

006

# FAGRAPPORT

Sjørørret:  
økologi, fysiologi og atferd

Nina Jonsson  
Bengt Finstad



NINA • NIKU

NINA Norsk institutt for naturforskning

Sjørret:  
økologi, fysiologi og atferd

Nina Jonsson  
Bengt Finstad

## NINA•NIKUs publikasjoner

NINA•NIKU utgir følgende faste publikasjoner:

### NINA Fagrapport

#### NIKU Fagrapport

Her publiseres resultater av NINAs og NIKUs eget forskningsarbeid, problemoversikter, kartlegging av kunnskapsnivået innen et emne, og litteraturstudier. Rapporter utgis også som et alternativ eller et supplement til internasjonal publisering, der tidsaspekt, materialets art, målgruppe m.m. gjør dette nødvendig.

Opplag: Normalt 300-500

### NINA Oppdragsmelding

#### NIKU Oppdragsmelding

Dette er det minimum av rapportering som NINA og NIKU gir til oppdragsgiver etter fullført forsknings- eller utredningsprosjekt. I tillegg til de emner som dekkes av fagrapportene, vil oppdragsmeldingene også omfatte befaringsrapporter, seminar- og konferanseforedrag, årsrapporter fra overvåkingsprogrammer, o.a.

Opplaget er begrenset. (Normalt 50-100)

### Temahefter

Disse behandler spesielle tema og utarbeides etter behov bl.a. for å informere om viktige problemstillinger i samfunnet. Målgruppen er "almenheten" eller særskilte grupper, f.eks. landbruket, fylkesmennenes miljøvernavdelinger, turist- og friluftlivskretser o.l. De gis derfor en mer populærfaglig form og med mer bruk av illustrasjoner enn ovennevnte publikasjoner. Opplag: Varierer

### Fakta-ark

Hensikten med disse er å gjøre de viktigste resultatene av NINA og NIKUs faglige virksomhet, og som er publisert andre steder, tilgjengelig for et større publikum (presse, ideelle organisasjoner, naturforvaltningen på ulike nivåer, politikere og interesserte enkeltpersoner).

Opplag: 1200-1800

I tillegg publiserer NINA og NIKU-ansatte sine forskningsresultater i internasjonale vitenskapelige journaler, gjennom populærfaglige tidsskrifter og aviser.

Jonsson, N. & Finstad, B. 1995. Sjøørret: økologi, fysiologi og atferd. NINA Fagrapport 06: 1-32

Trondheim, mai 1995

ISSN 0805-469X

ISBN 82-426-0568-8

Forvaltningsområde:

Bærekraftig høsting, fisk

Sustainable harvesting; fish

Rettighetshaver ©:

NINA•NIKU Stiftelsen for naturforskning

og kulturminneforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon: Tor G. Heggberget

NINA•NIKU, Trondheim

Design og layout:

Eva M. Schjetne

Kari Sivertsen

Aina Berg

Tegnekontoret NINA•NIKU

Sats: NINA•NIKU

Trykk: Strindheim Trykkeri AL

Opplag: 400

Trykt på miljøpapir

Kontaktadresse:

NINA•NIKU

Tungasletta 2

7005 Trondheim

Tel: 73 58 05 00

Fax 73 91 54 33

Tilgjengelighet: Åpen

Prosjekt nr.: 13308

Ansvarlig signatur:

*Tor G. Heggberget*

Oppdragsgiver:

Energiforsyningens Fellesorganisasjon (ENFO)

## Referat

Jonsson, N. & Finstad, B. 1995. Sjørøret: økologi, fysiologi og atferd. - NINA Fagrapport 06: 1-32.

Ørreten er en europeisk fiskeart i sin opprinnelse, men er gjennom utsettinger blitt spredt til de fleste deler av verden der den kan trives. Viktige faktorer som påvirker artens utbredelse er vanntemperatur, gytesubstrat, oksygeninnhold i vannet, forurensning og næringsrikdom.

Ørreten kan utnytte mange forskjellige habitater, avhengig av hvilke tilbud lokaliteten gir. I kystvassdrag er ørreten ofte partielt vandrende. Det vil si at bestandene er delt i en anadrom og en ferskvannsstasjonær del. Den anadrome delen, kalt sjørøret, foretar sesongmessige vandring mellom ferskvann og fjord/kystområdet utenfor. Utvandringen skjer om våren og tilbakevandringen til ferskvann skjer om høsten. Ungene til sjørøret og ferskvannsstasjonær ørret fra samme bestand kan ikke atskilles før første utvandring til sjøen, hvor de har en størrelse fra 10-25 cm.

Før utvandring smoltifiserer ungene, dvs. de forandrer utseende, atferd og fysiologi. De blir blanke som sild med mørk rygg og hvit buk. Fra å være aggressive og territoriale i elva der de står med hodet mot strømmen forandres de til "sosiale" stimfisker som vandrer nedover med strømmen. Fysiologisk skjer det en konsentrasjonsøkning til hormonene tyroksin, kortisol og veksthormon, mens mengden plasmapolaktin går ned. Samtidig øker aktiviteten til gjelleenzymet Na-K-ATPase, som er viktig for opprettholdelsen av ionebalansen i sjøvann.

Smolten er fra 1-7 år gamle, og alderen øker med økende breddegrad. Det er overvekt av hunner blant sjørøreten. Blant de stasjonære individene i samme bestand vil det være overvekt av hanner. De stasjonære kjønnsmodnes i stedet for å vandre. Sjørøreten kjønnsmodnes vanligvis først etter 2 eller 3 somrer i sjøen. Alder ved kjønnsmodning øker med økende breddegrad. Om et individ skal bli stasjonær eller anadrom avhenger delvis av fiskens veksthastighet i ungestadiet, delvis av nedarvete forhold.

Vanntemperatur, vannføring og daglengde er viktige forhold som bestemmer når på året smoltifisering og utvandring skal finne sted. Fisken vandrer vanligvis om natten, men i nord der det er lyst hele døgnet, kan fisken også vandre om dagen. Ved høy vanntemperatur blir smolten også mer dagaktiv. Sjørøretens vandring i sjøen er kort, ofte mindre enn 100 km fra utløpet av hjemelva.

I sjøen ernærer sjørøreten seg hovedsakelig av fisk, krepsdyr og flerbørstemark. Veksten er høyest midtsommers, men den øker vanligvis med økende lengde på sjøoppholdet. Sjøoverlevelsen øker med økende fiskestørrelse. Etter sjøoppholdet vandrer fisken som oftest tilbake til hjemelva for å overvintre/gyte.

Vill sjørøret har høyere overlevelse i naturen enn anleggsproduisert, utsatt ørretsmolt. Den anleggsproduserte smolten overlever bedre når den utsettes i elv enn i fjord. Andelen av den utsatte fisken, som vandrer, er imidlertid høyest når fisken utsettes i

saltvann. Stor smolt overlever bedre enn liten smolt. Innlandsørret overlever også når de blir utsatt i sjøen. Overlevelsen kan økes gjennom sjøvannstilvennlig før utsetting.

Emneord: Utbredelse - Livshistorie - Partiell vandring - Smoltifisering - Fysiologi - Oppdrett - Utsetting

Nina Jonsson & Bengt Finstad, Norsk institutt for naturforskning, Tungasletta 2, 7005 Trondheim.

## Abstract

Jonsson, N. & Finstad, B. 1995. Sea trout: ecology, physiology and behaviour. - NINA Fagrapport 06: 1-32.

Key words: Distribution - Life history - Partial migration - Smolting - Physiology - Hatchery rearing - Smolt releases

The brown trout is essentially a European species, but has been introduced successfully into at least 24 countries outside Europe. Water temperature, spawning conditions, oxygen content of the water, pollution and eutrophication are important environmental factors that affect the distribution of the species and the population abundance.

Nina Jonsson & Bengt Finstad, Norwegian Institute for Nature Research, Tungasletta 2, N-7005 Trondheim.

Brown trout exploit different habitats. In many tributaries along the coast, brown trout populations often are partially migratory, i.e. the populations are split into migratory and resident individuals. The migratory fish, called sea trout, migrate between freshwater and coastal waters annually. The fish migrate to sea in spring and return to freshwater in autumn.

Before migration to sea the parr smolt, i.e. change morphology, coloration, behaviour and physiology. They become silvery, and change from being positive to negative rheotactic and descend rivers in small schools. At smolting, there are surges in plasma tyroxine, cortisol and growth hormone. The amount of plasma prolactin decreases. Concurrently, the activity of the gill enzyme Na-K-ATPase increases. This enzyme is important for osmoregulation in sea water.

Mean smolt age varies between 1-7 years in wild trout, and increases with latitude. In partially migratory populations, females dominate among the migrants and males among the freshwater residents. The freshwater resident males become sexually mature earlier than their migratory counterparts. The sea trout mature sexually after 2 to 3 sea sojourns. Age at sexual maturity increases with latitude. The "decision" about migration versus residency is partly inherited and partly caused by individual growth rate as juveniles.

Water temperature, water flow and photoperiod are important environmental factors influencing smolting and the timing of sea migration. The smolts migrate mainly during nights, but in northern Norway they may migrate in daylight, too. This may be because of the small difference in light conditions during day and night. In the sea, most trout do not move far from the river mouth. Usually, the fish are recaptured less than 100 km from the mouth of the home river.

At sea, the trout feed mainly on crustacea, polychaets and fish. The growth-rate is highest during mid-summer, but the length increment is positively correlated with the length of the summer sea-sojourn. The survival at sea increase with increasing fish size.

At sea, the survival of wild sea trout is higher than that of hatchery-reared conspecifics. The survival rate of the hatchery-reared trout is higher when released in rivers than at sea. Sea survival increases with increasing smolt length. There is little differences in sea survival among fish produced from freshwater resident and anadromous trout populations. Sea survival can be increased when the fish are acclimatized to sea water before release.

# Forord

Denne fagrapporten er finansiert av Energiforsynings Fellesorganisasjon (ENFO). ENFO og Statkraft har tidligere bestilt en beslektet litteraturutredning om smoltifisering hos laksefisk generelt (Heggberget et al. 1992). I denne fagrapporten fokuseres det på sjøørret, det vil si ørret som vandrer mellom ferskvann og saltvann.

I Norge settes det hvert år ut anleggsprodusert smolt av sjøørret for å kompensere for redusert produksjon som følge av vassdragsreguleringer. Resultatene av utsettingene er varierende, noe som skyldes at smoltkvaliteten på denne fisken ikke er god nok. En stor del av den utsatte fisken blir ferskvannsstasjonær isteden for å smoltifisere og bli sjøørret. Årsaken til dette er lite kjent, men noe kunnskap finnes. Det var derfor behov for å lage en oversikt over eksisterende kunnskap om artens livshistorievariasjon og oppdretts- og utsetningsproblematikk. Tilslutt gis det en oversikt over kunnskapsmangler innen disse feltene.

Vi vil takke ENFO som har finansiert denne fagrapporten. Videre vil vi takke Tor G. Heggberget og Bror Jonsson for gjennomlesning av og kommentarer til manuskriptet.

Trondheim, mai 1995

Nina Jonsson  
Bengt Finstad

# Innhold

<b>Referat</b> .....	3
<b>Abstract</b> .....	4
<b>Forord</b> .....	5
<b>1 Innledning</b> .....	6
<b>2 Utbredelse og forekomst</b> .....	7
2.1 Utbredelse .....	7
2.2 Populasjonsstatus i Norge .....	8
2.3 Viktige faktorer som influerer på utbredelse og populasjonsstatus .....	8
2.3.1 Vanntemperatur .....	8
2.3.2 Oksygeninnholdet i vannet .....	9
2.3.3 Forurensning og eutrofiering .....	9
<b>3 Variasjoner i livssyklus</b> .....	10
<b>4 Smoltfysiologi</b> .....	11
4.1 Begrepene smolt og smoltifisering .....	11
4.2 Utseende og atferd .....	11
4.3 Osmoregulering og osmoregulatorisk kapasitet .....	11
4.4 Hormonelle endringer .....	12
4.4.1 Thyroidhormoner .....	12
4.4.2 Kortikosteroider .....	12
4.4.3 Prolaktin .....	14
4.4.4 Veksthormon .....	14
4.5 Regulering av smoltifisering .....	14
4.5.1 Lys .....	14
4.5.2 Temperatur .....	14
4.6 Sjøvannstilpasning .....	14
<b>5 Smoltøkologi</b> .....	16
5.1 Smoltifisering og vekst .....	16
5.2 Kjønnforholdet hos smolten .....	17
5.3 Tidspunkt for utvandring .....	18
5.4 Omgivelsesfaktorer som stimulerer utvandringen .....	19
5.5 Er partiell vandring styrt av arv eller miljø? .....	19
<b>6 Økologien til sjøørreten i sjøen</b> .....	21
6.1 Habitat og vandring .....	21
6.2 Ernæring .....	22
6.3 Vekst .....	22
6.4 Overlevelse .....	23
6.5 Homing .....	23
<b>7 Utsettinger av oppdrettet smolt</b> .....	24
7.1 Utsettingssted .....	24
7.2 Stammer .....	24
7.3 Alder og størrelse ved utsetting .....	24
7.4 Saltvannstilvenning .....	24
<b>8 Kunnskapsmangler</b> .....	27
8.1 Anadromi: arv eller miljø? .....	27
8.2 Habitatbruk .....	27
8.3 Utsettinger .....	27
<b>9 Litteratur</b> .....	27

# 1 Innledning

Ørretens form, farge og størrelse varierer fra vann til vann og fra vassdrag til vassdrag. Av taxonomene ble den derfor lenge beskrevet som flere arter. Linné skilte mellom fire arter, nemlig sjørørret, innsjørørret, elveørret og bekkeørret. Siden den gang har ørret blitt beskrevet som 50 forskjellige arter (Behnke 1986). Bare på de Britiske øyer var ørreten beskrevet som 10 forskjellige arter (Günther 1866). Senere forskning har imidlertid vist at våre ørretbestander tilhører en og samme art, *Salmo trutta*, men individene kan variere mye i utseende og levevis på grunn av nedarvede forskjeller samt de enkelte individenes store evne til raskt å tilpasse seg endringer i omgivelsene.

Ørreten tilhører familien Salmonidae. Denne fiskefamilien består av tre underfamilier: Coregoninae, Thymallinae og Salmoninae (Nelson 1994). Et utviklingsmessig tre i **figur 1** viser overgangen fra rent ferskvannsstasjonære arter (*Thymallus*, *Brachymystax*) til arter som hovedsakelig er anadrome (*Oncorhynchus*), men hvor yngelen oppholder seg i ferskvann en kort periode med pukkelaksen som den mest ekstreme (Smith & Stearley 1989, Sanford 1990). Hos denne arten starter yngelen sin utvandring mot havet kort tid etter klekking. Vår ørret finnes midt i dette bildet idet den består av både ferskvannsstasjonære og anadrome individer.

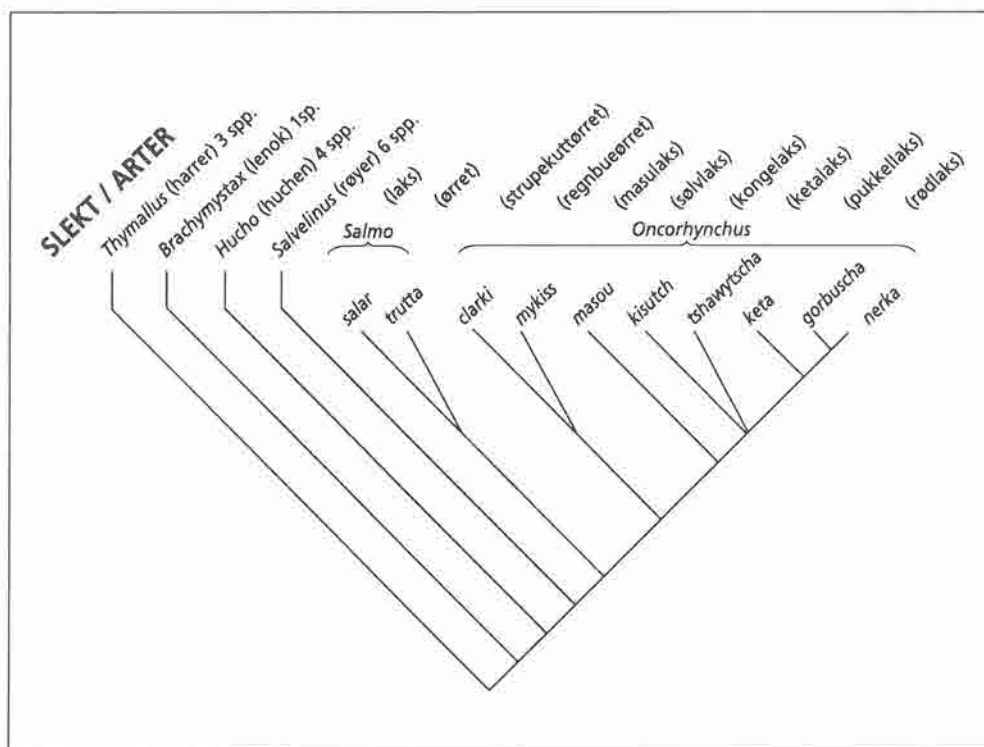
Undersøkelser har vist at kystbestander av ørret kan være partielt vandrende, det vil si at bestandene består av en ikke-vandrende (ferskvannsstasjonær) innlandsørret og en vandrende (anadrom) sjørørret. De to ørretformene kan gyte sammen innen de samme bekkene og elvene. Eksperimenter har vist at avkom av sjørørret kan utvikle seg til vandrende eller stasjonær fisk avhengig av hvor mye de spiser og hvor raskt de vokser. I hvor stor grad spaltningen skyldes nedarvede forhold og i hvor stor grad den er en effekt av omgivelsespåvirkning, er imidlertid fortsatt ikke klarlagt.

Ørretens utseende forandrer seg med levestedet gjennom livet. Ungene vokser opp i ferskvann. Elvelevende unger har kort, litt klumpete kropp. De har mørk farge og kalles parr. Ungene i en innsjø er gjerne mer langstrakte og har et lysere preg enn parr i elva. Buken er hvit, gjerne med et gult skjær langs sidene. Sjørørretungene smoltifiserer før de vandrer ut i saltvann. Smoltifisering er en prosess som setter ungene i stand til å leve i de frie vannmasser i saltvann. Kroppen blir mer langstrakt, og de blir blanke som sild med mørk rygg som gradvis går over i blanke sider og hvit buk. Dette lyse utseendet beholder sjørørreten helt fram til kjønnsmodning. I tillegg skjer det en betydelig endring i fiskens fysiologi og atferd.

