolt er knyttet til hvordan håndtering og merking av smolt påvirker dødelighet og vandringsatferd til fisken i etterkant. Udokumentert økt dødelighet som følge av håndtering vil tendere til å gi en overestimering av faktisk bestandsstørrelse. Endret atferd hos smolten som følge av håndtering, f.eks. at fisken kan få en forsinket utvandring, kan også påvirke estimatene av fangsteffektivitet til feller som igjen vil påvirke estimatene av bestandsstørrelse.

### 3.4.1 Oppsummering laksesmolt

Totalt har vi oppsummert tellinger av antall villsmolt av laks i feller eller ved video fra sju norske vassdrag og ett vassdrag (Utsjoki) som grenser inn til Norge (tabell 3.1). I tillegg er resultatet av ulike kultiveringstiltak som rognplanting eller utsetting av ufóret yngel eller settefisk undersøkt med feller i fire vassdrag (tabell 3.1 og tabell 3.2). Alle vassdragene med tellinger i feller er små vassdrag, mens tre av vassdragene med videotellinger er middelstore.

Totalt har vi oppsummert estimater av presmoltbestand av villaks fra åtte vassdrag, sju av disse er påvirket av vassdragsregulering i større eller mindre grad (tabell 3.4). De regulerte vassdragene er middelstore til store mens det siste vassdraget er lite. I tillegg er resultatet av rognplanting undersøkt i et lite regulert vassdrag.

I tillegg foreligger det estimater av av smoltutvandringen basert på merking av smolt og gjenfangst av smolt i to regulerte vassdrag.

Imsa og Halselva er de to vassdragene med lange tidsserier hvor smoltantallene er mest pålitelige. I Halselva var variasjonskoeffisienten (CV) for årlige smolttall 40, mens den i Imsa var 48 % (tabell 3.1). Smoltproduksjonen i Imsa var rekrutteringsbegrenset enkelte år i perioden 1975-1992 (Jonsson mfl. 1998b), og dette kan være en viktig årsak til den relativt store variasjonen i smoltutbytte i denne perioden. I Halselva er også smoltproduksjonen begrenset av rekrutteringen, (Jensen & Finstad 2005, Hansen mfl. 2008). Rekrutteringsbegrensning vil nødvendigvis gi større variasjon i smoltutbytte enn hvis vassdragene er fullrekruttert. Tellingene i Vardnesvassdraget har en vesentlig høyere mellomårsvariasjon (CV = 82 %) enn de andre tellingene. Om denne variasjonen skyldes varierende rekruttering i et vassdrag med fåtallig laksebestand eller problemer med felledriften i enkelte år vet vi ikke.

Eventuelle usikkerheter knyttet til nøyaktigheten av smolttellinger med video gjenspeiles heller ikke i spesielt stor mellomårsvariasjon, men de fleste tellingene har imidlertid foregått over så få år at den underliggende variasjon i smoltantall i disse vassdragene kan være vanskelig å anslå (tabell 3.2). Smoltellingene fra Skjoma viser stor variasjon (CV = 71 %). Denne variasjonen kan skyldes varierende overlevelse mellom år i en elv med sterkt redusert vannføring, mangelfull rekruttering, eller at smoltellingene enkelte år er usikre på grunn av dårlige siktforhold under utvandringen (Lamberg mfl. 2009c).

Det er store metodiske usikkerheter knyttet til merke/gjenfangst estimater av presmoltbestand slik undersøkelsene har blitt gjennomført i norske vassdrag. Til tross for dette er mellomårsvariasjonen i bestandsestimatene fra slike elver gjennomgående lavere enn for estimater fra heldekkende feller (tabell 3.4). Relativt lav CV kan også skyldes at disse vassdragene er betydelig større enn vassdragene hvor det er drevet fellefangster, og at variasjonen i smoltproduksjon er større i små bestander enn i store bestander. Merke/gjenfangst estimatene fra Vikja var svært variable (CV = 70 %), men dette skyldes sannsynligvis en kombinasjon av ekstraordinær overlevelse på den første årsklassen av rogn som ble plantet ut kombinert med ekstra dødelighet pga. forurensning for noen påfølgende årsklasser (Gabrielsen mfl. 2009).

Resultatene fra de ulike undersøkelsene tyder på at det er til dels stor variasjon i tetthet av smolt mellom de ulike vassdragene. I en vurdering av forskjeller mellom vassdrag må en også ha i mente at tellingene og estimatene har ulik presisjon og usikkerheter knyttet til seg (jfr. ovenfor). I enkelte tilfeller kan det tenkes at estimater av presmoltbestand basert på merking/gjenfangst må halveres for å gi et riktig bilde av smoltutgangen i det aktuelle vassdraget. Det er vanskelig ut fra undersøkelser i så få vassdrag å trekke noen generelle konklusjoner vedrørende årsaker til forskjeller i produktivitet av laksesmolt mellom vassdrag. Vassdragene er i tillegg svært forskjellige med hensyn på størrelse, geografisk plassering og graden av menneskelig påvirkning. Sannsynligvis er de også vesensforskjellig med hensyn på hvor stor andel av elvearealet som er gode oppvekstområder for eldre laksunger. Vår gjennomgang har vist at hvordan vanndekket areal beregnes har stor betydning for hvilke tettheter av smolt som de enkelte undersøkelsene finner. En systematisk innhenting av habitatinformasjon for sammenlikning mellom vassdrag ville vært svært nyttig for å forstå årsakene til de store forskjellene i smolttetthet som finnes i norske vassdrag.

### 3.4.2 Oppsummering metoder

En kort oppsummering av fordeler, begrensninger og kunnskapsbehov for de ulike metodene som benyttes for å bestemme eller estimere smoltproduksjonen er gitt i dette kapitlet.

#### Heldekkende feller

Tellingene i heldekkende feller gir presise totaltall for smoltutvandringen så sant fella ikke neddykkes. Neddykking i den perioden det går smolt gir undervurderinger som det kan være vanskelig å anslå størrelsen av. Hvis en ønsker totaltall for utvandringen av fisk av smoltstørrelse fra et vassdrag må fellene være operative gjennom hele sesongen det er åpent vann, i alle fall i vassdrag der det finnes sjøaure i Sør-Norge. En god oversikt over antallet smolt kan imidlertid oppnås ved at en felle er i drift fra starten av utvandringen og 1-3 måneder frem i tid.

*Fordeler:* Muligheter for presis måling, prøvetaking og merking av fisk kan gi mye relevant biologisk informasjon.

*Begrensninger:* Elvestørrelse og vannføringsregime setter begrensning for hvilke vassdrag som det er mulig å operere i, og fellene er kostbare å bygge og drive.

#### Video

Tellingene med video kan gi presise totaltall for utvandringen. Dårlige observasjonsforhold som følge av naturlig lav sikt i vannet eller redusert sikt i vannet som følge av flommer eller utilstrekkelig belysning om natta synes å være de største feilkildene. Disse feilkildene påvirker også muligheten til presist å skille smolt av ulike arter. Videotellingene av smolt vil vanligvis være et minimumstall for det smoltantallet som går ut av et vassdrag, men feilen kan også gå i motsatt retning. Tellingene med video for å få totaltall av smolt synes best egnet i vassdrag hvor siktforholdene er gode og stabile (dvs. vassdrag uten regulære større smelteflommer i utvandringstiden) og hvor hovedparten av smolten går ut når det er relativt lyst også om natta. En annen viktig forutsetning er at vannhøyden på registreringslokaliteten ikke er for høy.

*Fordeler:* Metoden gir detaljert informasjon om utvandring av smolt i vassdrag hvor en ikke er avhengig av å håndtere fisken.

*Begrensninger:* Elvestørrelse, vannføringsregime og sikt i vannet setter begrensning for hvilke vassdrag som det er mulig å operere i. Metoden gir ikke individinformasjon.

*Kunnskapsbehov:* Flere tester av metoden opp mot andre metoder er ønskelig og det er et stort utviklingspotensial gjennom ny og forbedret teknologi.

### Merking presmolt - gjenfangst smolt

Estimering basert på merking av presmolt og gjenfangst i smoltfeller et estimat av bestanden av presmolt på merketidspunktet og gir derfor vanligvis et overestimat av antallet smolt som vandrer forbi stedet for gjenfangst på grunn av naturlig dødelighet i mellomtiden. Dessuten er det sannsynlige andre feilkilder knyttet til metoden, spesielt at det merkes fisk som ikke vandrer ut, som også gir overestimering. Størrelsen på de samlede feilkildene med hensyn på å angi antall smolt som vandrer ut er vanskelig å anslå, men metodetester fra små vassdrag tyder på at de kan være betydelige. En metodetest tyder også på at feilkildene kan være betydelig større med hensyn på å estimere smoltutgangen av sjøaure enn av laks.

*Fordeler:* I dag er dette i praksis den eneste metoden som gir muligheter for estimater av presmoltbody i store vassdrag.

*Begrensninger:* Metoden har feilkilder med hensyn på å angi antall smolt som vandrer ut som ikke er undersøkt og tallfestet i store vassdrag. I store vassdrag vil det også være lav presisjon i estimatene fordi det er vanskelig å få merket nok fisk og/eller vanskelig å fange nok smolt under utvandring for å sjekke merkestatus.

*Kunnskapsbehov:* Det bør undersøkes hvordan fangst og merking om våren påvirker vandringsatferd og overlevelse til presmolt. Kunnskap om naturlig dødelighet til presmolt og smolt i tiden like før og under utvandring og sammenhenger mellom størrelse på ungfisk om våren og sannsynlighet for utvandring er også viktig for å vurdere feilkilder.

### Merking smolt - gjenfangst smolt

Estimering basert på merking og gjenfangst av vandrende smolt gir muligheter for estimater av det virkelige antallet smolt både av laks og sjøaure og sjørøye, som vandrer forbi en lokalitet. For å gjennomføre slike estimater må det driftes én eller flere smoltfeller i vassdraget, og en er avhengig av at fellenes fangsteffektivitet blir estimert flere ganger gjennom utvandringsperioden. For å få gode bestandsestimater er en avhengig av både å merke og gjenfange smolt gjennom størsteparten av utvandringsperioden, noe som gjør at metoden kan være krevende å bruke i enkelte vassdrag. Presisjonen på smoltestimater er i stor grad avhengig av hvilken feltinnsats som legges i fangst og gjenfangst slik at estimater i større vassdrag kan få lav presisjon.

*Fordeler:* Metoden kan i prinsippet gjennomføres både i store og små vassdrag.

*Begrensninger:* Avhengig av å kunne fange smolt skånsomt og gjennom hele (i alle fall størsteparten) av utvandringsperioden. I større vassdrag vil en risikere å få lav presisjon på estimatene på grunn av vansker med å fange og kontrollere nok smolt.

*Kunnskapsbehov:* Det er foreløpig begrenset praktisk erfaring med bruk av denne metoden i Norge. I de tilfeller det benyttes bare én lokalitet trengs det mer kunnskap om hvordan en best fremskaffer pålitelige estimater av fellas fangsteffektivitet. Det er behov for økt praktisk erfaring med konstruksjon og drift av PIT-antennene i større vassdrag for å kunne utnytte fordelene ved å benytte både fellefangst og PIT-deteksjon.



## 4 Menneskeskapte påvirkninger

De aller fleste bestander av anadrome laksefisk i Norge er utsatt for menneskeskapte påvirkningsfaktorer i større eller mindre grad. Direktoratet for naturforvaltning har utarbeidet et system for å vurdere tilstanden til de anadrome fiskebestandene vurdert med bakgrunn i menneskeskapte påvirkninger som kan redusere bestandens produksjonsevne og levedyktighet. For laks blir også påvirkning fra rømt oppdrettslaks vurdert. En oppdatert tilstandsvurdering for alle tre artene er nylig publisert på Villaksportalen ([www.dirnat.no/Villaksportalen](http://www.dirnat.no/Villaksportalen)).

Bestandstilstanden for laks er vurdert i 481 vassdrag som har, eller har hatt, en egen bestand av laks. Av disse er tilstanden kritisk eller tapt for 64, svært dårlig for 44, dårlig for 126, moderat påvirket for 241, god for 16, mens ingen bestand ble karakterisert å ha svært god tilstand. Vurderingen er basert på menneskeskapte faktorer som påvirker produksjonen av fisk, og dermed bestandenes levedyktighet og evne til å produsere et høstbart overskudd. Laksebestandenes genetiske tilstand er også vurdert i forhold til påvirkning fra rømt oppdrettslaks.

Forsuring av vassdrag og dødelighet på grunn av parasitten *Gyrodactylus salaris* er de to viktigste grunnene til at laksebestander er utryddet eller truet av utryddelse. Noen laksebestander er også sterkt negativt påvirket av vassdragsreguleringer eller andre fysiske inngrep. Dessuten er effekter av lakseoppdrett på villaks, slik som lakselus og spredning av sykdommer, og genetisk interaksjon mellom vill og oppdrettet laks vurdert som alvorlige trusler.

Bestandstilstanden for sjøaure er vurdert i 1162 vassdrag. Av disse er 20 bestander tapt, 18 truet, 97 sårbare, 299 redusert, 610 spesielt hensynskrevende, 12 ikke spesielt hensynskrevende, mens 100 har usikker status.

Bestandstilstanden for sjørøye er vurdert i 110 vassdrag. Av disse er 3 bestander tapt, 2 truet, 8 sårbare, 36 redusert, 48 spesielt hensynskrevende, 5 ikke spesielt hensynskrevende, mens 8 har usikker status.

Når en bestand påvirkes negativt av menneskeskapte forhold vil dette gi en redusert bestand. Denne reduksjonen kan være fra ubetydelig til betydelig. Hvor stor negativ endring som kan eller skal aksepteres

vil være subjektivt. Vitenskapelig råd for lakseforvaltning har nylig utarbeidet et forslag til kvalitetsnormer for laks (Anonym 2011a). I denne rapporten er det gitt en utførlig beskrivelse av hvordan ulike menneskeskapte påvirkningsfaktorer innvirker på laksebestander. I rapporten er det også angitt nivåer for hvor stor reduksjon i smoltproduksjon og sjøoverlevelse (smolt til voksen fisk ratio) som kan "aksepteres" (se tabell 4.1). Grensen for belastning som kan aksepteres ut fra økologiske kriterier er her satt mellom "liten effekt" og "moderat effekt" på gytebestandsstørrelsen. En moderat reduksjon skal da oppfattes som uakseptabel. Det er utarbeidet kvalitetsnormer for flere påvirkningsfaktorer, hvor det er summen av påvirkninger som legges til grunn når effekter på bestand evalueres. Det er derfor i rapporten foreslått hvordan flere samtidig påvirkninger kan håndteres. Ettersom det antas å være en tetthetsuavhengig sammenheng mellom tap av smolt og reduksjon i gytebestand vil påvirkninger som reduserer antall smolt eller som påvirker smoltens overlevelse i sjøen (smolt til voksen ratio) mest sannsynlig ha en direkte effekt på kommende gytebestand.

Menneskelige påvirkninger av forhold i elvene kan virke bestandsreduserende på laksefisk ved å påvirke antall smolt som produseres eller vandrer ut fra vassdraget. Menneskelige påvirkninger i ferskvann kan også påvirke sjøoverlevelsen ved å påvirke smoltifiseringsprosessen (se senere avsnitt). Hvis sjøoverlevelsen blir redusert som følge av påvirkninger i ferskvann kan denne reduksjonen være vanskelig å skille fra årsaker som først er aktive i sjøvann. For eksempel kan moderat forsuring svekke saltvannstoleransen til smolt og dermed påvirke overlevelsen fra smolt til voksen. Redusert sjøoverlevelse kan også skyldes at smolten blir infisert med lakselus under utvandring. Resultatet for gytebestand blir den samme, men årsaken er aktiv i ulike miljø. Om bestanden er utsatt for flere slike etterfølgende påvirkninger i ulike habitat kan det oppstå en synergieffekt, f.eks. ved at en smolt som er negativt påvirket av forsuring samtidig blir mer sensitiv for effekter av lakselus (Finstad mfl. 2007).

I vår korte gjennomgang fokuserer vi på kunnskap om noen av påvirkningene som direkte påvirker smoltatferd og smoltoverlevelse. Påvirkninger som ikke nevnes i vår gjennomgang kan være viktige og kritiske i enkeltvassdrag (se villaksportalen). Sjøoverlevelsen til laksesmolt ansees å være tetthetsuavhengig det vil si jo flere smolt som går ut av et vassdrag jo

**Tabell 4.1.** Effektklasser hvor påvirkningselementer på smoltproduksjon (reduksjon i %) eller smoltoverlevelse i saltvann (reduksjon i %) vurderes å ha fra ingen til stor effekt på gytebestandsstørrelsen til laks. Hvis belastningen påvirker begge påvirkningselementene summeres effekten. Fra Anonym (2011a).

Reduksjon i gytebestand %	Ingen effekt	Liten effekt	Moderat effekt	Stor effekt
Smoltproduksjon	0	<10	10-30	>30
Smoltoverlevelse i saltvann	0	<10	10-30	>30
Sum effekt	Ingen+Ingen	Ingen+Liten	Liten+Liten Moderat+Ingen	Alle andre kombinasjoner

flere voksne laks vil gjennomgående komme tilbake etter sjøoppholdet. Dette betyr at tap av laksesmolt enten under utvandring fra elva eller etter at fisken har kommet ut i sjøen er et direkte produksjonstap som vil redusere bestanden av voksen fisk. Vi har mindre kunnskap om sjøoverlevelse til smolt av sjøaure og sjørøye, men det synes ikke usannsynlig at overlevelsen også her i stor grad er uavhengig av tetthet. Menneskeskapte påvirkningsfaktorer som direkte eller indirekte påvirker smoltoverlevelse er det derfor all grunn til å motvirke med tiltak der dette er mulig.

Vi omtaler ikke effekter av oppdrettsvirksomhet, som genetiske effekter i laksebestander som følge av innblanding av oppdrettslaks i gytebestanden, eller effekter av økt infeksjon av lakselus på overlevelse og vekst hos laks, sjøaure og sjørøye. Det er publisert flere rapporter de seneste årene som gir oppsummert kunnskap om disse forholdene (Anonym 2011a, 2012, Taranger mfl. 2011, 2012).

## 4.1 Vassdragsreguleringer

Vassdragsreguleringer påvirker fysiske forhold i vassdrag og fjorder, fører til endring i vannføring, vanntemperatur og isforhold og kan også påvirke vannkvaliteten (Saltveit 2006, Johnsen mfl. 2010, 2011). Vassdragsreguleringer har ulike former og formål, hvorav regulering for produksjon av vannkraft er det dominerende formålet i Norge. Regulering av vassdrag for drikkevannsformål er også vanlig, i tillegg forekommer inngrep for å skaffe vann til settefiskproduksjon, jordbruk og industri (Johnsen mfl. 2010).

Grovt sett kan vannkraftregulering deles inn i to hovedkategorier; magasinkraftverk og elvekraftverk. Magasinkraftverk er den vanligste formen i Norge og variasjonene i utbygging og drift er mange. Virkningene på elvemiljøet som er relevant for produksjonen av ungfisk og smolt avhenger av om

utløpet fra kraftverkene ligger ovenfor eller i den anadrome delen av vassdraget, eller om utløpet går ut i sjøen. Vassdragsreguleringer med magasiner fører til forandringer i vannføring og vanntemperatur i de aktuelle vassdragene, og det er ikke uvanlig at vannføringsforløpet over året endres mye. De største endringene i vannføring skjer i vassdrag hvor det føres vatn bort fra hele eller deler av nedslagsfeltet til anadrom strekning. Endringene i vanntemperatur kan også være betydelige, spesielt i vassdrag som har utløp av kraftverksvann fra høytliggende magasin. Endringer i vanntemperatur kan gi endringer i smoltalder og smoltstørrelse som kan ha betydning for smoltutvandring og sjøoverlevelse.

Vanntemperatur og vannføring og endringer i disse to miljøfaktorene synes å være de viktigste fysiske faktorene som styrer selve smoltutvandringen (se kapittel 2). Vassdragsreguleringer som fører til endringer i disse fysiske faktorene kan derfor også påvirke tidspunkt og forløp for smoltutvandringen og dermed ha konsekvenser for smoltens sjøoverlevelse. Det finnes imidlertid lite dokumentert kunnskap om effektene av ulike reguleringer på utvandringstidspunktet til smolt i Norge, hovedsakelig fordi det mangler før-etter undersøkelser av fenomenet. Store naturlige variasjoner mellom år i utvandringstidspunkt gjør også at slike undersøkelser må ha en lang varighet både før og etter for at en skal kunne dokumentere endringer ved feltundersøkelser. Det er heller ikke nødvendigvis åpenbart hvordan endringer i utvandringstidspunkt påvirker smoltens sjøoverlevelse, slik at de økologiske konsekvensene av endret utvandringstidspunkt som følge av vannkraftregulering i et vassdrag kan være vanskelig å fastslå.

Modellering av hvordan utvandringstidspunkt og forløp varierer med fysiske forhold kan sannsynliggjøre at det skjer endringer i utvandringstidspunkt som følge av en regulering. Det er gjennomført flere slike statistiske analyser på sammenhenger mellom miljø-

faktorer og utvandningsforløp i regulerte vassdrag i Norge med siktemål å forstå dynamikken i utvandringen (for eksempel: Suldalslågen: Forseth mfl. 2003; Orkla: Hvidsten mfl. 1995, 2004; Stjørdalselva: Arnekleiv mfl. 2007) og hvordan endret kraftverksdrift kan tenkes å påvirke utvandningsforløpet til smolt (Driva: Arnekleiv mfl. 2010; Numedalslågen: Sundt-Hansen mfl. 2012). Utvikling av modellverktøy er viktig fordi det i enkelte regulerte vassdrag kan være mulig å påvirke hvordan smoltutvandringen forløper ved vannføringslipp (Thorstad mfl. 2006).

Smoltundersøkelser i Altaelva og Stjørdalselva tyder på at smolten fra de øvre delene av disse to elvene, som er mest påvirket av vassdragsreguleringene med hensyn på endringer i fysiske forhold, vandrer ut senere enn fra de nedre delene av elva. I Altaelva hadde fisk merket som presmolt fra de øvre delene av elva signifikant senere utvandringstidspunkt enn fisk merket lengre ned i elva (Ugedal mfl. 2007). Median utvandningsdato var fra seks til åtte dager senere for fisk merket øverst i elva sammenliknet med fisk fra de midtre deler av elva. Det er imidlertid uklart om en slik "asynkron utvandring" kan være en effekt av endret vanntemperatur (og isforhold) i de øvre delene på grunn av reguleringen, eller om det er et naturlig fenomen (Næsje mfl. 2005, Ugedal mfl. 2007). I Stjørdalselva var det ikke mulig å vise signifikante forskjeller mellom smoltens utvandringstidspunkt og merkeområde i elva det enkelte år, men sammenslåtte data fra flere år tydet likevel på at det var små forskjeller (Arnekleiv mfl. 2007). Vi mangler detaljert kunnskap om dynamikken i smoltutvandring fra større elver i Norge med naturlig vannføringsregime som kan være en referanse i så henseende. For eksempel vet vi ikke om vandrings-tidspunkt varierer på en systematisk måte for smolt fra ulike deler av lengre elver.

Vassdragsreguleringer endrer vannføringsmønsteret i vassdraget, og det er svært vanlig at vårflommene kan bli betydelig redusert. Reduksjonen i vannføring er spesielt stor ved reguleringer hvor vann er ført bort fra hele nedslagsfeltet eller fra deler av androm strekning (minstevannføringsløp). I vassdrag hvor smolten vandrer ut under vårflommen vil en redusert vannføring påvirke de fysiske forholdene for vandring både i elva og i fjorden og således også kunne virke inn på smoltens overlevelse under utvandring både i elva og i sjøen.

Hvidsten & Hansen (1988) har vist at høyere vannføring ved utsetting av kultivert smolt både i Gaula og Surna resulterte i bedre overlevelse fram

til voksen laks. Det samme ble funnet for utsatt smolt i Orkla (Hvidsten mfl. 2004). Høy vannføring i Suldalslågen under smoltutvandringen synes å gi større fangster av vill smålaks året etter (Forseth mfl. 2003). I Eira var det en signifikant positiv sammenheng mellom gjennomsnittsvannføringen i elva i mai (under smoltutvandningsperioden) og årsklassestyrken til vill laks (Jensen mfl. 2011). Dette tyder på at høy vannføring under smoltutvandringen kan øke overlevelsen både hos vill laks og hos utsatt laks. Det er ikke kjent hvilke mekanismer som bidrar til dette, men Jensen mfl. (2011) peker på flere faktorer under fjordvandringen som kan ha betydning: "(1) Med økt vannføring blir ferskvanns- og brakkvannslaget i fjorden tykkere, noe som kan øke smoltens overlevelse i overgangen fra elva til saltvann ved at økt turbiditet reduserer faren for å bli oppdaget av predatorer. (2) Økt fersk- og brakkvannslag kan beskytte smolten mot infeksjon av lakselus under utvandring. (3) Fersk- og brakkvannslag i fjorden kan fysiologisk sett medføre en mer skånsom overgang for smolten fra ferskvann til saltvann. (4) Hvis smolten benytter ferskvanns- og brakkvannslaget i forbindelse med orientering utover fjorden, kan tykkelse og utstrekning av dette laget ha en betydning for vandringshastighet og overlevelse. (5) I større vassdrag kan høy vannføring i elva gi økt strøm i fjordsystemene og bidra til at smolten kommer raskere ut fjorden, og dermed har en høyere overlevelse på grunn av redusert predasjon og redusert sjanse for å strande i "blindfjorder". (6) En høy vannføring eller flom under smoltutvandringen kan også tenkes å synkronisere smoltutvandringen fra elva, slik at et større antall smolt kommer ut i fjorden samtidig, og sjansen for å bli spist av en predator reduseres." I tillegg til disse faktorene som virker etter at smolten har kommet ut i sjøen kan også høy vannføring under utvandring påvirke smoltens overlevelse i elva. (1) Med økt vannføring øker vannhastighetene slik at smolten kan gå hurtigere ut av elva. (2) Økt vannføring gir ofte også mer turbid vann, noe som kan redusere risikoen for at smolten oppdages av predatorer i elva.

Flere av hypotesene vedrørende effektene av vannføring i elva på smoltens vandring i sjøen ble testet av Thorstad mfl. (2007b) ved hjelp av telemetri-studier utenfor Eira. Både laksesmolt fra settefiskanlegget og vill smolt ble merket med akustiske sendere og sluppet i fjorden ved munningen av Eira. Overlevelse og vandringshastighet ble undersøkt ved at merket fisk i tre forskjellige år (2002, 2004 og 2006) ble registrert når de passerte automatiske lyttebøyer ytterst i Eresfjorden og Langfjorden

(se kapittel 2). Thorstad mfl. (2007b) fant ingen sammenheng mellom vannføring i Eira på slippdato og overlevelse av utsatt smolt fra slipp til registrering ytterst i Eresfjorden eller ytterst i Langfjorden. De fant heller ikke noen sammenheng mellom overlevelse og gjennomsnittlig vannføring de siste tre, seks og ni dagene før slipp. Overlevelsen varierte betydelig mellom slippdatoer, noe som tyder på at flere faktorer påvirker overlevelse av smolt i første fase av sjøvandringen. Vannføringen i Eira hadde heller ingen effekt på vandringshastighet fra slipp til første registrering ytterst i Eresfjorden verken for utsatt eller vill smolt. Vannføringene i Eira under disse forsøkene var imidlertid vesentlig lavere enn hva den var i uregulert tilstand og det er derfor uavklart om og eventuelt hvor mye smoltoverlevelsen har blitt redusert i Eira som følge av reguleringen.

Hvilke effekter redusert vannføring under utvandring har for smoltoverlevelsen i elva har vi liten eller ingen kunnskap om i Norge. I nedslagsfelt som er fraført mye vann kan vannføringen under smoltutvandringen bli til dels sterkt redusert. I Vikja i Sogn og Fjordane vandrer laksesmolten fra et regulert restfelt ovenfor lakseførende strekning vanligvis ut i løpet av mai (Gabrielsen mfl. 2009). Laksesmolten som produseres i denne delen av vassdraget er plantet ut som rogn. I 2006 var det lav vannføring og lav vanntemperatur i Vikja og dette året var utvandringen forsinket fra dette restfeltet. Vannslipp i månedskiftet mai/juni ga økt utvandring av smolt, men likevel fortsatte det å vandre ut smolt langt utover i juli. En sterkt forsinket smoltutvandring er sannsynligvis ugunstig med tanke på sjøoverlevelse (jfr. kapittel 2).

I Kvina brukte smolt av laks og sjøaure relativt lang tid på å vandre ned et restvannføringsløp med liten vannføring ved Trælandsfoss kraftverk (Kristensen mfl. 2011a). Det kan tenkes at smolt bruker lengre tid på nedvandring på elvestrekninger med sterkt redusert vannføring og at dette kan føre til økt dødelighet under utvandring ved at for eksempel fisken kan bli mer utsatt for predasjon under slike forhold. Vi har imidlertid generelt liten kunnskap om vandringshastigheter til smolt i norske vassdrag (se kapittel 2) og dermed mangler vi også kunnskap om hvordan vandringshastighetene påvirkes på strekninger hvor vannføringen er redusert under utvandringsperioden.