Sjørørret er en viktig sportsfiskeart i Norge, med stor betydning for friluftsliv og turisme. Fisket etter sjørørret foregår både i ferskvann og i sjøen. Ifølge Norges offisielle laksestatistikk ble det i de siste årene rapportert om en årlig elvefangst på omkring 60 tonn. Fangstene av sjørørret i sjøen er på om lag 10 tonn. Det er all grunn til å anta at årlig fangstuttak er vesentlig høyere enn det som kommer til uttrykk i fangststatistikken. En landsomfattende spørreundersøkelse på 1980-tallet viste at bare fritidsfiskerne i sjøen fanget om lag 500 tonn sjørørret årlig.

I sin opprinnelse er ørret en europeisk fiskeart. Gjennom utsetninger har den imidlertid blitt spredt over store deler av verden. Til tross for dens relativt store økonomiske betydning og vide utbredelse, er økologien til spesielt den anadrome delen av bestanden relativt dårlig dokumentert, sammenliknet med for eksempel laksen.

I forbindelse med oppdrett er kravet at en god smolt skal være i stand til å overleve og vokse normalt etter utsetting i sjø. En fisk produsert til kompensasjonsutsetninger i vassdrag må også ha en normal vandrings- og antipredatoratferd etter utsetting (Staurnes & Måsøval 1991). Dette skjerper kvalitetskravet for sli-



**Figur 1.** Slektskapet mellom salmonider basert på analyse av 49 morfologiske karakterer hos 24 arter (fra Smith & Stearley 1989). Engelske navn er brukt der norske ikke finnes. - Phylogenetic tree of relationship between salmonid fishes, based on an analysis of 49 morphological characters and 24 species (after Smith & Stearley 1989).

ke utsetninger. Utsetting av kunstig produsert smolt har foregått i norske vassdrag siden 1950-tallet. Gjenfangstene fra disse utsettingene har vært svært varierende. En årsak til dette kan være at overlevelsen til den utsatte sjørørretsmolten er dårligere enn villsmoltens. Hos laks er det vist at overlevelse hos anleggsprodusert smolt bare er halvparten av villsmoltens (Jonsson et al. 1991a). Ulike temperatur- og lysregimer er forsøkt for å bedre smoltifiseringen hos laksefisk i anlegg. I tillegg har saltfóring (Zaugg & McLain 1969, Wedemeyer 1972, Wedemeyer & Wood 1974, Duston 1993, Staurnes & Finstad 1993) og saltvannsaklimatisering (5-15 ‰) vist seg å være gunstig for å produsere en god smolt (Long et al. 1977).

Hensikten med denne utredningen er å gi en oversikt over eksisterende kunnskap om sjørørret. Vi har tatt med ørretens utbredelse og viktige faktorer som påvirker denne, sjørørretens populasjonsstatus i Norge og smoltens økologi og fysiologi. Videre har vi vurdert mulige årsaker til bestandsspaltingen i ferskvannsstasjonære og anadrome individer og belyst om denne spaltingen er arvelig eller miljøbettinget. Tilslutt har vi en gjennomgang av faktorer som påvirker overlevelsen til anleggsprodusert smolt utsatt i sjøen. Basert på denne oppdateringen av kunnskap gir vi et forslag til videre forskning for å utvikle en bedre sjørørretsmolt og for å øke lønnsomheten av sjørørretutsetninger.

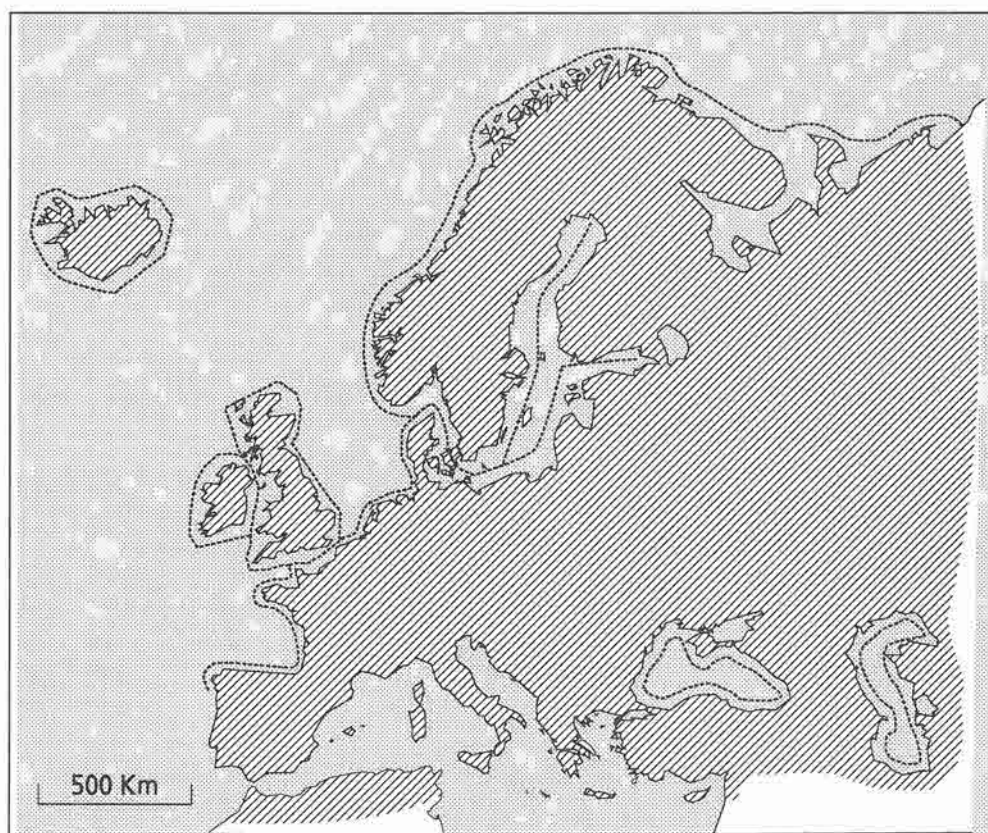
## 2 Utbredelse og forekomst

### 2.1 Utbredelse

I sin opprinnelse er ørret en europeisk fiskeart (**figur 2**). Nordgrensen for artens naturlige utbredelse er Island, Nord Skandinavia og Russland. I sør er arten naturlig utbredt langs kysten av Middelhavet til Atlasfjellene i Nord-Afrika. I tillegg finnes arten på Korsika, Sardinia og Sicilia i Middelhavet. Østgrensen er mer uklar, men antakelig fins ørret til Uralfjellene og Kaspiahavet (Elliott 1994). Mot vest er ørreten utbredt langs Atlanterhavs-kysten fra Kvitsjøen i nord til Nord-Afrika. Den anadrome formen, ofte kalt sjørørret, forekommer i vest-Europa fra 42 °N og den er funnet i alle land med elver som renner inn i Kvitsjøen, Bottenhavet og Østersjøen, den engelske kanal, Irskesjøen og Atlanterhavet sør til Biskayabukta (**figur 2**, stiplet linje). Sjørørret finnes ikke i Middelhavet, men den er funnet i Svartehavet og Kaspiahavet (Elliott 1994).

I Norge forekommer sjørørret i de fleste kystvassdrag med oppvandringmuligheter fra havet, fra Enningdalselven i sørøst til Grense Jakobselv i nordøst. I Finnmark, spesielt i kystvassdragene i Øst-Finnmark, er sjørørreten mindre utbredt. Det samme gjelder Østfold, der formen bare forekommer i et fåtall lokaliteter.

Ørret har til nå blitt innført i minst 24 land utenfor Europa. Den ble utsatt i øst Russland i 1852, New Zealand i 1864 og Tasmania i 1864. Til USA kom den i 1883, til Canada i 1887, Australia i 1888, Japan i 1892 og Sør-Afrika i 1890. Til land i Sør-Amerika ble den innført i tidsrommet 1904-1938 (Elliott 1994). På bakgrunn av utsetninger har arten derfor nå en vid utbredelse også utenfor Europa.



**Figur 2.** Ørretens naturlige utbredelse (skråskravur). Sjørørretens utbredelse er markert med stiplet linje. - Native distribution of brown trout (hatched area); the dashed lines indicate the distribution of sea-trout.



## 2.2 Populasjonsstatus i Norge

På bakgrunn av en vurdering av status for sjøørretbestandene i de enkelte vassdrag har DN og Fylkesmennene delt vassdragene inn i følgende 5 kategorier:

- Kategori 1. Vassdrag hvor de naturlige bestandene er utryddet.  
 Kategori 2. Vassdrag hvor bestandene er truet av utryddelse. Til denne kategorien hører de fleste elver som har stor fiskedød på grunn av *Gyrodactylus salaris*, forsuring eller andre årsaker.  
 Kategori 3. Vassdrag som har nedsatt produksjon eller hvor bestandene er sårbare. Til denne kategorien hører elver med så betydelige inngrep eller påvirkninger at de naturlige bestandene er spesielt sårbare. Årsaker er vassdragsreguleringer, forurensning, fiskesykdommer, rømt oppdrettslaks, overbeskatning etc.  
 Kategori 4. Vassdrag som har små bestander fra naturens side. Til denne kategorien hører vassdrag som har kort strekning med anadrom laksefisk eller som av andre årsaker har små bestander fra naturens side. Også bestander som er fåtallige, men med høy produksjon i forhold til arealet, tilhører denne kategorien.  
 Kategori 5. Vassdrag hvor bestandene er og har vært store i lang tid. I denne kategorien bør vassdragene ha vedvarende store bestander.

Bestandssituasjonen pr. 1. januar 1995 for tilsammen 1090 sjøørrevassdrag er gitt i **tabell 1**. Hovedmengden av sjøørrevassdragene (72%) er plassert i kategori 4 og 5, altså henholdsvis

vassdrag med fåtallige bestander fra naturens side og vassdrag som har hatt og har fortsatt store bestander. Vassdrag hvor artene er sårbare (kategori 3) eller der bestandene er truet av utryddelse (kategori 2) utgjør tilsammen 20%. Videre utgjør vassdrag hvor sjøørreten er utryddet (kategori 1) 2%. Vassdrag hvor status for bestandene er ukjent er merket med "X" og vassdrag hvor det er usikkert om arten vil danne bestander er merket med "?". Generelt er bestandsstatus hos sjøørret dårligere kjent i forhold til for eksempel laks. Denne kategoriseringen er derfor beheftet med mange usikkerheter.

## 2.3 Viktige faktorer som influerer på utbredelse og populasjonsstatus

### 2.3.1 Vanntemperatur

Vanntemperaturen i ferskvann er trolig den viktigste faktoren som bestemmer grensene for ørretens utbredelse (MacCrimmon & Marshall 1968). Den eksakte øvre og nedre temperaturgrense som eggene overlever ved er usikker. Jungwirth & Winkler (1984) hevder at grensene er henholdsvis 16 og <4 °C, men at dødeligheten øker drastisk når temperaturen kommer over 9 °C. Humpesch (1985) derimot, mener at den øvre og nedre temperaturgrense er henholdsvis 15 og < 1,4 °C. Crisp (1989) har vist at ørretegg kan overleve ned til 0 °C, hvilket sammenfaller med den temperaturen eggene ofte opplever i norske elver om vinteren. Alt i alt tyder dette på at eggene kan tåle fra 0 til 16 °C selv om dødeligheten kan være høy spesielt ved høye temperaturer.

**Tabell 1.** Bestandssituasjonen for sjøørret pr. 1. januar 1995. Fylkesvis oversikt over sjøørrevassdrag inndelt i kategorier (fra Anon. 1995). - Population status of Norwegian sea trout 1 January 1995 (from Anon. 1995).

Fylke	Kategori							Sum
	1 Utryddet	2 Truet	3 Sårbar	4 Liten	5 Stor	X Ukjent	? Usikker	
Østfold	15	13	3					31
Oslo og Akershus			7		1			8
Buskerud			2	1	1			4
Vestfold		1	9	6	1			17
Telemark				3	1			4
Aust-Agder	2	4	15	9	1			31
Vest-Agder			20	9			1	30
Rogaland			16	15	3			34
Hordaland	2	3	22	9	21			57
Sogn og Fjordane		1	3	27	9			40
Møre og Romsdal		14	30	128	22	32		226
Sør-Trøndelag			9	65	14			88
Nord-Trøndelag	3	1		95	27		1	127
Nordland		3	36	101	127	16		283
Troms		1		36	9	9	5	60
Finnmark	2			14	34			50
<b>Totalt</b>	<b>24</b>	<b>41</b>	<b>172</b>	<b>518</b>	<b>271</b>	<b>57</b>	<b>7</b>	<b>1090</b>

Temperaturrensene for eldre ørret har vært undersøkt av blant annet Elliott (1981, 1982). Han hevder at den øvre temperaturrensen varierer mellom 25 og 30 °C avhengig av akklimatiseringstemperaturen, mens den nedre grensen for å overleve er 0 °C. Temperaturrensene for vekst er mellom 4-19,5 °C. Optimaltemperaturen for vekst (den temperaturen der veksten er best) hos ørret fra Lærdalselva viste seg å være mellom 14 og 17 °C (Forseth & Jonsson 1994), og optimaltemperaturen synes å variere mellom bestander i takt med gjennomsnittlig sommer-temperatur i den lokaliteten arten er tilpasset (Forseth 1994). Forsøkene med Lærdalsørret tyder på at sjøtemperaturen er viktigere enn ferskvannstemperaturen for utviklingen av optimaltemperaturen for vekst. Lærdalsørreten opplever sjelden temperaturer over 10-11 °C i ferskvann, mens overflatetemperaturen den møter i Sognefjorden ofte er 17 °C om sommeren. Videre synes yngre og mindre fisker å være mer temperatur-følsomme enn større fisk. De unge stadiene vokser dårlig og blir lite aktive når temperaturen faller sammenliknet med større fisk. Årsaken til dette er ikke kjent. I følge Heggenes et al. (1993) blir ørreten mer nattaktiv når temperaturen faller under 10 °C. Dette antas å gi beskyttelse mot varmblodige predatorer som fugl og pattedyr. Deres aktivitet opprettholdes selv ved lav vanntemperatur i motsetning til de vekselvarme fiskene som får redusert aktivitet. Samtidig med denne overgangen fra dagaktivitet til nattaktivitet forbedres fiskens evne til å se under dårlig belysning når temperaturen blir lav.

### 2.3.2 Oksygeninnholdet i vannet

Den nest viktigste faktoren som bestemmer utbredelsen av ørret er oksygeninnholdet i vannet. Oksygenbehovet for ørret og andre laksefisker er høyere enn for mange andre fiskearter. For frittstående ørret er den nedre grense for oksygenkonsentrasjonen i vannet 5,0-5,5 mg/l, og for å vokse godt bør oksygenmetningen helst være over 8 mg/l. (Mills 1971). For nærstående arter er den nedre grense for eggene mellom 1 mg/l ved 5,5 °C til 7-10 mg/l, ved 10-17 °C (Davis 1975, Hamor & Garside 1975, 1976, Turnpenney & Williams 1980, Crisp 1989). Disse verdiene forutsetter at vanngjennomstrømning i fiskens gytegrøp er god, spesielt når vanntemperaturen er forholdsvis høy slik den kan være under gytinga om høsten eller ved klekkeskudetidspunktet om våren. Den økte aktiviteten i forbindelse med klekkingen fordrer også ekstra god oksygentilgang.

### 2.3.3 Forurensning og eutrofiering

Luft og nedbør bringer med seg forurensninger fra industrivirksomhet både i Norge og andre land. Best kjent er tilførselen av sur nedbør til Skandinavia fra Europa. I Norge i dag er alle fylker sør for Trøndelag og Møre og Romsdal berørt av forsuring, i tillegg til østlige deler av Finnmark. Fiskebestandene på et landområde på ca 71 000 km<sup>2</sup> er skadet på grunn av forsuring (Berger et al. 1992).

Sjøørreten er mindre følsom for forsuring enn laksen, og situasjonen for sjøørreten er derfor ikke like alvorlig som den er for laksen (Rosseland & Skogheim 1984). Forsuring har ført til at mange sjøørretbestander på Sørlandet er sterkt redusert og

noen er også borte. Dette gjelder spesielt vassdrag som drenerer høyreliggende områder med skrint jordsmonn. De kystnære områdene har langt mindre forsuringsskader enn tilfellet er i innlandet, på grunn av marine avleiringer som nøytraliserer den sure nedbøren. I moderat forsurrende vassdrag, der bare laksestammene er redusert, kan sjøørreten øke i antall på grunn av mindre konkurranse fra laksen. I mange elver som er så forsuret at laksen er utryddet, er situasjonen imidlertid kritisk også for sjøørreten.

En kvalitativ tetthetsregistrering av ørretunger og vannkjemiske analyser ble foretatt i tilløpsbekker til innsjøer i vassdragene Bjerkreim og Vikedal (Rogaland) og Gaula (Sogn og Fjordane) (Hesthagen et al. 1992). I Vikedal og Gaula var kalsiuminnholdet i vannet den parameteren som best forklarte variasjonen i tettheten av både yngel og eldre ørretunger. I Bjerkreim var pH i vannet best korrelert med tetthet, men også kalsium, alkalinitet og høyde over havet ga signifikante korrelasjoner. Høyere innhold av kalsium i Bjerkreimsvassdraget er trolig årsaken til at denne faktoren har mindre betydning for tettheten av ørretunger. Sviktende rekruttering hos ørreten i Bjerkreim skjer i lokaliteter med gjennomsnittlig pH og kalsium på henholdsvis 4,96 og 0,54 mg Ca/l. Tilsvarende verdier i Vikedal og Gaula er henholdsvis 5,09 og 0,38 mg Ca/l og 5,35 og 0,23 mg Ca/l.

I moderate mengder vil tilførsel av næringssalter og organisk stoff, for eksempel fra landbruk og husholdninger, virke positivt på produksjonen av laksefisk. Blir tilførselen for stor blir den imidlertid en fare for bestandene av sjøørret. Stor nedbrytning av organisk stoff vil kunne føre til oksygenvinn og fiskedød. Mange sjøørretbestander er utryddet eller sterkt redusert som følge av landbruksforurensning. Dette gjelder spesielt sørover i Europa, men forekommer også i bekker på Østlandet, Jæren og i Trøndelag. I sidebekker til Verdalselva i Nord-Trøndelag er det registrert en vesentlig økning i fisketettheten etter at tilførselen av forurensende stoffer ble redusert. I bekker med sjøørret hvor vannføringen er liten blir ofte effektene av forurensningene større enn i store vassdrag, fordi det forurensede tilsiget blir lite fortennet.

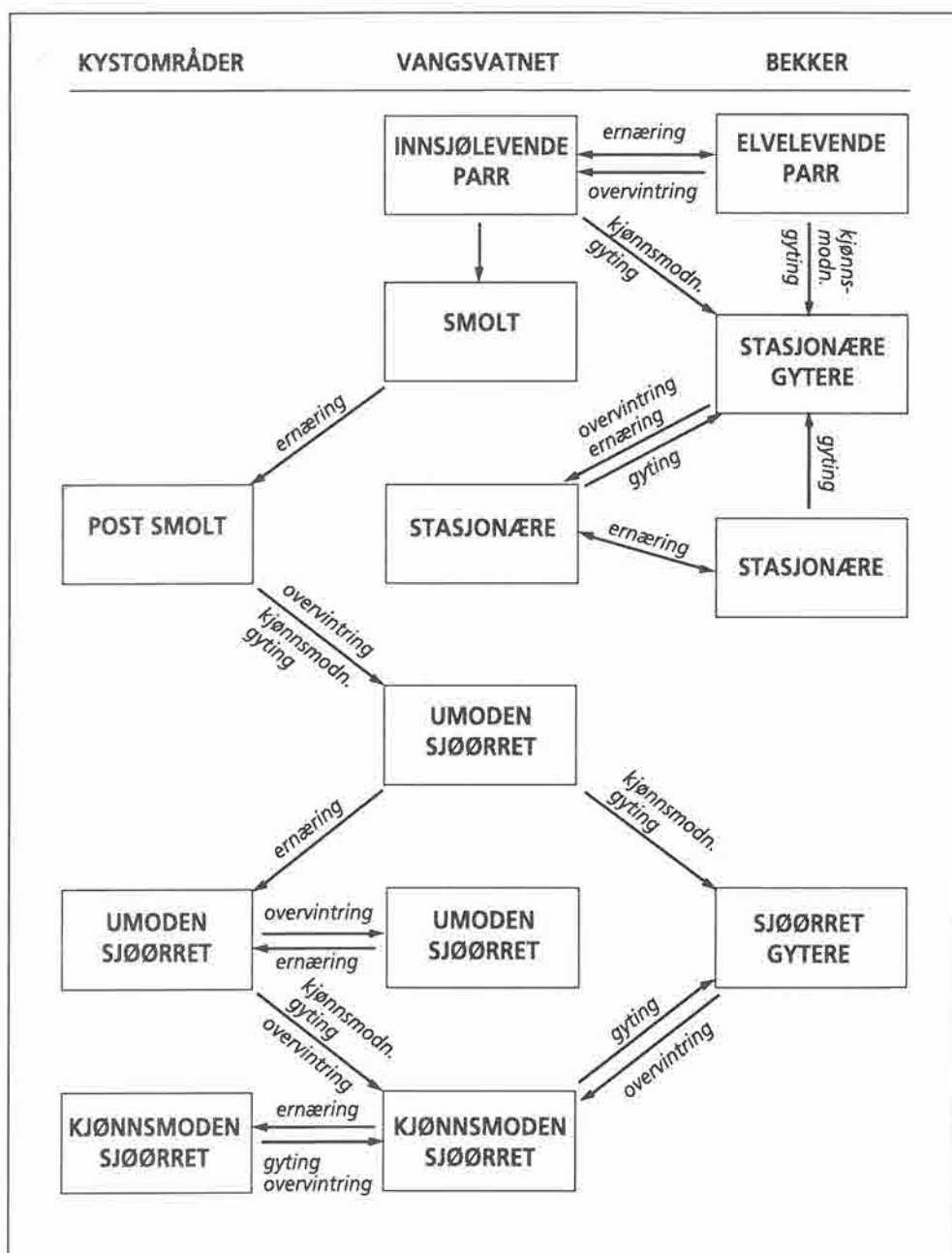
*Ørreten var opprinnelig en europeisk art, og naturlig utbredt fra Island og Nord Skandinavia i nord til Middelhavet i sør. Arten har etter hvert fått en videre utbredelse, i det den har blitt innført i 24 land utenfor Europa. Viktige faktorer som påvirker ørretens utbredelse og populasjonsstatus er vanntemperatur, oksygeninnhold i vannet, forurensning og næringsrikdom.*

### 3 Variasjoner i livssyklus

Ørreten kan utnytte mange forskjellige habitater i løpet av livssyklus (figur 3). De voksne gyter som oftest i rennende vann om høsten, og gyteområdet er også oppvekstområdet for yngelen den første tiden etter klekking (Jonsson 1989). Spredningen av ungene varierer derimot mye mellom populasjoner. Noen ørreter lever hele livet i fødeelva. Disse individene blir som oftest kjønnsmodne som 2 eller 3 åringer, og hannene kjønnsmodnes som regel yngre enn hunnene (Elliott 1994). I andre populasjoner lever ørreten i gyteområdet i 1-2 år, før de vandrer ut i en større elv der næringsforhold og skjulmuligheter for større fisk er bedre. De voksne returnerer til fødeområdene når de skal gyte. Jonsson & Sandlund (1979) studerte vandringen til ørretpopulasjonen i Østre Åra, en sideelv til Søre Osa i Hedmark. De fant at ørretungene begynte å vandre fra Østre Åra til Søre Osa allerede i første leveår. Ved kjønnsmodning vandret de voksne

fiskene tilbake til Østre Åra for å gyte. Denne livssyklusen er også dokumentert for ørreten i elven Usk i Wales (Bembo et al. 1993).

Den tredje formen for livssyklus finner vi hos ørret som vandrer fra elva til innsjø. Ørreten i Windermere, den største naturlige innsjøen i England, gyter i småbekker som drenerer til innsjøen. Når yngelen er 1 (16% av populasjonen), 2 (70%) og 3 år (14%) vandrer de fra småbakkene og ut i Windermere (Craig 1982). Gytepopulasjonen består av hanner og hunner som returnerer fra Windermere og modne hanner som er bekkestasjonære. Liknende vandringmønster er også dokumentert hos ørreten i Myrkdalsvatnet og Oppheimsvatnet på Voss (Haraldstad & Jonsson 1983, Schei & Jonsson 1989) og Stovindeln i Nord-Sverige (Näslund 1993). Ørreten i Mjøsa har en liknende livshistorie (Taugbøl 1994 og ref. i denne). Ungene lever i elver og bekker rundt Mjøsa i 2-4 år før de vandrer ut i innsjøen. Som kjønnsmodne vandrer de tilbake til elvene for å gyte.



Figur 3. Skjematisk modell av livshistorien til ferskvannsstasjonær og anadrom ørret fra Vangsvatnet på Voss (fra Jonsson 1985). - Schematic model for the life history of freshwater and sea-run migrant brown trout spawning together in tributaries of Vangsvatnet lake (from Jonsson 1985).

Den fjerde formen finner vi hos ørret som vandrer fra gyteelva til estuarier og kystfarvann (**figur 3**; e.g. Jonsson 1989, Berg & Jonsson 1990). Denne er den mest sammensatte livssyklusen. Etter smoltifisering foretar sjøørreten årlige vandringer mellom ferskvann og sjøen. Om høsten vandrer både kjønnsmodne og umodne individer til ferskvann; de modne for å gyte, de umodne for å overvintre. Kjønnsmodne individer vandrer tidligere opp enn umodne.

Ørretbestander kan være partielt vandrende, det vil si at samme bestand kan bestå av individer som lever hele livet i ferskvann (ferskvannsstasjonære), og vandrende individer som vandrer mellom ferskvann og sjøen (Jonsson & Jonsson 1993). Avkommet av både stasjonære og vandrende individer vokser opp sammen og de kan som unger (parr) ikke skilles på utseende. Videre har eksperimenter vist at egg fra stasjonær ørret kan produsere vandrende individer og egg fra vandrende ørret kan gi ferskvannsstasjonære individer (Skrochowska 1969). Dette er også demonstrert gjennom utsettinger av ørret i vassdrag på New Zealand (Frost & Brown 1967) og i Nord-Amerika (Rounsefell 1958).

*Ørreten kan utnytte flere forskjellig habitater i løpet av livssyklus. Noen ørretpopulasjoner lever hele livet i elva. I andre lokaliteter kan ørreten leve i fødeelva de første årene før den vandrer ut til en større elv. En tredje livssyklus finner vi hos ørreter som vandrer mellom fødeelva og en innsjø, og en fjerde hos ørret som vandrer fra fødeelva til estuarier og kystfarvann. Ørretpopulasjoner kan være partielt vandrende, dvs. at samme bestand kan bestå av både ferskvannsstasjonære individer, som lever hele livet i ferskvann, og anadrome individer som vandrer mellom ferskvann og saltvann.*

## 4 Smoltfysiologi

### 4.1 Begrepene smolt og smoltifisering

Smoltifisering hos laksefisk er en sammensatt prosess som omfatter store endringer i fiskens atferd, utseende og fysiologi (Folmar & Dickhoff 1980, Wedemeyer et al. 1980, Langdon 1985, McCormick & Saunders 1987, Hoar 1988, Heggberget et al. 1992). Smoltifiseringen foregår gradvis og starter i god tid før utvandring til sjøen. Forberedelsen til et sjøliv består av flere mer eller mindre uavhengige prosesser. Disse prosessene synkroniseres av fiskens ytre miljøforhold (lys, temperatur, strøm) slik at utvandringen kan skje på det best mulige tidspunktet. Hos ville bestander skjer utvandringen i løpet av noen uker om våren og forsommeren. Utvandringstiden kan variere fra år til år innen samme elv, mellom elver og med breddegrad avhengig av omgivelsesforholdene (Metcalf & Thorpe 1990).

### 4.2 Utseende og atferd

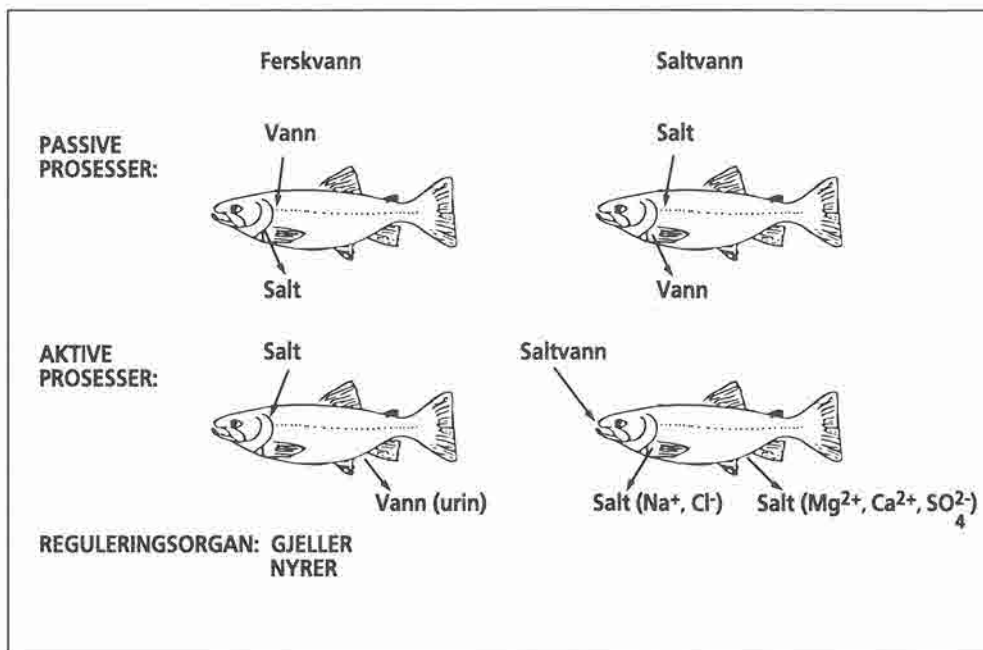
I elva er yngelen (parr) bunnlevende og territoriell. Karakteristisk draktfarge er mørk brun-grønn. Elvelevende individer kan ha store parrmerker på sidene (Folmar & Dickhoff 1980). Parren er stasjonær og orienterer seg mot strømmen (positiv rheotaxi) (Symons 1976). Under smoltifiseringen blir den mørke fargen som er lokalisert dypt i huden, skjult på grunn av akkumulering av nitrogenholdige avfallsstoffer (guanin og hypoxanthin) i de øvre lag av underhuden og utenpå skjellene (Johnston & Eales 1967). Disse fargestoffene gir smolten det typiske utseendet med blanke sider, hvit buk og mørk rygg (Johnston & Eales 1970, Hoar 1988). Hos ørret blir finnene under fisken gradvis lysere og hos smolten er brystfinnene gule og bukfinnene nærmest hvite. Fiskens kondisjonfaktor (vekt/lengde-forholdet) går ned, noe som medfører at fisken får en slankere kroppsform. Endringen i kroppsform skyldes nedbrytning av fettvev og økt lengdevekst (Hoar 1988).

Ved smoltifisering skjer det store endringer i fiskens atferd. Smolten viser en tendens til å slippe seg med strømmen (negativ rheotaxi), aggressiviteten avtar og tendensen til å samles i stim øker (Folmar & Dickhoff 1980). En markert reduksjon i svømmekraften mot strømmen er også observert i denne delen av livet (Smith 1982).

### 4.3 Osmoregulering og osmoregulatorisk kapasitet

De fleste beinfisker har nær konstant saltholdighet i blodet livet gjennom (290-340 mOsmol/l), uavhengig av saliniteten i det ytre miljø (McCormick & Saunders 1987).

I ferskvann er laksefiskene hyperosmotisk, det vil si at kroppsvæsken er salttere enn vannet rundt fisken, slik at vann diffunderer inn og saltioner ut (Evans 1979) (**figur 4**). Ionetapet i ferskvann motvirkes ved aktivt opptak av eneverdige ioner (Na<sup>+</sup> og Cl<sup>-</sup>) over gjellene (Evans 1984). Nyrenes filtrasjonsrate og reab-



**Figur 4.** Osmoregulatoriske konsekvenser for en laksefisk i ferskvann og saltvann.- Osmoregulatory consequences for anadromous salmonids in freshwater and in seawater

sorbsjonen av salt er høy, slik at vannoverskuddet hos fisken skilles ut via en fortennet urin (Foskett et al. 1983). Hos regnbueørret (*Onchorhynchus mykiss*) er for eksempel urinutskillelsen fra 0,34 til 1,0 ml pr. time pr. gram kroppsvekt (Holmes 1961, Lahlou et al. 1975), og en kan vente at tallet vil være omtrent det samme hos vår ørret.

I sjøvann er laksefiskene hypoosmotisk, det vil si at kroppsvæskens saltholdighet er lavere enn sjøvannets. Det er derfor en konstant fare for dehydrering gjennom tap av kroppsvæske og økt ioneinnstrømming (Evans 1979). Vanntapet til omgivelsene erstattes ved at fisken drikker sjøvann, samtidig med at nyrenes filtreringshastighet av blodet er lav (McCormick & Saunders 1987). I sjøvann er urinutskillelsen hos regnbueørret opp til 0,03 ml pr. time pr. gram kroppsvekt, det vil si under 10% av urinutskillelsen i ferskvann (Holmes 1961, Lahlou et al. 1975). Overskuddet av enverdige ioner ( $\text{Na}^+$  og  $\text{Cl}^-$ ) skilles ut via gjellene (Payan & Girard 1984) og et overskudd av toverdige ioner ( $\text{Mg}^{2+}$  og  $\text{Ca}^{2+}$ ) over nyrene (Evans 1979).

Under smoltifiseringen øker aktiviteten av gjelleenzymet Na-K-ATPase hos laksefisk (Zaugg & McLain 1972). Denne økning av enzymet blir av fysiologene brukt som en indikator på smoltifiseringsprosessen (Hoar 1988). Dette enzymet er viktig for at fiskene skal kunne opprettholde saltbalansen i saltvann. Det kan imidlertid ikke brukes til å avgjøre smoltkvaliteten (Ewing et al. 1985, Duston et al. 1991).

Perioden umiddelbart etter overføringen fra ferskvann til saltvann og opp til 10 timer kalles "kriseperioden" og inneholder flere fysiologiske hendelsesforløp (figur 5). Denne perioden er etterfulgt av en periode på 8 til 10 dager der langsommere fysiologiske endringer finner sted ("stabiliseringsperioden") og ender tilslutt i en komplett tilpasning til saltvann. Nivået av saltioner i kroppsvæsken hos sjøørret i saltvann er ikke vesensforskjellig fra ferskvannsnivået.