#### 4.1.1 Smoltutvandring og kraftverksinntak

Kraftverksdammer som er bygd i forbindelse med elvekraftverk og dammer/terskler bygd for å lage inntaksmagasin for overføringstunneler av vann fungerer som vandringshindre for fisk. Kraftverksdemninger og terskler kan utgjøre både fullstendige barrierer som stopper vandringshindrene, og hindringer som forsinkes vandringshindrene eller reduserer antall fisk som klarer å passere (Lucas & Baras 2001). For å opprettholde fiskevandring forbi slike menneskeskapte vandringshindre må det etableres fiskepassasjer. I vassdrag med anadrom fisk i Norge har det inntil nylig vært størst fokus på å lage gode løsninger for oppvandrende fisk, mens det har vært mindre fokus på å finne gode løsninger for nedvandrende fisk. En årsak til dette kan være at mange av vassdragene som har slike dammer og kraftverksinntak på anadrom strekning ligger i områder av landet som har vært rammet av forsuring (f.eks. Nidelva ved Arendal, Kvina, Mandalselva, Tovdalselva), og hvor de anadrome bestandene først i senere tid har blitt reetablert etter å ha vært utryddet eller sterkt redusert. I regulerte vassdrag med innlandsfisk, som Gudbrandsdalslågen og Glomma, har det også i de siste årene blitt betydelig mer fokus på at vandringsveiene må fungere både for oppvandrende og nedvandrende fisk for at vandringsystemene skal kunne opprettholdes (Kraabøl mfl. 2009).

Demninger, terskler og kraftverksinntak på elvestrekninger med anadrom fisk kan føre til passeringsproblemer for utvandrende smolt. Det er velkjent fra internasjonal litteratur at smolt kan forsinkes betydelig når de møter slike vandringshindringer (Lariniere & Travade 2002), og forsinkelser ved vandringshindre er også funnet i norske vassdrag (Kroglund mfl. 2011a, Lamberg & Strand 2011). Forsinkelsene kan bidra til at smolten samler seg opp og blir mer utsatt for predasjon (f.eks. Aarestrup mfl. 1999, Aarestrup & Koed 2003).

Smolt og annen fisk kan påføres både direkte og indirekte dødelighet ved passasje av kraftverk. Den direkte dødeligheten kan oppstå ved inntaket, i turbinen og i kraftverksutløpet (Montèn 1985, Coutant & Whitney 2000). I selve turbinen er det treffsannsynligheten mot skovlene, plutselig eller rask akselerering eller bremsing av vannhastighet, skjærekrefter, plutselige trykkendringer og kavitasjon som avgjør dødeligheten (Montèn 1985, Lariniere & Travade 2002). Treffsannsynligheten mot skovlene

øker med økende lengde på fisken slik at direkte dødelighet eller skade på fisk øker sterkt med økende fiskestørrelse, men også med turbinkarakteristika. Treffsannsynligheten for fisk i turbiner kan simuleres ut fra fiskens størrelse og tekniske spesifikasjoner av den enkelte turbin (Montèn 1985, Larinier & Dartiguelongue 1989), og slike simuleringer kan gi et estimat av hvor stor dødelighet selve turbinpassasjen kan ha for smolt som vandrer ut gjennom kraftverk. Det er vanskelig å forutsi dødelighet i kraftverk presist fordi det finnes ulike typer inntak, turbiner og avløp samtidig som vannmengder og fallhøyder varierer. Avhengig av turbintype, fallhøyde, slukeevne med mere kan effektene på individ og bestand spenne fra å være omfattende til å være mer beskjedne. Generelt synes dødeligheten å være størst i kraftverk med stor fallhøyde og små turbiner. Det rapporteres ofte om at dødeligheten er større i Francisturbiner enn i Kaplanturbiner, men dette kan i noen grad skyldes at det er vanligere å bruke Francisturbiner i kraftverk med større fallhøyde (Lariniere & Travade 2002). Ved Fosstveit kraftverk i Storelva ble direkte dødelighet av smolt redusert fra 12 % i 2009 til 4 % i 2010 kun ved å endre turbinbladvinkel (Kroglund mfl. 2011c).

Passering av en kraftverksturbin kan også resultere i indirekte og/eller forsinket dødelighet. Fisken kan ha slagskader, være stressa, desorientert og kan bli fanget i turbulent vann eller i bakevjer nedstrøms turbinutløpet. Små skader som ikke gir umiddelbar dødelighet og ekstra stress kan føre til forsinket dødelighet selv om fisken passerte turbinen og kraftverket i live (Coutant & Whitney 2000, Budy mfl. 2002, Ferguson mfl. 2006, Calles & Greenberg 2009). I Storelva hadde smolt som gikk gjennom kraftverket en lavere vandringshastighet nedstrøms kraftverket enn smolt som vandret gjennom et sideløp (Kroglund mfl. 2011a,c). Estimater basert på PIT-merket fisk viste også at smolt som overlevde kraftverksturbinen større dødelighet på vandringen videre nedover i vassdraget sammenliknet med smolt som vandret ut sideløpet. Dette viser at effekten av kraftverkspasseringer må fastsettes ut fra det samla skadebildet, ikke enkelttelementene.

Omfanget av dødelighet (sum av direkte og indirekte dødelighet) hos smolt som passerer gjennom kraftverk har i en del tilfeller blitt estimert ved å sammenlikne gjenfangster av voksen laks fra grupper av kultivert smolt som settes ut på ulike steder i kraftverkssystemet. I et kraftverk i Umeåelven fant Montèn (1985) en totaldødelighet på 25 % ved slike

forsøk. I dette kraftverket var dødeligheten i turbinen 9 %, mens den største dødeligheten ble funnet i utløpstunnelen hvor smolten kom i kontakt med et ujevnt tunneltak. Seks års utsetninger av kultivert smolt merket med Carlin-merker i Orkla ga en gjennomsnittlig gjenfangst av voksen laks på 3 % for den smolten som var satt nedenfor kraftverket (i minstevannførings-strekningen), mens den smolten som ble satt i kraftverkstunnelen hadde en gjennomsnittlig gjenfangst på 0,8 %. Dette utgjør en total dødelighet på 73 % for den smolten som vandret ut gjennom kraftverket (Hvidsten & Johnsen 1997). I Mandalselva tyder tilsvarende forsøk i 2000 på at dødeligheten på grunn av passasje gjennom Laudal Kraftverk var på 67 % (Hansen & Johnsen 2003). Resultatet fra Mandalselva er usikkert fordi det er basert på bare ett års utsetting og få gjenfangster av voksen laks.

Hvor stort det totale tapet av smolt er på grunn av at smolten går gjennom turbinene på kraftverk avhenger selvsagt også av hvor stor andel av smolten fra områdene ovenfor som vandrer ut gjennom kraftverket. Undersøkelser med radiotelemetri i Mandalselva viser at andelen av smolt som går gjennom Laudal kraftverk avhenger av vannføringsforholdene i elva og manøvreringen av kraftverket, det vil si hvor stor andel av vannføringen som går i henholdsvis kraftverket og i minstevannføringsløpet (Uglem mfl. 2005). I 2003 var det høy vårvannføring i Mandalselva og kraftverket ble kjørt som normalt. Telemetriundersøkelser med villsmolt tydet på at 90 % av smolten gikk i kraftverket dette året. I 2004 var det lavere vårvannføring og det ble gjennomført forsøk på å endre utvandringsruten ved å endre forholdet mellom vannføring i kraftverket og minstevannføringsløpet. Dette året tydet undersøkelsene på at 46 % av smolten gikk ut gjennom kraftverket (Uglem mfl. 2005).

### **Erfaringer fra utlandet, spesielt Frankrike**

Erfaringer med fisk og kraftverkspassasje utenfor Norge har resultert i en rekke oversikts-artikler som oppsummerer kunnskap om fenomenet (f.eks. Larinier & Dartiguelongue 1989, Coutant & Whitney 2000, Lariniere & Travade 2002). Flere land har utviklet nasjonale handlings- og tiltaks-planer for å sikre fisken under utvandring (f.eks. Porcher & Travade 2002, Anonym 2007). Felles for disse planene er at tiltak skal sikre fiskens frie bevegelser innenfor vassdraget. Dette innebærer at fisk skal kunne vandre både opp og ned forbi kraftverk uten

uakseptable belastninger på bestandene. Retningslinjene illustrerer at tiltak er mulig, men at tiltakene må plasseres og driftes riktig for å oppnå høy måloppnåelse. Dessuten finnes det ulike typer tiltak som kan tilpasses lokale elve-spesifikke forhold.

En gruppe av forskere og forvaltere fra Norge gjennomførte i 2011 en studietur til Frankrike for å lære av deres erfaringer med hensyn smoltvandring og kraftverksinntak. De følgende avsnittene oppsummerer noen av de franske erfaringene.

I 1985 ble retningslinjer for etablering av vandringspassasjer (opp og ned) tatt inn i det franske lovverket. Retningslinjer for ulike passasjeløsninger ble oversatt til engelsk i 2002 (Porcher & Travade 2002). De franske retningslinjene er basert på et større sett med forsøk hvor utforming av fiskepasseringer og fiskens veivalg ved vanninntaket til turbinen er dokumentert ved bruk av radiotelemetri, PIT deteksjon, video og ved telling av fisk som utvandret fra sideløp (f.eks. Travade & Larinier 2002, Larinier 2008). Andel smolt som benyttet sideløpet er deretter sammenholdt med fysiske egenskaper i og omkring inntaket til turbinen, plassering av sideløp, varegrindas utforming og vannforbruk. Erfaringene knyttet til utforming av nedvandringstiltak er samlet i Larinier & Travade (2002). Mange av de franske kraftverkene har slukeevner i området 20 til 100 m<sup>3</sup>/s, eller nivåer vanlig også i vassdrag med anadrome laksefisk Norge.

Smolten vandrer hovedsakelig i hovedstrømmen under nedvandring. Når vannføringen i vassdraget er lavere enn slukeevnen til kraftverket vil hovedstrømmen gå inn mot turbininntaket. Dette inntaket er normalt dekket av en varegrind. Når smolten ankommer varegrinda kan denne utgjøre en fysisk barriere hvis lysåpningen er tilstrekkelig liten i forhold til fiskens størrelse. Grunder med lysåpning mindre enn 2,5 cm vil ofte være en fysisk sperre. Hvis lysåpningen er i størrelsesorden 2,5 til 4 cm er den ikke en fysisk barriere i forhold til smolt, men vil fortsatt utgjøre en atferdssperre. Hvis lysåpningen er vesentlig større enn 5 cm avtar hemming og fisken vil i økende grad passere gjennom varegrinda.

Det å hindre eller hemme utvandring via turbinløpet er ikke tilstrekkelig til å berge smoltutgangen. Fisken må også kunne passere kraftverket. Dette innebærer at fisken må finne og benytte et utvandringsalternativ. Dette alternativet skal erfaringsmessig plasseres i damkrona og da vinkelrett på varegrinda, alternativ integreres som en del av i varegrinda.

Vannhastigheten inn mot varegrinda bør være så lav som mulig og ikke overstige 0,4 til 0,5 m/s.

Hvis den alternative utvandringsruten er feil plassert eller ikke oppfattes som et attraktivt utvandringsløp på grunn av f.eks. turbulens blir effektiviteten lav og fisken vil benytte turbinløpet etter en periode (Larinier & Travade 2002). Sideutløpet må derfor konstrueres slik at det ikke er uheldig turbulens i utstrømningsområdet og bør tilføres en vannmengde som tilsvarer 2 til 6 % av slukeevnen til kraftverket (Larinier & Travade 2002). I Frankrike benyttes lys (kvikksølvlamper) for å tiltrekke fisken til sideløpet. Franske erfaringer tilsier at hvis rådene over følges vil fra 60 til 85 % av smolten kunne passere utenom turbinen. Hvis tiltakene utformes feilaktig vil i enkelte tilfeller mindre enn 20 % av smolten passere utenom turbinen (Larinier 2008). Tiltakene slik de er anbefalt utformet i Frankrike kan sannsynligvis optimaliseres. Det poengteres sterkt i de franske retningslinjene at bedre utvandringsresultat kan oppnås på nye kraftverk hvis tiltakene inkluderes allerede i planleggingsfasen og at det er betydelig mer vanskelig og kostbart å fikse på eksisterende eldre anlegg. Når løsninger skal iverksettes på eksisterende kraftverk ilegges praktiske begrensninger og muligheter for suksess vekt, ikke kun det å berge smolt. I vassdrag med mange kraftverk som smolten må passere på vei ut av vassdraget er det vanlig praksis å fange smolt ved det øverste kraftverket for å transportere den i bil forbi kraftverkene lengre ned i vassdraget.

### Pågående forsøk i Norge

Det er gjennomført forsøk med sideløp ved Fosstveit kraftverk i Storelva ved Tvedestrand (Kroglund mfl. 2011a,c). Ved å åpne et sideløp plassert vinkelrett på varegrinda lyktes det å få mer enn 90 % av smolten raskt forbi turbininntaket under siste periode av utvandringen i 2010. Sideløpet ble da tilført 130 l vann/s. Vannføringen inn mot kraftverket var da i størrelsesorden 3,5 til 4 m<sup>3</sup>/s, mens slukeevnen er på 16 m<sup>3</sup>/s. Smolt som vandret ned sideløpet hadde høyere vandringshastighet nedstrøms kraftverket enn smolt som passerte turbinen. Den direkte dødeligheten av smolt i turbinen var på ca 4 % i 2010. Denne gruppen hadde imidlertid en vesentlig større dødelighet mellom kraftverket og elvemunningen (6 km) sammenliknet med smolt som vandret ut sideløpet eller som ble fanget inn oppstrøms kraftverket og kjørt med bil og satt ut nedstrøms turbinen. Oppfølgende undersøkelser utført i 2011 og 2012 i

Storelva har gitt mer erfaring i hvordan et sideløp skal utformes. Når sideløpet har ugunstig hydraulisk miljø benyttet 30-40 % av smolten sideløpet mens mer enn 80 % benyttet sideløpet når de hydrauliske forholdene var gode (Frode Kroglund, NIVA, upublisert data). Erfaringene fra Storelva illustrerte altså at en stor andel av den utvandrende smolten kan avledes med sideløp. Andelen av smolten som benytter et sideløp vil foruten å variere med hydrauliske forhold også avhenge av vannhastighet, lysåpning på varegrinda og plassering av sideløpet i forhold til varegrinda.

Tilsvarende sideløp som i Storelva er under utprøving flere steder i Sør-Norge. I Nidelva ved Arendal benyttes en isluke som alternativ utvandringsrute for smolt. På grunn av teknisk svikt ved kraftverket foreligger det ikke data på andel av smolten som benytter denne muligheten (Frode Kroglund, NIVA pers. med.). I Tovdalselva ble det etablert et utvandringsløp for smolt ved et kraftverksinntak i Boenfoss i 2011. Basert på videotelling benyttet om lag 75 % av smolten (2075 laksesmolt og 487 sjøørretsmolt) dette sideløpet (Lamberg mfl. 2012). Forundersøkelser utført ved Trælandsfoss kraftverk i Kvina våren 2011 tydet på at sideløp også her vil kunne berge smolt ned til minstevannføringsstrekningen ved å lede dem gjennom et hull i inntakskanalen til kraftverket (Kristensen mfl. 2011a). Disse foreløpige resultatene tilsier at de ulike tiltakene oppfattes som attraktive av smolten og dermed benyttes som vandringsrute, men det er for tidlig å konkludere med hvor stor andel av smolten som velger å gå ut gjennom disse sideløpene. Tiltakene som er utprøvd de seneste årene kan sannsynligvis optimaliseres.

Det er imidlertid ikke bestandig mulig å plassere et sideløp like ved varegrinda til et kraftverk. I slike tilfeller er det behov for andre løsninger for å minimalisere andelen smolt som vandrer ut gjennom kraftverket. Andre tiltak som kan være aktuelle er stenging av kraftverk under utvandringsperioden, ulike kjøremønstre for kraftverket, eller bruk av ulike typer adferdsbarrierer, som strobelys (f.eks. Fjeldstad mfl. 2012), skjørt (f.eks. Hvidsten & Johnsen 1997), eller ledegjerder som for eksempel Louvres (f.eks. Scruton mfl. 2003). Dette er alle tiltak man har lite erfaring med i Norge, men hvor erfaringene internasjonalt er større.

Det er undersøkelser i gang i Mandalselva for å undersøke i hvor stor grad kjøremønstret til kraftverkene i vassdraget kan påvirke andelen smolt som velger å gå ut gjennom minstevannføringsløpet ved utløpet av Mannflåvann. Alternativ utvandringsrute er gjennom turbinene i Laudal kraftverk. De siste årene har det også vært gjennomført forsøk med å skremme smolten fra å gå inn i kraftverket ved bruk av strobelys om natta. Resultater fra disse undersøkelsene tyder på at strobelys har en viss effekt (Fjeldstad mfl. 2012).

Selv om de generelle retningslinjene for tiltak er enkle og entydige vil det enkelte kraftverksinntak/bypass være unikt med hensyn på strømningsforhold og kreve lokale tilpasninger for å finne gode løsninger for at smolt og annen fisk ikke skal gå ut gjennom kraftverket til lavest mulig kostnad for kraftverkene. Det må derfor gjennomføres spesifikke undersøkelser ved hvert enkelt kraftverksinntak for å finne ut hvor mye smolt som faktisk går gjennom kraftverket og hvilke tiltak som er de mest effektive for å unngå/minimalisere slik utvandring. For å øke sannsynlighet for å lykkes må kunnskapen knyttet til utforming av vandringsbarrierer og sideløp økes. Der det er mulig bør det også dokumenteres hvor vellykket tiltakene er med hensyn på dødelighet hos utvandrende smolt.

## 4.2 Vannkvalitet

I ferskvann kan smoltens fysiologi og/eller atferd påvirkes både ved eksponering for langtransporterte luftforurensninger (forsuring, enkelte miljøgifter) og lokale forurensninger (ulike miljøgifter og metaller fra industri, landbruk, skogbruk, bergverk, veianlegg, veksthus mm). Smoltkvaliteten kan også påvirkes av vannkjemiske forhold i brakkvann. Kunnskap om sammenhenger mellom vannkvalitet og fysiologi hos smolt er i nyere tid blant annet oppsummert i Bjerknes (2007) og Rosseland & Kroglund (2011).

Smolt er mer følsom for endringer i vannkjemi enn parr (Rosseland mfl. 2001, Monette & McCormick 2005), og følsomheten for forurensninger øker kraftig ukene før utvandring (Rosseland & Staurnes 1994, Staurnes mfl. 1995, Kroglund mfl. 2008). Effekter av forringet vannkjemi på smoltkvalitet er best dokumentert for forsuring og pesticider (Rosseland & Kroglund 2011). Det foreligger også en omfattende internasjonal litteratur vedrørende effekter av tungmetaller samt noe spredte data på ulike miljøgifter. Litteraturen tyder på at de fleste forurensninger vil

kunne påvirke smoltifisering, vandring og smoltens evne til å ioneregulere i sjøvann, men hva som påvirkes vil variere med type kjemikalium og dose. Mange av undersøkelsene er imidlertid utført i vann typer og vannkvaliteter og på arter som er mindre relevante for Norge. Norske vann typer er generelt ionefattig hvor mangel på beskyttende stoffer som kalsium og magnesium øker den relative giftigheten til et stoff. Ionefattig vann gjør dermed laksefisk mer følsom og dermed mer sårbar overfor forurensninger i Norge. Sammenhenger mellom doser og responsen hos fisk fra utenlandske studier kan derfor være vanskelig å overføre direkte til norske forhold. Når de færreste studiene heller ikke inkluderer smolt i forsøksoppsettet og enda mer sjeldent angir effekter på saltvannstoleranse innebærer dette at kritisk kjemisk grense eller den dose som ikke har negativ påvirkning av smoltkvalitet vil være ukjent for de fleste vanlig forekommende forurensninger. Kjemikaliedirektivet (REACH) skal angi giftighet til alle kjemikalier som omsettes innenfor Europa. Det kreves heller ikke her dokumentasjon utført på smolt. Vi vet derfor ikke hvor mange bestander av anadrom fisk som er begrenset på grunn av forurensninger i Norge. Dette er å oppfatte som en klar kunnskapsmangel.

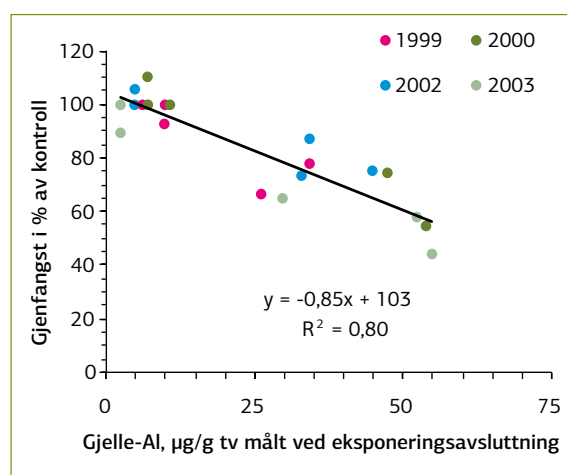
#### 4.2.1 Forsuring i ferskvann

Forsuring innebærer en reduksjon i pH, men det er den økte mobiliseringen av metaller, og da særlig aluminium (Al) fra landjorda som medfører at vannet blir giftig for fisk (Gensemer & Playle 1999). Smolt tåler lave pH-verdier (pH < 5,4) hvis det ikke er aluminium i vannet (Fivelstad mfl. 2004). Aluminium påvirker gjellenes form og fasong og funksjon (Rosseland & Staurnes 1994, Gensemer & Playle 1999). I forsuret vann vil fisk akkumulere aluminium på gjellene og gjelle-Al konsentrasjonen vil være nært knyttet til konsentrasjon av kationisk eller labilt aluminium i vann (Kroglund mfl. 2008). Mens en parr vil overleve i mer enn en uke med aluminium konsentrasjoner på gjellene som overstiger 800 µg Al/g gjelle tørrvekt, vil smolt i ferskvann dø når konsentrasjonen overstiger ca 300 µg Al/g gjelle tørrvekt (Kroglund mfl. 2008).

Det ble tidlig kjent at aluminium påvirket saltvannstoleransen til smolt basert på saltvannstester (Blackburn & Clarke 1987). Det at smolt eksponert for aluminium lider i en saltvannstest innebærer imidlertid ikke at belastningen nødvendigvis har noen økologisk konsekvens. For å undersøke om belast-

ningen faktisk resulterte i redusert sjøoverlevelse ble det gjennomført flere forsøk med Carlin-merket kultiveringssmolt ved forskningsstasjonen på Imsa (Kroglund & Finstad 2003, Kroglund mfl. 2007a, Nilsen mfl. 2010). I disse forsøkene ble grupper av smolt utsatt for ulike eksponeringer med aluminium i moderat forsuret vann (pH 5,6-5,9), mens grupper av smolt holdt på råvann fra Imsa-vassdraget (ikke forsuret vann) fungert som kontrollfisk. Smolt fra disse forsøksgruppene ble satt ut i ferskvann nedenfor fiskefella i Imsa. Gjenfangster av voksen laks er benyttet for å beregne effekter på sjøoverlevelse. Disse forsøkene har blant annet vist at selv en kortvarig eksponering for meget lave doser av aluminium påvirker sjøoverlevelsen. Forsøkene har vist at en gjelle-Al konsentrasjon på 15 µg Al/g gjelle tørrvekt innebærer en sannsynlig reduksjon i sjøoverlevelse på om lag 10 %, mens en konsentrasjon på 45 µg Al/g gjelle tørrvekt forventes å redusere sjøoverlevelsen med om lag 30 % (figur 4.1).

Smolt fra forsøksgruppene ble også satt ut på oversiden av fiskefella i Imsa. Det ble ikke funnet signifikante forskjeller i utvandringssraten eller tidspunktet i utvandring mellom forsøksgrupper utsatt for aluminium i moderat forsuret vann og kontrollgrupper. Dette tyder på at smolt som utsettes for aluminium belastning i moderat forsuret ferskvann vandrer ut til tross for at den ikke var saltvannstolerant i motsetning til kontrollfisken. Det er så vidt vi vet ikke gjennomført vandringsstudier på villsmolt som



Figur 4.1. Sammenheng mellom gjelle-Al (µg Al/g gjelle tørrvekt) og reduksjon i sjøoverlevelse hos laks basert på utsettingsforsøk med smolt utført i perioden 1999 til 2004 (Kroglund mfl. 2008, Nilsen mfl. 2010).



er utsatt for slik belastning så vi vet ikke om disse resultatene basert på kultivert smolt har direkte overføringsverdi til villsmolt.

Normalt vil en belastning øke med økende eksponeringsvarighet. Forsøk med kultiveringssmolt tyder imidlertid ikke på at økologisk relevante effekter av en tre dagers eksponering er vesentlig forskjellig fra de effekter som påvises etter én uke eksponering eller mer (Kroglund mfl. 2007a, 2008). En belastning (for eksempel en forsureningsepisode) kan inntreffe like før smoltutvandring, eller den kan inntreffe dager og uker før utvandring. Hvis episoden inntraff uker før utvandring er det ikke urimelig å anta at smoltkvaliteten vil restitueres slik at fisken er uberørt av tidligere skader. Forsøk med kultiveringssmolt på lms med tilsvarende belastninger som i forsøkene omtalt ovenfor, men hvor smolten ble holdt i 1 til 3 uker i godt ferskvann for restituering, viste imidlertid at denne tidsperioden ikke var tilstrekkelig til motvirke de negative effektene knyttet til aluminium i ferskvann (Kroglund mfl. 2012a). Smolten i disse forsøkene hadde også økt mottakelighet for og dødelighet etter infeksjon med lakselus i saltvann (Finstad mfl. 2012). Langvarig restituering var således ikke tilstrekkelig til å eliminere skader erfart under behandlingsperioden. Det kan derfor være vanskelig å knytte effekter forårsaket av kortvarige forringelser i vannkjemi til bestandssvingninger. Hvis derimot smoltkvalitet ble undersøkt ville det være mulig å påvise avvik fra forventet normaltilstand, hvor vassdrag med avvikende resultat kunne underlegges en økt overvåking.

Smolt som kommer ut i saltvann med svekket sjøvannstoleranse vil som følge av svekket fluktrespons være mer utsatt for predasjon (Järvi 1989, Handeland mfl. 1996). I forsøk er det også vist at suboptimal smolt har økt følsomhet for lakselus (Finstad mfl. 2007). Eksperimentelle forsøk på lms med grupper av kultivert smolt eksponert for lave doser aluminium i ferskvann viste at disse hadde økt mottakelighet for lakselus og 3-4 ganger økt dødelighet i forhold til kontrollgrupper.

Studiene utført i Norge er de senere år repetert i USA uten at resultatene derfra avviker vesentlig fra de norske (Monette & McCormick 2008, McCormick mfl. 2009). Det konkluderes i disse undersøkelsene med at mange elver som i dag ikke betraktes som forsureningspåvirka faktisk kan ha vannkvaliteter som påvirker marin overlevelse til laks. Forsuring kan således være en av årsakene til at laks i USA er rødlisteoppført. Samlet tyder data fra Norge og

USA på at selv en meget kortvarig eksponering for meget lave konsentrasjoner aluminium er tilstrekkelig til å svekke smoltkvalitet, her definert ut fra saltvannstoleranse.

Ved utarbeidelse av kvalitetsnormer for laks benyttes grenseverdier  $> 200 \mu\text{g Al/g}$  tørrvekt gjelle for å skille mellom sannsynlig liten og moderat effekt på smoltproduksjonen og  $15 \mu\text{g Al/g}$  tørrvekt gjelle som grense for tiltagende sannsynlighet for effekt på sjøoverlevelse (Anonym 2011a). Datagrunnlaget for de ulike nivåene er gitt i Kroglund mfl. (2008).

Ut fra dagens kunnskap om vannkvalitetskrav til smolt kan vi regne med at minst 50 laksebestander i Norge er påvirket av aluminium i ferskvann som følge av forsurening. Hvor stort antallet som faktisk er påvirket er imidlertid usikkert ettersom det ikke gjennomføres relevant vannkjemiske eller biologiske undersøkelser utenfor de områdene som er regnet som forsureningspåvirket. Et tankekors her er at oppdrettsnæringen vannbehandler i forhold til forsurening langt utenfor det geografiske området som betraktes som påvirket av forsurening i Norge. Hvis deres vannbehandling er nødvendig for produksjon av kvalitetssmolt for bruk innen oppdrett bør det ikke utelukkes at tilsvarende trusler også påvirker villsmolt.

#### 4.2.2 Aluminium i brakkvann

Negative effekter av aluminium knyttes oftest til forsuret ferskvann. I ferskvann foreligger aluminium på en rekke ulike former, hvor kun kationiske former skader fisken. Flere av de formene av aluminium som er ufarlige for laks i ferskvann omformes til former som er akkumulerbare på fiskens gjeller og dermed giftige i brakkvann. Det er rapportert om omfattende fiskedød knyttet til aluminium i brakkvann fra oppdrett (Bjerkenes mfl. 2003). Disse undersøkelsene anga derimot ikke om aluminium i brakkvann ville påvirke vill smolt samt tilbakevandring av voksen fisk.

Undersøkelser av betydningen aluminium i brakkvann for villsmolt startet utenfor Vossovassdraget på slutten av 1990-tallet (Kroglund mfl. 2004, Bjerkenes mfl. 2008). Innen dette fjordsystemet var det imidlertid flere ulike påvirkningsfaktorer som kunne påvirke overlevelsen til smolt og det viste seg vanskelig å skille betydningen av de ulike faktorene fra hverandre (Barlaup 2008). Forsøksvirksomheten ble derfor overført til Storelva ved Tvedestrand fra 2005. I brakkvannsområdene utenfor Storelva ble

det påvist mobilisering av akkumulert aluminium samt økt akkumulering av aluminium på gjeller til smolt i salinitetsintervallet 1 til 10 promille. Gjellekonsentrasjoner av aluminium som ville ha resultert i dødelighet hvis fisken hadde vært i ferskvann ga imidlertid ikke klare fysiologiske stressresponser eller dødelighet i brakkvann (Kroglund mfl. 2011b). Det ble også observert at utvandrende smolt manglet fluktrespons (Kroglund mfl. 2007b). Telemetriundersøkelser i 2007 og 2008 viste at laksesmolt hadde redusert utvandringsevne når saltnivået i de indre fjordbassengene overskred 1 promille, men var lavere enn 10 promille (Diserud mfl. 2012). Smolt som kom seg over i saltere vann (mer enn 15 promille) hadde normal eller forventet utvandringsevne. Resultatene kunne tyde på en hemming av utvandringen som kunne knyttes til aluminium. Den økologiske effekten var likevel uavklart.