## 4.4 Hormonelle endringer

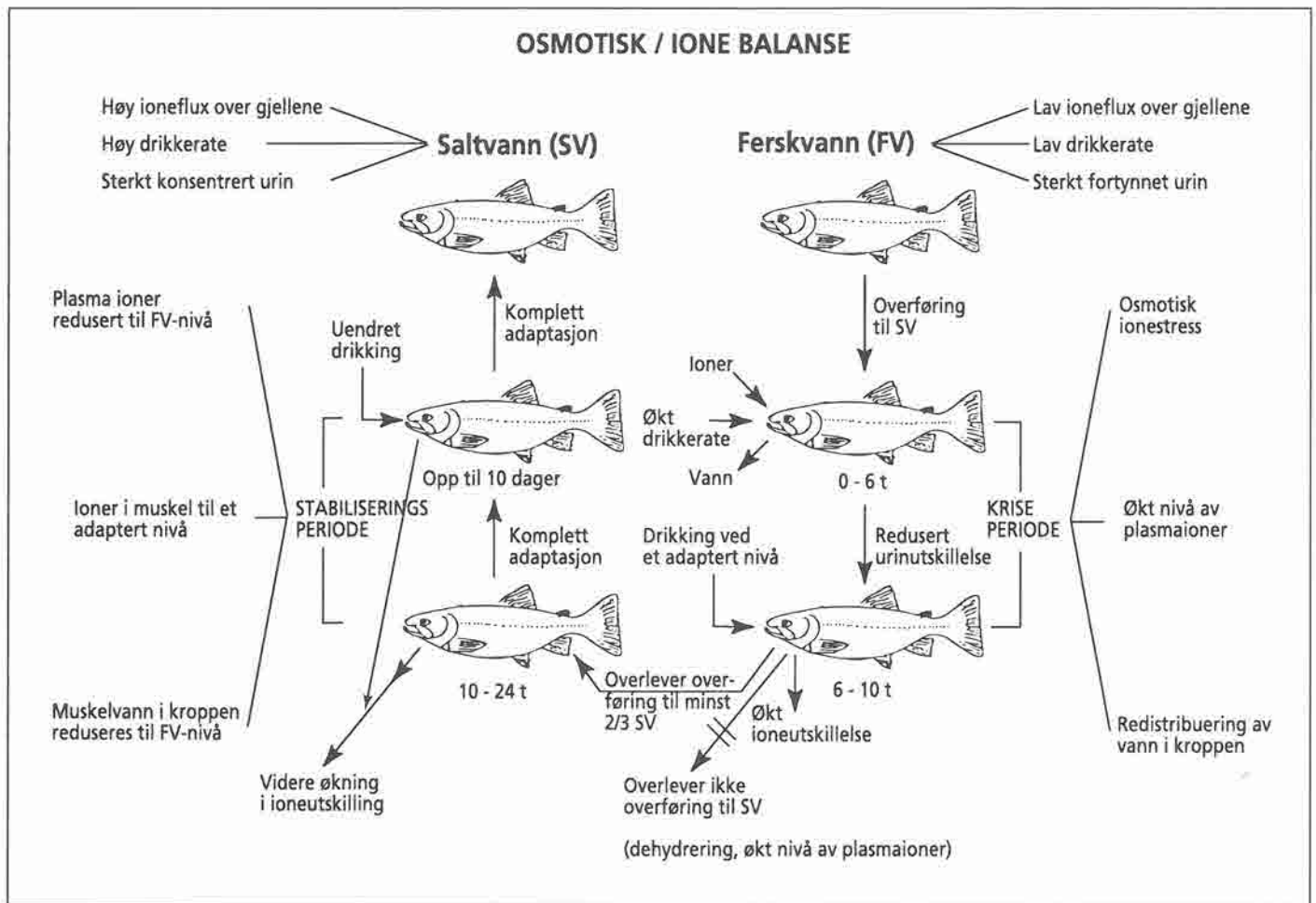
Det skjer store endringer i laksefiskenes hormonspeil under smoltifiseringen. En inngående beskrivelse av disse hormonelle endringer er gitt hos Barron (1986), Hoar (1988) og Boeuf (1993). Endringene i hormonstatus er påvirket av miljømessige faktorer som synkroniserer smoltifiseringen både gjennom nervemessige og indre kjemisk påvirkning (figur 6). De viktigste hormonene som bidrar under smoltifiseringen er thyroïdhormoner, prolaktin, veksthormon og kortikosteroider.

### 4.4.1 Thyroïdhormoner

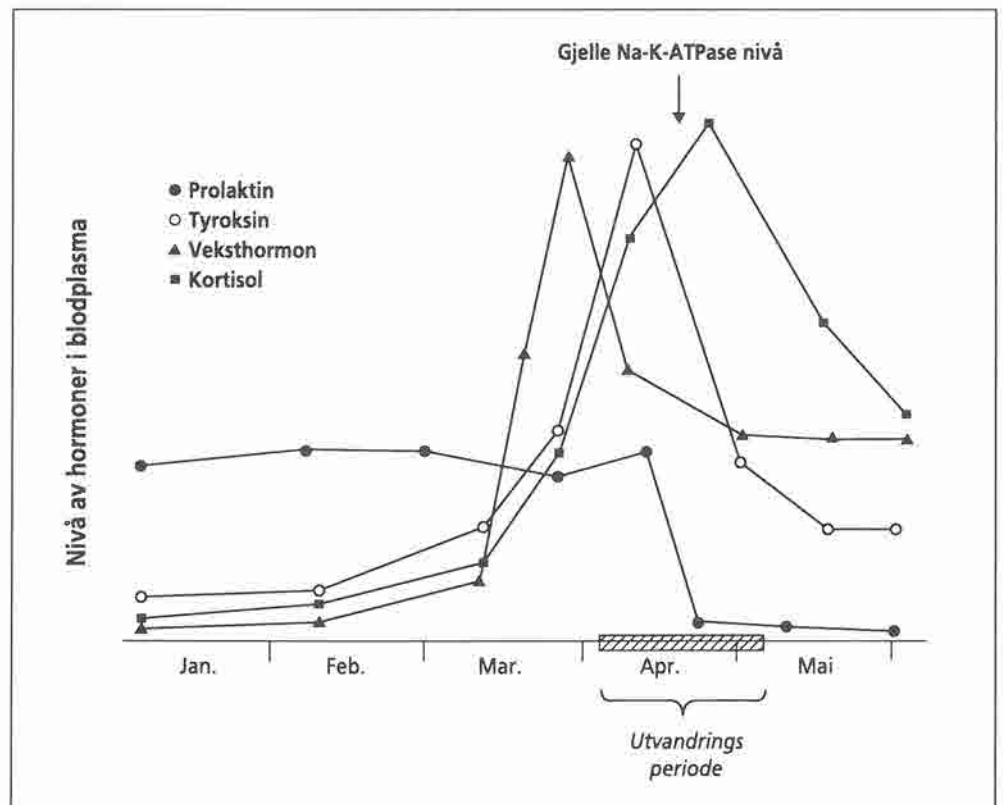
Allerede i 1939 observerte Hoar at thyroïdkjertelen ble aktivert under laksefiskenes smoltifisering (Hoar 1939), men Dickhoff et al. (1978) var de første som rapporterte om en økning i konsentrasjonen av plasma tyroksin under smoltifisering. Denne økningen av tyroksinnivået i plasma skjer i forkant eller samtidig med smoltifiseringen (Dickhoff & Sullivan 1987). Injeksjoner med tyroksin i fisk har ført til sølvfarging (Robertson 1949) og økt preferanse for sjøvann (Baggerman 1963). Tyroksin virker inn på smoltens utseende og virker regulerende på andre hormoner (Hoar 1988). I tillegg virker det inn på fiskens aktivitet (Youngson et al. 1989).

### 4.4.2 Kortikosteroider

Et høyt nivå av kortisol i blodet ser ut til å falle sammen med et høyt nivå av gjelleenzymet Na-K-ATPase hos smoltifiserende laksefisk (Specker 1982). Kortisol øker vannstrømmen gjennom gjellene (Rankin & Bolis 1984). I et overføringsforsøk hvor laksefisk har blitt flyttet fra ferskvann til saltvann, viser det seg at økt nivå av kortikosteroider øker sjøvannstoleransen (Nichols & Weisbart 1985). Kortisol virker også inn på energimetabolismen ved å aksellerere protein og fettnedbrytningen, samt glukoneogenesen (Mazeaud et al. 1977, Sheridan 1986).



**Figur 5.** Osmoregulatoriske endringer hos en laksefisk ved overføring fra ferskvann til sjøvann (fra Bath & Eddy 1979). - Osmoregulatory consequences for anadromous salmonids when transferred from freshwater to seawater (from Bath & Eddy 1979).



**Figur 6.** Hormonelle endringer under smoltifisering hos laksefisk (fra Boeuf 1993). - Hormonal changes during smoltification in anadromous salmonids (from Boeuf 1993).

#### 4.4.3 Prolaktin

Prolaktin virker inn på flere organer som regulerer blodets saltholdighet slik som gjeller, nyrer, tarm, urinblære og svelg. Prolaktin virker inn på konsentrasjonen av natrium og en nedgang i vanngjennomtrengeligheten i gjellene hos euryhaline fisk som lever i ferskvann (Loretz & Bern 1982, Hirano 1986). Prolaktinnivået i blodet hos fisk avtar under smoltifiseringen (Prunet & Boeuf 1985, 1989, Young et al. 1989).

#### 4.4.4 Veksthormon

Veksthormonet virker ikke bare inn på vekst hos fisk, men det virker også inn på reguleringen av blodets saltholdighet (Komourdjian et al. 1976a,b, Clarke et al. 1977). En periode med hurtig vekst gir vanligvis økt salttoleranse mot slutten av smoltifiseringen (Bjørnsson et al. 1989, Young et al. 1989, Duston & Saunders 1990). Konsentrasjonen av veksthormon i blodet øker ved smoltifiseringen og det er vist at smolt alltid har et høyt nivå av dette hormonet. Hos Atlantisk laks øker nivået av dette hormonet etter at laksen har blitt overført til sjøvann (Boeuf et al. 1989) og det er vist at veksthormonnivået øker sammen med tyroksin. Injeksjoner av veksthormonet har vist seg å øke den hypoosmoregulatoriske kapasiteten hos regnbueørret (Bolton et al. 1987, Collie et al. 1989) og sjøørret (Madsen 1990) samt øke aktiviteten til gjelleenzymet Na-K-ATPase (Richman & Zaugg 1987, Madsen 1990).

### 4.5 Regulering av smoltifisering

#### 4.5.1 Lys

For å sikre at smoltifisering skjer på et tidspunkt som gir optimal overlevelse, må den synkroniseres med årstidsvariasjonen i naturen. En faktor som regulerer fiskens livshistorie er daglengden (fotoperioden). Daglengden er lik på samme tid av året hvert år. Den kan derfor "fortelle" fisken når på året det er, slik at fisken kan synkronisere sine fysiologiske endringer med omgivelsene. Av de forskjellige prosessene som er involvert i smoltifiseringen synes veksthastighet, hypoosmoregulatorisk reguleringsevne og vandringsatferd å være mest følsomme for fotoperiodiske endringer.

Hos laksefisk er daglengden den viktigste faktoren som kontrollerer tidspunkt for smoltifisering (Poston 1978, Wedemeyer et al. 1980, Lundqvist 1983, Parker 1984). Ved manipulering med fotoperioden kan tidspunktet for de smoltifiserings-relaterte endringene forskyves (Saunders & Henderson 1970, Wagner 1974, Clarke et al. 1978, Clarke 1989). En periode på mer enn 2 måneder med kort dag (6 timer lys og 18 timer mørke) før en periode med økning av daglengde ser ut til å være nødvendig for å synkronisere smoltifiseringen (Clarke & Shelbourne 1986). Endogene (indre) rytmer forårsakes av pacemakere (oscillator) som i nærvær av eksterne stimuli overfører signaler til det neuroendokrine system. Synkronisering-en skjer ved formidling av informasjon om lysnivå fra perifere fotoreseptorer i retina og pinealorganet (Moore-Ede et al. 1982). Pinealorganet kan gjennom lysinhibert/

mørkestimulert frigivelse av melatonin indusere fysiologiske reaksjoner som f.eks. økt sølvfarging av kroppen, forbedret osmoregulering og endring av atferd (Kavaliers 1980).

#### 4.5.2 Temperatur

Vanntemperaturen påvirker hastigheten til smoltifiseringsprosessen. En økning i vanntemperaturen kan aksellerere smoltifiseringsprosessen (Strand & Finstad 1995), men det kan samtidig også medføre en raskere igangsettelse av desmoltifiseringen (Clarke et al. 1978, 1981, Soivio et al. 1988, 1989a,b, Staurnes et al. 1992). En økning av temperatur synes å stimulere den fysiologiske smoltifiseringen og vandringsatferden i større grad enn det konstant vanntemperatur gjør. Dette er en problemstilling som er aktuell når det gjelder grunnvannsinntak i enkelte settefiskanlegg.

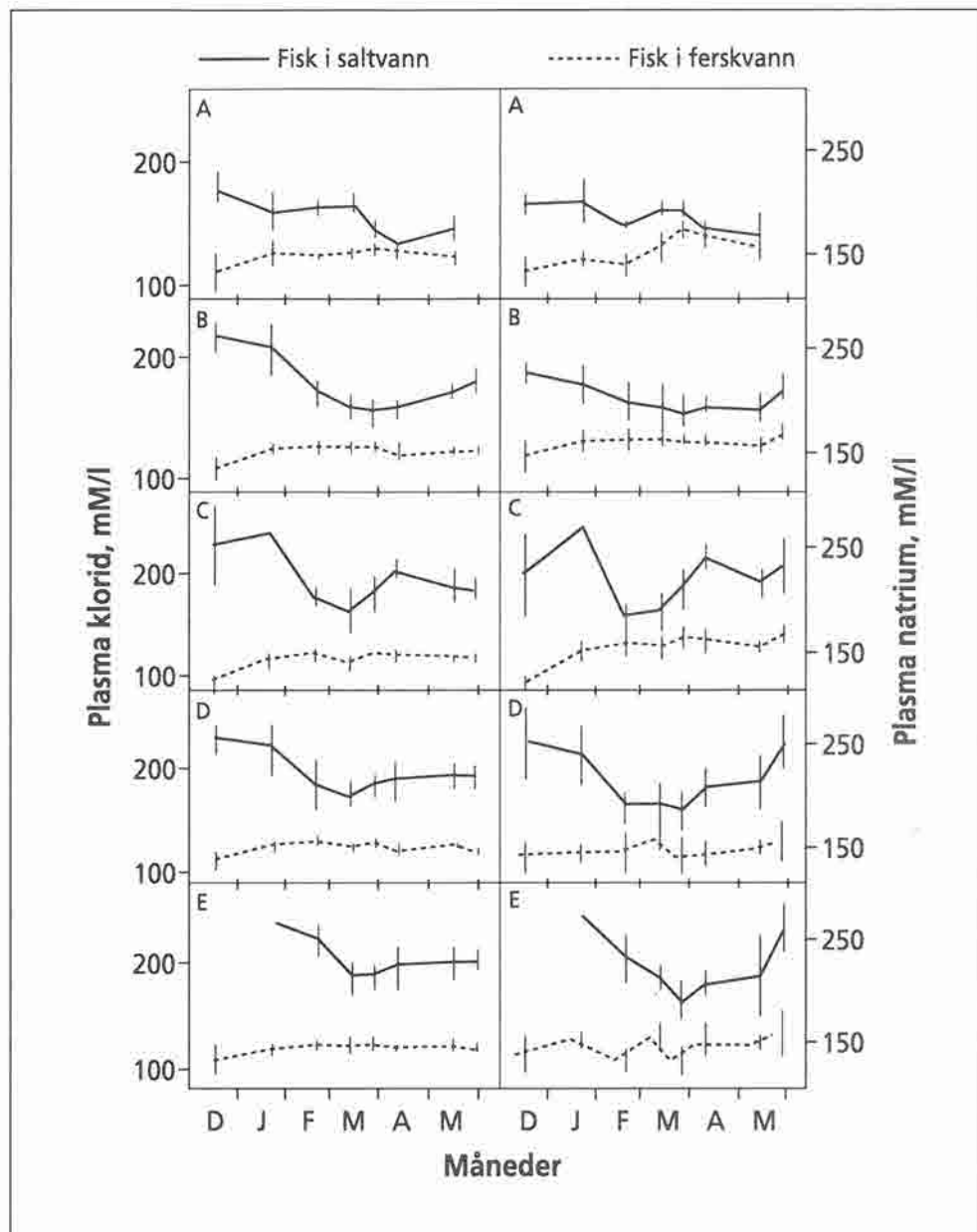
### 4.6 Sjøvannstilpasning

Eksperimenter i laboratoriet viser at overlevelsen hos sjøørret øker dersom smolten blir akklimatisert til sjøvann. Gordons (1959a) undersøkelser viste at ørreten ville ha god overlevelse hvis den ble akklimatisert til rater inverst proposjonalt til temperatur. Etter en uke i sjøvann var blodplasmanivået av salter nært ferskvannsnivået, det vil si at ørreten var akklimatisert til sjøvann. Et annet forsøk der ørreten ble holdt 5 måneder i sjøvann, viste at blodplasmainnholdet av salter holdt seg på et konstant nivå (Gordon 1959b).

Ørret eksponert for økende saltholdighet viste tegn på smoltifisering, for eksempel økende gjelle Na-K-ATPase aktivitet (Boeuf & Harache 1984). I tillegg fikk fisken god vekst og overlevelse etter utsetningen i sjøvann. Det høye nivået av gjelle Na-K-ATPase aktivitet i ferskvann, det vil si før sjøvannseksposering, viste at denne fisken var preadaptert til et sjøvannsopphold. Senere eksperimenter av Høgstrand & Haux (1985) bestod i å eksponere ørret til standardiserte sjøvannstester fra februar til juli. De fant at ørreten i løpet av april hadde utviklet full sjøvannstoleranse. Madsen (1990) foretok injiseringer av kortisol og veksthormon på ørret og fant ut at dette hadde en gunstig virkning på smoltifiseringen. Dette er i tråd med tidligere resultater på andre laksefisk (Hoar 1988). Undersøkelser av Tanguy et al. (1994) viste at sjøørret holdt under naturlig temperatur og daglengde smoltifiserte i mars-april, mens stasjonær ørret ikke viste en slik respons. Sølvfarging, en topp i gjelleenzymet Na-K-ATPase, god regulering av plasma natrium og klorid (**figur 7**) samt en nedgang i plasmaprolaktin ble observert både hos sjøørret og laks. Sjøørret i lavere størrelsesgrupper viste dårligere evne til å regulere blodets saltinnhold i forhold til saltkonsentrasjonen i omgivelsene. Det samme gjaldt for stasjonær fisk.

En karakteristisk økning i aktiviteten til gjelleenzymet Na-K-ATPase under smoltifiseringen har blitt observert tidligere hos anleggsprodusert (Boeuf & Harache 1982, Soivio et al. 1989a,b) og vill sjøørret (Tanguy 1993). Ørret som var mindre enn 13 cm viste ingen tegn på smoltifisering, mens stasjonær ørret viste dårlig sjøvannstoleranse. Endringene i kondisjonsfaktor var ikke

**Figur 7.** Variasjoner i plasmaklorid og plasmanatrium hos ørret og laks overført til 30 promille sjøvann og holdt der i 24 timer før prøveuttak. A: øvre størrelsesgruppe av laks. B: øvre størrelsesgruppe av sjørørret. C: lavere størrelsesgruppe av sjørørret. D: øvre størrelsesgruppe av stasjonær ørret. E: lavere størrelsesgruppe av stasjonær ørret (fra Tanguy et al. 1994). - Variations in plasma chloride and sodium of sea trout and Atlantic salmon transferred to 30 ppt seawater and sampled after 24 h. A: upper size group, Atlantic salmon. B: upper size group, anadromous brown trout. C: lower size group, anadromous brown trout. D: upper size group, resident brown trout. E: lower size group, resident brown trout (after Tanguy et al. 1994).



noen god parameter for smoltifisering hos ørret i og med at denne avtok med økende alder og størrelse hos sjørørret og stasjonær ørret. Tanguy et al. (1994) konkluderte med at smoltifiseringen hos sjørørret ikke var like godt utviklet som hos laks.

Det er et potensiale for oppdrett av sjørørret (Quillet et al. 1986, 1987, Faure 1991). Overføringen av ørret fra ferskvann til sjøvann kan imidlertid føre til stor dødelighet, spesielt hvis fisken er under 50 gram og hvis overføringen foregår utenfor smoltifiseringsperioden (Boeuf & Harache 1982, Quillet et al. 1986). Gjennom undersøkelser ved ulike smoltproduksjonsanlegg har vi i den senere tid fått noe kunnskap om smoltutvikling og sjøvannstoleranse hos oppdrettet ørretsmolt (Finstad & Iversen 1995, Ugedal et al. in prep). En periode på mer enn 2 måneder med kort dag (6 timers lys og 18 timers mørke) i den mørkeste perioden (desember-mars) synes nødvendig for at fisken skal utvikle god sjøvannstoleranse til rett tid om våren. Selv med en tilstrekkelig lysstyring ser det imidlertid ut til at en relativt stor andel av ørreten ikke utvikler god sjøvannstoleranse om våren

(Ugedal et al. in prep). Ved Settefiskanlegget i Talvik viste det seg at sjøvannstoleransen hos 2-årig ørret var sterkt størrelsesavhengig, slik at bare et fåtall fisker mindre enn 19 cm (ca. 70 g) viste god osmoreguleringsevne i sjøvann. Også blant større fisk var andelen uten godt utviklet osmoreguleringsevne relativt stor (ca 30-40 %). Ved anlegget var lysstyringen tilstrekkelig for å produsere en god laksesmolt (Strand & Finstad 1995).

Undersøkelsen ved Settefiskanlegget i Talvik viste også at kun 30% av ørreten som ble utsatt ovenfor fiskefella vandret ut (Ugedal et al. in prep). Dette er lavt sammenliknet med utsetninger med 2-årig laks, der 70 til over 90% er vanlig (Hansen & Jonsson 1985, Hansen et al. 1989, Strand & Finstad 1995). Også når det gjelder vandring er de minste individene innen aldersgruppen mer tilbøyelig til å bli stasjonære enn de større. Det var en påfallende overenstemmelse mellom prosentandel utvandrer og prosentandel med god osmoreguleringsevne i de ulike størrelsesgruppene. Dette indikerer at vandringsvillighet og god osmoreguleringsevne kan være koblet hos sjørørret.



Utvandrende vill sjøørretsmolt har god evne til å osmoregulere i sjøvann selv mens den ennå oppholdt seg i ferskvann (Ugedal et al. in prep., Finstad & Nilssen unpubl. data). Vi vet imidlertid ikke om en god osmoreguleringsevne er en nødvendig eller en tilstrekkelig forutsetning for at utvandring skal finne sted. En undersøkelse av fysiologi og sjøvannstoleranse hos oppdrettet fisk som vandrer ut etter utsetting vil kunne gi oss mer kunnskap om eventuelle koblinger mellom osmoreguleringsevne og vandringsvillighet.

Eksempler fra anlegget i Eidfjord, der man brukte noe sjøvannstiltsetning til ferskvannet (totalt 1-3 promille i produksjonskarene), viste at fisken hadde god evne til å osmoregulere i sjøvann (32 ‰), til tross for at lysstyringen ikke var optimal (Finstad & Iversen 1995). Her var også osmoreguleringsevnen hos liten fisk (ned til 30 gram) god. Dette kan indikere at akklimatisering til lave saliniteter kan stimulere evnen til osmoregulering. Vi vet imidlertid ikke hvordan dette påvirker fiskens vandringsvillighet. Ikke alle anlegg har mulighet til å tilsette sjøvann til ferskvannet. Bruk av sjøvann i anlegg som produserer fisk for utsetting er også smittehygienisk tvilsomt med mindre eventuelle sykdomsorganismer i inntaksvannet kan destrueres. En annen måte å stimulere til økt sjøvannstoleranse hos fisken er å bruke fôr tilsatt salt (saltdôr) (Zaug & McLain 1969, Wedemeyer 1972, Wedemeyer & Wood 1974, Duston 1993, Staurnes & Finstad 1993). Saltdôring kan øke aktiviteten til gjelleenzymet Na-K-ATPase som er viktig ved ionereguleringen hos fisk.

*Smoltifiseringen preadapterer sjøørretungene til liv i saltvann. Vanntemperatur og daglengde virker inn på når smoltifiseringen skal skje. Smoltifiseringen fører til endringer i fiskens utseende, atferd og fysiologi. Under smoltifiseringen øker aktiviteten av gjelleenzymet Na-K-ATPase, som er viktig for at fisken kan opprettholde saltbalansen i kroppen etter utvandring til sjøen. Viktige hormonelle endringer som skjer, er økt plasmatyroksin, kortisol og veksthormon, og redusert plasmaprolaktin. Tyroksin virker inn på smoltens utseende og er regulerende på andre hormoner. Kortisol påvirker fiskens energiomsetning, mens prolaktin og veksthormon regulerer blodets saltholdighet.*

## 5 Smoltøkologi

### 5.1 Smoltifisering og vekst

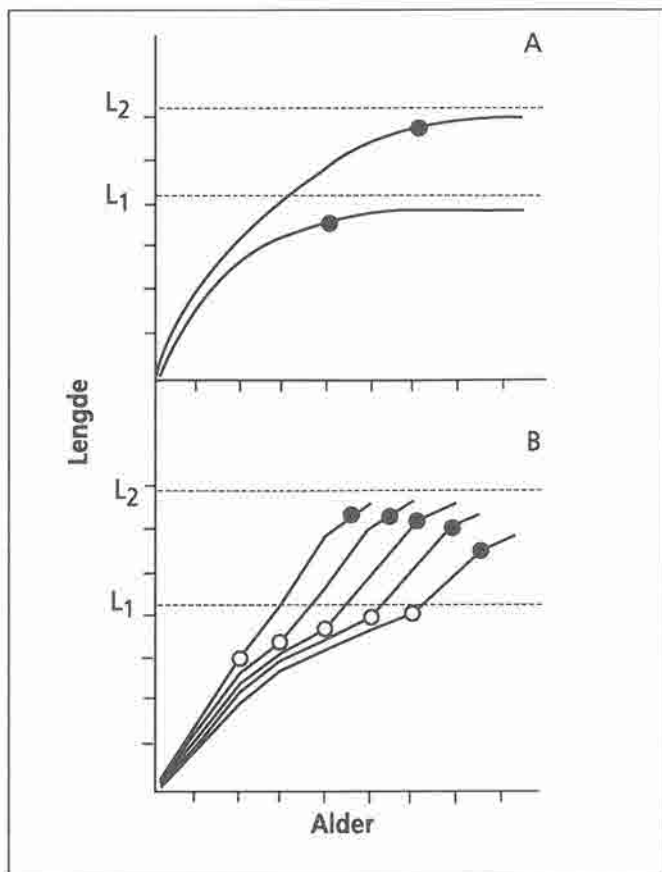
Sjøørretbestander er vanligvis partielt vandrende, det vil si at en del av bestanden er ferskvannsstasjonære og en annen del er anadrom, og ernærer seg i sjøvann om sommeren. De som ikke vandrer til saltvann smoltifiserer ikke. De blir istedet kjønnsmodne, og heller ikke seinere i livet vil de utvikle seg til anadrom fisk. Smoltifisering og kjønnsmodning er således konkurrerende prosesser hos ørret (Jonsson 1985, Thorpe 1986, 1987). Hos oss blir sjøørret som regel først kjønnsmodne etter 2 eller flere sommersesonger i sjøen. En del sjøørret, spesielt i den sørlige delen av utbredelsesområdet kan imidlertid kjønnsmodnes allerede første sommer i sjøen (Jonsson & L'Abée-Lund 1993).

Kroppsstørrelsen er ofte begrenset av matmengden i habitatet. For å unngå stagnasjon i veksten kan fiskene i noen tilfeller øke matmengden ved å begynne å spise andre næringsdyr der de oppholder seg, eller de kan vandre til andre habitater hvor næringstilbudet er bedre. Ved å skifte næring i samme eller et annet habitat, unngår de stagnasjon i veksten. Som en konsekvens av dette, utsetter de vanligvis kjønnsmodningen ett eller flere år, sammenliknet med de ferskvannsstasjonære fiskene (**figur 8a**).

Alder og størrelse ved smoltifiseringen varierer innen og mellom populasjoner. Innen populasjoner vil de individene som vokser raskt, være yngre og mindre når de vandrer, sammenliknet med de individene som vokser saktere (**figur 8b**, Jonsson 1985). Økland et al. (1993) undersøkte hvilke virkning vekstraten hos parren hadde på smoltalderen hos ørret fra 4 elver. De fant at smoltalderen var negativt korrelert med veksthastigheten hos parren. Smoltstørrelsen, derimot, økte med synkende veksthastighet ved at smoltalderen økte.

De raskest voksende individene vil merke den begrensede matmengden i habitatet tidligere enn de individene som vokser seinere. Derfor bør de skifte over til et mer næringsrikt habitat ved en tidligere alder og en mindre størrelse enn de som vokser seinere. Det finnes eksempler hvor de individene som vokser raskest vandrer tidligere og ved en mindre størrelse, enn de som vokser langsommere (Jonsson 1985). Hos sjøørret er det vist at de parrene som vokser seinest er gjennomsnittlig større ett år før smoltifiseringen enn det de raskest voksende parrene er (Jonsson 1985, Økland et al. 1993). Mellom populasjoner vil også alder og størrelse ved vandring avhenge av vekstforholdene i de forskjellige habitatene. Hos individer som deler samme nisje, vil de som vokser fort som regel kjønnsmodnes yngre og mindre enn de som vokser seint (**figur 9**; Alm 1959, Jonsson et al. 1984).

I naturen er det ikke noe klart mønster om at individer som vokser raskest skal vandre og individer som vokser seinest skal kjønnsmodnes og bli ferskvannsstasjonære (Jonsson & Jonsson 1993). For sjøørret på Voss fant Jonsson (1985) at den største og raskestvoksende yngelen smoltifiserte og vandret 2 år gamle, mens de med middels vekst ble stasjonære (**figur 10**). Den parren som vokste seinest smoltifiserte og vandret også, men ved en høyere alder.



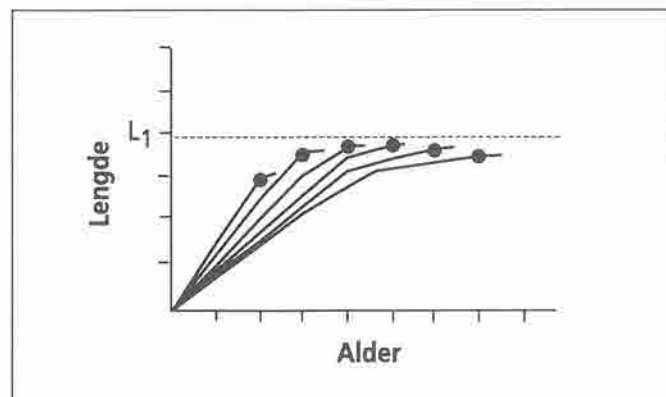
**Figur 8. a)** Gjennomsnittlig alder ved kjønnsmodning (●) hos partielt vandrende fiskepopulasjoner. En del av populasjonen lever i et habitat hvor den asymptotiske lengden er  $L_1$ , den andre delen vandrer fra dette habitatet og ernærer seg i et nytt habitat, hvor asymptotisk lengde er  $L_2$ .

**b)** Variasjon i alder ved kjønnsmodning (o) fra habitat 1 og gjennomsnittlig alder ved kjønnsmodning (●) i habitat 2 i forhold til vekstrate og kroppstørrelse (fra Jonsson & Jonsson 1993).

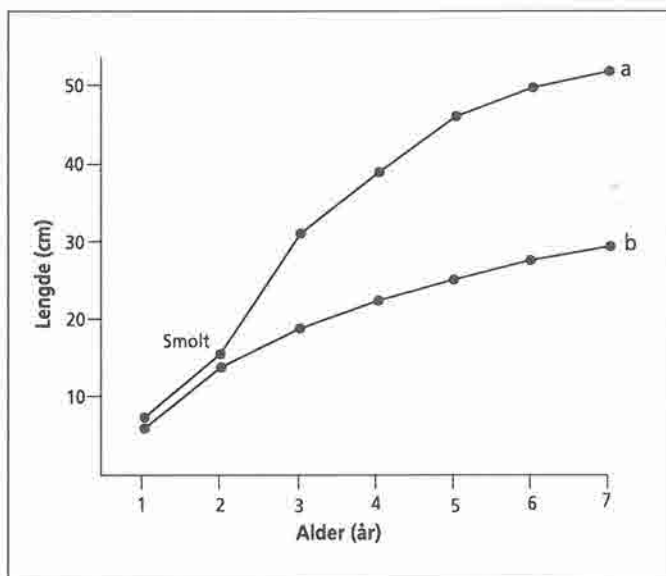
- **a)** Mean age at maturity (●) of a partially migratory fish population. One part of the population stays in one habitat where the asymptotic fish length is  $L_1$ , the other part moves from this habitat to feed in a new habitat where asymptotic fish length is  $L_2$ .

**b)** Variation in age at migration (o) from habitat 1 and mean age at maturity (●) in habitat 2 in relation to growth rate and body size (from Jonsson & Jonsson 1993).

Hvordan varierer smoltalderen med breddegrad? Gjennomsnittlig smoltalder øker med økende breddegrad mellom 70 og 54 °N (Jonsson & L'Abée-Lund 1993). Smolten er yngst i Frankrike og Spania og eldst nord i Finland og Norge. Årsaken til den økende smoltalderen med økende breddegrad er redusert elvtemperatur og veksthastighet i ferskvann. Feltforsøk har vist at veksten hos ørret er relatert til antall døgngader over 0 °C og lengden på vekstsesongen (Egglisshaw & Shackley 1977). I Norge har smoltstørrelsen har en tendens til å øke mot nord (L'Abée-Lund et al. 1989). Ser en over hele Europa er det imidlertid ingen tydelig breddegradseffekt på smoltstørrelse (Jonsson & L'Abée-Lund 1993). Små smolt er omkring 10 cm lange, mens store smolt er over 20 cm. Smolten i små bekker synes generelt å være yngre og mindre enn smolten i større elver i nærheten (Borgstrøm & Heggenes 1988).



**Figur 9.** Variasjon i alder ved kjønnsmodning (●) avhengig av vekstraten til fisk (som utnytter samme habitat) med asymptotiske lengde  $L_1$  (fra Jonsson & Jonsson 1993). - Variation in age at maturity (●) depending on growth rate of fish exploiting the same habitats where asymptotic size is  $L_1$  (from Jonsson & Jonsson 1993).



**Figur 10.** Forskjeller i vekst hos a) anadrom og b) ferskvannsstasjonær ørret fra Vangsvatnet på Voss (fra Jonsson 1985). - Growth in a) anadromous and b) freshwater resident brown trout from Vangsvatnet Lake, Voss (from Jonsson 1985).

## 5.2 Kjønnsforholdet hos smolten

I partielt vandrende populasjoner dominerer ofte hannene i antall blant de ferskvannsstasjonære og hunnene blant de vandrende (Svårdson & Anheden 1963). Den dominerende andelen av hunner blant den returnerende gytefisker har blitt tolket av noen som at hannene har større dødelighet i sjøen for eksempel ved at de har blitt fanget i større antall i sjøfiskeriene (Alm 1950, Piggins 1968). Så tidlig som i 1910, undersøkte Dahl (1910) kjønnsforholdet hos sjøørret i oppvekstelva, og fant at kjønnsforholdet var 1:1 hos de yngste aldersgruppene. Ved å studere kjønnsforholdet hos gamle stasjonære ørret i samme elva, fant han en overvekt av hanner blant de stasjonære individene. Han antok da at flere hunner enn hanner vandret til sjøen. Dette er siden blitt verifisert av e.g. Harris (1970), Champell

(1977), Jonsson (1985) og Dellefors & Faremo (1988). Hos stasjonær ørret som vandrer i ferskvann, er det også funnet at flere hunner enn hanner vandrer (Jonsson & Sandlund 1979). Tilbake i gytebekken er det en overvekt av hanner.

Hvorfor smoltifiserer en større andel hunner enn hanner? Dette skyldes trolig at den selektive premien ved å vandre er forskjellig hos hunner og hanner. Hunnens fordel ved å vandre er større kroppstørrelse og derved økt eggantall. Hunnens eggproduksjon (antall egg x egg størrelse) øker med kroppstørrelsen (Bagenal 1973, Fleming & Gross 1991). Videre har store hunner bedre sjanse til å få tak i de beste områdene for gyting og eggutvikling, fordi de er flinkere til å forsvare området enn mindre hunner (van den Berghe & Gross 1989). Det er imidlertid mulig at den selektive premien i små gytebekker er mindre enn hva som er tilfelle i større elver. Dette tilsvarer i så fall hva man har funnet hos laks (Jonsson et al. 1991b) der de minste elvene har de minste laksene. Tilsvarende undersøkelser er ikke gjort for ørret.