For å undersøke om aluminium i brakkvann reduserer overlevelsen fra smolt til voksen laks ble det i 2009 daglig fanget og PIT-merket smolt i munningen av Storelva (Kroglund mfl. 2012b). Etter merking ble smolten enten satt ut i elvemunningen eller de ble kjørt med bil til ca. 2,5 km utenfor munningen av Sandnesfjorden og satt ut der. Denne utsettingslokaliteten ligger om lag 13 km fra elvemunningen og har en salinitet som er større enn 25 promille. Smolt satt ut i elvemunningen måtte vandre ut fjorden og kunne her bli eksponert for aluminium i brakkvann, mens fisk transportert med bil unngikk denne belastningen. Gjenfangster av voksen laks (hovedsakelig registrert i en PIT-antenne ved utløpet av Storelva i 2010 og 2011) var gjennomgående større for bilkjørt smolt enn for smolt som vandret ut på egen hånd. Det var ferskvann i Sandnesfjorden den første uka av mai. Andre uka i mai kom saltet gradvis innover fjordsystemet og salinitetsnivået i fjorden økte til intervallet 1-3 promille fra 15. mai. Gjenfangst av smolt satt ut første uka av mai var lik for egenutvandret og bilkjørt smolt (henholdsvis 4,4 og 5,0 %). Det ble en økende forskjell i gjenfangst mellom gruppene som ble satt ut andre uke i mai hvor gjenfangsten var på henholdsvis 3,0 og 4,9 % for egenutvandret og bilkjørt smolt. Den relative forskjellen i gjenfangst var størst for smolt satt ut etter 15. mai med henholdsvis 1,3 og 3,3 % for egenutvandret og bilkjørt smolt. Data fra kjemisk karakterisering, akkumulering av aluminium på fiskegjeller, atferdsstudier samt overlevelse fra smolt til voksen tyder alle på at smolt som må vandre gjennom brakkvannsområder som tilføres >100 µg

total-Al/l kan få redusert sjøoverlevelse. Ut fra dette konkluderes det med at aluminium i brakkvann kan ha en negativ påvirkning av smoltens sjøoverlevelse (Kroglund mfl. 2012b).

Det er påvist tilstedeværelse av akkumulert aluminium i brakkvann i Sandnesfjorden (Storelva, Aust-Agder), Kvåsvikfjorden (Lygna, Vest-Agder), Fedafjorden (Kvina, Vest-Agder), Sandsfjorden (Storelva og Suldalslågen, Rogaland), Sørfjorden og Osterfjorden (Vosso og Ekso, Hordaland) og i Masfjorden (Hordaland) (Frode Kroglund NIVA upubliserte data). Det er flere lakseførende vassdrag innenfor flere av disse fjordene og antall bestander som kan være berørt av dette problemet kan derfor være større enn vi i dag kjenner til.



*Smolten er svært følsom overfor forurensninger. I norske vassdrag har det største forurensningsproblemet for smolten vært giftig aluminium i som følge av sur nedbør. Foto: Anders Gjørvald Hagen*

## 5 Kultiverings-smolt

I Norge har det blitt satt ut laksesmolt fra kultiveringsanlegg siden midten av 1950-årene. Hensikten med disse utsettingene har først og fremst vært å kompensere for tapt produksjon av laksesmolt i forbindelse med vassdragsreguleringer, og utsettingene skulle i utgangspunktet hovedsakelig kompensere for tapt sjøfiske (Berg 1986). I tillegg har det også i regi av rettighetshavere og fiskeforeninger blitt drevet kultiveringsanlegg hvor det også i noen tilfeller ble satt ut smolt. Disse utsettingene har hovedsakelig hatt som formål å øke bestanden av voksen fisk i elva. På midten av 1990-tallet ble det gjennomført et større forskningsprosjekt med betydelige smoltutsettinger for å undersøke de kommersielle muligheter for et havbeite med laks og røye i Norge (Anonym 1997, Skilbrei mfl. 1998). Smoltutsettinger har også blitt benyttet som et hjelpetiltak i ulike reetableringsprosjekter i kalkede vassdrag med tapt laksebestand (Hesthagen 2010). I et forsøk på å redde Vossolaksen gjøres det også utsettinger av et stort antall smolt basert på materiale fra levende genbank (Barlaup 2008).

Det foreligger ingen nyere komplett oversikt over omfanget av kultiveringstiltak i norske vassdrag med anadrom fisk. Vitenskapelig råd for lakseforvaltning kartla omfanget av utsettinger av laks i 236 norske laksevassdrag som ble vurdert med hensyn til gytebestandsmål (Anonym 2010). I perioden 2005-2009 ble det i disse vassdragene i gjennomsnitt satt ut nesten åtte millioner fisk (inkludert øyerogn) årlig. Av dette utgjorde utsettinger av laksesmolt om lag 400 000 individ årlig.

Direktoratet for naturforvaltnings utvalg om kultivering av anadrome laksefisk (Skår mfl. 2011) sammenfattar også en del opplysninger om omfanget av utsettinger i norske vassdrag med anadrom fisk. Av denne sammenfatningen går det frem at det er pålagte utsettinger av 346 000 laksesmolt og 22 000 sjøauresmolt i norske vassdrag. Disse pålagte utsettingene gjennomføres i all hovedsak som kompensasjonstiltak i forbindelse med kraftutbygging. Det er usikkert om disse tallene representerer det virkelige antallet smolt som settes ut fordi pålagte smoltutsettinger i flere tilfeller forsøkes erstattet med utsettinger av fisk på tidligere stadier og da spesielt øyerogn. I tillegg settes det årlig ut om lag 219 000 laksesmolt og 2 000 sjøauresmolt i frivillig regi i norske vassdrag (Skår mfl. 2011).

I dette kapitlet vil vi gi en kort gjennomgang av ulike problemstillinger knyttet til bruk av kultiverings-smolt.

### 5.1 Kultiverings-smolt for å erstatte tapt fiskeproduksjon

Det har vært utenfor våre rammer å gjøre en omfattende gjennomgang av erfaringene med bruk av kultivert smolt som avbøtende tiltak for produksjonstap som følge av inngrep i vassdrag. En omfattende vurdering av kultiveringsvirksomheten i norske vassdrag ble gjennomført for om lag 10 år siden (Fleming 2001, Strand mfl. 2001), og i den forbindelse oppsummerte Finstad & Jonsson (2001) kunnskapen fra norske utsettinger av laksesmolt (og sjøaure/sjørøye smolt). De fant at utbyttet fra smoltutsettinger med laks varierte fra ingen gjenfangst av voksen fisk til 10-20 % gjenfangst. I de fleste tilfeller var imidlertid de rapporterte gjenfangstene lave, noe som tyder på at overlevelsen til utsatt smolt gjennomgående er lav.

Kultivert smolt har vanligvis en vesentlig lavere overlevelse fra utsetting til voksen fisk enn vill smolt. I Sverige har det vært vanlig å anta at en må sette ut to kultivert smolt for å kompensere for tapet av én villsmolt, men nyere undersøkelser tyder på at det dette forholdstallet kan være for lavt i en del tilfeller (se Eriksson mfl. 2008). I en langtidsstudie i lmsa fant Jonsson mfl. (2003a) en gjennomsnittlig gjenfangstprosent på om lag 3 % av merket kultivert smolt mot om lag 9 % gjenfangst hos merket vill smolt. Data fra utsettingene av laksesmolt i Eira i årene 2001-2009 tyder på at det i gjennomsnitt må minst 2,7 utsatt smolt til for å erstatte en villsmolt (Jensen mfl. 2011). Forholdstallet i de enkelte smoltårganger i Eira har variert mellom 1,2 og 4,8. Disse tallene baserer seg på gjenfangster av merket smålaks i elva året etter utsetting og fisken er identifisert til opphav ut fra skjellkarakteristika. Forholdstallene i Eira er trolig underestimerer fordi antall villsmolt som vandret ut fra Eira trolig er lavere enn smoltestimatene tilsier (som gjelder på merketidspunktet, jfr. kapittel 3) og fordi villaksen gjerne oppholder seg noe lenger tid i sjøen (dvs. har større andel fler-sjø-vinter laks) enn utsatt fisk (Jensen mfl. 2011). Til tross for de lave gjenfangstene så bidrar smoltutsettingene i Eira i betydelig grad til fangsten av voksen fisk i vassdraget og innslaget av utsatt smolt har i de senere årene utgjort i overkant av 50 % av laksefangsten når en ser bort fra rømt oppdrettslaks (Jensen mfl. 2011).

I tillegg til lavere sjooverlevelse avviker kultivert smolt også på andre måter fra vill smolt. Kultivert smolt har generelt større feilvandring enn villsmolt, slik at en mindre andel av denne smolten kommer tilbake til utsetningselva (Jonsson mfl. 2003b). Dessuten er kultivert smolt vanligvis yngre ved gjenfangst enn vill smolt, det vil si at andelen én-sjø-vinter laks gjennomgående er større hos laks med klekkeribakgrunn enn hos vill laks (Jonsson mfl. 2003a, Jensen mfl. 2011). Undersøkelsene i Eira viste også at lengdevæksten til kultivert smolt var lavere enn hos villsmolt både første og andre året fisken var i sjøen. Overlevende kultivert smolt var imidlertid vesentlig større enn vill smolt ved utvandring slik at lengden (og vekta) ved fangst var større hos kultivert én-sjø-vinter laks, mens vekta hos kultivert to-sjø-vinter laks var om lag like stor som hos vill laks med samme sjøalder.

Det er ikke å forvente at kultivert smolt skal gjøre det like bra som vill smolt i naturen fordi fisk som vokser opp i anlegg mangler erfaring med livet i et naturlig miljø. Klekkerimiljøet er mye mer uniformt enn et naturlig oppvekstmiljø. I klekkeriet mangler det også predatorer, og fisken har en jevn, forutsigbar tilgang til mat. Et slikt oppvekstmiljø er svært sannsynlig ufordelaktig med hensyn på fiskens prestasjoner etter at den er satt ut i et naturlig miljø. Lav overlevelse til utsatt smolt kan også skyldes andre forhold under oppveksten i anlegg slik som vannkvalitet, smoltifiseringsutvikling og smoltkvalitet. Overlevelsen vil også kunne påvirkes av prosedyrer under behandling, transport og utsetting av fisken. Generelt gjør kultivert fisk det dårligere i naturen jo lengre tid de har oppholdt seg i anlegg før utsetting (Jonsson & Jonsson 2006). Dessuten er det liten dødelighet i et anlegg (om lag 60-90 % overlevelse fra egg til smolt; Eriksson mfl. 2008) sammenliknet med i naturen (om lag 0,5-5 % overlevelse fra egg til smolt). Individuer med egenskaper som gjør at de har mindre sjanse til å overleve under naturlige forhold vil derfor ha mye større sjanse til å overleve i et klekkeri.

Vitenskapelig råd for lakseforvaltning har nylig oppsummert og diskutert problemstillinger omkring kultivering (Anonym 2010). Rådet fastslår at det ikke synes å være gjennomført noen fullstendig evaluering av kultiveringsaktivitet i Norge med tanke på suksess til utsatt fisk, effekter på naturlig produksjon og langsiktige økologiske og genetiske effekter som følge av kultiveringen. Rådet fremhever at det er viktig at det framskaffes mer kunnskap om kultivering

under norske forhold siden dette foregår i utstrakt grad og benyttes som omfattende forvaltningstiltak i mange vassdrag.

Rådet gjør også en gjennomgang av nyere litteratur vedrørende effekter av kultivering i bestander av anadrom laksefisk. Rådet oppsummerer som følger (Anonym 2010):

*«Den generelle internasjonale kunnskapen om kultivering tilsier at kultivering er et tiltak som:*

- *bare under spesielle betingelser har den ønskede kortsiktige effekt, og*
- *har vist seg å ha negative langsiktige effekter på bestandene i flere studier.*

*Kultivering er således bare i unntakstilfeller et egnet virkemiddel for å ta vare på truede bestander i naturen, eller for å forsterke svekkede bestander.»*

Rådet har gitt flere anbefalinger for kultiveringsaktivitet i norske bestander med anadrom fisk. Med hensyn på smolt skrives det (Anonym 2010):

*«Smolt som utsettingsmateriale gir dårlig overlevelse, representerer det største avviket fra naturlig rekruttering, gir størst feilvandring og bør derfor bare brukes når de naturlige produksjonsforholdene gjør at yngre stadier ikke kan benyttes.*

*Utsettinger av smolt primært for å opprettholde et fiske der forholdene ellers ikke tillater naturlig fiskeproduksjon bør evalueres i forhold til mulige effekter på nærliggende bestander som følge av økt feilvandring, og stoppes eller erstattes av yngre utsettingsstadier der det er risiko for negativ effekt på andre bestander.»*

## 5.2 Kultiverings-smolt for bruk i forskning

Anleggsprodusert smolt kan være produsert for bruk i oppdrett eller for utsetting i naturen. Produksjonsformen kan ha betydning for hvilke økologiske viktige egenskaper utsettingsfisker har eller eventuelt mangler. Styring av smoltifisering samt dokumentasjon av fysiologiske mekanismer knyttet til smoltifisering og faktorer som innvirker på denne prosessen ble et høyt prioritert forsknings-tema utover tidlig 1980-tall. Selv om selve smoltifiseringsprosessen i hovedsak er lik mellom vill- og anleggsprodusert smolt er det ikke dermed sagt at kunnskap basert på anleggsprodusert fisk ukritisk kan overføres til villfisk (Björnsson mfl. 2011). Innenfor et vassdrag vil miljøet være vesentlig mer

heterogent enn i et produksjonsanlegg. Vi vil derfor forvente større variasjon i naturen enn i et anlegg.

Internasjonalt drives det en utstrakt utsetting av kultivert smolt av flere arter av laksefisk. Det er velkjent at overlevelse til den utsatte fisken er knyttet til og avhengig av smoltkvalitet. Videre er det stor kommersiell interesse knyttet til lakseoppdrett og det er av avgjørende betydning for denne næringen at den smolten som settes ut har god kvalitet. På grunn av dette har det vært stor forskningsaktivitet omkring smoltifisering hos laksefisk og det er fortsatt et stort behov for kunnskap på dette feltet.

Forskning på smoltifisering har hovedsakelig foregått med fisk produsert i anlegg, og denne forskningen har vært helt avgjørende for å fremskaffe mesteparten av den kunnskapen vi i dag har om smoltifisering og smoltfysiologi. Det er derfor et interessant spørsmål om hvordan og i hvor stor grad kunnskapen om smoltifisering påvirkes av at forsøkene er gjennomført i anlegg. Flere studier tyder på at det er forskjeller mellom vill og anleggsprodusert smolt i flere fysiologiske parametre knyttet til smoltifiseringen (f.eks. Björnsson mfl. 2011). Björnsson mfl. (2011) peker imidlertid også på at selv om det er store forskjeller i både abiotiske og biotiske faktorer mellom et smoltanlegg og naturen så smoltifiserer fisken også i anleggene. Videre har kultiveringssmolten som lever opp i disse «kunstige» omgivelsene i mange tilfeller rimelig god evne til å overleve den marine fasen i sin livssyklus etter at den er satt ut. Dette tyder på at selve smoltifiseringsprosessen i utgangspunktet er en robust prosess som også kan gjennomføres under slike «kunstige» betingelser og ikke er avhengig av «naturlige» omgivelsesfaktorer for å være rimelig vellykket.

Det har vært gjennomført forskning med kultivert smolt også i Norge. Mye av forskningen har hatt som formål å øke kunnskapen om hva som gir gode gjenfangster av voksen fisk fra utsetninger av laksesmolt (Skilbrei mfl. 1998, Finstad & Jonsson 2001, Johnsen mfl. 2010), røyesmolt (Anonym 1997) og sjøauresmolt (Jonsson mfl. 1994a,b, Ugedal & Finstad 1999). Utsettingsforsøk med kultivert smolt har blant annet vist at faktorer som utsettingstidspunkt, utsettingssted, smoltens alder og størrelse, vannkvalitet, kjønnsmodning og akklimatisering til sjøvann har betydning for smoltens overlevelse. Hvor laksesmolten settes ut har også betydning for den voksne fiskens evne til å finne tilbake til utsettingsstedet. Slepning av laksesmolt for utsetting lengre

ut i fjorden har blitt benyttet i flere vassdrag. Gjennomgående blir gjenfangstene av voksne fisk større hos smolt som settes ut i fjorden eller på kysten sammenliknet med smolt som settes ut i elva eller elvemunningen (f.eks. Gunnerød mfl. 1998). Ulempen med slik sleping er at feilvandringen øker slik at gjenfangsten av voksen laks i heimeelva ikke nødvendigvis øker i samme omfang som den totale gjenfangsten (f.eks. Gunnerød mfl. 1998).

Kultivert smolt har også blitt benyttet som modellorganisme for vill smolt, det vil si at en ønsker å dra konklusjoner omkring hvordan ulike miljøforhold påvirker overlevelse og atferd til vill smolt. I Imsa og Halselva, vassdrag med heldekkende smoltfeller, har det i tillegg til merking av villsmolt også blitt satt ut kultivert smolt for å skaffe supplerende data om sjøoverlevelse og hvordan denne varierer mellom år. En slik tidsserie på sjøoverlevelse finnes også fra Drammenselva hvor det har vært satt ut kultivert smolt siden 1984 (Hansen mfl. 2008, Anonym 2011a).

Kultivert smolt benyttes også som modellorganisme for å få kunnskap om andre trekk ved villsmolt. Anleggsproduksjon gjør det mulig å lage store relativt homogene utsettingsgrupper av smolt. Utsettingsgruppene kan gis ulik behandling og effekten av disse behandlingsregimene kan så studeres ved å sammenlikne overlevelse og atferd. Store noenlunde homogene grupper for utsetting er avgjørende for at resultatene kan gi statistisk holdbare svar på de spørsmålene som stilles. I nyere tid har slike forsøk i Norge studert effekter av forsuring på smoltkvalitet og sjøoverlevelse (Kroglund & Finstad 2003, Kroglund mfl. 2007a) og effekter av mulig lakselusinfeksjon på sjøoverlevelse (Skilbrei & Vennevik 2006, Hvidsten mfl. 2007, Bjørn mfl. 2011). Infeksjonsforsøk med lakselus på kultivert smolt under kontrollerte forhold har også dokumentert sannsynlige samspillseffekter mellom forsuring og lakselus på sjøoverlevelse (Finstad mfl. 2007, 2012). I de senere årene har kultivert smolt også blitt benyttet i flere undersøkelser for å studere atferd og overlevelse til smolt i den første fasen av sjøvandringen (se kapittel 2). I Norge har kultivert smolt i liten grad blitt benyttet som modellorganisme for vill smolt i studier av atferd og overlevelse til smolt i ferskvann (men se Hvidsten & Johnsen 1997).

Kultiveringsutvalget nedsatt av Direktoratet for naturforvaltning tar til orde for at den utsettingsaktiviteten som drives i norske laksevassdrag kan brukes strategisk for å få ny eller økt kunnskap om

sentrale påvirkningsfaktorer på laksebestandene både i elv og i sjø (Skår mfl. 2011). De fremhever at en svakhet ved mye av dagens lakseforskning er at den har et regionalt eller lokalt tilsnitt slik at resultatene kan ha begrenset overføringsverdi på et mer overordnet nasjonalt nivå. Utvalget mener at ved å utarbeide protokoller for gjennomføring av forsøk kan en tenke seg å få mere kunnskap om viktige problemstillinger som effekter av vassdragsinngrep, sykdommer og parasitter, rømt oppdrettsfisk med videre. Med hensyn på bruk av kultiveringssmolt skriver utvalget (Skår mfl. 2011):

*«Videre vil utvalget anbefale å bruke utsatt laksesmolt som en modellorganisme for villsmolt. For eksempel kan man undersøke de samlede bestandseffektene av sykdommer og parasitter gjennom et forsøksoppsett med en stor gruppe av vaksinert (og eventuelt lusebehandlet) fisk som sammenliknes med en kontrollgruppe. Et slikt prosjekt kan kjøres i flere regioner på landsbasis, og dermed gi grunnlag for å sammenlikne resultat og variasjoner på årsbasis mellom ulike regioner.»*

Kultiveringssmolt har helt klart en rolle i forskning også i fremtiden. Formålet med undersøkelsen er avgjørende for om kultiveringssmolt er egnet som modellorganisme for villsmolt. Utsatt smolt synes å være det eneste alternativet for sammenliknende studier av sjøoverlevelse hos grupper av fisk som har blitt gitt ulik behandling. I slike forsøk er det behov for mange (og "like") fisk for at utsettingsgruppene blir så store at det er mulig å dra statistisk sett sikre konklusjoner ut fra gjenfangstdata. Det er vanskelig å tenke seg at det skal være tilgang på tilstrekkelige mengder villsmolt til slike forsøk. Kultiveringssmolt er også foreløpig et nødvendig alternativ ved undersøkelser av ulike typer atferd til postsmolt i den første delen av fjordvandringen, fordi noen typer telemetrisendere er så store at de ikke kan implanteres i annet enn svært stor vill smolt. På sikt kan det tenkes at størrelsen på slike sendere blir mindre slik at disse atferdsstudiene kan gjennomføres på vill smolt. Det bør gjennomføres flere komparative studier med kultivert smolt og villsmolt for å belyse i hvor stor grad resultater oppnådd ved bruk av kultivert smolt har overføringsverdi til vill smolt.

## 5.3 Hva er en god kultiveringssmolt?

En kultiveringssmolt som skal brukes som modellorganisme for villsmolt bør i utgangspunktet være så lik en villsmolt som mulig og ha egenskaper som medfører at atferden ikke er forskjellig og overlevelsen ikke er (vesentlig) redusert. For å fastslå hvilke kvaliteter en kultiveringssmolt skal ha må man først fastslå hva som definerer en kvalitets villsmolt. Dernest må det fastslås hvilke av disse egenskapene som må innehas av en kultiveringssmolt og hvilke som kan avvike uten at det har økologisk betydning, alternativt at avvikets retning og økologiske effekt kan beskrives/kvantifiseres. Produksjonssmolt er smolt laget for utsetting i mærd hvor hensikten er å lage matfisk. Produksjonssmolt kan ha egenskaper som avviker vesentlig fra villsmolt (ønsket avvik), samtidig som de må ha mange likheter i fysiologiske egenskaper (knyttet til saltregulering) ettersom begge typene smolt skal tåle overgangen til et liv i saltvann.

Ofte har kriteriet "god smolt" kun vært knyttet til at fisken ser ut som en smolt (er sølvfarget) og har forventet endring i K-faktor (kroppsfasong). Dette er indikatorer på morfologisk smoltifisering, men er ikke tilstrekkelig indikatorer på fysiologisk og atferdsmessig smoltifisering (Bjerknes 2007). Selv om fisken ser ut som en smolt, kan smoltkvaliteten være svekket (Staurnes mfl. 1993, Kroglund mfl. 2007a). Ved flere regulantanlegg er det imidlertid utarbeidet rutiner for regelmessig prøvetaking av smolten (vanligvis ved å måle Na-K-ATPase) frem til den skal settes ut for å sikre at det produseres en fysiologisk god smolt. For å sikre en produksjon av god smolt har det også ved flere regulantanlegg blitt utarbeidet strategier for smoltproduksjon hvor lys- og temperaturregimer i anlegget har blitt styrt opp mot å produsere en fisk som smoltifiserer på samme tid som villsmolten i utsettingsvassdraget går ut av elva (f.eks. Strand & Finstad 2011). Selv om det er utarbeidet slike produksjonsstrategier tilsier erfaringer at det likevel kan være problematisk enkelte år og få smoltifisering til riktig tid (f.eks. Strand & Finstad 2011).

I vassdrag med heldekkende fiskefeller har det vært mulig å teste utvandringsevilligheten til kultivert smolt. Slike utsetninger viser at smolten stort sett går raskt ut av elva etter utsetting (f.eks. Hansen & Jonsson 1985). I de fleste forsøkene blir imidlertid en viss prosentandel av fisken aldri fanget i fiskefella. Prosentandelen utsatt laksesmolt som ikke vandrer har i forsøk i Halselva variert ganske mye mellom år og utsettingsgrupper som har blitt gitt ulik behandling (Strand & Finstad 2007, 2011). En vet i mange tilfeller ikke skjebnen til den utsatte fisken, det vil si om den dør like etter utsetting som følge av predasjon eller andre årsaker eller om den har manglende vandringsevillighet og blir stående i ferskvann. Forsøk med utsetting av kultivert sjøauesmolt ovenfor fiskefella i Halselva ga vesentlig lavere andel utvandrende fisk enn tilsvarende forsøk med laksesmolt de samme årene (Ugedal mfl. 1998). Dette kan tyde på at det er vanskeligere å produsere en god sjøauesmolt enn laksesmolt, muligens for at de to artene har ulik livshistorie.

Det mangler en generell produksjonsprotokoll for kultiveringssmolt i Norge og det er heller ikke standardiserte rutiner for å fastslå den økologiske kvaliteten denne fisken har ved utsetting. Innenfor kommersiell produksjon er det i dag mer vanlig at fiskens saltvannstoleranse testes enten i trede-mølleeksponeringer eller ved å analysere på gjelle-

enzymer. Dette er dokumenter som bør utarbeides og lages som en felles mal for optimal smoltproduksjon der smolten både skal være sjøvannstolerant og vandringsevillig ("økologisk smolt"). Den største utfordringen synes å være å definere eller finne parametere for å måle vandringsevillighet hos smolten uten å gjennomføre spesifikke vandringstudier.

Vi anbefaler at det utarbeides en produksjonsveileder, samt at det utarbeides et kriteriesett som definerer hva slags smolt som ønskes produsert. Disse veilederne må samtidig angi hvilke målinger (f.eks. saltvannstoleranse og/eller Na-K-ATPase) som skal utføres på utsettingsgruppene for å fastslå at man faktisk har laget en "god" kultiveringssmolt og ikke en produksjonssmolt.

Mangel på produksjonsveiledning medfører at det kan være store (dog utilsikta) forskjeller i produksjonsrutiner og i rutiner for håndtering, transport og utsetting som kan bety mye for overlevelse mellom kultiveringslegg. Dette kan være forklaringen på at enkelte utsetninger synes å bidra positivt til senere laksefangst, mens andre synes å bidra lite til senere fangst (Finstad & Jonsson 2001). Foruten forskjeller i produksjonsrutiner og anleggsfasiliteter mellom kultiveringsanlegg kan også forskjeller i vannkvalitet mellom anlegg bidra til forskjeller i smoltkvalitet og sjøoverlevelse.



Laksesmolt. Foto: Jarl Koksvik

## 6 Metoder

I dette kapitlet tar vi en kort gjennomgang av metoder som har blitt benyttet ved smoltundersøkelser i norske vassdrag. Dessuten oppsummerer vi kunnskap om effekter av merking på presmolt og smolt.

### 6.1 Smoltfeller benyttet i norske vassdrag

Ved forvaltning av laksevassdrag er det blitt økt fokus på smoltstadiet og dermed økt etterspørsel etter undersøkelser som forteller noe om smolten (alder, lengde, fysiologisk status), smoltutgangen (antall og tidspunkt) og årlig smoltproduksjon. Dette har ført til at bruk av smoltfeller er blitt mer vanlig i norske vassdrag, særlig i løpet av de siste ti årene. Prinsippet for innfangning av smolt er å plassere ut redskap som siler smolten fra vannstrømmen. Fellene krever som regel ettersyn en eller to ganger om dagen for innsamling av smolt og for rengjøring. De ulike felletypene har forskjellige egenskaper og valg av felle vil påvirke viktige hensyn som fangbarhet, hvor stor andel av årlig smoltutgang som fanges, og om smolten påføres skade ved innfangning. I dette kapitlet gis en kort beskrivelse av smoltfellene. En oversikt over norske elver hvor det har vært benyttet ulike typer smoltfeller er gitt i **tabell 6.1**.

#### Wolf-felle

Dette er en felletype som dekker hele elvebredden og hvor smolten føres ut på en skråstilt rist hvor vannet siles ut (Wolf 1951). Avstanden mellom spilene i risten er tilpasset slik at smolten ikke går gjennom risten men sklir ned til en oppsamlingsrenne som leder smolten inn i et oppbevaringskar. Smolt innfanget i en Wolf-felle vil normalt ikke bli påført skade. Den store fordelen med Wolf-fellen er at den normalt vil fange inn all utvandrende smolt og dermed gi presise tall på antall smolt som vandrer ut, og forløpet på utgangen.

Lengden og bredden på risten definerer hvor mye vann som kan siles og dermed øvre grense for hvor høy vannføring fellen kan håndtere. Dimensjoneringen av risten er derfor tilpasset normal flomvannføring under smoltutgangen, og bruken av fellen er ofte begrenset til elver med relativt lav vannføring ( $< 5 \text{ m}^3/\text{s}$ ). Om det forekommer større flommer enn hva fellen er dimensjonert for er den konstruert slik at den blir dykket uten å ta skade, men den vil da ikke fange all smolt. Bygging av en Wolf-fellene er relativt kostnadskrevende og i Norge er det bare bygget et fåtall slike feller hvorav den mest kjente er tilknyttet forskningsstasjonen på lms (se **tabell 6.1**).