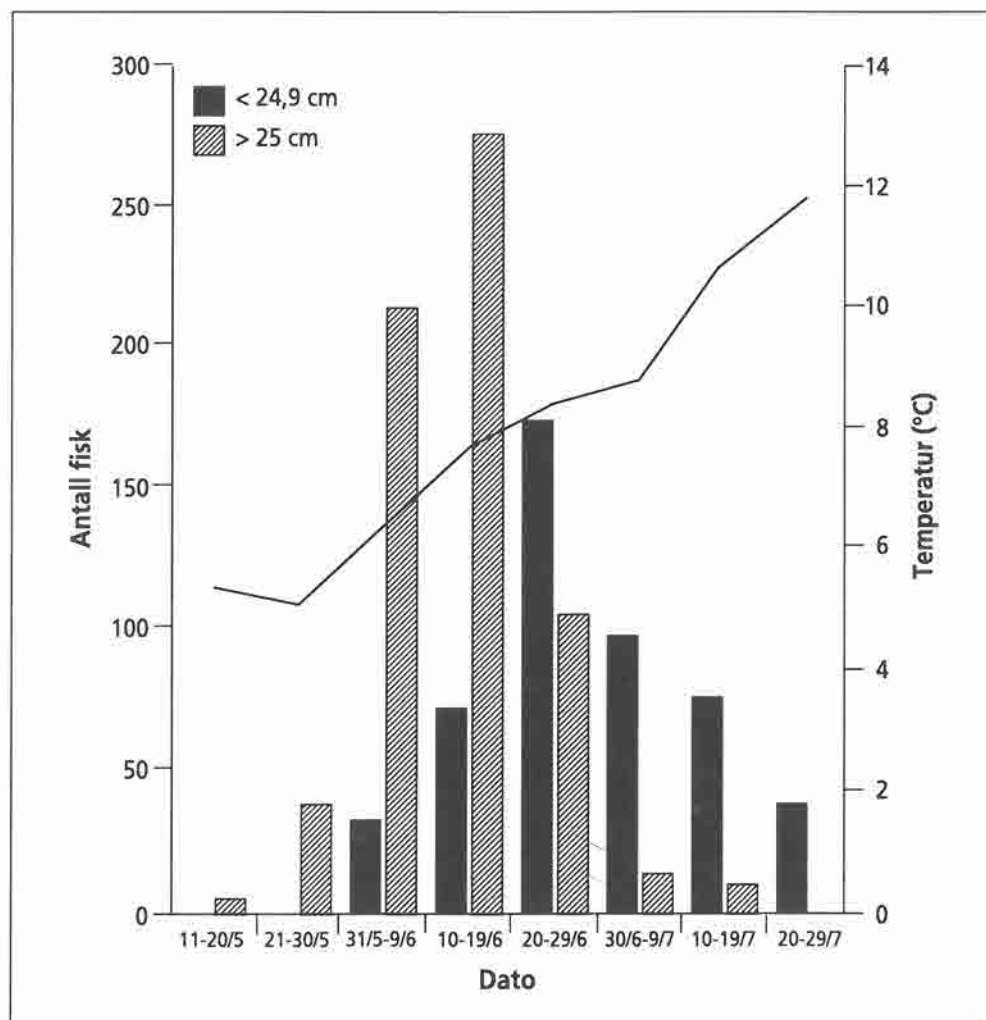
Hos hannene, synes ikke den reproduktive fordelene ved å vandre å være like stor som den synes å være for hunnene. Økt kroppstørrelse hos hannene (og dermed større gonader) synes ikke å være like viktig som for hunnene. Årsaken er at i konkurransen om gyteplassen kan de enten få gyte ved å dominere over andre hanner, eller ved å snike seg til å gyte med hunner som har en stor hann som primærpartner (Schroder 1982, Gross

1985, Hutchings & Myers 1988). Fisk som snikgyter har fordel av å være små slik at de lettere kan gjemme seg for de store dominante rivalene. På den andre siden vil det være en ulempe å være for liten på grunn av redusert konkurransedyktighet og mindre melke til å befrukte egg med.

### 5.3 Tidspunkt for utvandring

Sjøørretsmolt vandrer til sjøen om våren, som regel fra april-mai, selv om vandrende smolt har blitt observert både tidligere og senere (Le Cren 1985). I en dansk bekk fant imidlertid Rasmussen (1986) at smoltutvandringen skjedde fra tidlig mars til midten av juni. Tid for utvandring er som regel ganske lik for laks og ørretsmolt i samme bekk, selv om ørretsmolten starter vandringen tidligere og avslutter den seinere, e.g. River Axe (Potter 1985). Undersøkelser av utvandringstiden til lakse- og sjøørretsmolt fra Halsvassdraget viser at utvandringen skjer fra slutten av mai til midten av juli (Strand & Finstad 1995, Finstad in prep).

Utvandringstidspunktet synes å variere fra nord til sør. Sjøørreten i Finnmark synes å vandre ut senere enn sjøørreten lenger sør i landet. I Halsvassdraget i Finnmark starter sjøørreten utvandringen i slutten av mai eller begynnelsen av juni (**figur 11**), mens den fra den sørlige del av Troms fylke og sørover vandrer ut i mai (Berg & Jonsson 1989, Nordeng 1977). I Sør-Norge er utvandringstidspunktet mindre kjent, men de fleste vandrer



**Figur 11.** Antall utvandrende smolt (<24,9 cm) og flergangsvandrere (>25 cm) av sjøørret, og gjennomsnittlig vanntemperatur (–) i årene 1987-1991 fra Halsvassdraget i Finnmark (fra Finstad in prep). - Number of descending smolts (<24,9 cm) and repeat migrants (>25 cm), and mean water temperature (–) for the years 1987-1991 from the Hals watercourse in Finnmark (after Finstad in prep).

antakelig i mai (Jonsson 1985). Denne forskjellen i utvandringstidspunkt skyldes trolig lavere sjøtemperatur tidligere på året i nord enn i sør. Utvandringen av laksesmolt synes å skje når temperaturen i havet er mellom 7-9 °C (Heggberget et al. 1993). Årsaken kan være at fisken får osmoregulatoriske problemer ved lavere sjøtemperaturer (Sigholt & Finstad 1990).

Analyser av smoltens størrelse og alder i løpet av utvandringen viser at gammel og stor smolt vandrer ut tidligere enn yngre og mindre smolt (Potter 1985, Rasmussen 1986, Berg & Jonsson 1989, Bohlin et al. 1993) slik tilfellet også er for andre arter av anadrome laksefisk (Jonsson et al. 1990). Dette synes å ha sammenheng med fiskestørrelsen, ikke alderen. Noen studier viser at hannsmolten vandrer tidligere enn hunnsmolten (Pemberton 1976a, Dieperink 1988). Studier av utvandrende ørret fra Vardneselva viser at hunnene vandrer tidligere ut til sjøen enn hannene (Berg & Berg 1989), men forskjellen i utvandringstidspunkt er liten.

Lite er kjent om tidspunktet på døgnet ørretsmolten vandrer, men en dansk undersøkelse viser at de fleste smoltene vandret ut om kvelden mellom solnedgang og midnatt (Rasmussen 1986), omtrent på samme tidspunkt som laksesmolten vandret til sjøen (Hansen & Jonsson 1985). Studier av smoltens vandring i estuariet til River Avon i sør England viser at vandringen skjedde hovedsakelig om natten (Moore & Potter 1994). Smolten beveget seg med samme hastighet som passive objekter. Vandret smolten om dagen, var hastigheten lavere. Fra Halsvassdraget i Finnmark, hvor det er lyst hele døgnet, viser en undersøkelse at smolt og veteraner av ørret, røye og laks vandret ut til alle døgnetstider (Tuff-Carlson 1994). Det er også vist at ørretunger kan vandre ut om dagen ved stigende vanntemperatur (Heggenes et al. 1993).

## 5.4 Omgivelsesfaktorer som stimulerer utvandringen

Vannføring, vanntemperatur og lys er omgivelsesfaktorer som influerer på utvandringen hos laksefisk, men effekten av disse varierer mellom elver og bestander. I noen vassdrag synes forandringer i vanntemperatur å påvirke smoltutvandringen, mens i andre synes vannføringen å være avgjørende (Jonsson 1991). Pemberton (1976a) undersøkte smoltutvandringen hos ørret fra mars til mai i skotske estuarier og fant at mye regn kunne stimulere tidlig utvandring. Solomon (1978), derimot, fant at smoltutvandringen hos sjøørret var korrelert med økende vanntemperatur. Tilsvarende er kjent fra smoltutvandringen av laks. I Orkla ble smoltutvandringen hos laks initiert av økende vannføring (Hesthagen & Garnås 1986), mens den i lmsa ble initiert av økende vanntemperatur (Jonsson & Ruud-Hansen 1985). Dette kan forklares på to måter (Jonsson 1991). Den første forklaringen er at det er et hierarki av omgivelsesfaktorer som stimulerer utvandringen av smolten. Hvis vi tenker oss at vårfloppen i Orkla utblir ett år, kan økende vannføring stimulere utvandringen av smolten. Den andre forklaringen er at tidspunktet for utvandringen er tilpasset forskjellige omgivelsesfaktorer på forskjellige lokaliteter. For eksempel at utvandringen er initiert av økende vanntemperatur i noen elver og økende vannføring i andre elver. Eksemplene fra lmsa og Orkla synes å støtte dette. I

lmsa hvor smoltutvandringen er bestemt av økende vanntemperatur, var det i 2 av 8 år flom i elva om våren like før den ordinære smoltutvandringen. Dette synes ikke å ha noe effekt på utvandringen av laksesmolt (Jonsson & Ruud-Hansen 1985).

## 5.5 Er partiell vandring styrt av arv eller miljø?

Partiell vandring synes å være styrt av både arv og miljø. Både i felt- og laboratoriestudier er det vist at miljøet har innvirkning på hvem som skal vandre og hvem som skal bli ferskvannsstasjonære. Hos ørret har både Skrochowska (1969) og Jonsson (1989) vist at økt næringsopptak blant ungfisken øker andelen av ferskvannsstasjonære individer. Både stasjonære og vandrende foreldre fra partielt vandrende populasjoner produserer to typer avkom. Når disse avkommene blir drettet opp under like forhold i oppdrettsanlegg, blir avkommene fra de to morfene like.

For å teste om veksthastigheten var lik hos stasjonær og anadrom ørret, ble unger fra de to gruppene drettet opp under samme omgivelsesforhold på lms (Jonsson 1989). Etter ett år ble fiskene undersøkt. Alle var umodne og veksthastigheten var lik hos begge gruppene. Gjennomsnittlig kroppslengde hos avkommet av de stasjonære fiskene var 11,8 cm for hannene og 12,0 cm for hunnene. Tilsvarende verdier hos avkommet fra de vandrende var henholdsvis 11,9 cm og 11,6 cm.

I et parallelt eksperiment ble to grupper som var avkom fra ferskvannsstasjonær og anadrom ørret drettet opp i 3 år (Jonsson 1989). Hver av gruppen ble delt i to og drettet opp i separate tanker. Tettheten var forskjellig mellom gruppene. Innen hver morf vokste de fiskene som hadde høyest tetthet gjennomsnittlig seinere (**tabell 2**). Innen både de stasjonære og anadrome gruppene, ble flest fisk kjønnsmodne etter ett år hos de gruppene som vokste raskest enn hos de gruppene som vokste seinest. Forsøket viste videre at hannene ble kjønnsmodne tidligere enn hunnene, og avkom av de stasjonære tidligere enn avkom av de anadrome.

Partiell vandring er også styrt av arv. Oppdrettsforsøk har vist at ferskvannsstasjonære foreldre produserer færre vandrende enn stasjonære individer enn anadrome foreldre gjør (Skrochowska 1969, Nordeng 1983). Forsøk med røye fra Salangen, hvor fiskene ble moderat føret, viste at stasjonære foreldre fikk flest stasjonære avkom (52%), mens anadrome foreldre fikk 41% stasjonært avkom. Ved lite mat, ble andelen av ferskvannsstasjonære avkom lavere: 38% hos stasjonære og 31% hos anadrom røye (Nordeng 1983).

Innen populasjoner synes den genetiske forskjellen mellom ferskvannsstasjonære og anadrome individer å være veldig liten, hvis den i det hele tatt eksisterer. Begge morfer gyter sammen og er avkom fra samme foreldre. Både fra norske og britisk-irske elver er det funnet at stasjonær og anadrom ørret fra samme populasjon er genetisk veldig lik (Hindar et al. 1991, Cross et al. 1992).

**Tabell 2.** Antall, gjennomsnittlig lengde (L, cm) og % kjønnsmodning hos hann- og hunnørret. Fiskene, som var avkom fra anadrome og ferskvannsstasjonær ørret fra lmsa, ble drettet opp på NINA Forskningsstasjon på lms (fra Jonsson 1989). - Number, mean length (L, cm) and per cent sexual mature male and female brown trout. The fish are offspring of anadromous and freshwater resident parents of the River lmsa stock reared at the research Station for Freshwater Fish at lms (from Jonsson 1989).

Alder	Morf	Tetthet	Umodne		Modne hanner		Modne hunner	
			L	L	%	L	%	
0+	anad	1058	12,8					
		1245	11,4					
	stasj	543	12,7					
		654	11,1					
1+	anad	518	29,6	27,5	38,8	27,0	12,0	
		687	25,7	24,5	20,0	24,2	1,7	
	stasj	312	23,5	25,6	43,6	24,6	39,1	
		403	22,1	22,5	44,2	22,7	3,2	
2+	anad	475	42,1	45,0	53,3	40,9	44,8	
		658	40,6	40,6	43,5	37,7	49,0	
	stasj	280		34,0	48,5	32,1	51,4	
		378	28,0	33,3	50,3	31,2	49,4	

Ørretbestander er ofte partielt vandrende, dvs. de er spaltet i en anadrom og en ferskvannsstasjonær del. De stasjonære fiskene synes å kjønnsmodne isteden for å vandre, mens sjørreten som regel først kjønnsmodnes etter 2 eller flere somrer i sjøen. Om fisken skal bli stasjonær eller anadrom har delvis sammenheng med veksthastigheten, delvis med nedarvete forhold. Alder ved smoltifisering og andelen stasjonære individer synes å være høyere i sørlige enn i nordlige deler av utbredelsesområdet. Det er ofte overvekt av hunner blant sjørreten, hanner blant de stasjonære. Sjørretsmolten vandrer ut om våren, tidligere i sørlige enn i nordlige områder. Stor og gammel smolt vandrer før yngre. Vannføring, vanntemperatur og daglengde influerer på tidspunktet for smoltifisering. Smolten vandrer helst om natten, men kan noen ganger vandre om dagen, langt mot nord der det er lyst hele døgnet under utvandringen eller seint i perioden når vanntemperaturen er høy.

## 6 Økologien til sjørretten i sjøen

### 6.1 Habitat og vandring

Om sommeren oppholder sjørretten seg hovedsakelig i fjordene, men noen individer vandrer også langs kysten. Vandringer i sjøen til ørret fra 12 norske elver, med beliggenhet fra Søgne i sør til Vardneselva på Senja i nord, ble undersøkt (Sundal 1991). I tillegg er sjørretens vandringer i sjøen utenfor Norge registrert på bakgrunn av merkeundersøkelser i enkelt vassdrag av Jensen (1968), Berg & Berg (1987a), Jonsson (1985) og Lund & Hansen (1992). Undersøkelsene viser at sjørretene fra de fleste vassdragene ble gjenfanget i fjorden nær utløpet av heimelva. Gjenfangstfrekvensen avtok i de fleste tilfellene raskt med økende avstand fra elvemunningene. Gjennomsnittlig vandringslengde for bestandene varierte mellom 10 km i Vardneselva og 61,1 km i Driva. Gjenfangster av sjørretten fra Vardneselva, viste at vel 50% av fiskene ble gjenfanget innen 3 km fra elvemunningen, mens mindre enn 1% ble fanget mer enn 80 km fra elvemunningen (Berg & Berg 1987a). Sjørret merket i Vangsvatnet på Voss, ble gjenfanget innen 100 km fra elvemunningen (Jonsson 1989). Jensen (1968) undersøkte vandringer til vinterstøinger (utgytte individer) av sjørret fra Istra. De fleste gjenfangstene ble tatt de første 15 km fra elvemunningen. De som hadde vandret lengst ble gjenfanget 70 km fra elvemunningen. Fra Gjengedalselva ble også vinterstøinger merket; 97% av gjenfangstene ble gjort innen 100 km fra hjemelva (Lund & Hansen 1992). Sjørret fra enkelte vassdrag kan vandre langt. I Sundals (1991) undersøkelse var det bare sjørretten fra Lærdalselva og Driva som ble gjenfanget lengre unna enn 100 kilometer (**tabell 3**). Den største individuelle variasjonen for ett enkelt vassdrag i Sundals (1991) undersøkelse ble registrert fra Lærdalselva der sjørret ble gjenfanget mellom 1 km og 190 km fra elvemunningen. Merkinger av voksne sjørret i Aurlandselva viser også at noen individer kan vandre langt; to individer hadde vandret 450 og 580 km (Møkkelgjerd et al. 1993).

Gjenfangstmaterialet fra de 12 populasjonene viste signifikant positiv korrelasjon mellom gjennomsnittlig vandringslengde for den enkelte populasjonen og avstand fra munningen av heim-

elva til den norske grunnlinja (linje mellom de ytterste landepunktene langs kysten, **figur 12**) (Sundal 1991). Fiskens vandringslengde øker således med fjordenes lengde, og få individer forlater egen fjord.

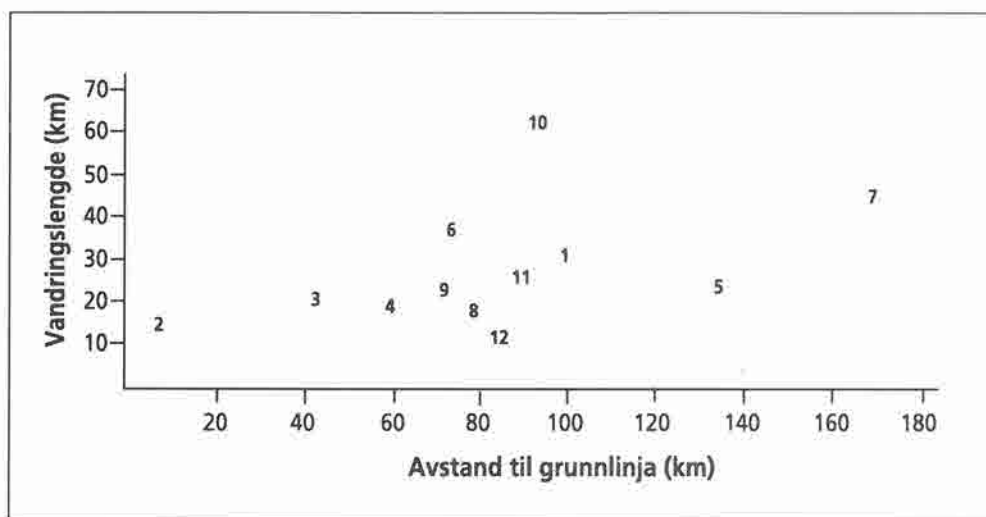
Utsetninger med oppdrettet ørretsmolt i Oslofjorden viser også at disse, som villfiskene, vandrer nordover langs Norskekysten (Jonsson et al. 1995), selv om hovedmengden ble gjenfanget i utsetningsfjordene. Av totalt antall gjenfanget fisk, ble 92% gjenfanget i Oslofjorden og 8% langs kysten utenfor Oslofjorden (Jonsson et al. 1995). Tilsvarende spredning viser også utsettingene i Høgsfjorden i Rogaland (Jonsson et al. 1994a).