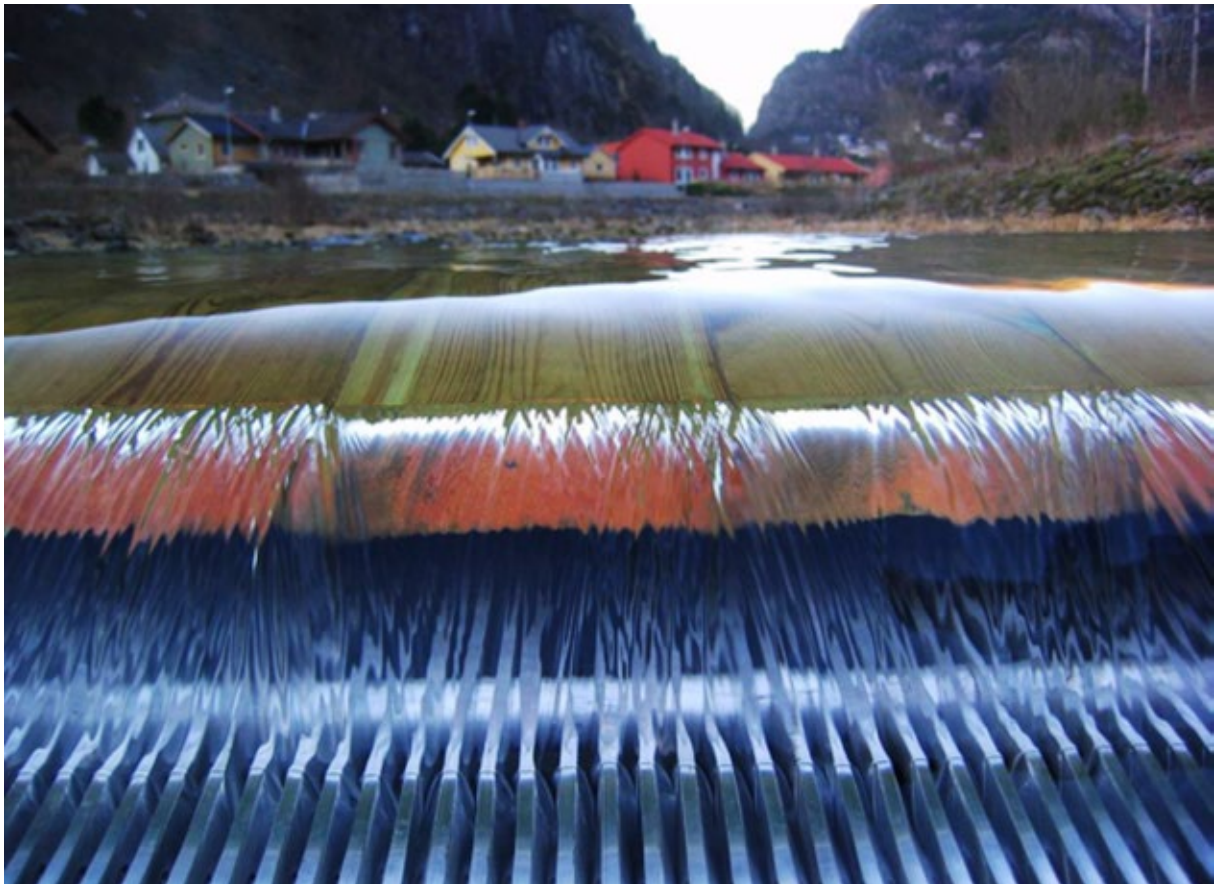
Fordeler:

- Stor fangsteffektivitet, fanger inn hele eller store deler av smoltutgangen.
- Skader ikke smolten
- Kan kombineres med registrering av oppvandrende fisk

Ulemper:

- Begrenset til mindre elver om hele elveprofilen skal dekkes
- Fast installasjon som er relativt kostnadskrevende å bygge





Bilde øverst viser Wolf-fellen i Imsa. Bilde nederst viser avsilingsristen på smoltfella i Daleelva, Vaksdal.  
Foto: LFI, Uni Miljø

**Tabell 6.1.** Ulike typer smoltfeller benyttet i norske laksevassdrag. Middelvannføring for de ulike vassdragene gjelder for utløpet av vassdraget og ikke nødvendigvis der fella står.

Type felle	Vassdrag	Middelvannføring (m <sup>3</sup> /sek)	Referanse
Wolffelle	Imsa	5	Jonsson mfl. 1998a
	Guddalselva	~ 4	Skaala mfl. 2012
	Daleelva (Vaksdal)	< 2	Skilbrei mfl. 2010
	Vikja	~ 0,75	Gabrielsen mfl. 2012
	Dalåa	0,2-0,8	Arnekleiv & Rønning 2005
	Halselva (Talvik)	4,3	Jensen mfl. 2012
Smoltskrue	Numedalslågen	111	Sundt-Hansen mfl. 2012
	Storelva	13	Kroglund mfl. 2010
	Kvina	20	Kristensen mfl. 2011
	Mandalselva	85	Hesthagen 2010
	Vosso	104	Barlaup 2008
	Driva	68	Arnekleiv mfl. 2010
	Surna	55	Johnsen mfl. 2012
	Orkla	66	Hvidsten mfl. 2012
	Altaelva	99	Ugedal mfl. 2004
	Storruse	Tovdalselva	65
Vosso		104	Barlaup 2008
Ekso		34	LFI Uni Miljø upubl.
Otra		146	Kroglund mfl. 2008b
Eidfjordvassdraget		44	Lehmann mfl. 2010
Elveruse	Vikja	~ 0,75	Gabrielsen mfl. 2009
	Altaelva	99	Ugedal mfl. 2006
	Neiden	8	Rikstad 2008
Fishlift	Storelva (Tvedestrand)	13	Kroglund mfl. 2007b
	Mandalselva	85	Hvidsten mfl. 2002
	Nidelva (Arendal)	114	Barlaup mfl. 2006
	Vosso	104	Barlaup 2008
	Aurlandselva	38	Sægrov mfl. 2007
	Flåmselva	15	Sægrov mfl. 2007
Ramme med not (nottrålfeller)	Suldalslågen	50	Saltveit 2004a
	Driva	68	Arnekleiv mfl. 2010
	Orkla	68	Hvidsten mfl. 2004
	Stjørdalselva	79	Arnekleiv mfl. 2007
	Saltdalselva?	50	Jensen mfl. 2004b
	Altaelva	99	Næsje mfl. 1998
Annen type	Eira	39	Jensen mfl. 2011

## Smoltskrue

Smoltskruen består av en perforert aluminiumstrakt montert på to pontonger. Smoltskruen og de to pontongene utgjør en flåte, som avhengig av dimensjonering, vil ha en lengde på ca 4-6 m og være ca 2-3 m bredde. Denne dimensjoneringen gjør det mulig å drifte smoltskruen ut og inn i elvestrømmen ved bruk av tau og taljer. Åpningen av trakten har en diameter på rundt 1,5 m, og er montert opp mot vannstrømmen. På innsiden av trakten er det montert blader som igjen er festet til en sentral akse. Når vanntrykket treffer disse bladene drives hele smoltskruen rundt den sentrale akselen med en hastighet på ca 3-9 omdreininger per minutt avhengig av vannhastigheten. Fisken ledes gjennom smoltskruen og fanges inn i et oppbevaringskammer bak skruen. Ved tømning trekkes fellen inn til bredden, eller en benytter båt ut til flåten, og innfanget smolt

håves ut av oppbevaringskammeret. Ved hver tømning (ofte morgen og kveld) rengjøres fellen for mose og annet driv som tetter til perforeringene. Smoltskruen er utviklet av E.G. Solutions, Oregon, USA på begynnelsen av 1990-tallet, og ble tatt i bruk i flere norske vassdrag utover på 2000-tallet. Smoltskruen kan lage lyd idet den roterer og smolten kan reagere på denne lyden, eller smolt kan sanse fella på andre måter. Det er derfor en fordel å plassere fella i relativt hurtig strøm og på strekninger med fossestryk og turbulens hvor smolten har vanskelig for oppdage fella. Fangsteffektiviteten til smoltskruen kan hvis vannføringsforholdene i elva tillater dette, økes ved å sette ut ledegjerder foran skruen (Kroglund mfl. 2010).



Bilde viser smoltskrue på vei inn for tømning i Bolstadelva i Vossovassdraget. Foto: LFI, Uni Miljø

Fordeler:

- Sikker metode for å fange inn smolt om den plasseres på riktig sted
- Skader normalt ikke smolten.
- Plasseringen kan justeres i forhold til variasjon i vannføring og kan derfor driftes effektivt på ulike vannføringer

Ulemper:

- Ved plassering på for lav vannhastighet blir fangbarheten veldig lav.
- Følsom for driv ved store vannføringer og fangbarheten kan da bli kraftig redusert.

### Storruse

Storruser er et fangstredskap som normalt benyttes til fangst av fisk i innsjøer (figur 6.1). Ved å modifisere utforming, maskevidder og dimensjonering er storrusen tilpasset fangst av sjøaure- og lakse-smolt (Barlaup mfl. 2013). I storrusen ledes smolten gjennom flere kammer forbundet med kalver slik at fisken ikke finner veien tilbake men ledes inn til neste rom. Storrusen ender i et fangstrom hvor smolten samles. Normalt har en storruse tilpasset fangst av smolt, en dybde på ca 5 - 10 meter hvor

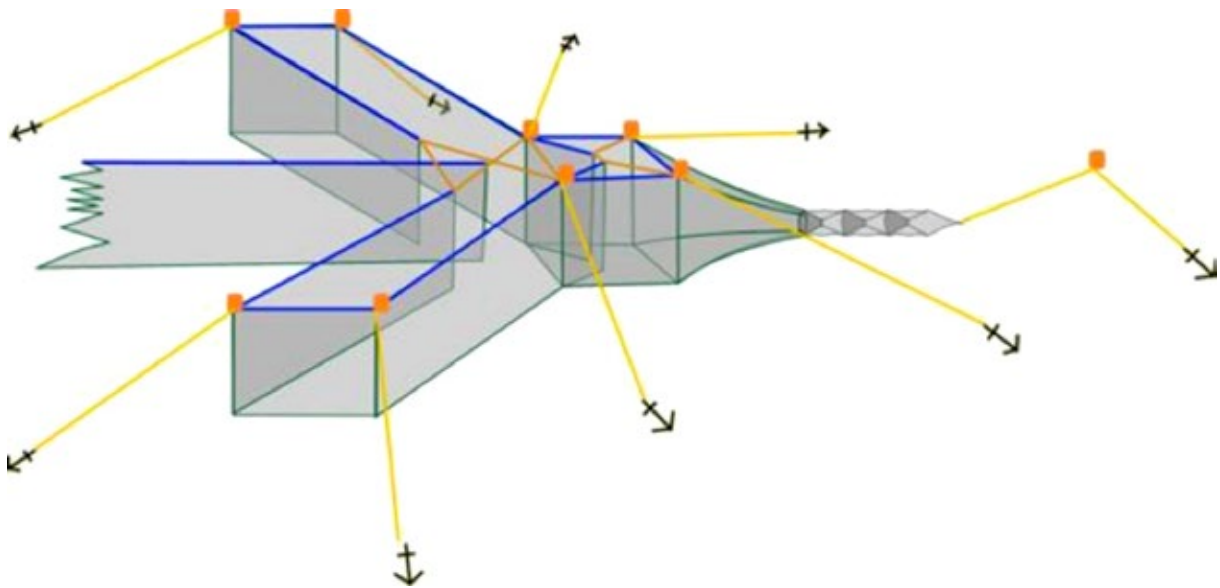
diameteren på halsen og fangstrommet normalt er ca 1 - 1,5 m. I tillegg kan det benyttes et ledegarn, ofte 5-10 m dypt, for å lede smolten inn mot fellen og øke fangsteffektiviteten. Storrusene kan plasseres slik at bunnlina står på bunnen eller den kan settes som en flyteruse om dypet overstiger dybden på rusa. Storrusen kan benyttes både på elvestrekninger med moderat strømhastighet og i mer stillestående vann.

Fordeler:

- Eneste smoltfelle som kan fange smolt i stillestående vann/innsjøer og i sjøen.
- Relativt sikker metode for å fange inn smolt om den plasseres på riktig sted
- Skader normalt ikke smolten

Ulemper:

- Om den står på strømrrike steder er den følsom for flom og driv ved økende vannføringer. Dette kan redusere fangbarheten og vanskeliggjøre tolkning av utvandringsdata.
- Relativt arbeidskrevende å flytte i forhold til endringer i strømforhold



Figur 6.1. Prinsippskisse av storruse laget av storruseprodusenten Innfisk AS, Evje.



Bilde øverst viser bruk av storruse i elva Ekso, Vaksdal og bilde nederst viser storruse på nær stillestående vann i Bolstadfjorden. Foto: LFI, Uni Miljø

## Elveruse

Elverusene er en mindre utgave av storrusen og har typisk ledegarn med et dyp på ca 0,5 -1,5 m. Inngangen til fangstrommet består av en eller flere etterfølgende kalver. Elverusene plasseres på strømrrike steder og om det er en del driv i vannet kreves hyppig skylling og rengjøring av ledegarn og kalver. I mindre elver kan ledegarn og elveruse brukes for å sperre hele elveprofilen og dermed være en relativt enkel metode for å talfeste smoltutgangen.

Fordeler:

- Enkel og kostnadseffektiv redskap som lett kan justeres og flyttes
- Relativt sikker metode for å fange inn smolt om den plasseres på riktig sted
- Skader normalt ikke smolten

Ulemper:

- Følsom for driv ved økende vannføringer og fangbarheten kan da bli kraftig redusert.

## Fishlift

Den såkalte River-fishlift er en fangstinnretning som er utviklet av Havforskningsinstituttet og er en modifisert utgave av en trål-fishlift for å fange smolt i sjøen (Holst & McDonald 2000). Fishliften flyter i vannoverflaten og har en åpning hvor smolten ledes inn i en hals som ender i en rist hvor vannet blir silt fra og smolten ender i et fangskammer. For at fangbarheten skal bli god kreves det at fellen settes på steder med relativt stor vannhastighet. Fellen festes i tau eller wire og plasseringen kan relativt enkelt justeres i forhold til endringer i vannføring og strømbilde. Fellen dras inn til land for tømning av smolt og rengjøring.

Fordeler:

- Enkel og kostnadseffektiv redskap som lett kan justeres og flyttes
- Relativt sikker metode for å fange inn smolt om den plasseres på riktig sted

Ulemper:

- Følsom for driv ved økende vannføringer og fangbarheten kan da bli kraftig redusert
- Vil normalt medføre betydelig skjelltap og skade på smolten som kan gi høy dødelighet



Bilde viser bruk av elveruse for innfangning av laksesmolt i restfeltet i Vikja. Fellen med ledegarn stenger her hele elveprofilen. Foto: LFI, Uni Miljø



Bilde viser River-fishlift i drift i Nidelva, Arendal. Felleåpningen ligger mellom de to flytepontongene.  
Foto: LFI, Uni Miljø

#### Ramme med not (nottrålfelle)

Den såkalte nottrålfellen er en ramme med notpose. Rammen senkes ned i strømmen, som regel fra en bru, og smolten fanges i notposen. For at fangsten skal være effektiv kreves relativt høy vannhastighet. Smolten vil vanligvis få et betydelig skjelltap og dødeligheten av fisk i fella er stor. Denne felle-typen bør derfor erstattes med feller som er mer skånsomme mot fisken ved fangst.

#### Fordeler:

- Enkel og kostnadseffektiv redskap
- Relativt sikker metode for å fange inn smolt når notposen er rein
- Høy fangbarhet ved høy vannhastighet fordi smolten sannsynligvis har liten mulighet for å unnvike fella

#### Ulemper:

- Følsom for driv ved økende vannføringer og fangbarheten kan da bli kraftig redusert
- Vil som regel medføre betydelig skjelltap, skade og dødelighet på smolten



Bilde viser nottrålfeller i Altaelva (øverst) og i Orkla (nederst).  
Foto: Anders Lamberg (øverst) og Bjørn Ove Johnsen (nederst).



## 6.2 Videoovervåking av smolt

På 90-tallet fikk video gradvis økt anvendelse innen overvåking generelt fordi videokamera og opptakere ble billigere og bildekvaliteten økte. Det er derfor først på slutten av 90-tallet at denne teknologien ble tatt i bruk ved overvåking av laksefisk. Video har hatt flere anvendelsesområder ved overvåking av smolt. For det første har videoovervåking blitt brukt for å kontrollere andre metoder (Newcomb & Coon 2001, Daum 2005, Ibbotson mfl. 2006). For det andre har det i flere prosjekter blitt benyttet video for direkte å beregne eller telle totalt antall utvandrende smolt (f.eks. Davidsen mfl. 2005, Lamberg & Strand 2007, Lamberg mfl. 2009a,b). For det tredje benyttes videosystemer for å kartlegge smoltatferd. I disse studiene registreres en andel av den totale utvandringen for finne utvandringstidspunkt for smolten eller for å undersøke smoltens vandringsatferd ved vandringshindre. Videotelling av smolt benyttes i dag også i oppdrettsindustrien. Smolt som suges opp fra settefiskanlegg og over i brønnbåt gjennom store slanger, blir ofte talt ved hjelp av videosystemer. Kontroll av disse systemene har vært viktig for å sikre at den som kjøper smolten får det antallet de betaler for.

### Lokaliteter og metode som er benyttet de siste 10 år

Videoovervåking av utvandrende smolt i elver har hovedsakelig foregått i Norge og Finland. Denne typen undersøkelser har blitt gjennomført siden 2002. I alt finnes det data fra minst 18 vassdrag fra Tana i nord til Nidelva i Arendal i sør (figur 6.2). I sju av disse elvene ble videosystemer benyttet for å overvåke antall smolt som vandret ut, i fire ble smoltatferd ved kraftverksinntak eller dammer studert mens de øvrige sju vassdragene var det primære målet å finne utvandringstidspunkt (tabell 6.2). I samtlige vassdrag finnes både sjøaure og laks, mens i tre vassdrag er det sjørøye i tillegg.

Ved videoovervåking av smolt er kameraene som oftest plassert på lodd på bunnen. Det benyttes kraftig vidvinklet objektiv som gjør at et kamera registrerer i et volum som er pyramideformet med spissen ved kameralinsa. En fisk på 15 cm kan da oppdages og artsbestemmes på pm lag 1,5-2 meters avstand. Det er mulig å oppdage smolt også på lengre avstander (opptil 4 meter) dersom vannet er klart. Stimer av smolt er mer synlige i bildet og kan oppdages på lengre avstander, men det er da ikke

mulig å skille mellom arter. Smolt-utvandringen fra Nordland og nordover forgår i juni i en årstid det er lyst døgnet rundt. I Nord-Norge er det derfor ikke behov for kunstig belysning for å telle smolt under utvandring. I elver sør for Nordland er det en periode midt på natta det må benyttes kunstig lys. I noen av de nevnte studiene ble det benyttet IR lys som ikke er synlig for smolten (Lamberg & Strand 2010a, Lamberg mfl. 2010a). I andre vassdrag benyttes synlig monokromatisk lys som er tilpasset vann-type og kameraets sensitivitetssområde. Dette lyset er synlig for fisken og vil potensielt kunne påvirke atferden. Lyset er imidlertid ikke synlig for fisk som er mer enn ca 10 meter fra lyset.

### Betingelser for totaltelling av smolt med video

I utgangspunktet er det å telle alle individer i en populasjon ikke en metode som trenger å testes. Problemet oppstår når mange av de individene som skal telles, av en eller annen grunn ikke er like godt synlige. For eksempel blir en telling av antall fisk i ei bømte ikke regnet å ha noen usikkerhet i det hele tatt, mens telling av fisk i elv fra elvebredden eller telling av fisk ved driv med dykkerdrakt har en varierende usikkerhet. Vannoverflaten er en barriere som gjør at fisken er mer eller mindre vanskelig å oppdage. Under vann kan det også være problemer der fisk kan skjule seg eller at sikten i vannet varierer.



Figur 6.2. Lokaliteter der det har foregått videoovervåking av smolt i perioden 2002-2009.

All fisk som vandrer opp eller ned et vassdrag, må passere et tverrsnitt som er begrenset og er lite sammenlignet med arealet av hele vassdraget. I et "gjennomsnittlig" norsk laksevassdrag er bredden av elva ca 20 meter og dybden ca 1 meter. Arealet av et slikt tverrsnitt er da bare 20 kvadratmeter og det er en overkommelig jobb både praktisk og økonomisk å få god kontroll over all fisk som passerer når sikten er tilfredsstillende.

En forutsetning for å benytte undervannsvideo for å gjøre sikre registreringer av passerende fisk, er at kameraene dekker hele passeringsvolumet og at fisken ikke kan passere bak objekter. Den maksimale observasjonsavstanden (avstanden mellom kameraer) må ikke overskride det punktet at fisken ikke er tilstrekkelig synlig i bildet. Dersom vannsikten er så god at det er mulig å se all fisk i bildet og fisken alltid er synlig, har metoden i prinsippet ingen usikkerhet. Under naturlige forhold finnes det imidlertid faktorer som reduserer nøyaktigheten i undervannsvideoobservasjoner. Sikten i vannet varierer i de fleste vassdrag. For å redusere den økonomiske

kostnaden ved å gjennomføre videoovervåking i elver, blir dessuten antall kamera som plasseres ut, holdt så lavt som mulig. Bilderaten som benyttes, settes så lav som mulig for å spare datalagringsplass og spare timeforbruk under analyse av videoopptak. Terrenget, elvebunnen, i tverrsnittet av elva som overvåkes, bør endres så lite som mulig både for at fisken skal ha mest mulig naturlig vandringsatferd og for at det skal gjøres et minst mulig naturinngrep. Dette fører ofte til at overvåkingsystemet må plasseres på et sted som har visse mangler i forhold til et ideelt passeringstverrsnitt for overvåking.

### Betingelser for utvalgsundersøkelser av smolt med video

For å kunne registrere utvandringstidspunkt for smolt med videokamera som ikke dekker hele tverrsnittet av elva er det viktig at videosystemet dekker en representativ del av elva. Med "representativ" menes dekning både i forhold til vannføring og tid på sesongen. I de fleste videoundersøkelsene av totalutvandring er det stor variasjon i antall individer

**Tabell 6.2.** Lokalteter der det har blitt gjennomført videoovervåking av smolt. I kolonnen belysning angir "mono" monokromatisk synlig lys og "IR" angir infrarødt lys som ikke er synlig for fisken.

Vassdrag	Dist. sjø (km)	Type lok	Bredde (m)	Areal (m <sup>2</sup> )	Ant. Kam.	Belysning	Type overvåking
Nidelva, Arendal	7,8	Dam	6	6	4	mono	kraftverksinntak
Mandalselva		Terskel					vandr. tidsp.
Tovdalselva		Dam	6	12	4	mono	kraftverksinntak
Bjoreio	11,3	Dam			4	mono	kraftverksinntak
Loneelv	0	Naturlig			4	mono	vandr. tidsp.
Daleelva	6,5	Fiskefelle	12	5	8	mono	total bestand
Ekso	2,3	Terskel	18	18	4	mono	total bestand
Aurland	0,5	Naturlig	21	22	8	mono	total bestand
Osenelva	0,8	Naturlig	20	25	5	mono	vandr. tidsp.
Hustadvassdraget	9,5	Dam	1	0,5	1	IR	total bestand
Surna	23	Naturlig	72,5	70	4	mono	vandr. tidsp.
Orkla	35	Dam	45,2	68	12	IR	kraftverksinntak
Moelva, Salsvatnet	1,4	Naturlig	13	19	4	mono	vandr. tidsp.
Urvoldvassdraget	0,1	Naturlig	8	9	4	mono	total bestand
Saltdalselva	6	Naturlig	60	100	12	mono	vandr. tidsp.
Skjoma	2,5	Naturlig	23	15	8	midnattssol	total bestand
Møkkelandselva	0,2	Fiskefelle	0,5	0,25	1	midnattssol	total bestand
Roksdalsvassdraget	0,6	Naturlig	7,5	3	4	midnattssol	total bestand
Lakselva, Senja	0,7	Ledegjerde	5 (45)*	3	4	midnattssol	total bestand
Utsjoki, Tana	100	Naturlig	20 (45)**	30	8	midnattssol	total bestand

\*Elva er snevret inn ved hjelp av ledegjerde der tall i parentes er full bredde før innsnevring, \*\*Telling bare i hovedløpet, resten av elva er grunn og det går lite smolt her.

som registreres i de ulike delene av tverrsnittet. Der det for eksempel benyttes åtte kamera kan over 50 % av smolten registreres i to av åtte kamera. Dersom dette varierer med vannføring og tidspunkt på sesongen vil man kunne gå glipp av deler av utvandningsforløpet. Dersom det ikke benyttes tilstrekkelig kunstig belysning om natta i en elv der det er mørkt i denne delen av døgnet og døgnforløpet i vandring samtidig endrer seg gjennom sesongen, kan også konklusjonene bli feil.

I studier av vandringsatferd ved passeringshindre der smolt ikke passerer første gang den når observasjonspunktet, men går ut og inn i bildet flere ganger, kan det ikke enkelt konkluderes at det er det samme individet som observeres flere ganger eller om det er flere individer som gjør samme type manøver. Ved å utvide observasjonsfeltet slik at en ikke mister individene av synet, kan denne feilkilden unngås.

#### **Fordeler og ulemper ved bruk av video**

Fordeler:

- Registrerer og artsbestemmer smolt på egnede lokaliteter uten å påføre økt dødelighet som følge av håndtering
- Kan studere naturlig smoltatferd i naturlig habitat eller ved menneskeskapt habitat (demninger og lignende)
- Relativt sikker metode for å registrere smolt når betingelsene oppfylles
- Måleusikkerhet vil normalt kun gå i en retning - gir lavere antall enn det reelle

Ulemper:

- Arbeidskrevende videoanalyse
- Videoanalysen krever kompetanse og erfaring
- Kostnadene øker med økende antall smolt og antall kamera. Egner seg derfor best for små vassdrag
- Kan være usikkerheter knyttet til å skille mellom smolt av laks og aure

## **6.3 Metoder basert på merking av fisk**

Merking av fisk benyttes til mange formål, fra estimat av bestandsstørrelse og overlevelse til ulike vandringsstudier. For praktiske formål kan merke-metodene deles inn i elektroniske merker og andre merker. Ved bruk av elektroniske merker (telemetri) er det vanligvis bare nødvendig å håndtere fisken ved merketidspunktet, mens videre datainnsamling skjer ved at merkene sender ut signaler som oppfanges av lyttebøyer eller antenner (akustiske sendere eller radiosendere), eller når fisken passerer en antenne som aktiviserer merket slik at det sender ut et identifikasjonssignal (PIT-merker). Ved bruk av andre merkemetoder må fisken vanligvis gjenfanges for å avlese merkestatus. I noen tilfeller må også fisken avlives for at merkestatus kan kunne fastslås. Valg av metodikk vil avhenge av problemstillinger som skal besvares og ofte vil kombinasjoner av metoder øke robustheten til svaret.

### **6.3.1 Elektroniske merker - telemetri**

Elektroniske merker omfatter radiosendere, akustiske sendere, datalagringsmerker (Data storage tags) og passive radiofrekvens brikker (Passive Integrert Transponder eller PIT-merker). Radiosendere og akustiske sendere er aktive merker som sender ut signaler. Datalagringsmerker og transpondere er passive merker som må aktiveres av en leser eller antenne for å gi fra seg informasjonen som er lagret i merket. Alle disse merketypene har blitt mye brukt i studier av smoltvandring, smoltatferd og smoltoverlevelse internasjonalt (f.eks. Buchanan & Skalski 2007, Welch mfl. 2008, Drenner mfl. 2011). Slike metoder har også fått økende anvendelse ved studier av smolt i Norge (**tabell 6.3**)

#### **Hydroakustikk og radiosendere**

Akustiske sendere og radiosendere har innebygget et batteri som driver senderenheten. Ved merking av smolt er det vanlig at senderne implanteres i bukhalen på fisken, mens hos større fisk er det mer vanlig å feste merket bak ryggfinna til fisken. Det kan benyttes manuell peiling eller automatiske «lyttebøyer» for å hente informasjon fra den merkede smolten. Merket som benyttes på smolt, sender ut merkeidentitet, men kan i tillegg være utstyrt med andre sensorer (for eksempel for salinitet, dybde, og temperatur). Denne tilleggsinformasjonen blir logget samtidig med merkeidentitet og tidspunkt for registrering.

**Tabell 6.3.** Vassdrag eller fjordssystemer i Norge hvor telemetri-utstyr har blitt benyttet til å studere ulike aspekter ved smoltatferd, smoltutvandring eller fjordvandring og overlevelse til lakse- og auresmolt de seneste årene.