Utsetninger med oppdrettet ørretsmolt fra ferskvannsstasjonære og anadrome stammer i Ytre Oslofjord viser at de ferskvannsstasjonære stammene (Hunder, Tunhovd, Fossbekk og Randselv) vandret lengre enn de anadrome stammene (Lærdal, Emån og

**Tabell 3.** Gjennomsnittlig, maksimum og minimum vandringsavstand (km) fra elvemunningen til gjenfangststed i sjøen hos sjørret fra 12 populasjoner (fra Sundal 1991). N er material størrelsen. - Mean, maximum and minimum migratory distance (km) from the river mouth to the recapture site at the sea of 12 anadromous brown trout populations. N is sample size (from Sundal 1991).

Nr	Elv	Gj.sn.	max	min	N
1	Sandvikselva	30	100	1	146
2	Søgneelva	14	71	1	146
3	Imsa	21	72	1	49
4	Etneelva	18	72	1	165
5	Granvinelva	22	76	1	99
6	Vosso	37			17
7	Lærdalselva	43	190	1	594
8	Ommedalselva	18	63	1	303
9	Istra	22	74	1	167
10	Driva	61	187	1	26
11	Vefsna	25	95	3	52
12	Vardneselva	10	99	1	2113

**Figur 12.** Gjennomsnittlig avstand fra elvemunningen til gjenfangststed (vandringslengde) og avstand fra heimelva til grunnlinja for 12 sjørretbestander. Navnene på vassdragene som er angitt med tall, er gitt i tabell 3 (fra Sundal 1991). - Mean migratory distance from the river mouth to the recapture-site and distance from the river mouth to the Norwegian base line of 12 anadromous brown trout populations. The name of the rivers, marked with a figure, is given in table 3 (from Sundal 1991).



Imsa) (tabell 4, Jonsson et al. 1995). De ferskvannsstasjonære stammene vandret gjennomsnittlig 63,3 km, mens sjøørrestammene vandret 31 km.

Vandringslengden til sjøørreten i sjøen synes å være uavhengig av fiskens alder og størrelse. Sundals (1991) undersøkelse viste at det var ingen entydig sammenheng mellom vandringslengde til ørreten i sjøen (gitt som gjennomsnittlig avstand fra elvemunningen til gjenfangststedet) og kroppstørrelse i fire undersøkte vassdrag. Han fant ingen signifikant sammenheng i Sandvikselva og Ommedalselva, mens i Lærdalselva var det en signifikant negativ korrelasjon mellom vandringslengde og kroppstørrelse. I Søgneelva var det derimot positiv korrelasjon mellom vandringslengde og kroppstørrelse.

Tiden postsmolten oppholder seg i sjøen synes å variere med sjøtemperaturen. Sjøørret fra Mørekylen og sørover oppholder seg i sjøen i om lag 90 dager, mens bestander i Troms og Finnmark oppholder seg i sjøen fra 45 til 70 døgn. Det er vist at antall dager sjøørreten fra Vardneselva er i sjøen øker med økende sjøtemperatur i sommermånedene. Berg & Berg (1989) studerte oppholdstiden i sjøen til hunner og hanner av sjøørret fra Vardneselva. De fant at hunnene oppholdt seg der i lengre tid enn hannene, henholdsvis 69 og 66 døgn.

Jensen (1968) fant at vinterstøinger fra Istra (Møre og Romsdal) oppholdt seg kortere enn 45 døgn i sjøen. Studier i Burrishoole i Irland viste at det var stor variasjon i den tiden vinterstøingene oppholdt seg i sjøen. Oppholdstiden varierte fra 43 til 362 døgn (Piggins 1964).

## 6.2 Ernæring

Få studier er gjort av sjøørretens ernæring i sjøen. Pemberton (1976b) studerte ernæringen til postsmolt og umodne ørret i en skotsk bestand. Han fant omkring 50 forskjellige byttedyr i 1277 undersøkte mager. Den vanligste føden hos sjøørret var krepsdyr. Hele 43% av de undersøkte ørretene hadde dette i magen. Videre hadde 31% av sjøørretene spist insekter og 31% fisk, hovedsakelig sild og sil. Leddmarker (5%) og bløtdyr var mindre viktige byttedyr for sjøørreten i sjøen. Omgjort i tørrvekt, utgjorde fisk størst del av føden (69%), etterfulgt av krepsdyr (18%), insekter (9%) og leddmarker (4%). Krepsdyr og insekter var den vanligste føden hos postsmolt, mens fisk var vanligst hos eldre ørret. Smolten, som akkurat hadde vandret til sjøen, spiste mest krepsdyr, fortrinnsvis amfipoder.

Fahy (1983) studerte ernæringen til sjøørret som var større enn 23 cm i sjøen utenfor Irland. Han fant at den viktigste føden var sil og den nest viktigste var flerbørstemark. Flerbørstemark ble hovedsakelig spist i mai.

Fra Norge er ernæringen til sjøørreten studert utenfor Senja av Grønvik & Klemetsen (1987). De fant også at næringen besto av fisk (sild og sil), flerbørstemark og krepsdyr.

**Tabell 4.** Gjennomsnittlig vandringsavstand (km) i sjøen hos forskjellige ørrestammer utsatt i Ytre Oslofjord (fra Jonsson et al. 1995). - Mean migratory distance (km) in sea water of seven brown trout stocks released in the outer part of the Oslofjord (from Jonsson et al. 1995).

Stammer	Antall fisk	Avstand
Fossbekk	38	66,2
Randselv	161	48,8
Hunder	97	72,0
Tunhovd	222	69,6
Lærdal	117	20,4
Imsa	75	41,2
Emån	36	44,3

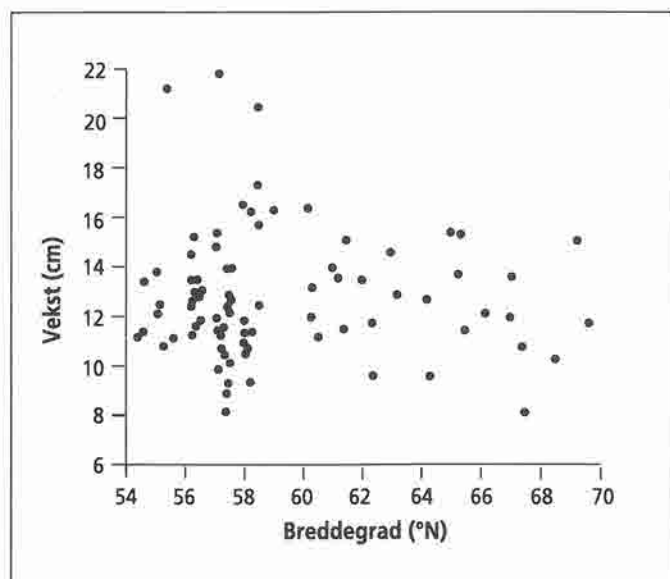
## 6.3 Vekst

Veksten i sjøen hos sjøørret fra Vardneselva er studert av Berg & Berg (1987b). De fant at smolten vokste gjennomsnittlig ca 1 mm i døgnet. Veksten var størst i slutten av juni. De fiskene som vandret til sjøen i mai vokste gjennomsnittlig 8,5 cm før de returnerte til ferskvann om høsten. Utgytte sjøørret som hadde vært 2 og 3 ganger i sjøen, vokste mindre, henholdsvis 6,4 og 3,9 cm. I en videre analyse av denne populasjonen, fant Berg & Jonsson (1990) at veksten var positivt korrelert med lengden på sommeroppholdet i sjøen.

Sjøveksten til ørreten i Storbritannia er undersøkt av Went (1962). Han fant at den irske smolten vokste fra 17- 24 cm til omkring 30 cm etter én sesong i sjøen. Pemberton (1976a) undersøkelser av veksten til postsmolten i skotske estuarier viser at den vokser fra 13-20 cm til 17-25 cm i løpet av en sesong i sjøen. Elliott (1985) fant at gjennomsnittlig størrelse til de voksne sjøørretene som vandret opp i ferskvann, var relatert til gjennomsnittstørrelsen til ungfisken ved utvandring.

Jonsson & L'Abée-Lund (1993) korrelerte veksten i sjøen hos postsmolt med breddegrad. De fant ingen korrelasjon; veksten var omkring 13 cm fra 54-70 °N, med variasjoner fra 8-22 cm (figur 13).

Lengdeøkningen første år i sjøen avtar med økende smoltstørrelse, fra omkring 14 cm hos 13 cm smolt til omkring 10 cm hos 25 cm stor smolt (Jonsson & L'Abée-Lund 1993). Stor smolt øker litt mer i vekt enn mindre smolt. Smolt på 13 cm øker 170 g, fra 20-190 g, med en vekstrate på 2,1. Til sammenlikning øker en 25 cm smolt omkring 270 g, fra 150-420 g. Denne har en spesifikk vekstrate på 0,4, eller bare 20% av hva smolten på 13 cm hadde.



**Figur 13.** Forholdet mellom veksten hos postsmolt av sjørørret og breddegrad (fra Jonsson & L'Abée-Lund 1993). - Relationship between latitude and growth during the first year at sea of anadromous brown trout (from Jonsson & L'Abée-Lund 1993).

## 6.4 Overlevelse

Overlevelsen i sjøen, på bakgrunn av merking og gjenfangst av 15788 sjørørret fra Vardneselva, er studert av Berg & Jonsson (1990). Overlevelsen til smolten etter en sommer i sjøen ble estimert til 37%, mens den hos eldre fisk varierte mellom 56 og 68%. Årlig minimum overlevelse (vinteroverlevelsen inkludert) var 25% for smolten, 37% for andre gangs vandrere og 50% for eldre fisk.

Le Cren (1985) undersøkte overlevelsen til sjørørretsmolt fra Burrishole i Irland i løpet av 15 år. Han fant at overlevelsen fra smolt til voksne fisker varierte mellom 9,1 og 43,3%.

Overlevelse til utgytt sjørørret fra Burrishole i Irland ble analysert av Piggins (1964) på bakgrunn av gjenfangster av merket fisk. Minimum overlevelse for små hanner og hunner var henholdsvis 23 og 29%, mens tilsvarende verdier for store hanner og hunner var 15 og 31%.

## 6.5 Homing

Resultater fra undersøkelser om sjørørretens homing (der man har undersøkt om arten vandrer tilbake til den elva den vandret ut fra som smolt) er ikke entydige. Banks (1969) hevder at sjørørret ikke viser samme grad av homing som laksen. Le Cren (1985), derimot, hevder at sjørørret kan vandre tilbake til hjemmelva med stor presisjon. Den kan til og med finne igjen en bestemt strekning i elva. Et studie som støtter dette er gjort av Sambrook (1983) i Fowey River i Cornwall.

Homing hos elvelevende ørret ble studert av Halvorsen & Stabell (1990). Ørret med og uten lukteorganet intakt, ble flyttet 200 m opp- og nedstrøms området hvor de ble fanget. Ni uker etter utsetting hadde få fisk uten lukteorgan intakt returnert til området i elva hvor de ble fanget, mens ca. 40% av individene med lukteorganet intakt ble gjenfanget der. I et annet eksperiment ble ørret fra en liten sidebekk sluppet ut i hovedelva. Etter ni uker hadde 24% av fiskene returnert til den lille sidebekken. Halvorsen & Stabell (1990) konkluderer med at elvelevende ørret kan finne tilbake til "hjemstedet" sitt i elva når de blir flyttet utenfor deres normale oppholdssted, og at luktesansen er viktig for å finne tilbake til "hjemstedet".

*Sjørørretens vandring i sjøen er kort, vanligvis mindre enn 100 km fra utløpselva. Fisken holder seg som regel i fjorden der hjemmelva renner ut, bare sjelden fanges sjørørret i åpent hav. En stor del vandrer tilbake til ferskvann for å overvintre. I sjøen tar sjørørret mest fisk, krepsdyr og flerbørstemark. Veksten i sjøen er høyest midtsommers, og den øker med tiden den er i sjøen. Overlevelsen til sjørørret i sjøen er lavest hos smolten og høyest hos stor sjørørret. Sjørørret vandrer vanligvis tilbake til hjemmelva for å gyte.*



## 7 Utsettinger av oppdrettet smolt

Overlevelsen til utsatt oppdrettssmolt er lavere enn hos smolt som har vokst opp i naturen. Når oppdrettssmolt skal settes ut må en ta hensyn til de naturlige tilpasningene for å få best mulig overlevelse og gjenfangst. Det er flere faktorer som har betydning for smoltens overlevelse etter utsetting, for eksempel utsettingssted, stamme, alder og størrelse ved utsetting og saltvannstilvenning før utsetting.

### 7.1 Utsettingssted

Utsettinger av oppdrettet ørret i elv, elvemunning og fjord viser at overlevelsen (vurdert på bakgrunn av gjenfangstprosenten) var høyest når fiskene ble utsatt i elv (Jonsson et al. 1995). Ørretunger, som ble utsatt i Akerselva og i Indre og Ytre Oslofjord, ble gjenfanget i høyest antall når de ble utsatt i elva. Totalt ble 20% av ørreten gjenfanget når den ble utsatt i Akerselva, mot 12% og 17% når den ble utsatt i henholdsvis Indre og Ytre Oslofjord (**tabell 5**). Gjenfangstprosentene i Indre og Ytre Oslofjord er ikke signifikant forskjellige.

Det kan være minst to årsaker til at utsettingene i ferskvann ga høyere gjenfangster enn utsettingene i sjøen: (1) Ørreten som ble utsatt i ferskvann synes å vandre kortere enn de som ble utsatt i fjorden. Dette kan skyldes at de var lettere å fange. (2) Predasjonen er høyere i fjorden enn i ferskvann. Hos laks har Hvidsten & Møkkelgjerd (1987) og Hvidsten & Lund (1988) vist at en fjerdedel av den utvandrende smolten blir spist i fjorden i løpet av den første uka etter at de vandret ut fra elva. Predasjonen på utsatte ørretunger kan derfor være høyere i fjorden enn i ferskvann.

Utsettinger av ørretunger i Drammenselva og i Drammensfjorden viste imidlertid at gjenfangstprosenten var den samme om ungene ble utsatt i elv eller fjord (Jonsson et al. 1994b). En årsak til dette kan være at overlevelsen hos ungene er tilnærmet lik på de to utsettingsstedene. Det relativt lave saltinnholdet i Drammensfjorden kan føre til at det osmotiske stresset hos ørretungene ikke blir særlig forskjellig mellom utsettingene i Drammenselva og Drammensfjorden.

Høyt osmotisk stress hos ørretungene, og særlig hos de ungene som ikke var helt smoltifisert før utsetting, kan være en mulig årsak til at gjenfangstene av ørret var høyere i Akerselva enn i Oslofjorden. Saliniteten i Oslofjorden er mye høyere enn i Drammensfjorden (Pethon 1987).

### 7.2 Stammer

Overlevelsen etter utsetting varierer mellom stammer. Utsetting med 11 ulike ørrestammer på lms (**figur 14**) viste at gjenfangstene i sjøen var høyest av stammene fra Tunhovdfjord, Lærdalselva, Sandvikselva og Randselva, og lavest av stammene fra Gjengedalsvassdraget og Vikersund (Jonsson et al. 1995).

### 7.3 Alder og størrelse ved utsetting

Utsetting av ett- og toårige ørretunger viste at overlevelsen var høyest for de toårige ungene (Jonsson et al. 1994a). Av totalt antall utsatte toåringer ble 17% gjenfanget mot 3% av ettåringene. Gjenfangstene av ørret utsatt som toåringer varierte mellom 4-53%, mens de for ettåringene varierte mellom 1-8%. Utsettingene av ørret ved munningen av lmsa viste at gjenfangstene økte med økende fiskevekt ved utsetting (**figur 15**).

Høyere gjenfangst med økende størrelse og alder ved utsetting er også funnet hos laksesmolt (Hansen & Lea 1982, Hansen & Jonsson 1989) og hos sjørøyesmolt (Finstad & Heggberget 1995). Årsaker til dette kan være at: (1) store individer har bedre ioneregulering i sjøvann enn mindre individer på grunn av at de har større volum i forhold til overflaten (Parry 1960, Wagner et al. 1969, Hoar 1976), (2) store individer er mindre utsatt for predasjon enn små individer (Dill 1983, Magurran 1986), (3) store individer blir lettere fanget på grunn av selektive redskaper (Hamley & Regier 1973).