Vassdrag/fjord	Merketype	Formål	Referanse
<b>Ferskvann</b>			
Storelva	PIT	Bestandsestimering, utvandring, dødelighet og utvandring gjennom kraftverk/sideløp	Kroglund mfl. 2010, 2011c
Kvina	PIT	Utvandring gjennom kraftverk/sideløp	Kristensen mfl. 2011
Mandalselva	Radio	Utvandring gjennom kraftverk/minstevannføringsløp	Uglem mfl. 2005
Lærdalselva	Akustisk	Utvandring	Urke mfl. 2010b
Eira	Akustisk	Utvandring og dødelighet til kultivert smolt	Thorstad mfl. 2011b
Surna	PIT	Bestandsestimering	Johnsen mfl. 2012
Orkla	Radio	Utvandring gjennom kraftverk/minstevannføringsløp	Hvidsten mfl. 2012
Altaelva	Akustisk	Utvandring	Dauidsen mfl. 2009
<b>Sjøvann</b>			
Storelva/Sandnesfjorden	Akustisk	Vandring	Diserud mfl. 2012
Storelva	PIT	Sjøoverlevelse	Kroglund mfl. 2012b
Vosso/Osterfjordsystemet	Akustisk	Vandring	Barlaup mfl. pers med
Opo/Hardangerfjorden	Akustisk	Atferd, vandring og dødelighet til kultivert laksesmolt	Plantalech-Manel-la mfl. 2011
Matrefjorden	Akustisk	Vandring til "rømt" oppdrettssmolt	Skilbrei 2010
Lærdalselva/Sognefjorden	Akustisk	Vandring	Urke mfl. 2010b
Nausta/Førdefjorden	Akustisk	Vandring	Bremset mfl. 2009
Driva/Sunndalsfjorden	Akustisk	Vandring	Urke mfl. 2012
Eira/Romsdalsfjorden	Akustisk	Atferd, vandring og dødelighet	Thorstad mfl. 2007a,b
Altaelva/Altafjorden	Akustisk	Vandring og dødelighet	Dauidsen mfl. 2009
Halselva/Altafjorden	PIT	Sjøoverlevelse	Strand & Finstad 2011
Repparfjordelva/Repparfjorden	Akustisk	Vandring	Urke mfl.2011

Hydroakustikk benytter lydbølger som forplanter seg i vann. Merkene sender ut et lydsignal med en fast frekvens, og dette signalet mottas av en hydrofon (mikrofon) nede i vannet. Metoden kan derfor benyttes både i sjøvann og i ferskvann. Ulempene ved bruk i ferskvann er at senderne har relativt kort rekkevidde slik at ved bruk i elver kan fosser og stryk gi støy slik at signalene fra senderne forsvinner. I de første årene hydroakustikk ble brukt var det vanlig å peile fisk ved å lete etter den eller følge den med båt. På grunn av den relativt korte rekkevidden ga dette begrensninger i hvilke typer studier slike merker kunne benyttes. I senere år har det blitt vanlig å plassere ut automatiske lyttebøyer som fanger opp signaler fra senderne når fisken svømmer forbi.

Disse mottakerne registrerer merkeidentitet, dato og klokkeslett for signaler fra sendere innenfor sin rekkevidde. Ved undersøkelser av smolt i Romsdalsfjorden var rekkevidden for hver mottaker typisk 200-260 m i radius rundt hver lyttebøye for sendere som var på 0,5-3,0 m dybde, men rekkevidden varierte betydelig med faktorer som bølgehøyde og saltholdighet (rekkevidden varierte mellom 45 og 620 m ved tester, Thorstad mfl. 2007b). I smale fjorder, som ytterst i Eresfjorden og Langfjorden i Romsdalsfjorden var det mulig å plassere ut et så tett nettverk av lyttebøyer at deteksjonssannsynligheten var nær 100 % for passerende smolt (Thorstad mfl 2007b).

Radiotelemetri skiller seg fra hydroakustikk på flere områder. Merkene som festes til fisken sender ut et radiosignal som kan mottas av en antenne på land. Signaler kan kun mottas fra ferskvann. Rekkevidden er ofte betydelig lengre for radiosignaler enn for akustiske signaler, men lokaliseringen av fisken blir ofte mindre nøyaktig. Radiostøy kan være et problem i enkelte tilfeller. Radiosendere har også en antenne festet til seg og denne antennen kan stikke ut av kroppen.

Generelt er ikke telemetri med aktive sendere, det vil si bruk av radio- eller akustiske fiskemerker, en godt egnet metode for langsiktig og storskala overvåkning av villfiskbestander (Finstad mfl. 2011). Årsaken er i første rekke at både merkene og datainnsamlingsmetodikken er ressurskrevende, samt at metoden krever spesiell kompetanse. Telemetri med aktive merker er bedre egnet til spesifikke studier med målsetning å fremskaffe detaljert kunnskap om atferd, vandringsmønster og overlevelse.

Fordeler:

- Redskap for å måle vandringsruter og tapsrater/dødelighet under smoltutvandringen som er vanskelig eller umulig å gjennomføre med andre metoder
- Relativ enkel logistikk

Ulemper:

- Mulig påvirkning på smoltatferd og overlevelse som igjen kan gjøre det usikkert å overføre resultatene til villsmolt
- Relativt kostnadskrevende metode






### PIT-merker

Et PIT-merke er et individuelt nummerert merke som stikkes inn i bukhula på fisken med ei sprøyte, skalpell eller med en spesialpistol. Hvert merke har en unik tallkode som sendes ut når merket aktiveres, for eksempel når det passerer magnetfeltet til ei PIT-antenne eller avleses med en håndleser. Merkene

kan ha ulik størrelse alt etter hvor stor fisken er, og hvor sterke signalene må/bør være når en skal kunne registre fisk som passerer ei antenne. I en tilkopledd datalogger lagres PIT-nummer sammen med passeringstidspunktet samt hvor lenge fisken var i deteksjonsområdet. Ettersom fisk kun håndteres på merketidspunktet vil påfølgende deteksjoner kunne utføres uten ytterligere håndtering. PIT-merkene har en levetid som er betydelig lengre enn fiskens levetid. Samme fisk kan derfor påvises i antenner mange ganger i løpet av livet.

Det finnes to PIT systemer som kan benyttes i vann. Begge baserer seg på lesing av lavfrekvente signaler. Systemene skilles blant annet på hvilken frekvens de opererer på, aktiverings og lese syklus (halv eller full duplex) og på merkestørrelse. HDX system skiller seg fra FDX systemet ved å være mer robust, ha større deteksjonsavstand og tillate større og mer fleksible antennesystemer. Ulempen er at HDX ikke detekterer like hyppig som FDX (14 versus 30 avlesinger/s). Skal fisk påvises i hurtigrennende vann (strykpartier) bør FDX velges på grunn av lesehastigheten. Ettersom FDX antenner er mer følsomme for elektrisk støy, vanninntrenging og vibrasjoner tillater normalt ikke dette systemet store antenner. HDX antenner kan lages "uendelig" store.

En PIT-antenne må ha form av en sløyfe for å generere et magnetfelt. Dette magnetfeltet aktiverer PIT-merket når merket er innenfor deteksjonsavstanden. Ettersom fisk påvises på begge sider av antenna vil deteksjonsområdet være 2x deteksjonsavstanden. Antenner kan plasseres som en sløyfe langs elvebunnen (bunnantenne) eller stående (gjennomstrømmings-antenne). En bunnantenne vil ha kortere rekkevidde enn en stående antenne (halve deteksjonsavstanden går ned i substratet), men er mer robust i forhold til mekanisk slitasje. Gjennomstrømmingsantennene er mest hensiktsmessige ettersom de detekterer på begge sider av antenna og dermed over et større volum. Avhengig av utstyrsleverandør kan det etableres store antenner

Metode		HDX		FDX	
Størrelse (mm)	12	23	32	9	12
Deteksjonsavstand (cm)	30	60	90		
					

Figur 6.3. PIT-merker tilhørende de ulike systemene. Nominell deteksjonsavstand er oppgitt for HDX-merkene.



Bildet viser smoltundersøkelser i Storelva, Aust-Agder. Foto: Frode Kroglund

(opp til 50-60 m lengde) eller små antenner (< 2 m). Mens de store antennene krever kompetanse i antennebygging kommer de små systemene som mer ferdige «pakkeløsninger». Slike pakkelsninger er raske å montere, men mangler fleksibiliteten til de store systemene. Benyttes pakkelsningene må lokaliteten tilpasses antenna. Skal store antenner bygges vil det være å foretrekke at antenna tilpasses lokaliteten. Flere antenner kan plasseres innenfor samme området for å øke området som dekkes. Dette gir mulighet til å fastslå hvilken retning og hastighet fisken beveget seg i.

Bruk av PIT har som alle metoder sine begrensninger. Hvis antennen er dårlig justert vil ikke merkene detekteres. Antennene trenger kun justering ved oppstart eller hvis deres fysiske fasong endres. Det oppstår kodekollisjon hvis to eller flere merker passerer antenna samtidig (avstand mellom 2 passerende merker bør være > 20 cm). Antenne krever en støyfri

strømkilde. Dette løses enklest med batteri. Antenne må konstrueres slik at de tåler flom i elva og høy mekanisk slitasje.

Fordeler:

- Gir data på passeringstidspunkt av merket fisk uten å kreve ny håndtering.
- Store mengder fisk kan merkes relativt skånsomt
- Gir muligheter for å estimere sjøoverlevelse uten fangst av oppvandrende fisk hvis antennesystem kan monteres.

Ulemper:

- Fisk må fanges inn for å kunne merkes
- Lav deteksjonsavstand for merket fisk
- Elvestørrelse setter begrensninger for bruk av antenner inntil tekniske løsninger er etablert

### 6.3.2 Andre merkemetoder

Ved undersøkelse av fiskebestander i Norge og andre steder i verden har det blitt benyttet en rekke andre merkemetoder. Her kan en skille mellom eksterne merker som festes på utsiden av fisken og interne merker som implanteres i fisken eller krever at fisken avlives for at merket skal kunne avleses. Merking av fisk med ytre merker som kan ses og innrapporteres av fiskere i sjø og ferskvann har vært mye benyttet i forskning og overvåking av anadrome fisk i Norge. Smolt har vanligvis blitt merket med Carlin-merker, mens voksen fisk på innsig er blitt merket med Lea-merker. Carlin-merket er det vanligste brukte ytre merket i Norge i dag. Dette merket består av en liten plate med en individuell alfanumerisk kode som festes til fisken ved hjelp av to tynne metalltråder som stikkes gjennom fisken under ryggfinnen. Metalltrådene på motsatt side av fisken i forhold til merket surres sammen for å lage en løkke som fester seg til beinstrukturen som bærer ryggfinnen. Merket er lett å oppdage ved fangst. Imidlertid er det fra kultiveringsutvalget som ble oppnevnt av Direktoratet for naturforvaltning anbefalt at bruken av Carlin-merker nå fases ut på grunn av problemer knyttet til dyrevelferd, redusert overlevelse hos merket fisk, kostnader og tilgang til alternative merkemetoder (Skår mfl. 2011).

Ved smoltundersøkelser i Norge er det også benyttet snutemerker (Coded Wire Tag - CWT) i enkelte undersøkelser (for eksempel Skilbrei & Wennevik 2006, Barlaup 2008). Dette er et merke bestående

av en liten metalltråd (0,25x0,5 eller 1,0 mm) som skytes inn i nesebrusken på bedøvd smolt. På metalltråden er det skrevet en kode som forteller hvilken utsettingsgruppe smolten tilhører. Ved gjenfangst av tilbakevandret laks identifiseres CWT-merket ved bruk av en følsom metalldetektor. For at merket skal avleses må laksen avlives og merket opereres ut og avleses under en stereolupe. Snutemerking av laks er vanlig brukt i større overvåkingsprogram både i Europa og Nord Amerika. I de aller fleste forsøk hvor det benyttes snutemerker vil fisken samtidig bli fettfinneklippet for å lette identifisering av merket fisk

Finneklipping kan også betraktes som en form for ekstern merking og denne merkemethoden har ofte blitt benyttet ved merke-gjenfangst undersøkelser av presmoltbestand. Det har også vært vanlig å bruke fettfinneklipping ved utsetting av kultivert smolt, slik at det skal være lettere å gjenkjenne slik fisk ved fangst av voksen laks.

### 6.3.3 Merkeeffekter

#### Presmolt

Ved merke-gjenfangst undersøkelser av smoltproduksjon i norske elver har fisken vanligvis blitt merket 1-2 måneder før den går ut av elva, dvs. som presmolt. Fangst, håndtering og merking av fisk vil sannsynligvis føre til større dødelighet hos merka fisk enn hos umerka fisk. Vi har liten kunnskap om hvordan elfiske og håndtering av fisk påvirker dødeligheten til fisk under norske forhold. Ved merking av presmolt blir fisken vanligvis oppbevart



Anleggsprodusert smolt med Carlinmerke Foto: Bengt Finstad

en kort stund etter merking for observasjon før den settes ut i elva. Erfaringer tilsier at den umiddelbare dødeligheten i forbindelse med fangst og merking av presmolt er svært lav, ofte mindre enn 1 % (Nils Arne Hvidsten NINA pers med.). Vi har ingen kunnskap om eventuell forsinket dødelighet som følge av fangst, håndtering og merking av presmolt.

Merkingen av presmolt skjer vanligvis ved at en eller flere finner (enten hele eller deler av finnen) klippes av. Vanligvis benyttes fettfinnen og bukfinnene til merking, men det er også benyttet klipping av en flik av halefinnene og også klipping av overkjevebein (maxillebein). I noen undersøkelser skjer finneklipping uten at fisken bedøves, mens i andre undersøkelser brukes det bedøvelse. Finneklipping anses som en relativt skånsom merkemetode og mange studier av laksefisk beskriver en ikke-signifikant effekt av klipping av fettfinne og/eller bukfinner på overlevelse og vekst (se oppsummering i Barlaup & Åtland 1990). Nyere studier har imidlertid vist at fettfinna kan ha en vesentlig rolle for svømmeevnen til fisk, slik at det kan forventes langtidseffekter av slik merking i alle fall hos fisk som lever i rennende vann.

### Smolt

I Norge har det vært vanlig å merke utvandrende smolt med eksterne Carlin-merker for å få informasjon om sjøoverlevelse, beskatningsrater og vandringsatferd. Det er velkjent at slik ekstern merking, kombinert med bedøvelse og håndtering av fisken, medfører ekstra dødelighet (Berg & Berg 1987b, 1990, Hansen 1988, Rikardsen 2000, Strand mfl. 2002). I Imsa fant Hansen (1988) at i gjennomsnitt 7,7 % av umerket smolt (håndtert så skånsomt som mulig) returnerte til elva som voksen laks (forutsatt ingen oppvandring av laks fra andre vassdrag i Imsa), mens tilsvarende tall for fettfinneklippet smolt og Carlin-merket smolt (begge disse gruppene ble også bedøvd) var henholdsvis 4,1 % og 3,1 %. Den relative overlevelsen var altså 43 % hos smolt som var Carlinmerket, håndtert og bedøvd sammenliknet med umerket smolt. Dødeligheten vil vanligvis avta med økende størrelse på fisken, og det er vanlig prosedyre at en benytter en nedre størrelsesgrense for hvilke individ som merkes med Carlin-merker. I forsøk med vill laksesmolt fra Stjørdalselva påvirket ikke Carlinmerking fiskens evne til osmoregulering i sjøvann (Arnekleiv mfl. 2002b). Ekstra dødelighet på smolt som følge av Carlinmerking skyldes derfor sannsynligvis andre forhold. Merket kan gjøre fisken lettere å oppdage for predatorer. I tillegg vil selve fangsten,

håndteringen og merkingen føre til stress som igjen kan gi ekstraordinær dødelighet. Stressa fisk er blant annet dårligere til å unngå predatorer (Järvi 1989, Handeland mfl. 1996). I forsøk med anleggsprodusert sjørøyesmolt i Halselva ble det også funnet at Carlinmerket røye hadde lavere gjenfangst i fiskefella enn røye merket med fargestoff (Strand mfl. 2002). Forskjellene mellom de to merkemetodene varierte mellom år og utsettingsgrupper, noe som tyder på merkeeffekten er variabel og situasjonsbetinget. Det kan derfor være vanskelig (og ikke ønskelig) å bruke en generell korrigeringsfaktor for effekten av merker på overlevelse til fisk.

Merking av smolt med snotemerker forekommer også i Norge. Undersøkelser i River Bush, Nord Irland, har vist at vill laksesmolt som ble merket med slike merker hadde lavere tilbakevandring etter sjøoppholdet enn umerket vill fisk (Crozier & Kennedy 2002). Forskjellen i sjøoverlevelse varierte mellom år med en variasjon fra 33 % til 84 % relativ overlevelse hos merket fisk versus umerket fisk. Umerket vill smolt ble overført så skånsomt som mulig fra fiskefella i River Bush til elva nedenfor, mens smolten som skulle merkes ble bedøvd og fettfinnen ble også klippet (for at fisken senere kunne identifiseres å ha et snotemerke). Det kan derfor være vanskelig å skille effekten av selve merket fra effekten av håndtering, bedøvelse og fettfinneklipping (jfr. Hansen 1988 & Hansen & Jonsson 1988 resultater fra Ims). Undersøkelsen i River Bush illustrerer imidlertid godt at effekter av fangst, håndtering, bedøvelse og merking er variable mellom år.

I de siste årene har også PIT-merker blitt tatt i bruk til merking av smolt på utvandring (Kroglund mfl. 2010, 2012b, Strand & Finstad 2011). Vi har foreløpig for lite erfaringsdata til å vurdere om denne metoden er vesentlig mer skånsom enn andre merkemetoder med hensyn på langtidsoverlevelse hos smolt, men vi forventer vel at en metode hvor fisken ikke har et svært synlig merke på utsida av kroppen skal gi færre uheldige effekter. I Storelva ble det funnet opptil 9,2 % dødelighet etter fangst (i en smoltskrue) og PIT-merking av smolt (Kroglund mfl. 2010). I Storelva ble fisken oppbevart i kar natta over etter merking, og det ble funnet at dødeligheten vanligvis skjedde mer enn 6-12 timer etter merking. Det var ingen dødelighet hos umerket fisk i tilsvarende kar. I dette tilfellet ville altså en tidlig utsetting av fisken etter merking kunne gi et falskt bilde av dødeligheten forbundet med håndtering og merking. Dødelighet som følge av merking ble



hovedsakelig funnet ved merking av smolt fra den nederste av to feller i vassdraget og dette kan tyde på at omfanget av dødelighet er knyttet til hvor langt fisken er kommet i smoltutviklingen. Nær og under smoltutgang sitter skjellene løst og fisken er generelt mer sensitiv til ytre stressfaktorer (Rosseland mfl. 2001). Fisk som er langt kommet i smoltifisering vil derfor kunne være mer følsomme for håndtering enn det fisken var på et tidligere tidspunkt, og her kan en uke ha store effekt på smoltens følsomhet for håndtering. Det erfares også at merking i varmt vann, mer enn 10 °C, er mer uheldig enn merking i kaldere vann, mindre enn 8 °C (Frode Kroglund personlig observasjon).

De siste årene har det også blitt merket potensiell smolt (fanget ved elfiske og vurdert ut fra utseende eller størrelse å være en smolt) eller utvandrende smolt (fanget i utvandringfeller) med ulike typer sendere. Formålet med slike undersøkelser har vært å undersøke atferd til utvandrende smolt nedenfor merkestedet i vassdraget (og da har det vanligvis blitt benyttet radiosendere) eller å undersøke atferden til fisken også etter at den har gått ut i sjøen (og da har det blitt benyttet akustiske sendere). Ved bruk av slike sendere på smolt implanteres senderen i fiskens bukhule. Så vidt vi kjenner til er det ikke gjennomført noen spesifikke studier av ekstra dødelighet som følge av slik merking på smolt i Norge. Ved slike undersøkelser har et varierende antall av individene aldri blir detektert ved første nedstrøms målepunkt, og i noen undersøkelser er det en ikke ubetydelig mengde fisk som forsvinner (se referanser i kapittel 2). Årsakene til at fisk forsvinner ut av undersøkelsene er i liten grad kjent. Individene kan ha dødd mellom merkestedet og første registreringspunkt, enten naturlig for eksempel på grunn av predasjon eller på grunn av merking/håndtering. Hvis fisken er fanget med elfiske kan det være mulig at det har blitt merket individer som ikke var på aktiv vandring slik at «forsinket» vandring av dette individet ikke nødvendigvis er en merkeeffekt. Alternativt har fangsten og håndteringen påvirket fiskens vandringsatferd. Batterilevetiden til sendere som implanteres i smolt er begrenset, slik at merkene slutter å sende signaler etter en tid og deres skjebne forblir uavklart. Mer kunnskap om sammenhenger mellom fangst/håndtering og senere vandringsatferd vil kunne avklart denne usikkerheten.

I telemetri-studier er det forventet at fangst, håndtering og merking har negative effekter på fiskens prestasjoner etter utsetting. For eksempel kan den merkede fisken ha dårligere evne til å unngå predatorene, men kunnskapen om slike forhold er begrenset (Jepsen mfl. 2008). Det er gjennomført en rekke eksperimenter for å undersøke mulige ulike negative effekter av merking med telemetri-sendere hvor ulike indikatorer på redusert suksess har blitt målt. Indikatorer har vært overlevelse, vekst, svømmeevne, vandringsatferd, stressnivåer (kortisol) og predator unngivelse (se litteraturoversikt i Jepsen mfl. 2002, Bridger & Booth 2003, Cooke mfl. 2011). Resultatene spriker mellom studier fra at merkingen har effekt til at merkingen har liten effekt. Det synes å være behov for flere studier av om og eventuelt hvordan merkingen påvirker atferden til fisken, spesielt atferd kort tid etter merking.

Uansett hvilken metode som benyttes for merking av fisk må altså overlevelsestall basert på merket vill fisk (eksterne merker eller andre merker) regnes for å være minimumstall for overlevelse sammenliknet med en situasjon hvor fisken ikke hadde blitt merket (og håndtert). Erfaringene viser også at omfanget av slike effekter er variable og kan være vanskelig å kontrollere for med mindre steds- og tidsspesifikke studier gjennomføres.

Erfaringer som nevnt ovenfor og de beskrevne resultatene fra forsøk i Imsa og River Bush gir klare indikasjoner på at utvandrende smolt er svært følsom for den samlede effekten av innfangning, bedøvelse og merking. Resultatene viser også at disse uheldige effektene har klare negative effekter på smoltens sjøoverlevelse. Hvis en kunne håndtere, bedøve og merke presmolt eller yngre stadier framfor utvandrende smolt ville en sannsynligvis få resultater som er mer representative for vill laksesmolt med hensyn på overlevelse. I ulike typer studier vil det imidlertid være behov for å merke villsmolt på utvandring for å kunne besvare aktuelle problemstillinger. Det må derfor kontinuerlig jobbes med å forbedre metodikken omkring håndtering, bedøvelse og merking av smolt for at de negative effektene skal bli så små som mulige.



Kraftverk. Foto Frode Kroglund

## 7 Kunnskapsbehov

De siste 30 årene er det gjennomført et betydelig antall studier av laksesmolt og noen få av sjøaure- og sjørøyesmolt i Norge. De fleste studiene er knyttet opp til dokumentasjon av ulike menneskeskapt påvirkninger. Det er gjennomført færre studier hvor målet har vært å øke den generelle kunnskapen om økologi og overlevelse til smolt i bestander som er upåvirket eller lite påvirket av menneskelig aktivitet. Det er et klart behov for økt kunnskap i forhold til hva som er normaltilstand, det vil si kunnskap om den naturlige variasjonen i smoltens fysiologi, atferd og overlevelse.

Smoltstadiet er trolig den mest sårbare fasen i de anadrome laksefiskenes liv. I denne fasen er individene små fisk fra 10 til 20 cm lange som er i ferd med en omfattende fysiologisk, morfologisk og atferdsmessig omstilling til næringsvandring i sjøen. De ulike menneskeskapt påvirkningene kan resultere i endret smoltstørrelse, svekket saltvannstoleranse, endret eller forsinket utvandring og redusert overlevelse i elv, men de kan også påvirke smoltens utvandring atferd og overlevelse i estuariene og i havet. Det er behov for undersøkelser av samvariasjon mellom ulike påvirkningsfaktorer. Dette gjøres best når flere fagmiljøer med ulik kompetanse samarbeider.

Målet med mange av overvåkingsstudiene har vært å anslå smoltproduksjonen (antall som produseres i elva). Tradisjonelt har slike data blitt fremskaffet ved merke/gjenfangst undersøkelser. Mange av disse estimatene har vært unøyaktige og trolig for høye på grunn av metodiske årsaker. Færre undersøkelser har som mål å fastslå antallet smolt som faktisk vandrer ut fra elva og som kommer tilbake etter sjøoppholdet. Slike data har blitt fremskaffet i vassdrag hvor det har vært driftet feller hvor en kan kontrollere både nedvandring av smolt og oppvandring av voksen fisk. Bruk av passive integrerte transpondere (individmerking med PIT-merker) gjør det mulig å overvåke smoltens utvandring, overlevelse og tilbakevandring uten behov for ny håndtering i egnede lokaliteter. Videoovervåking gir informasjon om smolt som ikke er håndtert og metoden tillater også anslag over nivåer for sjøoverlevelse i egnede lokaliteter. Slike nyere metoder bør videreutvikles for bruk i både forsknings- og over-

våkingsprosjekt. I den forbindelse er det imidlertid behov for ressurser til metodeutprøving, metodeutvikling og ikke minst en validering av metodene.

Mange undersøkelser søker altså å finne svar på smoltproduksjonen eller hvor mange smolt som vandrer ut fra et vassdrag. Utarbeidelse av gytebestandsmål for laks i norske vassdrag aktualiserer behov for kunnskap om forholdet mellom størrelsen på gytebestanden og den etterfølgende smoltproduksjonen. I tillegg er det etterspørsel etter undersøkelser som skal svare på når og hvor smolten vandrer i regulerte vassdrag. Det er også nødvendig med kunnskap om hvordan smolten påvirkes av miljøgifter, forurensning, lakselus og andre menneskeskapt trusler. Generelt er det derfor et økende behov for kunnskap om forhold som er bestemmende for 1) produksjonen av smolt, og 2) faktorer som er bestemmende for smoltens overlevelse.

For å besvare spørsmålene knyttet til smolt, benyttes i dag tradisjonelle metoder samtidig som ny teknologi og kunnskap gir tilgang på nye metoder. For eksempel er den sikreste metoden for å telle antallet smolt som går ut av et vassdrag en heldekkende felle, men denne metoden er bare aktuell i et fåtall mindre "forskningsvassdrag". Det er derfor et klart behov for å **videreutvikle ulike metoder for å estimere smoltproduksjonen** i norske vassdrag. Håndtering og merking inngår i de fleste metodene som benyttes for å undersøke smoltproduksjon eller smoltens vandring og atferd. Disse metodene er svært ømfintlige for feilkilder som skyldes at de påvirker smoltens atferd og overlevelse. Det bør derfor forskes **på hvordan fangst, håndtering, bedøvelse og ulike typer merking påvirker vandringsatferd og overlevelse hos smolt** og hvordan dette definerer de ulike metodenes begrensninger og muligheter. Siden smoltstadiet er sårbart, og kanskje utgjør det svakeste leddet i laksens livssyklus, kan miljøendringer få store konsekvenser, også på bestandsnivå. Det er derfor et klart behov for ytterligere **studier av hvordan menneskeskapt miljøendringer påvirker smoltens atferd og overlevelse**. I dette ligger det også at en trenger kunnskap om naturtilstanden, dvs. kunnskap om den naturlige variasjonen i smoltens fysiologi, atferd og overlevelse.

## 8 Referanser

Anonym 1997. Havbeite med røye. Artsrapport. Norges Forskningsråd. 32 s.

Anonymous 2007. Guidelines on the planning, design, construction & operation of small-scale hydroelectric schemes and fisheries. Central & Regional Fisheries Boards & Engineering Division, Department of Agriculture, Fisheries & Food, Ireland. 52 s.

Anonym 2009. Bestandsutvikling hos sjøørret og forslag til forvaltningstiltak. Direktoratet for naturforvaltning, Notat 2009-1. 28 s.

Anonym 2010. Status for norske laksebestander i 2010. Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr 2. 213 s.

Anonym 2011a. Kvalitetsnormer for laks - anbefalinger for system for klassifisering av villaksbestander. Temarapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr 1. 106 s.

Anonym 2011b. Status for norske laksebestander i 2011. Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr 3. 285 s.

Anonym 2012. Lakselus og effekter på vill laksefisk - fra individuell respons til bestandseffekter. Temarapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr 3. 56 s.

Antonsson, T. & S. Gudjonsson. 2002. Variability in timing and characteristics of Atlantic salmon smolt in Icelandic rivers. Transactions of the American Fisheries Society 131: 643-655.

Allan, I. R.H. & Ritter, J.A. 1977. Salmonid terminology. Journal du Conseil international pour l'Exploration de la Mer 37: 293-299.

Arnekleiv, J.V. & Rønning, L. 2005. Smoltutvandring og kraftverk - en undersøkelse i forbindelse med planlagt rehabilitering av Nustadfoss kraftverk i Stjørdalsvassdraget, Meråker kommune. NTNU Vitenskapsmuseet, Rapport zoologisk serie 2005-1. 29 s.

Arnekleiv, J.V., Kjærstad, G., Rønning, L. & Koksvik, J. 2002a. Fisk, bunndyr og minstevannføring i elvene Tevla, Torsbjørka og Dalåa, Meråker kommune. Vitenskapsmuseet, Rapport zoologisk serie 2002-5. 90 s.

Arnekleiv, J.V., Rønning, L. & Berg, O.K. 2002b. Fiskebiologiske undersøkelser i Stjørdalselva 1990-2000. Del II. Rognutvikling, vekst og energetikk hos ungfisk, data om voksenfisk. Vitenskapsmuseet, Rapport zoologisk serie 2002-2. 50 s.

Arnekleiv, J. V., Rønning, L., Koksvik, J., Kjærstad, G., Alfredsen, K., Berg, O. K. & Finstad, A. G. 2007. Ferskvannsbiologiske undersøkelser i Stjørdalselva 1990-2006. Faglig oppsummering: kraftverksregulering, bunndyr, drivfauna, ungfisk og smolt. NTNU Vitenskapsmuseet, Rapport zoologisk serie 2007-1. 147 s.

Arnekleiv, J.V., Rønning, L., Forseth, T., Fiske, P., Koksvik, J., Hindar, K. & Kjærstad, G. 2010. Smoltundersøkelser i Driva i 2005-2009. NTNU Vitenskapsmuseet, Zoologisk rapport 2010-5. 55 s.

Arnesen, A.M., Halvorsen, M. & Nilssen, K.J. 1992. Development of hypoosmoregulatory capacity in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) reared under either continuous light or natural photoperiod. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 49: 229-237.

Arnesen, A.M., Lysfjord, G. & Damsgård, B. 1995. Smolt characteristics of small first-time migrant, and resident Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), from a river system in northern Norway. Aquaculture Research 26: 809-818.

Baglinière, J.L. 1976. Étude des populations de saumon Atlantique (*Salmo salar* L., 1766) et Bretagne-Basse-Normandie. II. Activité de dévalaison des smolt sur L'ellé. Annales d'hydrobiologie 7: 643-655.

Barlaup, B.T. (red.). 2008. Nå eller aldri for Vossolaksen - anbefalte tiltak med bakgrunn i bestandsutvikling og trusselfaktorer. Direktoratet for naturforvaltning, Utredning 2008-9. 174 s.

Barlaup, B.T. & Åtland, Å. 1990. Merking og bedøving av fisk - en statusrapport. NAVF, Forskningsprogram om fiskeforsterkningstiltak i norske vassdrag. Rapport nr. 1. 54 s.

Barlaup, B.T., Skoglund, H., Gabrielsen, S.E., Wiers, T. Kleiven, E. Håvardstun, J. 2006. Utlegging av gytegrus i Nidelva - undersøkelse av gytegroper og ungfisk i 2003-2006. LFI-Unifob Rapport 135. 39 s.

Barlaup, B.T., Kleiven, E., Løyland, J., Lønn, K., Severinsen, K. & Güttrup, J. 2010. Smolten i Tovdalselva, utvandringstidspunkt, størrelse og alder i perioden 2004-2009. S. 80-82. I: Hesthagen, T. (red.)

2010. Etablering av nye laksestammer på Sørlandet. Erfaringer fra arbeidet i Mandalselva og Tovdalselva etter kalking. Direktoratet for naturforvaltning, Utredning 7-2010. 124 s.
- Barlaup, B.T., Gabrielsen, S.E., Løyland, J., Schläppy, M.L., Wiers, T., Vollset, K.W. & Pulg, U. 2013. Trap design for catching fish unharmed and the implications for estimates of sea lice (*Lepeophtheirus salmonis*) on anadromous brown trout (*Salmo trutta*). *Fisheries Research* 139: 43-46.
- Bakshantansky, E.L. Nesterov, V.D. & Neklyudov, M.N. 1981. The behavior of young Atlantic salmon *Salmo salar*, during downstream migration. *Journal of Ichthyology* 20: 93-100.
- Benberg, B. & Ingvaldsen, I.S. 2011. Innsjøens betydning som produksjonshabitat for laksesmolt; en undersøkelse av tetthet og vekst av laksunger i Roksdalsvassdraget på Andøya. Universitetet for miljø og biovitenskap. Institutt for Naturforvaltning. Masteroppgave. 54 s.
- Berg, M. 1977. Tagging of migrating salmon smolts (*Salmo salar* L.) in the Vardnes River, Northern Norway. Report from Institute of Freshwater Research, Drottningholm 56: 5-11.
- Berg, M. 1986. Det norske lakse- og innlandsfiskets historie. Fiskeetaten 1855-1986. Universitetsforlaget, Oslo. 162 s.
- Berg, M. 2001. Vandringer og vekst av laks, sjøaure og sjørøye frå Snefjordvassdraget i Finnmark, Målselva og Vardneselva i Troms, og oppdrett av laks. Direktoratet for naturforvaltning, Notat 2001-3. 26 s.
- Berg, O.K. & Berg, M. 1987a. The seasonal pattern of growth of the sea trout (*Salmo trutta* L.) from the Vardnes river in northern Norway. *Aquaculture* 62: 143-152.
- Berg, O.K. & Berg, M. 1987b. Effects of Carlin tagging on the mortality and growth of sea trout (*Salmo trutta* L.). *Fauna Norvegica Series A* 8: 15-20.
- Berg, O.K. & Berg, M. 1989. The duration of sea and freshwater residence of the sea trout, *Salmo trutta*, from the Vardnes River in northern Norway. *Environmental Biology of Fishes* 24: 23-32.
- Berg, O.K. & Berg, M. 1990. Effects of Carlin tagging on the mortality and growth of anadromous Arctic char, *Salvelinus alpinus* (L). *Aquaculture and Fisheries Management* 21: 221-227.
- Berg, O.K. & Berg, M. 1993. Duration of sea and freshwater residence of Arctic char (*Salvelinus alpinus*), from the Vardnes River in northern Norway. *Aquaculture* 110: 129-140.
- Berg, O.K. & Jonsson, B. 1989. Migratory patterns of anadromous Atlantic salmon, brown trout and Arctic charr from the Vardnes river in northern Norway. S. 106-115. I: Brannon, E. & Jonsson, B. (red.). Proceedings of the salmonid migration and distribution symposium. School of Fisheries, University of Washington, Seattle, USA.
- Bergheim, A. & Hesthagen, T. 1990. Production of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L., within different sections of a small enriched Norwegian river. *Journal of Fish Biology* 36: 545-562.
- Bjerknes, V. (red.) 2007. Vannkvalitet og smoltproduksjon. Juul forlag. 240 s.
- Bjerknes, V., Fyllingen, I., Holtet, L., Teien, H.C., Rosse-land, B.O. & Kroglund, F. 2003. Aluminium in acidic river water causes mortality of farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Norwegian fjords. *Marine Chemistry* 83: 169-174.
- Bjerknes, V., Kroglund, F., Åtland, Å., Barlaup, B.T. & Stefansson, S. 2008. Aluminium som trusselfaktor i brakkvann. S. 78-105. I: Barlaup, B.T. (red.). Nå eller aldri for Vossolaksen. Direktoratet for naturforvaltning, Utredning 2008-9. 174 s.
- Björnsson, B.T., Stefansson, S.O. & McCormick, S.D. 2011. Environmental endocrinology of salmon smoltification. *General and Comparative Endocrinology* 170: 290-298.
- Bjørn, P.A., Finstad, B., Asplin, L., Skilbrei, O., Nilsen, R., Llinares, R.M.S. & Boxaspen, K.K. 2011. Metodeutvikling for overvåking og telling av lakselus på villlevende laksefisk. Rapport fra Havforskningen 8-2011. 58 s.
- Blackburn, J. & Clarke, W.C. 1987. Revised procedure for the 24 hour seawater challenge test to measure seawater adaptability of juvenile salmonids. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences 1515. 39 s.
- Bohlin, T., Pettersson, J. & Degerman, E. 2001. Population density of migratory and resident brown trout (*Salmo trutta*) in relation to altitude: evidence for a migration cost. *Journal of Animal Ecology* 70: 112-121.

- Borgström, R., Opdahl, J., Svenning, M.-A., Länsman, M., Orell, P., Niemelä, E., Erkinaro, J. & Dempson, J.B. 2010. Temporal changes in ascendance and in-season exploitation of Atlantic salmon, *Salmo salar*, inferred by a video camera array. *Fisheries Management and Ecology* 17: 454-463.
- Bremset, G., Helland, I.P. & Uglem, I. 2009. Konsekvenser av gruvevirksomhet i Engebøfjellet for laksefisk i Nausta, Grytelva og Støselva. Temarapport I KU-program knyttet til planer om rutilutvikling ved Førdefjorden. NINA Rapport 416. 69 s.
- Bridger, C.J. & Booth, R.K. 2003. The effects of biotelemetry transmitter presence and attachment procedures on fish physiology and behavior. *Reviews in Fisheries Science* 11: 13-34.
- Buchanan, R.A. & Skalski, J.R. 2007. A migratory life-cycle release-recapture model for salmonid PIT-tag investigations. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics* 12: 325-345.
- Budy, P., Thiede, G.P., Bouwes, N., Petrosky, C.E. & Schaller, H. 2002. Evidence linking delayed mortality of Snake River salmon to their earlier hydrosystem experience. *North American Journal of Fisheries Management* 22: 35-51.
- Byrne, C.J., Poole, R., Dillane, M., Rogan, G. & Whelan, K.F. 2003. Temporal and environmental influences on the variation in Atlantic salmon smolt migration in the Burrishoole system 1970-2000. *Journal of Fish Biology* 63: 1552-1564.
- Byrne, C.J., Poole, R., Dillane, M., Rogan, G. & Whelan, K.F. 2004. Temporal and environmental influences on the variation in sea trout (*Salmo trutta* L.) smolt migration in the Burrishoole system in the west of Ireland from 1971 to 2000. *Fisheries Research* 66: 85-94.
- Calles, O. & Greenberg, L. 2009. Connectivity is a two-way street – the need for a holistic approach to fish passage problems in regulated rivers. *River Research And Applications* 25: 1268-1286.
- Carlsen, K.T., Berg, O.K., Finstad, B. & Heggberget, T.G. 2004. Diel periodicity and environmental influence on the smolt migration of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*, in northern Norway. *Environmental Biology of Fishes* 70: 403-413.
- Carlson, S.M., Olsen, E.M. & Vøllestad, L.A. 2008. Seasonal mortality and the effect of body size: a review and an empirical test using individual data on brown trout. *Functional Ecology* 22: 663-673.
- Chaput, G. 2012. Overview of the status of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the North Atlantic and trends in marine mortality. *ICES Journal of Marine Science* 69: 1538-1548.
- Cooke, S.J., Woodley, C.M., Eppard, M.B., Brown, R.S. & Nielsen, J.L. 2011. Advancing the surgical implantation of electronic tags in fish: a gap analysis and research agenda based on a review of trends in intracoelomic tagging effects studies. *Review Fish Biology and Fisheries* 21: 127-151.
- Cousens, N.B.F., Thomas, G.A., Swann, C.G. & Healey, M.C. 1982. A review of salmon escapement enumeration techniques. *Canadian Technical Report in Fisheries and Aquatic Sciences* 1108. 122 s.
- Coutant, C.C. & Whitney, R.R. 2000. Fish behavior in relation to passage through hydropower turbines: a review. *Transactions of the American Fisheries Society* 129: 351-380.
- Croze, O. & Larinier, M. 1999. A study of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolt behaviour at the Pointis hydroelectric powerhouse water intake on the Garonne River and an estimate of downstream migration over the Rodere dam. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture* 353/354: 141-156.
- Crozier, W.W. & Kennedy, G.J.A. 2002. Impact of tagging with coded wire tags on marine survival of wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) migrating from the R. Bush, Northern Ireland. *Fisheries Research* 59: 209-215.
- Cunjak, R.A., Chadwick, E.M.P. & Shears, M. 1989. Downstream movements and estuarine residence by Atlantic salmon parr (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 1466-1471.
- Cunjak, R.A., Prowse, T.D. & Parrish, D.L. 1998. Atlantic salmon (*Salmo salar*) in winter: the season of parr discontent? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55(suppl 1): 161-180.
- Daum, D.W. 2005. Monitoring fish wheel catch using event-triggered video technology. *North American Journal of Fisheries Management* 25: 322-328.

- Davidson, J.G., Svenning, M.A., Orell, P., Yoccoz, N., Dempson, J.B., Niemelä, E., Klemetsen, A., Lamberg, A. & Erkinaro, J. 2005. Spatial and temporal migration of wild Atlantic salmon smolts determined from a video camera array in the sub-Arctic River Tana. *Fisheries Research* 74: 210-222.
- Davidson, J.G., Plantalech Manel-la, N., Økland, F., Diserud, O.H., Thorstad, E.B., Finstad, B., Sivertsgård, R., McKinley, R.S. & Rikardsen, A.H. 2008. Changes in swimming depths of Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts relative to light intensity. *Journal of Fish Biology* 73: 1065-1074.
- Davidson, J.G., Rikardsen, A.H., Halttunen, E., Thorstad, E.B., Økland, F., Letcher, B.H., Skardhamar, J. & Næsje, T.F. 2009. Migratory behaviour and survival rates of wild northern Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts: effects of environmental factors. *Journal of Fish Biology* 75: 1700-1718.
- Dempson, J.B. & Stansbury, D.E. 1991. Using partial counting fences and a two-sample stratified design for mark-recapture estimation of an Atlantic salmon population. *North American Journal of Fisheries Management* 11: 27-37.
- Dieperink, C., Bak, B.D., Pedersen, L.-F., Pedersen, M.I. & Pedersen, S. 2002. Predation on Atlantic salmon and sea trout during their first days as postsmolts. *Journal of Fish Biology* 61: 848-852.
- Dietrich, J.P., Cunjak, R.A., Bujold, V. & Mullins, C.C. 2004. Estimates of Atlantic salmon smolt production in the Western Brook system, Newfoundland. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences* 2556. 32 s.
- Diserud, O.H., Kroglund, F., Teien, H.-C., Tjomsland, T. & Økland, F. 2012. Modellering av gjellealuminium: Aluminiumpåslag på gjellene til laksesmolt og betydningen dette kan ha for utvandringen. NINA Rapport 773. 41 s.
- Drenner, S.M., Clark, T.D., Whitney, C.K., Martins, E.G., Cooke, S.J. & Hinch, S.G. 2012. A synthesis of tagging studies examining the behaviour and survival of anadromous salmonids in marine environments. *Plos One* 7: e31311.
- Elson, P.F. 1957. The importance of size in the change from parr to smolt in Atlantic salmon. *Canadian Fish Culturist* 21: 1-6.
- Enders, E.C., & Gessel, M.H., Anderson, J.J. & Williams, J.G. 2012. Effects of decelerating and accelerating flows on juvenile salmonid behavior. *Transactions of the American Fisheries Society* 141: 357-364.
- Eriksson, L.O., Rivinoja, P., Östergren, J., Serrano, I. & Larsson, S. 2008. Smolt quality and survival of compensatory stocked Atlantic salmon and brown trout in the Baltic sea. Sveriges Lantbruksuniversitet, Department of Wildlife, Fish, and Environmental studies, Report 62. 23 s.
- Evans, D.H., Piermarini, P.M. & Choe, K.P. 2005. The multifunctional fish gill: dominant site of gas exchange, osmoregulation, acid-base regulation, and excretion of nitrogenous waste. *Physiological Review* 85: 97-177.
- Fängstam, H. 1993. Individual downstream swimming speed during natural smolting period among young Baltic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Zoology* 71: 1782-1786.
- Feltham, M.J. 1995. Consumption of Atlantic salmon smolts and parr by goosanders: estimates from doubly-labelled water measurements of captive birds released on two Scottish rivers. *Journal of Fish Biology* 46:273-281.
- Ferguson, J.W., Absolon, R.F., Carlson, T.J., & Sandford, B.P. 2006. Evidence of delayed mortality on juvenile Pacific salmon passing through turbines at Columbia River dams. *Transactions of the American Fisheries Society* 135: 139-150.
- Finstad, A.G., Ugedal, O., Forseth, T. & Næsje, T.F. 2004. Energy related juvenile winter mortality in a northern population of Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61: 2358-2369.
- Finstad, A.G., Berg, O.K., Forseth, T., Ugedal, O. & Næsje, T.F. 2010. Adaptive winter survival strategies: defended energy levels in juvenile Atlantic salmon along a latitudinal gradient. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 1113-1120.
- Finstad, B. & Heggberget, T.G. 1993. Migration, growth and survival of wild and hatchery-reared anadromous Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Finnmark, northern Norway. *Journal of Fish Biology* 43: 303-312.

- Finstad, B. & Heggberget, T.G. 1995. Seawater tolerance, migration, growth and recapture rates of wild and hatchery-reared Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)). *Nordic Journal of Freshwater Research* 71: 229-236.
- Finstad, B. & Jonsson, N. 2001. Factors influencing the yield of smolt releases in Norway. *Nordic Journal of Freshwater Research* 75: 37-55.
- Finstad, B., Økland, F., Thorstad, E.B., Bjørn, P.A. & McKinley, R.S. 2005a. Migration of hatchery-reared Atlantic salmon and wild anadromous brown trout post-smolts in a Norwegian fjord system. *Journal of Fish Biology* 66: 86-96.
- Finstad, B., Økland, F., Thorstad, E.B., Diserud, O., Bjørn, P.A., Sivertsgård, R., Kristoffersen, R. & McKinley, R.S. 2005b. I smoltens kjølvann. S. 48-53. I: Svenning, M.-A. & Jonsson, B. (red.). *Kystøkologi: Økosystemprosesser og menneskelig aktivitet*. NINAs strategiske instituttprogrammer 2001-2005. NINA Temahefte 31. 64 s.
- Finstad, B., Kroglund, F., Strand, R., Stefansson, S.O., Bjørn, P.A., Rosseland, B.O., Nilsen, T.O. & Salbu, B. 2007. Salmon lice or suboptimal water quality - Reasons for reduced postsmolt survival? *Aquaculture* 273: 374-383.
- Finstad, B., Ulvan, E.M., Jonsson, B., Ugedal, O., Thorstad, E.B., Hindar, K., Karlsson, S., Uglem, I. & Økland, F. 2011. Forslag til overvåkingssystem for sjøørret. NINA Rapport 689. 53 s.
- Finstad, B., Kroglund, F., Bjørn, P.A., Nilsen, R., Pettersen, K., Rosseland, B.O., Teien, H.-C., Nilsen, T.O., Stefansson, S.O., Salbu, B., Fiske, P. & Ebbesson, L.O.E. 2012. Salmon lice-induced mortality of Atlantic salmon postsmolts experiencing episodic acidification and recovery in freshwater. *Aquaculture* 362-363: 193-199.
- Fivelstad, S., Olsen, A.B., Stefansson, S., Handeland, S., Waagbø, R., Kroglund, F. & Colt, J. 2004. Lack of long-term sublethal effects of reduced freshwater pH alone on Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts subsequently transferred to seawater. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61: 511-518.
- Fjeldstad, H.P., Uglem, I., Diserud, O.H., Fiske, P., Forseth, T., Kvingedal, E., Hvidsten, N.A., Økland, F. & Järnegren, J. 2012. A concept for improving Atlantic salmon *Salmo salar* smolt migration past hydro power intakes. *Journal of Fish Biology* 81: 642-663.
- Fleming, I.A. (red.) 2001. Workshop on the release of salmonid fishes in Norway. *Nordic Journal of Freshwater Research* 75: 1-152.
- Fleming, I.A., Hindar, K., Mjølnerød, I.B., Jonsson, B., Balstad, T. & Lamberg, A. 2000. Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 1517-1523.
- Folmar, L.C. & Dickhoff, W.W. 1980. The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids: A review of selected literature. *Aquaculture* 21: 1-37.
- Forseth, T. & Forsgren, E. (red.). 2009. *Ei-fiske-metodikk: gamle problemer og nye utfordringer*. NINA Rapport 488. 74 s.
- Forseth, T., Fiske, P., Hvidsten, A.A. & Saltveit, S.J. 2003. Smoltoverlevelse i Suldalslågen - miljøfaktorer som påvirker smoltutvandring og overlevelse i fjorden. *Statkraft, Suldalslågen - Miljørapport Nr. 30*. 59 s.
- Forseth, T., Bremset, G., Lamberg, A., Fiske, P., Wibe, H. & Øksenberg, S. 2009. Evaluering av metoder for estimat av smoltproduksjon i laks og sjøaurebestander. NINA Rapport 489. 23 s.
- Fraser, N.H.C., Metcalfe, N.B. & Thorpe, J.E. 1993. Temperature dependent switch between diurnal and nocturnal foraging in salmon. *Proceedings of the Royal Society B* 252: 135-139.
- Friedland, K.D., Hansen, L.P., Dunkley, D.A. & MacLean, J.C. 2000. Linkage between ocean climate, post-smolt growth, and survival of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the North Sea area. *ICES Journal of Marine Science* 57: 419-429.
- Gabrielsen, S.E., Skoglund, H., Barlaup, B.T. & Wiers, T. 2008. Undersøkelser av ungfiskbestanden og smoltutgangen i Vossovassdraget. S. 44-65. I: Barlaup, B.T. (red.). *Nå eller aldri for Vossolaksen*. Direktoratet for naturforvaltning, Utredning 2008-9. 174 s.
- Gabrielsen, S.E., Barlaup, B.T., Skoglund, H., Wiers, T., Lehmann, G.B., Sandven, O.R. & Gladsø, J.A. 2009. Utlekking av rogn som alternativ kultiveringsmetode i Vikja og Dalselva – resultater fra undersøkelser i perioden 2002-2008. LFI-Unifob miljøforskning, Rapport 135. 102 s.
- Gabrielsen, S.E., Barlaup, B.T., Halvorsen, G.A., Sandven, O.R., Wiers, T., Lehmann, G.B., Skoglund, H., Skår, B., Pulg, U. & Vollset, K.W. 2011. "LIV" - livet i vassdragene - Langsiktige undersøkelser av laks



- og sjøaure i Daleelva i perioden 2006-2011. LFI Uni Miljø, Rapport 185. 43 s.
- Gabrielsen, S.E., Skår, B. & Halvorsen, G.A. 2012. Fiskebiologiske undersøkelser i Vikja - årsrapport for 2011. LFI Uni Miljø, Notat juli 2012.
- Garcia de Leaniz, C., Fleming, I.A., Einum, S., Verspoor, E., Jordan, W.C., Consuegra, S., Aubin-Horth, N., Lajus, D., Letcher, B.H., Youngson, A.F., Webb, J.H., Vøllestad, L.A., Villanueva, B., Ferguson, A. & Quinn, T.P. 2007. A critical review of adaptive genetic variation in Atlantic salmon: implications for conservation. *Biological Reviews* 82: 173-211.
- Gensemer, R.W. & Playle, R.C. 1999. The bioavailability and toxicity of aluminum in aquatic environments. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology* 29: 315-450.
- Greenstreet, S.P.R. 1992. Migration of hatchery reared juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts down a release ladder. 1. Environmental effects on migration activity. *Journal of Fish Biology* 40: 655-666.
- Gulseth, O.A. & Nilssen, K.J. 2000. The brief period of spring migration, short marine residence, and high return rate of a Northern population of Arctic char. *Transactions of the American Fisheries Society* 129: 782-796.
- Gulseth, O.A., Nilssen, K.J., Iversen, M. & Finstad, B. 2001. Seawater tolerance in first-time migrants of anadromous Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Polar Biology* 24: 270-275.
- Gunnerød, T.B., Hvidsten, N.A. & Heggberget, T.G. 1988. Open sea releases of Atlantic salmon smolts, *Salmo salar*, in central Norway, 1973-83. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 1340-1345.
- Gurney, W.S.C., Bacon, P.J., Tyldesley, G. & Youngson, A.F. 2008. Process-based modelling of decadal trends in growth, survival, and smolting of wild salmon (*Salmo salar*) parr in a Scottish upland stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65: 2606-2622.
- Halvorsen, M. 1996. Lake use by Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr and other salmonids in northern Norway. Dr. Scient avhandling, Universitetet i Tromsø.
- Halvorsen, M. & Jørgensen, L. 1996. Lake-use by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and other salmonids in northern Norway. *Ecology of Freshwater Fish* 5: 28-36.
- Halvorsen, M., Arnesen, A.M., Nilssen, K.J. & Jobling, M. 1994. Osmoregulatory ability of anadromous Arctic char, *Salvelinus alpinus* (L.), migrating towards the sea. *Aquaculture Research* 25: 199-211.
- Handeland, S.O., Järvi, T., Fernö, A. & Stefansson, S.O. 1996. Osmotic stress, antipredator behaviour, and mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53: 2673-2680.
- Handeland, S.O., Berge, A., Björnsson, B.T. & Stefansson, S.O. 1998. Effects of temperature and salinity on osmoregulation and growth of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts in seawater. *Aquaculture*, 168: 289-302.
- Hansen, L.P. 1988. Effects of Carlin tagging and fin clipping on survival of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) released as smolts. *Aquaculture* 70: 391-394.
- Hansen, L.P. & Johnsen, B.O. 2003. Mandalselva - effekter av Laudal kraftverk på overlevelse av utsatt smolt. S. 97-100. I: Haraldstad, Ø. & Hesthagen, T. (red.). Laksen er tilbake i kalkede Sørlandselver. Reetableringsprosjektet 1997-2002. Direktoratet for naturforvaltning, Utredning 2003-5. 110 s.
- Hansen, L. P. & Jonsson, B. 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. & Jonsson, B. 1988. Salmon ranching experiments in the River Imsa: effects of dip-netting, transport and chlorobutanol anaesthesia on survival. *Aquaculture* 74: 301-305.
- Hansen, L.P. & Jonsson, B. 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. & Jonsson, B. 1991. Evidence of a genetic component in the seasonal return pattern of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Biology* 38: 251-258.
- Hansen, L.P. & Quinn, T.P. 1998. The marine phase of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) life cycle, with comparisons to Pacific salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (Suppl. 1): 104-118.
- Hansen, L. P., Jonsson, B., Morgan, R.I.G. & Thorpe, J.E. 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., Fiske, P., Holm, M., Jensen, A.J. & Sægrov, H. 2008. Bestandsstatus for laks i Norge. Prognoser for 2008. Direktoratet for naturforvaltning, Utredning 2008-5. 66 s.
- Hedger, R.D., Martin, F., Hatin, D., Caron, F., Whoriskey, F. & Dodson, J. 2008. Active migration of wild Atlantic salmon *Salmo salar* through a coastal embayment. *Marine Ecology Progress Series* 355: 235-246.
- Hedger, R.D., Næsje, T.F., Fiske, P., Ugedal, O., Finstad, A.G. & Thorstad, E.B. 2013. Ice-dependent winter survival of juvenile Atlantic salmon. *Ecology and Evolution* 3: 523-535.
- Heggenes, J., Krog, O.M.W., Lindås, O.R., Dokk, J.G. & Bremnes, T. 1993. Homeostatic behavioral-responses in a changing environment: Brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal during winter. *Journal of Animal Ecology* 62: 295-308.
- Hellen, B.A., Sægrov, H., Kålås, S. & Urdal, K. 2007. Fiskeundersøkingar i Aurland og Flåm, årsrapport for 2006. Rådgivende Biologer, Rapport 976. 84 s.
- Hendry, A.P., Bohlin, T., Jonsson, B. & Berg, O.K. 2004. To sea or not to sea? Anadromy versus non-anadromy in salmonids. S. 92-125. I: Hendry, A.P. & Stearns, S.C. (red.). *Evolution illuminated. Salmon and their relatives*. Oxford University Press, Oxford.
- Hesthagen, T. (red.) 2010. Etablering av nye laksestammer på Sørlandet. Erfaringer fra arbeidet i Mandalselva og Tovdalselva etter kalking. Direktoratet for naturforvaltning, Utredning 7-2010. 124 s.
- Hesthagen, T. & Garnås, E. 1986. Migration of Atlantic salmon smolts in river Orkla of Central Norway in relation to management of a hydroelectric station. *North American Journal of Fisheries Management* 6: 376-382.
- Hesthagen, T., Ousdal, J.-O. & Bergheim, A. 1986. Smolt production of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.) in a small Norwegian river influenced by agricultural activity. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 33: 423-432.
- Hindar, K., Diserud, O., Fiske, P., Forseth, T., Jensen, A.J., Ugedal, O., Jonsson, N., Sloreid, S.-E., Arnekleiv, J.V., Saltveit, S.J., Sægrov, H. & Sættem, L.M. 2007. Gytebestandsmål for laksebestander i Norge. NINA Rapport 226. 78 s.
- Hiroi, J. & McCormick, S.D. 2007. Variation in salinity tolerance, gill Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-ATPase, Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>/2Cl<sup>-</sup>cotransporter and mitochondria-rich cell distribution in three salmonids *Salvelinus namaycush*, *Salvelinus fontinalis* and *Salmo salar*. *Journal of Experimental Biology* 210: 1015-1024.
- Hoar, W.S. 1988. The physiology of smolting salmonids. S. 275-343, i: Hoar, W.S. & Randall, D.J. (red.). *Fish Physiology*, Vol. XIB. Academic Press, New York.
- Holst, J.C. & McDonald, A. 2000. FISH-LIFT: a device for sampling live fish with trawls. *Fisheries Research* 48: 87-91.
- Horton, G.E., Letcher, B.H., Bailey, M.M. & Kinnison, M.T. 2009. Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt production: the relative importance of survival and body growth. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 66: 471-483.
- Hvidsten, N. A. & Hansen, L.P. 1988. Increased recapture rate of adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., stocked as smolts at high water discharge. *Journal of Fish Biology* 32: 153-154.
- Hvidsten, N. A. & Johnsen, B.O. 1997. Screening of descending Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts from a hydropower intake in the river Orkla, Norway. *Nordic Journal of Freshwater Research* 73: 44-49.
- Hvidsten, N.A. & Lund, R.A. 1988. Predation on hatchery reared and wild smolts Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the estuary of River Orkla, Norway. *Journal of Fish Biology* 33: 121-126.
- Hvidsten, N.A. & Møkkelgjerd, P.I. 1987. Predation on salmon smolts (*Salmo salar* L.) in the estuary of the River Surna, Norway. *Journal of Fish Biology* 30: 273-280.
- Hvidsten, N.A., Johnsen, B.O. & Levings, C.D. 1992. Atferd og ernæring hos utvandrende laksesmolt i Trondheimsfjorden. NINA Oppdragsmelding 164. 14 s.
- Hvidsten, N.A., Jensen, A.J., Vivås, H., Bakke, Ø. & Heggberget, T.G. 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., Heggberget, T.G. & Jensen, A.J. 1998. Sea water temperature at Atlantic salmon smolt entrance. *Nordic Journal of Freshwater Research* 74: 79-86.

- Hvidsten, N.A., Kroglund, F., Holst, J.C. & Johnsen, B.O. 2002. Undersøkelser av smoltøkologi i Mandalselva. NINA Oppdragsmelding 730. 23 s.
- Hvidsten, N.A., Johnsen, B.O., Jensen, A.J., Fiske, P., Ugedal, O., Thorstad, E.B., Jensås, J.G., Bakke, Ø. & Forseth, T. 2004. Orkla - et nasjonalt referansevassdrag for studier av bestandsregulerende faktorer hos laks. Samlerapport for perioden 1979-2002. NINA Fagrapport 079. 94 s.
- Hvidsten, N.A., Finstad, B., Kroglund, F., Johnsen, B.O., Strand, R., Arnekleiv, J.A. & Bjørn, P.A. 2007. Does increased abundance of sea lice influence survival of wild Atlantic salmon post-smolt? *Journal of Fish Biology* 71: 1639-1648.
- Hvidsten, N.A., Jensen, A.J., Rikardsen, A.H., Finstad, B., Aure, J., Stefansson, S., Fiske, P. & Johnsen, B.O. 2009. Influence of sea temperature and initial marine feeding on survival of Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts from the Rivers Orkla and Hals, Norway. *Journal of Fish Biology* 74: 1532-1548.
- Hvidsten, N.A., Barlaup, B.T., Fiske, P. & Johnsen, B.O. 2010. Smolten i Mandalselva, utvandringstidspunkt, størrelse og alder i perioden 2001-2009. S. 83-90. I: Hesthagen, T. (red.) 2010. Etablering av nye laksestammer på Sørlandet. Erfaringer fra arbeidet i Mandalselva og Tovdalselva etter kalking. Direktoratet for naturforvaltning, Utredning 7-2010. 124 s.
- Hvidsten, N.A., Johnsen, B.O., Økland, F., Ugedal, O., Jensås, J.G. & Saksgård, L. 2012. Reguleringsundersøkelser i Orkla for perioden 2007-2011. NINA Rapport 866. 68 s.
- Ibbotson, A.T., Beaumont, W.R.C., Pinder, A., Welton, S. & Ladle, M. 2006. Diel migration patterns of Atlantic salmon smolts with particular reference to the absence of crepuscular migration. *Ecology of Freshwater Fish* 15: 544-551.
- Ibbotson, A.T., Beaumont, W.R.C. & Pinder, A.C. 2011. A size-dependent migration strategy in Atlantic salmon smolts: Small smolts favour nocturnal migration. *Environmental Biology of Fishes* 92: 151-157.
- Iwata, M. 2007. Prologue and acknowledgements. *Aquaculture* 273: 183-184.
- Jensen, A.J. 1994. Growth and age-distribution of a river-dwelling and a lake-dwelling population of anadromous Arctic char at the same latitude in Norway. *Transactions of the American Fisheries Society* 123: 370-376.
- Jensen, A.J. & Finstad, B. 2004. Halselva. S. 46-51. I: Jensen, A.J. (red.). Geografisk variasjon og utviklingstrekk i norske laksebestander. NINA Fagrapport 80. 79 s.
- Jensen, A.J., Johnsen, B.O. & Jensås, J.G. 2004a. Strynseelva. S. 27-35. I: Jensen, A.J. (red.). Geografisk variasjon og utviklingstrekk i norske laksebestander. NINA Fagrapport 80. 79 s.
- Jensen, A.J., Johnsen, B.O. & Jensås, J.G. 2004b. Salt-dalselva. S. 39-45. I: Jensen, A.J. (red.). Geografisk variasjon og utviklingstrekk i norske laksebestander. NINA Fagrapport 80. 79 s.
- Jensen, A.J., Finstad, B., Forseth, T. & Rikardsen, A. 2005. Sjøørret, sjørøye og klima. S. 55-61. I: Svenning, M.-A. & Jonsson, B. (red.). Kystøkologi: Økosystemprosesser og menneskelig aktivitet. NINAs strategiske instituttprogrammer 2001-2005. NINA Temahefte 31. 64 s.
- Jensen, A. J., Bremset, G., Finstad, B., Hvidsten, N. A., Jensås, J. G., Johnsen, B. O. & Lund, E. 2009. Fiskebiologiske undersøkelser i Auravassdraget. Årsrapport 2008. NINA Rapport 451. 53 s.
- Jensen, A.J., Berg, M., Bremset, G., Eide, O., Finstad, B., Hvidsten, N.A., Jensås, J.G., Johnsen, B.O. & Lund, E. 2011. Fiskebiologiske undersøkelser i Auravassdraget. Rapport for perioden 2008-2010. NINA Rapport 659. 77s.
- Jensen, A.J., Finstad, B., Fiske, P. Hvidsten, N.A. & Saksgård, L. 2012. Timing of smolt migration in sympatric populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*), brown trout (*Salmo trutta*), and Arctic char (*Salvelinus alpinus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69: 711-723.
- Jensen, J.L.A. & Rikardsen, A. 2008. Do northern riverine anadromous Arctic charr *Salvelinus alpinus* and sea trout *Salmo trutta* overwinter in estuarine and marine waters? *Journal of Fish Biology* 73: 1810-1818.
- Jensen, J.L.A. & Rikardsen, A. 2012. Archival tags reveal that Arctic charr *Salvelinus alpinus* and brown trout *Salmo trutta* can use estuarine and marine waters during winter. *Journal of Fish Biology* 81: 735-749.
- Jensen, K.W. & Berg, M. 1968. Growth, mortality and migrations of the anadromous char, *Salvelinus alpinus* L., in the Vardnes River, Troms, Northern Norway. Report from Institute of Freshwater Research, Drottningholm. 56: 70-80.

- Jepsen, N., Koed, A., Thorstad, E.B. & Baras E. 2002. Surgical implantation of telemetry transmitters in fish: how much have we learned? *Hydrobiologia* 483: 239-248.
- Jepsen, N., Holthe, E. & Økland, F. 2006. Observations of predation on salmon and trout smolts in a river mouth. *Fisheries Management and Ecology* 13: 341-343.
- Jepsen, N., Christoffersen, M. & Munksgaard, T. 2008. The level of predation used as an indicator of tagging/handling effects. *Fisheries Management and Ecology* 15: 365-368.
- Johnsen, B.O. & Ugedal, O. 1988. Effects of different kinds of fin-clipping on over-winter survival and growth of fingerling brown trout, *Salmo trutta* L., stocked in small streams in Norway. *Aquaculture and Fisheries Management* 19: 305-311.
- Johnsen, B.O., Koksvik, J.I., Jensen, A.J. & Håker, M. 1991. Produksjon av laksesmolt basert på yngelutsetting i elv. *Bunndyr og fisk i Litjvasselva, Vefsnassdragnet*. Universitetet i Trondheim, Vitenskapsmuseet, Rapport, Zoologisk Serie 1991-1. 48 s.
- Johnsen, B.O., Koksvik, J.I. & Jensen, A.J. 1997. Produksjon av laksesmolt basert på yngelutsetting i elv. *Bunndyr og fisk i Klubbvasselva, Vefsnassdragnet 1987-1996*. NINA Oppdragsmelding 503. 26 s.
- Johnsen, B.O., Arnekleiv, J.V., Asplin, L., Barlaup, B.T., Næsje, T.F., Rosseland, B.O. & Saltveit, S.J. 2010. Effekter av vassdragsregulering på villaks. *Kunnskapssenter for laks og vannmiljø, Namsos, Rapport* 3. 111 s.
- Johnsen, B.O., Arnekleiv, J.V., Asplin, L., Barlaup, B.T., Næsje, T.F., Rosseland, B.O. & Saltveit, S.J. & Tvede, A. 2011. Hydropower development - Ecological effects. S: 351-385. I: Aas, Ø, Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J. (red.) *Atlantic salmon ecology*. Blackwell Publishing, Oxford. 467 s.
- Johnsen, B.O., Hvidsten, N.A., Bongaard, T., Bremset, G. & Diserud, O. 2012. *Ferskvannsbiologiske undersøkelser i Surna*. Fremdriftsrapport 2012. NINA Rapport 857. 79 s.
- Johnson, R.L. & Moursund, R.A. 2000. Evaluation of juvenile salmon behavior at Bonneville Dam, Columbia River, using a multibeam technique. *Aquatic Living Resources* 13: 313-318.
- Johnston, C.E. & Eales, J.G. 1970. Influence of body size on silvering of Atlantic salmon (*Salmo salar*) at parr-smolt transformation. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 27: 983-987.
- Jonsson, N. 1991. Aspects of migration and spawning in salmonids. Dr. Philos. Thesis, University of Trondheim.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 1993. Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 3: 348-365.
- Jonsson, N. & Jonsson, B. 2002. Migration of anadromous brown trout *Salmo trutta* in a Norwegian river. *Freshwater Biology* 47:1391-1401.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2004. Factors affecting marine production of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61: 2369-2383.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2006. Cultured Atlantic salmon in nature: a review of their ecology and interaction with wild fish. *ICES Journal of Marine Science* 63: 1162-1181.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2009a. Migratory timing, marine survival and growth of anadromous brown trout *Salmo trutta* in the River Imsa, Norway. *Journal of Fish Biology* 74: 621-638.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2009b. A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *Journal of Fish Biology* 75: 2381-2447.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2011. *Ecology of Atlantic salmon and brown trout*. Springer, Dordrecht. 708 s.
- Jonsson, B., & Ruud-Hansen, J. 1985. Water temperature as the primary influence on timing of seaward migrations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 593-595.
- Jonsson, N., Hansen, L.P. & Jonsson, B. 1994a. Sea-ranching of brown trout *Salmo trutta* L. *Fisheries Management and Ecology* 1: 67-76.
- Jonsson, N., Jonsson, B., Hansen, L.P., & Aass, P. 1994b. Effects of seawater-acclimatization and release sites on survival of hatchery-reared brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Fish Biology* 44: 973-981.

- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L.P. 1998a. Long-term study of the ecology of wild Atlantic salmon smolts in a small Norwegian river. *Journal of Fish Biology* 52: 638-650.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L.P. 1998b. The relative role of density-dependent and density-independent survival in the life cycle of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* 67: 751-762.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L.P. 2003a. Marine survival and growth of wild and released hatchery reared Atlantic salmon. *Journal of Applied Ecology* 40: 900-911.
- Jonsson, B., Jonsson, N. & Hansen, L.P. 2003b. Atlantic salmon straying from the River Imsa. *Journal of Fish Biology* 62: 641-657.
- Jonsson, N., Jonsson, B., Knutsen, J.A., Knutsen, H. & Olsen, E.M. 2005. Sjøørretens habitatbruk og ernæring i kystnære farvann. S. 39-47. I: Svenning, M.-A. & Jonsson, B. (red.). *Kystøkologi: Økosystemprosesser og menneskelig aktivitet*. NINAs strategiske instituttprogrammer 2001-2005. NINA Temahefte 31. 64 s.
- Jørgensen, L., Halvorsen, M. & Kristoffersen, K. 1991. Laks. Sjøørret og sjørøye i Laukhelle/Lakselva, senja. Fylkesmannen i Troms, Miljøvernavdelinga, Rapport nr. 31. 53 s.
- Jutila, E., Jokikokko, E. & Julkunen, M. 2005. The smolt run and postsmolt survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in relation to early summer water temperatures in the northern Baltic Sea. *Ecology of Freshwater Fish* 14: 69-78.
- Järvi, T. 1989. Synergistic effect on mortality in Atlantic salmon, *Salmo salar*, smolt caused by osmotic stress and presence of predators. *Environmental Biology of Fishes* 26: 149-152.
- Kekäläinen, J., Niva, T. & Huuskonen, H. 2008. Pike predation on hatchery-reared Atlantic salmon smolts in a northern Baltic river. *Ecology of Freshwater Fish* 17: 100-109.
- Kennedy, R.J. & Crozier, W.W. 1997. What is the value of a wild salmon smolt, *Salmo salar* L.? *Fisheries Management and Ecology* 4: 103-110.
- Kennedy, R.J. & Crozier, W.W. 2010. Evidence of changing migratory patterns of wild Atlantic salmon *Salmo salar* smolts in the River Bush, Northern Ireland, and possible associations with climate change. *Journal of Fish Biology* 76: 1786-1805.
- Klemetsen, A., Amundsen, P.-A., Dempson, J.B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M.F. & Mortensen, E. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish* 12: 1-59.
- Koed, A., Baktoft, H. & Bak, B.D. 2006. Causes of mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) smolts in a restored river and its estuary. *River Research and Applications* 22: 69-78.
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological methodology*. Harper Collins, New York. 654 s.
- Kraabøl, M., Johnsen, S.I., Museth, J. & Sandlund, O.T. 2009. Conserving iteroparous fish stocks in regulated rivers: the need for a broader perspective. *Fisheries Management and Ecology* 16: 337-340.
- Kristensen, T., Rustadbakken, A., Kroglund, F., Guttrup, J., Johannesen, Å., Hawley, K., Rosten, C. & Kjøsnes, A.J. 2010. Gjeddass betydning som predator på laksemolt: Populasjonsstørrelse, adferd og predasjonsomfang på laksemolt i Storelva, Aust-Agder. NIVA Rapport OR-6085. 31 s.
- Kristensen, T., Hawley, K., Guttrup, J., Johannesen, Å. & Kroglund, F. 2011a. Uttesting av teknisk løsning for å hindre vandring av laksefisk via turbiner ved Trælandsfoss kraftverk, Kvina. NIVA Rapport OR-6258. 28 s.
- Kristensen, T., Hawley, K., Guttrup, J., Johannesen, Å. & Kroglund, F. 2011b. Etablering av smoltutvandringsovervåking og evaluering av fysiologisk smoltkvalitet i Kvina, 2011. NIVA Rapport OR-6259. 22 s.
- Kroglund, F. 2010. Vannkjemiens betydning for laksens fysiologiske status, og bestandsutvikling. S. 37-46, i: Hesthagen, T. (red.). Etablering av nye laksestammer på Sørlandet. Erfaringer fra arbeidet i Mandalselva og Tovdalselva etter kalking. Direktoratet for naturforvaltning, Utredning 7-2010. 124 s.
- Kroglund, F. & Finstad, B. 2003. Low concentrations of inorganic monomeric aluminum impair physiological status and marine survival of Atlantic salmon. *Aquaculture* 222: 119-133.
- Kroglund, F., Finstad, B., Rosseland, B.O., Teien, H.C., Håvardstun, J. & Salbu, B. 1996. Fisk og vannkjemisk status i Suldalslågen, våren 1996. NIVA Rapport OR-3863. 64 s.

- Kroglund, F., Åtland, Å., Bjerknes, V. & Barlaup, B.T., 2004. Aluminium som trusselfaktor i brakkvann. S: 109-129. I: Barlaup, B.T. (red.). Vosso-laksen, bestandsutvikling, trusselfaktorer og tiltak. Direktoratet for naturforvaltning, Utredning 2004-7. 156 s.
- Kroglund, F., Finstad, B., Stefansson, S.O., Nilsen, T., Kristensen, T., Rosseland, B.O., Teien, H.C. & Salbu, B. 2007a. Exposure to moderate acid water and aluminum reduces Atlantic salmon post-smolt survival. *Aquaculture* 273: 360-373.
- Kroglund, F., Güttrup, J., Kleiven, E., Stefansson, S., Barlaup, B. & Teien, H.-C. 2007b. Aluminium, et miljøproblem for laks i Sandnesfjorden, Aust-Agder? NIVA Rapport OR-5366. 47 s.
- Kroglund, F., Rosseland, B.O., Teien, H.C., Salbu, B., Kristensen, T. & Finstad, B. 2008. Water quality limits for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) exposed to short term reductions in pH and increased aluminum simulating episodes. *Hydrology and Earth System Sciences*, 12: 491-507.
- Kroglund, F., Høgberget, R., Hondar, K., Østborg, G. & Balstad, T. 2008b. Laks og vannkvalitet i Otra, 1990-2006. NIVA Rapport LNR-5531-2008. 72 s.
- Kroglund, F., Teien, H.-C., Rosten, C., Hawley, K., Güttrup, J., Johansen, Å., Høgberget, R., Kristensen, T., Tjomsland, T. & Haugen, T. 2010. Betydning av kraftverk og predasjon fra gjedde for smoltproduksjon og aluminium i brakkvann for postsmoltoverlevelse. NIVA Rapport OR-6084. 103 s.
- Kroglund, F., Güttrup, J., Haugen, T., Hawley, K., Johansen, Å., Karlsson, A., Kristensen, T., Lund, E. & Rosten, C. 2011a. Samvirkning mellom ulike trusler på oppnåelse av gytebestandsmål for laks. Storelva i Holt som eksempel. NIVA Rapport OR-6148. 71 s.
- Kroglund, F., Haraldstad, H., Teien, H.-C., Güttrup, J. & Johansen, Å. 2011b. Påvirkes laksesmolt av aluminium i brakkvann? Storelva i Holt, Aust-Agder, 2010. NIVA Rapport OR-6149. 29 s.
- Kroglund, F., Haugen, T., Güttrup, J., Hawley, K., Johansen, Å., Rosten, C., Kristensen, T. & Tormodsgaard, L. 2011c. Effekter av å passere en kraftverksturbin på smoltoverlevelse og atferd. Betydningen av tiltak. NIVA Rapport OR-6139. 33 s.
- Kroglund, F., Finstad, B., Pettersen, K., Teien, H.C., Salbu, B., Rosseland, B.O., Nilsen, T.O., Stefansson, S.O., Nilsen, R., Bjørn, P.A. & Ebbesson, L. 2012a. Recovery of Atlantic salmon smolts following aluminium exposure defined by changes in blood physiology and seawater tolerance. *Aquaculture* 362-363: 232-240.
- Kroglund, F., Haraldstad, T., Haugen, T., Rosten, C., Hawley, K., Güttrup, J. & Johansen, Å. 2012b. Påvirkes laksesmolt av aluminium i brakkvann? Gjenfangst av oppvandrende laks merket og satt ut som smolt i Storelva i Holt, Aust-Agder i 2009 og 2010. NIVA Rapport OR-6291. 45 s.
- L'Abèe-Lund, J.H., Jonsson, B., Jensen, A.J., Sættem, L.M., Heggberget, T.G., Johnsen, B.O. & Næsje, T.F. 1989. Latitudinal variation in life-history characteristics of sea-run migrant brown trout, *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology* 58: 525-542.
- Lacroix, G.L. 2008. Influence of origin on migration and survival of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Bay of Fundy, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65: 2063-2079.
- Lamberg, A. 2006. Videoregistrering av vandrende laksefisk i Aurlandselva i Sogn og Fjordane i 2005. Lamberg Bio Marin Service, Rapport. 24 s.
- Lamberg, A. & Osmundsvåg, M. 2009. Videoovervåking av laks og sjørret i Roksdalsvassdraget i 2008. Norsk Naturovervåking AS, Rapport 04-2009. 28 s.
- Lamberg, A. & Strand, R. 2007. Videoovervåking av smoltutvandring i Langvatnet og oppvandring av gytefisk i Prestelva i Hustadvassdraget i Fræna kommune i Møre og Romsdal i 2007. Vilt- og Fiskeinfo AS, Rapport. 16 s.
- Lamberg, A. & R. Strand. 2009. Overvåking av anadrome laksefisk i Urvoldvassdraget i Bindal i 2008: Miljøeffekter av lakseoppdrettsanlegg i Bindalsfjorden Vilt- og Fiskeinfo AS, Rapport 6-2009. 38 s.
- Lamberg, A. & Strand, R. 2010a. Videoovervåking av laks og sjørret i Hustadvassdraget i Fræna kommune i 2009. Vilt- og Fiskeinfo AS, Rapport. 23 s.
- Lamberg, A. & Strand, R. 2010b. Videoovervåking av laks og sjørret i Roksdalsvassdraget i 2009. Vilt- og Fiskeinfo AS, Rapport 4-2010. 22 s.
- Lamberg, A. & Strand, R. 2011. Videoovervåking av smoltvandring over dammen i utløpet av Langvatnet i Fræna kommune i 2010. Vilt- og Fiskeinfo AS, Rapport 2-2011. 16 s.

- Lamberg, A. & Strand, R. 2012. Videoovervåking av laks og sjørret på dam Mannflåvann i 2011. Vilt- og Fiskeinfo AS, Rapport. 30 s.
- Lamberg, A. & Øksenberg, S. 2008. Undervannsvideoovervåking av smolt: En test av metode i Daleelva i 2008. Norsk Naturovervåking AS, Rapport. 26 s.
- Lamberg, A., Wibe, H. & Osmundsvåg, M. 2007a. Videoregistrering av vandrede laksefisk i Aurlandselva i Sogn og Fjordane i 2006. Norsk Naturovervåking AS, Rapport 4-2007. 19 s.
- Lamberg, A., Øksenberg, S. & Strand, R. 2007b. Bonitering av Skjoma 2006. Lamberg Bio Marin Service, Rapport 05-2007. 44 s.
- Lamberg, A., Øksenberg, S., Strand, R. & Bjørnbet, S. 2009a. Videoovervåking av laks, sjørret og sjørøye i Lakselva, Senja i 2008. Norsk Naturovervåking AS, Rapport. 35 s.
- Lamberg, A., Strand, R. & Øksenberg, S. 2009b. Overvåking av laks og sjørret i Skjoma fra 2001-2008. Lamberg Bio Marin Service, Rapport 02-2009. 30 s.
- Lamberg, A., Strand, R., Bjørnbet, S., Gjertsen, V., Strand, F. & Øksenberg, S. 2010a. Videoovervåking av laks og sjørretsmolt ved inntaket til Svorkmo kraftverk i Orkla i Sør Trøndelag i 2009. Vilt- og Fiskeinfo AS, Rapport 5-2010. 28 s.
- Lamberg, A., Strand, R., Bjørnbet, S. & Øksenberg, S. 2010b. Videoovervåking av laks og sjørret i Skjoma i 2009. Vilt- og fiskeinfo AS, Rapport 14-2010. 32 s.
- Lamberg, A., Strand, R., Bjørnbet, S., Gjertsen, V. & Øksenberg, S. 2010c. Overvåking av laks, sjørret og sjørøye i Urvoldvassdraget i Bindal 2005-2010: Miljøeffekter av lakseoppdrettsanlegg i Bindalsfjorden. Vilt- og Fiskeinfo AS, Rapport 20-2010. 56 s.
- Lamberg, A., Bjørnbet, S., Gjertsen, V. & Øksenberg, S. 2011a. Videoovervåking av laks og sjørret i Roksdalsvassdraget på Andøya i 2010. Vilt- og Fiskeinfo AS, Rapport 6-2011.
- Lamberg, A., Strand, R., Bjørnbet, S. & Gjertsen, V. 2011b. Videoovervåking av laks, sjørret og sjørøye i Lakselva på Senja i 2010. Vilt- og Fiskeinfo AS, Rapport 12-2011. 32 s.
- Lamberg, A., Strand, R., Bjørnbet, S. & Kroglund, F. 2012a. Videoovervåking av kraftverksinntaket i Boenfoss i 2011 - test av en ny vandringsvei for smolt utenom turbinene. Vilt- og fiskeinfo AS, Rapport 2-2012. 29 s.
- Lamberg, A., Strand, R., Bjørnbet, S., Gjertsen, V. & Hanssen, Ø.K. 2012c. Videoovervåking av laks og sjørret i Roksdalsvassdraget på Andøya i 2011. Vilt- og fiskeinfo AS, Rapport 08-2012. 30 s.
- Lamberg, A., Strand, R., Bjørnbet, S., Bakken, M., Gjertsen, V., Hanssen, Ø.K. & Øksenberg, S. 2012d. Videoovervåking av laks, sjørret og sjørøye i Lakselva på Senja i 2011. Vilt- og fiskeinfo AS, Rapport 13-2012. 38 s.
- Lamberg, A., Bakken, M., Bjørnbet, S., Gjertsen, V. & Strand, R. 2013a. Utvandring av laks- og sjørretsmolt i Suldalslågen i 2012. Videoovervåking av smolt i åpent elvetverrsnitt, fisketrapper og smoltfelle. Skandinavisk Naturovervåking, Rapport 04-2013. 52 s.
- Lamberg, A., Strand, R., Bjørnbet, S., Gjertsen, V. & Hanssen, Ø.K. 2013b. Videoovervåking av laks og sjørret i Roksdalsvassdraget på Andøya i 2012. Skandinavisk Naturovervåking, Rapport 06-2013. 51 s.
- Larinier, M. 2008. Fish passage experience at small-scale hydro-electric power plants in France. *Hydrobiologia* 609: 97-108.
- Larinier, M. & Dartiguelongue, J. 1989. La circulation des poissons migrateurs : le transit à travers les turbines des installations hydroélectriques. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture* 312-313: 1-87.
- Larinier, M. & Travade, F. 2002. Downstream migration: problems and facilities. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture* 364: 181-207.
- Lehmann, G.B., Wiers, T., Gabrielsen, S.-E., Sandven, O.R., Skoglund, H. & Barlaup, B.T. 2010. Kultiveringsplan Eidfjordvassdraget: Rognplanting og registreringer av utvandrede smolt i Eidfjordvassdraget i 2009. UNI-Miljø, LFI-Rapport 177. 19 s.
- Letcher, B.H., Gries, G. & Juanes, F. 2002. Survival of stream-dwelling Atlantic salmon: effects of life history variation, season and age. *Transactions of the American Fisheries Society* 131: 838-854.
- Limburg, K.E., Landergren, P., Westin, L., Elfman, M. & Kristiansson, P. 2001. Flexible modes of anadromy in Baltic sea trout: making the most of marginal spawning streams. *Journal of Fish Biology* 59: 682-695.
- Lucas, M.C. & Baras, E. 2001. Migration of freshwater fishes. Blackwell Science, Oxford. 420 s.

- Lund, R.A., Hansen, L.P. & Järvi, T. 1989. Identifisering av oppdrettslaks og vill-laks ved ytre morfologi, finnestørrelse og skjellkarakterer. NINA Forskningsrapport 001. 54 s.
- Lundqvist, H., Clarke, W.C. & Johansson, H. 1988. The influence of precocious sexual maturation on survival to adulthood of river stocked Baltic salmon, *Salmo salar*, smolts. *Holarctic Ecology* 11: 60-69.
- Lundquist, H., Leonardsson, K., Carlson, U., Larsson, S., Nilsson, J., Östergren, J., Karlsson, L., Rivinoja, P., Serrano, I., Palm, D. & Ferguson, J. 2010. Monitoring juvenile salmon and sea trout in the River Sävarån, Northern Sweden. S. 209-220. I: Hurford, C., Schneider, M. & Cowx, I. (red.). Conservation monitoring in freshwater habitats. Springer, Netherlands.
- Lysfjord, G. & Staurnes, M. 1998. Gill Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>-ATPase activity and hypoosmoregulatory ability of seaward migrating smolts of anadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*), sea trout (*Salmo trutta*) and Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in the Hals river, northern Norway. *Aquaculture* 168: 279-288.
- Mäntyniemi, S. & Romakkaniemi, A. 2002. Bayesian mark-recapture estimation with an application to a salmonid smolt population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 1748-1758.
- Mather, M.E. 1998. The role of context-specific predation in understanding patterns exhibited by anadromous salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (Suppl.1): 232-246.
- McCormick, S.D. 1993. Methods for nonlethal gill biopsy and measurement of Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>-ATPase activity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 656-658.
- Metcalfe, N.B. & Thorpe, J.E. 1990. Determinants of geographical variation in the age of seaward migrating salmon, *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* 59: 135-145.
- McCormick, S.D., Hansen, L.P., Quinn, T.P. & Saunders, R.L. 1998. Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (Supplement 1): 77-92.
- McCormick, S.D., Cunjak, R.A., Dempson, B., O`Dea, M.F. & Carey, J.B. 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., Shrimpton, J.M., Moriyama, S. & Björnsson, B.T. 2002. Effects of an advanced temperature cycle on smolt development and endocrinology indicate that temperature is not a zeitgeber for smolting in Atlantic salmon. *Journal of Experimental Biology* 205: 3553-3560.
- McCormick, S.D., Keyes, A., Nislow, K.H. & Monette, M.Y. 2009. Impacts of episodic acidification on in-stream survival and physiological impairment of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 66: 394-403.
- McGinnity, P., de Eyto, E., Cross, T.F., Coughlan, J., Whelan, K. & Ferguson, A. 2007. Population specific smolt development and maturity schedules in Atlantic salmon in a natural river environment. *Aquaculture* 273: 257-268.
- Metcalfe, N.B., Fraser, N.H.C. & Burns, M.D. 1998. State-dependent shifts between nocturnal and diurnal activity in salmon. *Proceedings of the Royal Society B* 265: 1503-1507.
- Metcalfe, N.B., Fraser, N.H.C. & Burns, M.D. 1999. Food availability and the nocturnal vs. diurnal foraging trade-off in juvenile salmon. *Journal of Animal Ecology* 68: 371-381.
- Monette, M.Y. & McCormick, S.D. 2005. A comparison of responses of Atlantic salmon parr and smolts to acid/aluminum exposure; Why are smolts more sensitive? *Integrative and Comparative Biology*, 45: 1168-1168.
- Monette, M.Y. & McCormick, S.D. 2008. Impacts of short-term acid and aluminum exposure on Atlantic salmon (*Salmo salar*) physiology: A direct comparison of parr and smolts. *Aquatic Toxicology*, 86: 216-226.
- Montén, E. 1985. Fisk och turbiner. Vattenfall, Stockholm. 116 s.
- Moore, A., Potter, E.C.E., Milner, N.J. & Bamber, S. 1995. The migratory behaviour of wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts in the estuary of the River Conwy, North Wales. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 1923-1935.
- Moore, A., Ives, S., Mead, T.A. & Talks, L. 1998a. The migratory behaviour of wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts in the River Test and Southampton Water, southern England. *Hydrobiologia* 372: 295-304.



- Moore, A., Ives, M., Scott, M. & Bamber, S. 1998b. The migratory behaviour of wild sea trout (*Salmo trutta* L.) smolts in the estuary of the River Conwy, North Wales. *Aquaculture* 168: 57-68.
- Nielsen, C., Holdensaard, G., Petersen, H.C., Björnsson, B.T. & Madsen, S.S. 2001. Genetic differences in physiology, growth hormone levels and migratory behavior of Atlantic salmon smolts. *Journal of Fish Biology* 59: 28-44.
- Nilsen, T.O., Ebbesson, L.O., Kverneland, O.G., Kroglund, F., Finstad, B. & Stefansson, S.O. 2010. Effects of acidic water and aluminum exposure on gill Na(+), K(+)-ATPase alpha-subunit isoforms, enzyme activity, physiology and return rates in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquatic Toxicology* 97: 250-259.
- Newcomb, T.J. & Coon, T.G. 2001. Evaluation of three methods for estimating numbers of steelhead smolts emigrating from Great Lakes tributaries. *North American Journal of Fisheries Management* 21: 548-560.
- Nilssen, K.J., Gulseth, O.A., Iversen, M. & Kjøl, R. 1997. Summer osmoregulatory capacity of the world's northernmost living salmonid. *American Journal of Physiology* 272: R743-R749.
- Næsje, T.F., Finstad, B., Jensen, A.J., Koksvik, J.I., Reinertsen, H., Saksgård, L., Aursand, M., Forseth, T., Heggberget, T.G. & Hvidsten, N.A. 1998. Fiske-ribiologiske undersøkelser i Altaelva 1981-1998. Statkraft Engineering, Altaelva-rapport nr. 9. 159 s.
- Næsje, T.F., Fiske, P., Forseth, T., Thorstad, E.B., Ugedal, O., Finstad, A.G., Hvidsten, N.A., Jensen, A.J. & Saksgård, L. 2005. Biologiske undersøkelser i Altaelva. Faglig oppsummering og kommentarer til forslag om varig manøvreringsreglement. NINA Rapport 80. 99 s.
- O'Connell, M.F., Dempson, J.B., Reddin, D.G., Bourgeois, C.E., Porter, T.R., Cochrane, N.M. & Caines, D. 2005. Status of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) stocks of Insular Newfoundland. Canadian Science Advisory Secretariat, Research Document 2005/064. 69 s.
- Olsen, E.M., Knutsen, H., Simonsen, J.H., Jonsson, B. & Knutsen, J.A. 2006. Seasonal variation in marine growth of sea trout, *Salmo trutta*, in coastal Skagerak. *Ecology of Freshwater Fish* 15: 446-452.
- Orciari, R.D. & Leonard, G.H. 1996. Length characteristics of smolts and timing of downstream migration among three strains of Atlantic salmon in a Southern New England stream. *North American Journal of Fisheries Management* 16: 851-860.
- Orell, P., Erkinaro, J., Svenning, M.A., Davidsen, J.G. & Niemelä, E. 2007. Synchrony in the downstream migration of smolts and upstream migration of adult Atlantic salmon in the subarctic River Utsjoki. *Journal of Fish Biology* 71: 1735-1750.
- Pinder A.C., Riley W.D., Ibbotson A.T. & Beaumont W.R.C. 2007. Evidence for an autumn downstream migration and the subsequent estuarine residence of 0+ juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in England. *Journal of Fish Biology* 71: 260-264.
- Peake, S. & McKinley, R.S. 1998. A re-evaluation of swimming performance in juvenile salmonids relative to downstream migration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 682-686.
- Plantalech Manel-la, N., Thorstad, E.B., Davidsen, J.G., Økland, F., Sivertsgård, R., McKinley, R.S. & Finstad, B. 2009. Vertical movements of Atlantic salmon post-smolts relative to measures of salinity and water temperature during the first phase of the marine migration. *Fisheries Management and Ecology* 16: 147-154.
- Plantalech Manel-la, N., Chittenden, C.M., Økland, F., Thorstad, E.B., Davidsen, J.G., Sivertsgård, R., McKinley, R.S. & Finstad, B. 2011. Does river of origin influence the early marine migratory performance of *Salmo salar*? *Journal of Fish Biology* 78: 624-634.
- Porcher, J.P. & Travade, F. 2002. Fishways: biological basis, limits and legal considerations. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture* 364: 9-20.
- Reitan, O., Hvidsten, N. A. & Hansen, L. P. 1987. Bird predation on hatchery reared Atlantic salmon smolts, *Salmo salar* L., released in the River Eira, Norway. *Fauna Norvegica Serie A* 8: 35-38.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletine of the Fisheries Research Board of Canada* 191. 382 s.
- Rikardsen, A. 2000. Effects of Floy and soft Vialpha tags on growth and survival of juvenile Arctic char. *North American Journal of Fisheries Management* 20: 720-729.

- Rikardsen, A. & Elliott, J.M. 2000. Variations in juvenile growth, energy allocation and life-history strategies of two populations of Arctic charr in North Norway. *Journal of Fish Biology* 56: 328-346.
- Rikardsen, A., Svenning, M.-A. & Klemetsen, A. 1997. The relationships between anadromy, sex ratio and parr growth of Arctic charr in a lake in North Norway. *Journal of Fish Biology* 51: 447-461.
- Rikardsen, A.H., Haugland, M., Bjørn, P.A., Finstad, B., Knudsen, R., Dempson, J.B., Holst, J.C., Hvidsten, N.A. & Holm, M. 2004. Geographical differences in early marine feeding of Atlantic salmon post-smolts in Norwegian fjords. *Journal of Fish Biology* 64: 1655-1679.
- Rikardsen, A.H., Thorpe, J.E. & Dempson, B. 2004. Modelling the life-history variation of Arctic charr. *Ecology of Freshwater Fish* 13: 305-311.
- Rikstad, A. 2008. Neidenlaksens vandring - Resultater fra merkinger av laksesmolt i Neidenvassdraget 1976-1978. Fylkesmannen i Finnmark, Miljøvernnavdelingen, Rapport 2-2008.
- Riley, W.D., Ibbotson, A.T., Lower, N., Cook, A.C., Moore, A., Mizuno, S., Pinder, A.C., Beaumont, W.R.C. & Privitera, L. 2008. Physiological seawater adaptation in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) autumn migrants. *Freshwater Biology* 53: 747-755.
- Riley W.D., Ibbotson A.T. & Beaumont W.R.C. 2009. Adult returns from Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr autumn migrants. *Fisheries Management and Ecology* 16: 75-76.
- Rivot, E. & Prévost, E. 2002. Hierarchical Bayesian analysis of capture-mark-recapture data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 1768-1784.
- Robson, D.S. & Regier, H.A. 1964. Sample size in Petersen mark-recapture experiments. *Transactions of the American Fisheries Society* 93: 215-226.
- Roper, B.B. & Scarnecchia, D.L. 2000. Key strategies for estimating population sizes of emigrating salmon smolts with a single trap. *Rivers* 7: 77-88.
- Rosseland, B.O. & Kroglund, F. 2011. Lessons from acidification and pesticides. S: 387-407. I: Aas, Ø, Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J. (red.) *Atlantic salmon ecology*. Blackwell Publishing, Oxford. 467 s.
- Rosseland, B.O. & Staurnes, M., 1994. Physiological mechanisms for toxic effects and resistance to acidic water: an ecophysiological and ecotoxicological approach. S: 228-246, I: Steinberg, C.E.W. & Wright, R.F. (red.). *Acidification of freshwater ecosystems: Implications for the future*. John Wiley & Sons Ltd. 227 s.
- Rosseland, B.O., Kroglund, F., Staurnes, M., Hindar, K. & Kvellestad, A. 2001. Tolerance to acid water among strains and life stages of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Water Air and Soil Pollution* 130: 899-904.
- Ruggles, C.P. 1980. A review of the downstream migration of Atlantic salmon. *Canadian Technical Report on Fisheries and Aquatic Sciences* 952. 39 s.
- Saltveit, S. J. 1998. Smoltutvandring hos laks i Suldalslågen. Rapport Lakseforsterkningsprosjektet i Suldalslågen 44. 26 s.
- Saltveit, S. J. 2004a. Smoltutvandring hos laks og ørret i Suldalslågen i 2004. Rapport, LFI Oslo 235. 27 s.
- Saltveit, S.J. 2004b. Smoltutvandring og smoltproduksjon hos laks og ørret i Suldalslågen i perioden 1998 til 2003. Delrapport. Suldalslågen-Miljørapport 35. 32 s.
- Saltveit, S.J. (red.) 2006. Økologiske forhold i vassdrag - konsekvenser av vannføringsendringer. En sammenstilling av dagens kunnskap. Norges vassdrag- og energidirektorat. 152 s.
- Sandlund, O.T., Berger, H.M., Bremset, G., Diserud, O., Saksgård, L., Ugedal, O. & Ulvan, E. 2011. Elektrisk fiske - effekter av ledningsevne på fangbarhet av ungfisk. NINA Rapport 668. 43 s.
- Schreck, C.B., McCormick, S.D., Björnsson, B.T., Stefansson, S.O. & Ueda, H. 2012. Introduction to the 8th International Workshop on smoltification and a synthesis of major findings. *Aquaculture* 362-363: 98-100.
- Scruton, D.A., McKinley, R.S., Kouwen, N., Eddy, W. & Booth, R.K. 2003. Improvement and optimization of fish guidance efficiency (FGE) at a behavioural fish protection system for downstream migrating Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *River Research and Applications* 19: 605-617.
- Shrimpton, J.M., Björnsson, B.T. & McCormick, S.D. 2000. Can Atlantic salmon smolt twice? Endocrine and biochemical changes during smolting. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 1969-1976.

- Sivertsgård, R., Thorstad, E.B., Økland, F., Finstad, B., Bjørn, P.A., Jepsen, N., Nordal, T. & McKinley, R.S. 2007. Effects of salmon lice infection and salmon lice protection on fjord migrating Atlantic salmon and brown trout post-smolts. *Hydrobiologia* 582: 35-42.
- Skaala, Ø., Johnsen, G.H. & Barlaup, B.T. 2010. Prioriterte strakstiltak for sikring av ville laksebestander i Hardangerfjordbassenget i påvente av langsiktige forvaltningstiltak. Rapport fra Havforskningen 10-2010. 38 s.
- Skaala, Ø., Glover, K.A., Barlaup, B.T., Svåsand, T., Besnier, F., Hansen, M.M. & Borgstrøm, R. 2012. Performance of farmed, hybrid, and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) families in a natural river environment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69: 1994-2006.
- Skilbrei, O. 2010. Reduced migratory performance of farmed Atlantic salmon post-smolts from a simulated escape during autumn. *Aquaculture Environment Interactions* 1: 117-125.
- Skilbrei, O. & Holm, M. 2011. High marine survival rates of sea-ranched Atlantic salmon smolts (*Salmo salar*) that had previously matured as male parr. *Fisheries Management and Ecology* 18: 384-391.
- Skilbrei, O. & Wennevik, V. 2006. Survival and growth of sea-ranched Atlantic salmon, *Salmo salar* L., treated against sea lice before release. *ICES Journal of Marine Science* 63: 1317-1325.
- Skilbrei, O.T., Johnsen, B.O., Heggberget, T.G., Krokan, P.S., Aarset, B., Sagen, T. & Holm, M. 1998. Havbeite med laks. Artsrapport. Norges Forskningsråd. 72 s.
- Skilbrei, O.T., Wennevik, V., Dahle, G., Barlaup, B. & Wiers, T. 2010. Delayed smolt migration of stocked Atlantic salmon parr. *Fisheries Management and Ecology* 17: 493-500.
- Skår, K., Barlaup, B., Bremset, G., Dyrendal, H.A., Limstrand, R. & Wennevik, V. 2011. Innstilling fra utvalg om kultivering av laksefisk. Direktoratet for naturforvaltning, Utredning 11-2011. 48s.
- Staurnes, M., Lysefjord, G., Hansen, L.P. & Heggberget, T.G., 1993a. Recapture rates of hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) related to smolt development and time of release. *Aquaculture* 118: 327-337.
- Staurnes, M., Blix, P. & Reite, O.B. 1993b. Effects of acid water and aluminium on parr-smolt transformation and seawater tolerance in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 1816-1827.
- Staurnes, M., Kroglund, F. & Rosseland, B.O. 1995. Water quality requirement of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in water undergoing acidification or liming in Norway. *Water Air and Soil Pollution* 85: 347-352.
- Stefansson, S.O., Björnsson, B.T., Sundell, K., Nyhammer, G. & McCormick, S.D. 2003. Physiological characteristics of wild Atlantic salmon post-smolts during estuarine and coastal migration. *Journal of Fish Biology* 63: 942-955.
- Stefansson, S.O., Stefansson, M., Hauglanda, M., Björnsson, B.T., McCormick, S.D., Holm, M., Ebbesson, L.O.E., Holst, J.C. & Nilsen, T.O. 2012. Growth, osmoregulation and endocrine changes in wild Atlantic salmon smolts and post-smolts during marine migration. *Aquaculture* 362-363: 127-136.
- Stewart, D.C., Smith, G.W. & Youngson, A.F. 2002. Tributary-specific variation in timing of return of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*) to fresh water has a genetic component. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 276-281.
- Stewart, D.C., Middelmas, S.J. & Youngson, A.F. 2006. Population structuring in Atlantic salmon (*Salmo salar*): evidence of genetic influence on the timing of smolt migration in sub-catchment stocks. *Ecology of Freshwater Fish* 15: 552-558.
- Strand, J.E.T., Johnsen, H.K. & Arnesen, A.M. 2007. Comparison of parr-smolt transformation in hatchery reared offspring of one domesticated and two wild populations of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture* 273: 250-256.
- Strand, J.E., Davidsen, J.G., Jørgensen, E.H. & Rikardsen, A.H. 2011. Seaward migrating Atlantic salmon smolts with low levels of gill Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>-ATPase activity; is sea entry delayed? *Environmental Biology of Fishes* 90: 317-321.
- Strand, R. & Finstad, B. 2007. Migratory behaviour in relation to smolt development and releasing strategies in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts. *Aquaculture* 273: 277-283.
- Strand, R. & Finstad, B. 2011. Smoltproduksjonsforsøk og utsettinger av laks i Halselva og Altaelva 2010. NINA Rapport 758. 35 s.

- Strand, R. & Heggberget, T.G. 1994. Growth and sex distribution in an anadromous population of Arctic charr in northern Norway. *Transactions of the American Fisheries Society* 123: 377-384.
- Strand, R., Finstad, B., Lamberg, A. & Heggberget, T.G. 2002. The effects of Carlin tags on survival and growth of anadromous Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Environmental Biology of Fishes* 64: 275-280.
- Svendsen, J.C., Eskesen, A.O., Aarestrup, K., Koed, A. & Jordan, A.D. 2007. Evidence for non-random spatial positioning of migration smolts (Salmonidae) in a small lowland stream. *Freshwater Biology* 52: 1147-1158.
- Svenning, M.-A. & Gullestad, N. 2002. Adaptations to stochastic environmental variations: the effects of seasonal temperature on the migratory window of Svalbard Arctic charr. *Environmental Biology of Fishes* 64: 165-174.
- Svenning, M.-A. & Klemetsen, A. 2001. Overbefolkning i røyevatn i Nord-Norge (ORN). Veiledning i teinefiske. Sluttrapport fra ORN-prosjektet. Rapport fra NINA og NFH/UiTø, Tromsø. 47 s.
- Svenning, M.-A., Fagermo, S.E., Barrett, R.T., Borgstrøm, R., Vader, W., Pedersen, T. & Sandring, S. 2005. Goosander predation and its potential impact on Atlantic salmon smolts in the River Tana estuary, northern Norway. *Journal of Fish Biology* 66: 924-937.
- Svenning, M.-A., Borgstrøm, R., Dehli, T.O., Moen, G., Barrett, R.T., Pedersen, T. & Vader, W. 2005. The impact of marine fish predation on Atlantic salmon smolts (*Salmo salar*) in the Tana estuary, North Norway, in the presence of an alternative prey, lesser sandeel (*Ammodytes marinus*). *Fisheries Research* 76: 466-474.
- Sundt-Hansen, L.E., Forseth, T., Kvingedal, E., Thorstad, E.B., Larsen, B.M., Hvidsten, N.A. & Fiske, P. 2012. Laksen i Numedalslågen - evaluering av manøvreringsreglementet. NINA Rapport 793. 89 s.
- Sægrov, H. 2009. Laks og sjøaure i Suldalslågen i perioden 2004-2008. Rådgivende Biologer, Rapport 1252. 31 s.
- Sægrov, H., Hellen, B.A., Kålås, S., Urdal, K. & Johnsen, G.H. 2007. Endra manøvrering i Aurland 2003-2006. Sluttrapport - Fisk. Rådgivende Biologer, Rapport 1000. 103 s.
- Taranger, G.L., Boxaspen, K.K., Madhun, A.S. & Svåsand, T. (red.) 2010. Risikovurdering - miljøvirkninger av norsk fiskeoppdrett. *Fisken og havet*, særnummer 3-2010.
- Taranger, G.L., Boxaspen, K.K., Madhun, A.S. & Svåsand, T. (red.) 2011. Oppdatering - Risikovurdering - miljøvirkninger av norsk fiskeoppdrett. *Fisken og havet*, særnummer 3-2011. 99 s.
- Taranger, G.L., Svåsand, T., Bjørn, P.A., Jansen, P.A., Heuch, P.A., Grøntvedt, R.N., Asplin, L., Skilbrei, O., Glover, K., Skaala, Ø., Wennevik, V. & Boxaspen, K.K. 2012. Forslag til førstegenerasjons målemetode for miljøeffekt (effektindikatorer) med hensyn til genetisk påvirkning fra oppdrettslaks til villaks, og påvirkning av lakselus fra oppdrett på viltlevende laksefiskbestander. Rapport fra Havforskningsinstituttet Nr. 13-2012, Veterinærinstituttets rapportserie Nr. 7-2012. 40 s.
- Thedinga, J.F., Murphy, M.L., Johnson, S.W., Lorenz, J.M. & Koski, K.V. 1994. Determination of salmonid smolt yield with rotary-screw traps in the Situk River, Alaska, to predict effects of glacial flooding. *North American Journal of Fisheries Management* 14: 837-851.
- Thorpe, J.E., Metcalfe, N.N. & Fraser, N.H.C. 1994. Temperature dependence of switch between nocturnal and diurnal smolt migration in Atlantic salmon. S: 83-86. I: MacKinlay, D.D. (red). High performance fish. *International Fish Physiology Symposium, Vancouver*. Fish Physiology Association.
- Thorpe, J.E., Mangel, M., Metcalfe, N.B. & Huntingford, F.A. 1998. Modelling the proximate basis of salmonid life-history variation, with application to Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Evolutionary Ecology* 12: 581-599.
- Thorstad, E.B., Økland, F., Finstad, B., Sivertsgård, R., Bjørn, P.A. & McKinley, R.S. 2004. Migration speeds and orientation of Atlantic salmon and sea trout post-smolts in a Norwegian fjord system. *Environmental Biology of Fishes* 71: 305-311.
- Thorstad, E.B., Arnekleiv, J.V., Forseth, T., Sandlund, O.T., Jensen, A.J. & Næsje, T.F. 2006. Fiskevandring og effekter av endringer i vannføring. S. 100-118, i: Saltveit, S.J. (red.). Økologiske forhold i vassdrag - konsekvenser av vannføringsendringer. Norges vassdrags- og energidirektorat. 152 s.

- Thorstad, E.B., Økland, F., Finstad, B., Sivertsgård, R., Plantalech, N., Bjørn, P.A. & McKinley, R.S. 2007a. Comparing migratory behaviour and survival of wild and hatchery-reared Atlantic salmon and wild anadromous brown trout post-smolts during the first stages of marine migration. *Hydrobiologia* 582: 99-107.
- Thorstad, E.B., Uglem, I., Økland, F., Finstad, B., Sivertsgård, R., & Jensen, A.J. 2007b. Påvirker vannføringen i Eira fjordvandringen av postsmolt laks? Telemetriundersøkelser i 2002, 2004 og 2006. NINA Rapport 253. 40 s.
- Thorstad, E.B., Whoriskey, F.G., Rikardsen, A.H., Aarestrup, K. 2011a. Aquatic nomads: the life and migrations of the Atlantic salmon. S. 1-32. I: Aas, Ø, Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J. (red.). *Atlantic salmon ecology*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Thorstad, E.B., Uglem, I., Arechavala-Lopez, P., Økland, F. & Finstad, B. 2011b. Low survival of hatchery-released Atlantic salmon smolts during initial river and fjord migration. *Boreal Environment Research* 16: 115-120.
- Thorstad, E.B., Whoriskey, F.G., Uglem, I., Moore, A., Rikardsen, A.H. & Finstad, B. 2012a. A critical life stage of the Atlantic salmon *Salmo salar*: behavior and survival during the smolt and initial post-smolt migration. *Journal of Fish Biology* 81: 500-542.
- Thorstad, E.B., Uglem, I., Finstad, B., Chittenden, C.M., Nilsen, R., Økland, F. & Bjørn, P.-A. 2012b. Stocking location and predation by marine fishes affect survival of hatchery-reared Atlantic salmon smolts. *Fisheries Management and Ecology* 19: 400-409.
- Travade, F. & Larinier, M. 2002. Monitoring techniques for fishways. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture* 364: 166-180.
- Ugedal, O. & Finstad, B. 1999. Produksjon av sjøørretsmolt: fysiologi, vandring, vekst og overlevelse. NINA Oppdragsmelding 607. 21 s.
- Ugedal, O., Finstad, B., Damsgård, B. & Mortensen, A. 1998. Seawater tolerance and downstream migration in hatchery-reared and wild brown trout. *Aquaculture* 168: 395-405.
- Ugedal, O., Saksgård, L., Koksvik, J.I., Reinertsen, H., Thorstad, E.B., Hvidsten, N.A. & Næsje, T.F. 2004. Biologiske undersøkelser i Altaelva 2003. NINA Oppdragsmelding 833. 74 s.
- Ugedal, O., Thorstad, E.B., Næsje, T.F., Saksgård, L., Reinertsen, H.R., Fiske, P., Hvidsten, N.A. & Blom, H. H. 2006a. Biologiske undersøkelser i Altaelva 2005. NINA Rapport 177. 52 s.
- Ugedal, O., Thorstad, E.B., Finstad, A.G., Fiske, P., Forseth, T., Hvidsten, N.A., Jensen, A.J., Koksvik, J.I., Reinertsen, H., Saksgård, L. & Næsje, T.F. 2007. Biologiske undersøkelser i Altaelva 1981-2006: oppsummering av kraftregulerings konsekvenser for laksebestanden. NINA Rapport 281. 106 s.
- Uglem, I., Økland, F., Forseth, T., Diserud, O., Fiske, P., Thorstad, E.B., Hvidsten, N.A. & Berger, H.M. 2005. Smoltutvandring forbi Laudal kraftverk i Mandalselva. NINA Rapport 13. 31 s.
- Urdal, K. 2010. Analysar av skjelpøver frå elvefiske og kilenotfiske i Sogn og Fjordane i 2009. Rådgivende Biologer Rapport 1332. 57 s.
- Urke, H.A., Koksvik, J., Arnekleiv, J.V., Hindar, K., Kroglund, F. & Kristensen, T. 2010a. Seawater tolerance in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., brown trout, *Salmo trutta* L., and *S. salar* x *S. trutta* hybrids smolt. *Fish Physiology and Biochemistry* 36: 845-853.
- Urke, H.A., Kristensen, T., Alfredsen, K.T., Daae, K.L. & Alfredsen, J.A. 2010b. Utvandrings-tidspunkt og marin atferd hjå smolt frå Lærdalselva. NIVA Rapport 6033-2010. 48 s.
- Urke, H.A., Kristensen, T., Daae, K.L., Bergan, M.A., Ulvund, J.B. & Alfredsen, J.A. 2011. Konsekvenser av sjødeponi i Repparfjorden for anadrom laksefisk. Delutredning i KU program for planlagt gruvedrift i Nussir og Ulveryggen i Kvalsund kommune. NIVA Rapport OR-6176. 152 s.
- Urke, H.A., Kristensen, T., Arnekleiv, J.V., Haugen, T.O., Kjærstad, G., Stefansson, S.O., Ebbesson, L.O.E. & Nilsen, T.O. 2013. Seawater tolerance and post-smolt migration of wild Atlantic salmon *Salmo salar* x brown trout *S. trutta* hybrid smolts. *Journal of Fish Biology* 82: 206-227.
- Veselov, A.J., Sysoyeva, M.I. & Potutkin, A.G. 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., Söderholm-Tana, L., Soivio, A., Forsman, L. & Muona, M. 1991. Effect of physiological condition and smoltification status at smolt release on subsequent catches of adult salmon. *Aquaculture* 97: 231-257.

- Ward, D.M. & Hvidsten, N.A. 2011. Predation: compensation and context dependence. S: 199-220. I: Aas, Ø, Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J. (red.). Atlantic salmon ecology. Blackwell Publishing, Oxford. 467 s.
- Welch, D.W., Rechisky, E.L., Melnychuk, M.C., Porter, A.D., Walters, C.J., Clements, S., Clemens, B.J., McKinley, R.S. & Schreck, C. 2008. Survival of migrating salmon smolts in large rivers with and without dams. PLoS Biology 6(10): e265.
- Whalen, K.G. & Parrish, D.L. 1999. Effect of maturity on parr growth and smolt recruitment of Atlantic salmon. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 56: 79-86.
- Whalen, K.G., Parrish, D.L. & McCormick, S.D. 1999. Migration timing of Atlantic salmon smolts relative to environmental and physiological factors. Transactions of The American Fisheries Society 128: 289-301.
- Williams, J.G., Armstrong, G., Katopodis, C., Larinier, M. & Travade, F. 2011. Thinking like a fish: a key ingredient for development of effective fish passage facilities at river obstructions. River Research and Applications 28: 407-417.
- Wolf, P.A. 1951. A trap for the capture of fish and other organisms moving downstream. Transactions of the American Fisheries Society 80: 41-45.
- Youngson, A.F., Buck, R.J.G., Simpson, T.H. & Hay, D.W. 1983. The autumn and spring emigrations of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, from the Girnock Burn, Aberdeenshire, Scotland: environmental release of emigration. Journal of Fish Biology 23: 625-639.
- Youngson, A.F., Jordan, W.C. & Hay, D.W. 1994. Homing of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a tributary spawning stream in a major river catchment. Aquaculture 121: 259-267.
- Zydlewski, G.B., Haro, A. & McCormick, S.D. 2005. Evidence for cumulative temperature as an initiating and terminating factor in downstream migratory behavior of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 62: 68-78.
- Økland, F., Thorstad, E.B., Finstad, B., Sivertsgård, R., Plantalech, N., Jepsen, N. & McKinley, R.S. 2006. Swimming speeds and orientation of wild Atlantic salmon post-smolts during the first stage of the marine migration. Fisheries Management and Ecology 13: 271-274.
- Österdahl, L. 1969. The smolt run of a small Swedish river. S: 205-215. I: Northcote, T.G. (red). Salmon and trout in streams. University of British Columbia, Vancouver.
- Aarestrup, K. & Koed, A. 2003. Survival of migrating sea trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts negotiating weirs in small Danish rivers. Ecology of Freshwater Fish 12: 169-176.
- Aarestrup, K., Jepsen, N., Rasmussen, G. & Økland, F. 1999. Movements of two strains of radio tagged Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts through a reservoir. Fisheries Management and Ecology 6: 97-107.
- Aarestrup, K., Nielsen, C. & Koed, K. 2002. Net ground speed of downstream migrating radio-tagged Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.) smolts in relation to environmental factors. Hydrobiologia 483: 95-102.
- Aas, Ø, Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J. (red.) 2011. Atlantic salmon ecology. Blackwell Publishing, Oxford. 467 s.



### Miljødirektoratet

**Telefon:** 03400/73 58 05 00 | **Faks:** 73 58 05 01

**E-post:** [post@miljodir.no](mailto:post@miljodir.no)

**Nett:** [www.miljodirektoratet.no](http://www.miljodirektoratet.no)

**Post:** Postboks 5672 Sluppen, 7485 Trondheim

**Besøksadresse Trondheim:** Brattørkaia 15, 7010 Trondheim

**Besøksadresse Oslo:** Strømsveien 96, 0602 Oslo

Miljødirektoratets hovedoppgaver er å redusere klimagassutslipp, forvalte norsk natur og hindre forurensning.

Vi er underlagt Klima- og miljødepartementet og har mer enn 700 ansatte ved våre to kontorer i Trondheim og Oslo, og ved Statens naturoppsyn (SNO) sine mer enn 60 lokalkontor.

Våre viktigste funksjoner er å overvåke miljøtilstanden og formidle informasjon, være myndighetsutøver, styre og veilede regionalt og kommunalt nivå, samarbeide med berørte sektormyndigheter, være faglig rådgiver og bidra i internasjonalt miljøarbeid.