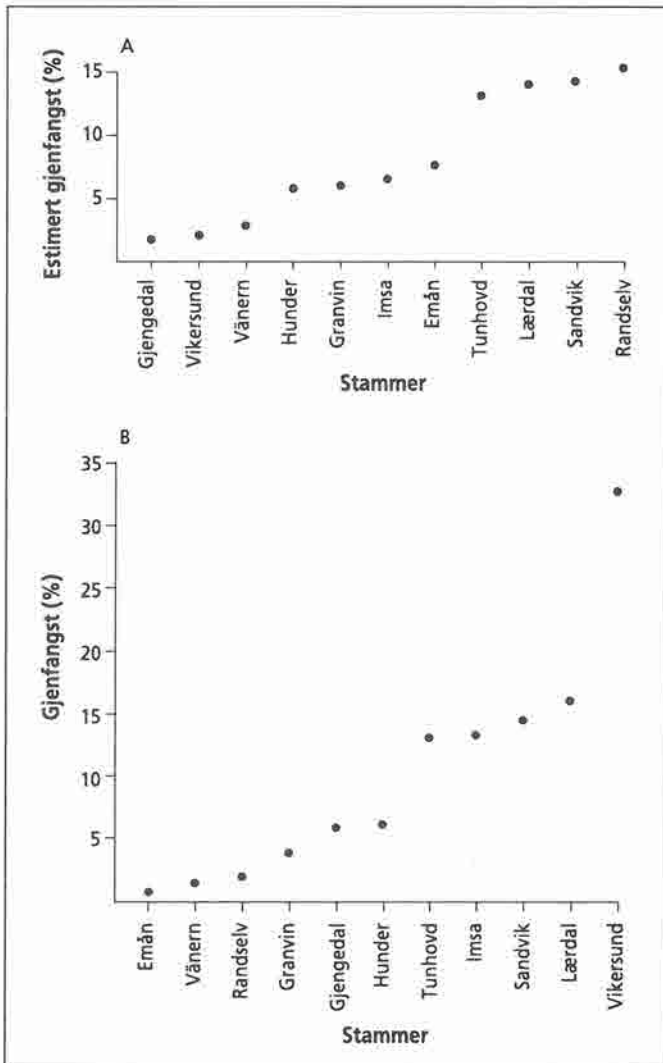
### 7.4 Saltvannstilvenning

Oppdrett av ørret skjer i ferskvann. Ved utsettinger i sjøen blir fiskene flyttet direkte fra ferskvann til sjøvann, hvilket kan skape osmoreguleringsproblemer for dem. I naturen kan den utvandrende smolten svømme mellom brakkevann før den kommer ut i fullt sjøvann (Zaugg et al. 1985). For å teste om sjøvannsaklimatisering av ungene før utsetting kunne øke overlevelsen og gjenfangstene (Jonsson et al. 1994b), ble ørretunger plassert i brakkevann (10‰ salt) for over en uke gradvis å øke saltinnholdet til 32‰. Grupper av ørret gikk henholdsvis 2, 4 og 8 uker i saltvann før de ble utsatt i sjøen ved munningen av lmsa. Gjenfangstene av de ulike gruppene ble sammenliknet med ørret som ikke hadde blitt saltvannstilvendt før utsetting (kontrollgruppe).

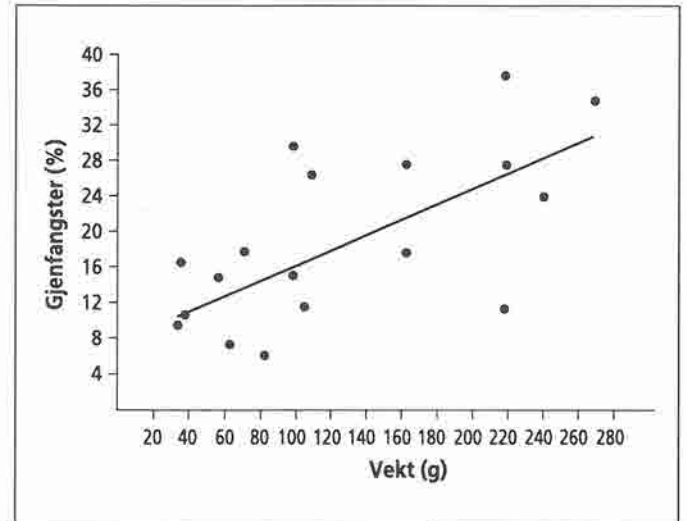
Gjenfangstene økte for de gruppene som hadde gått 4 og 8 uker i saltvann før utsetting. Denne trenden var mer tydelig hos ferskvannsstasjonære (Tunhovd og Väneren) enn anadrome stammer (Gjengedal og Emån). Sjøvannsaklimatisering i 2 uker hadde ingen signifikant effekt på gjenfangstene av ørret. Ørreten som hadde blitt sjøvannstilvendt, ble utsatt seinere i sesongen enn kontrollene. Den sjøvannstilvendte fisken hadde derfor gått lenger tid i oppdrett i forhold til kontrollfisken. En fordel ved dette kan være at den sjøvannstilvendte fisken hadde vokst og blitt større ved utsetting enn kontrollgruppa. Økt vekst kan føre til økt overlevelse, i det større fisk er utsatt for lavere predasjon enn mindre fisk (Dill 1983). Hos laks, derimot, fikk Hansen & Jonsson (1986) lavere gjenfangster hos smolt som hadde oppholdt seg 4 og 8 uker i saltvann. Månedlige utsettinger av sjøvannsaklimatisert laksesmolt og postsmolt viste at overlevelsen var høyest hos de som ble utsatt i mai, på samme tid som villsmolten vandret ut fra lmsa.

**Tabell 5.** Stammer, dato og antall ørret utsatt i Indre og Ytre Oslofjord og i Akerselva, og antall gjenfanget i ferskvann (tallene i parentes er antall fisk gjenfanget i andre elver enn Akerselva) og i sjøen i Oslofjorden og utenfor (fra Jonsson et al. 1995). - Stocks, date and number of brown trout released in the outer and inner part of the Oslofjord and in the River Akerselva, and number recaptured in the river (the figures in parentheses are number of fish caught in other rivers than the River Akerselva) and sea water in the Oslofjord and outside the fjord (from Jonsson et al. 1995).

Sted	Utsatt			Gjenfanget					
	Stamme/alder	Dato	n	Oslofjord		Utenfor Oslofjorden		Total	
				elv	sjø	elv	sjø	n	%
Ytre del	Fossbekk/2+	mai 87	338	3	22	4	11	40	11,8
	Randselv/2+	juni 82	494	1	55		8	64	13,0
	Randselv/2+	mai 86	494	1	94	1	7	103	20,9
	Hunder/2+	mai 85	469	1	40		20	61	13,0
	Hunder/2+	mai 87	496	1	32	1	6	40	8,1
	Tunhovd/2+	mai 86	498	9	111		9	129	25,9
	Tunhovd/2+	mai 87	469	5	78	1	13	97	20,7
	Lærdal/2+	mai 86	398	5	108	2	3	118	29,7
	Imsa/2+	mai 86	495	9	58	3	6	76	15,4
	Emån/1+	mai 86	396	1	31		5	37	9,3
	Indre del	Fossbekk/2+	mai 86	495	22	20	1		43
Fossbekk/2+		mai 87	488	26	25		1	52	10,7
Randselv/2+		juni 82	492	39	18		1	58	11,8
Randselv/2+		mai 86	494	15	52			67	13,6
Randselv/2+		mai 87	493	20	26		3	49	9,9
Hunder/2+		mai 85	495	10	38		1	49	9,9
Hunder/2+		mai 86	596	33	24		2	59	9,9
Hunder/2+		mai 87	500	12	15	1	1	29	5,8
Tunhovd/2+		mai 86	464	16	37			53	11,4
Tunhovd/2+		mai 87	496	16	52		3	71	14,3
Lærdal/2+		mai 86	298	33	131		2	166	55,7
Imsa/2+		mai 86	493	18	31	1		50	10,1
Emån/1+		mai 85	398	1	41		3	45	11,3
Emån/1+		mai 86	497	2	15	1		18	3,6
Akerselva	Fossbekk/2+	mai 86	492	85 (2)				85	17,2
	Fossbekk/2+	mai 87	492	157 (2)				157	31,9
	Randselv/2+	mai 86	499	61 (3)	16	1	1	79	15,8
	Randselv/2+	mai 87	466	103 (10)	18			121	26,0
	Hunder/2+	mai 86	494	67 (2)	6			73	14,8
	Hunder/2+	mai 87	483	59 (2)	8	1	1	69	14,3
	Tunhovd/2+	mai 86	496	100				100	20,2
	Tunhovd/2+	mai 87	499	136 (5)	17			153	30,7
	Lærdal/2+	mai 86	991	198 (1)	10			208	21,0
	Imsa/2+	mai 86	489	96 (3)	7			103	21,1
	Emån/1+	mai 86	496	34	16		1	51	10,3



**Figur 14.** Antall gjengefanget/ antall utsatt (%) av ulike ørretstammer gjengefanget a) i fjorder og langs kysten og b) i fella i Imsa (fra Jonsson et al. 1994a). - Number recaptured/ number released (%) of various brown trout stocks recaptured a) in the fjords along the coast and b) in the trap in the River Imsa (from Jonsson et al. 1994a).



**Figur 15.** Sammenhengen mellom gjengefangst ( $\arcsin \sqrt{\%}$ ) og gjennomsnittlig kroppsvekt (g) ved utsetting av ett og toårige ørretunger (fra Jonsson et al. 1994a). - Relation between recapture ( $\arcsin \sqrt{\%}$ ) and mean body weight (g) when released of one- and two-year old brown trout (from Jonsson et al. 1994a).

Vill sjørretsmolt overlever bedre i naturen enn anleggsproduisert ørret utsatt som smolt. Utsatt sjørretsmolt overlever bedre når den utsettes i elv enn i fjord. Elveutsettingene gir imidlertid en større andel stasjonær-fisk enn saltvannutsettingene. Overlevelsen i sjøen varierer mellom ørretstammer, men synes ikke å ha sammenheng med om fisken er produsert fra innlandsørret eller sjørret. To-årig smolt overlever bedre enn ett-årig. Overlevelsen i sjøen øker også med smoltstørrelsen. Sjøvannstilvenning før utsetting kan øke overlevelsen i sjøen. Denne tendensen er tydeligere hos anleggsproduiserte avkom hos innlandsørret enn avkom av sjørret.

## 8 Kunnskapsmangler

### 8.1 Anadromi: arv eller miljø?

Det er kunnskapsmangler på en rekke områder vedrørende ørretens økologi og atferd, som også vedrører resultatet av ørretutsettinger. Spesielt er det kunnskapsmangler om hvilke faktorer det er som avgjør hvorvidt en ørret skal bli ferskvannsstasjonær eller anadrom. Det er ikke kjent i hvilken grad dette styres av arv og i hvilken grad av miljø. For å avgjøre dette er det nødvendig med forskning som fokuserer på:

- \* Geografisk variasjon i anadromi (nord-sør, store og små vassdrag med og uten innsjø, korte og lange elver).
- \* Arvbarhet for anadromi. Hvor stor del av den anadrome atferden skyldes arv eller miljø innen og mellom bestander. Gir anadrome foreldre anadromt avkom og stasjonære foreldre stasjonært avkom?
- \* Muligheten for å produsere anadrom ørret ved å utsette tidlige stadier av ørret (yngel, parr, vår og høst).
- \* Miljøfaktorer som påvirker graden av anadrom atferd (temperatur, føring, belysning til forskjellige tider på året).

### 8.2 Habitatbruk

Etter smoltifisering vandrer ørreten ut i fjorder og kystfarvann. Fra dette tidspunkt er kunnskapen om ørretens habitatbruk lite kjent. Dette gjelder både når de er i sjøen og når de vandrer tilbake til ferskvann. En del sjøørret overvintrer i ferskvann, mens andre overvintrer i salt/brakkvann. Etter oppvandring fra sjøen kan sjøørret og stasjonær fisk gyte sammen i de samme områdene. Vi vet mindre om betingelsene for at dette skal skje. Det er behov for kunnskap om:

- \* Hvor sjøørreten oppholder seg gjennom året. Er habitatbruken forskjellig avhengig av om fisken kommer fra store eller små vassdrag med eller uten innsjøer.
- \* Hvilke gytehabitater favoriserer sjøørret og hvilke favoriserer stasjonær fisk.
- \* Reproduksjonssuksessen til stasjonær og anadrom ørret som gyter sammen.

### 8.3 Utsettinger

Skal utsettinger av sjøørret i vassdrag bli vellykket bør fisken vandre ut i sjøen om våren, vokse og overleve i sjøvann og vende tilbake til utsettingsstedet for overvintring og gyting som kjønnsmodne. Dette forutsetter at fisken opprettholder vandringsatferden og hjemfinningsevnen. Det trengs derfor mer kunnskap om:

- \* I hvor stor grad sjøørretbestandene er geografisk atskilte (feilvandring, bestandsstruktur).
- \* Faktorer som påvirker sjøvannsoverlevelsen. Kan oppdrettsbetingelsene og utsettingsmetodikken forbedres?

## 9 Litteratur

- Alm, G. 1950. The sea-trout population in the Åva stream.- Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm 31: 26-56.
- Alm, G. 1959. Connection between maturity, size and age in fishes. - Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm 40: 5-145.
- Anon. 1995. Oversikt over norske vassdrag med laks, sjøaure og sjøørre pr. 1. januar 1995. Utskrift fra lakseregisteret. - DN notat 1: i trykken.
- Bagenal, T.B. 1973. Fish fecundity and its relations with stock and recruitment. - Rapp. P. -v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 164: 186-198.
- Baggerman, B. 1963. The effect of TSH and antithyroid substances on salinity preference and thyroid activity in juvenile Pacific salmon. - Can. J. Zool. 41: 307-319.
- Banks, J.W. 1969. A review of the literature on the upstream migration of adult salmonids. - J. Fish Biol. 1: 85-136.
- Barron, M.G. 1986. Endocrine control of smoltification in anadromous salmonids. - J. Endocrinol. 108: 1313-1319.
- Bath, R.N. & Eddy, F.B. 1979. Salt and water balance in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) rapidly transferred from fresh water to sea water. - J. Exp. Biol. 83: 193-202.
- Behnke, R.J. 1986. Brown trout. - Trout 27: 42-47.
- Bembo, D.G., Beverton, R.J.H., Weightman, A.J. & Cresswell, R.C. 1993. Distribution, growth and movement of River Usk brown trout (*Salmo trutta*). - J. Fish Biol. 43 (Suppl. A): 45-52.
- Berg, O.K. & Berg, M. 1987a. Migrations of sea trout, *Salmo trutta* L. from the Vardnes River in northern Norway. - J. Fish Biol. 31: 113-121.
- Berg, O.K. & Berg, M. 1987b. 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. 1989. The duration of sea and freshwater residence of the sea trout, *Salmo trutta*, from the Vardnes River in northern Norway. - Envir. Biol. Fishes 24: 23-32.
- Berg, O.K. & Jonsson, B. 1989. Migratory patterns of anadromous Atlantic salmon, brown trout, and Arctic charr from the Vardnes River in northern Norway. - I Brannon, E. & Jonsson, B., red. Proc. Salmonid Migration and Distribution Symp., Trondheim, June 23-25, 1987. School of Fisheries, University of Washington, Seattle. s. 106-115.
- Berg, O.K. & Jonsson, B. 1990. Growth and survival rates of the anadromous trout, *Salmo trutta* from the Vardnes River northern Norway. - Envir. Biol. Fishes 29: 145-154.
- Berger, H.M., Hesthagen, T.H., Sevaldrud, I.H. & Kvenild, L. 1992. Forsuring av innsjøer i Sør-Norge - fiskestatus innen geografiske rutenett. - NINA Forskningsrapport 32: 1-12.
- van den Berghe, E.P. & Gross, M.R. 1989. Natural selection resulting from female breeding competition in a Pacific salmon (coho: *Oncorhynchus kisutch*). - Evolution 43: 125-140.
- Bjørnsson, B.T., Thorarensen, H., Hirano, T., Ogasawara, T. & Kristinsson, J.B. 1989. Photoperiod and temperature affect plasma growth hormone levels, growth, condition factor, and hypoosmoregulatory ability of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) during parr smolt transformation. - Aquaculture 82: 77-91.

- Boeuf, G. 1993. Salmonid smolting: a pre-adaptive adaptation to the oceanic environment. - I Rankin, J.C. & Jensen, F.B., red. Fish Ecophysiology. Chapman & Hall, London. s. 105-135.
- Boeuf, G. & Harache, Y. 1982. Criteria for adaptation of salmonids to high salinity seawater in France. - Aquaculture 28: 163-176.
- Boeuf, G. & Harache, Y. 1984. Osmotic adaptation of the salmonid species *Salmo trutta*, *Salmo gairdneri* and *Salvelinus fontinalis* and the hybrid *Salmo trutta* x *Salvelinus fontinalis* to seawater. - Aquaculture 40: 343-358.
- Boeuf, G., LeBail, P.Y. & Prunet, P. 1989. Growth hormone and thyroid hormones during Atlantic salmon, *Salmo salar* L. smolting and after transfer to seawater. - Aquaculture 82: 257-268.
- Bohlin, T., Dellefors, C. & Faremo, U. 1993. Optimal time and size for smolt migration in wild sea trout (*Salmo trutta*). - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 50: 224-232.
- Bolton, J.P., Collie, N.L., Kawachi, H. & Hirano, T. 1987. Osmoregulatory actions of growth hormone in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). - J. Endocrinol. 112: 63-68.
- Borgström, R. & Heggenes, J. 1988. Smoltification of sea-trout (*Salmo trutta*) at short length as an adaptation to extremely low summer stream flow. - Pol. Arch. Hydrobiol. 35: 375-384.
- Champell, J.S. 1977. Spawning characteristics of brown trout and sea trout *Salmo trutta* L. in Kirk Burn, River Tweed, Scotland. - J. Fish Biol. 11: 217-229.
- Clarke, W.C. 1989. Photoperiod control of smolting: a review. - Physiol. Ecol. Japan, Spec. Vol. 1: 497-502.
- Clarke, W. C. & Shelbourne, J. E. 1986. Delayed photoperiod produces more uniform growth and greater seawater adaptability in underyearling coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). - Aquaculture 56: 287-299.
- Clarke, W.C., Farmer, S.W. & Hartwell, K.M. 1977. Effect of teleost pituitary growth hormone on growth of *Tilapia mosambica* and on growth and seawater adaptation of sockeye salmon *O. nerka*. - Gen. Comp. Endocrinol. 33: 174-178.
- Clarke, W.C., Shelbourne, J.E. & Brett, J.R. 1978. Growth and adaptation to sea water in "underyearling" sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and coho (*O. kisutch*) salmon subjected to regimes of constant or changing temperature and day length. - Can. J. Zool. 56: 2413-2421.
- Clarke, W.C., Shelbourne, J.E. & Brett, J.R. 1981. Effect of artificial photoperiod cycles, temperature, and salinity on growth and smolting in underyearling coho (*Oncorhynchus kisutch*), chinook (*O. tshawytscha*) and sockeye (*O. nerka*) salmon. - Aquaculture 22: 105-116.
- Collie, N.J., Bolton, J.P., Kawachi, H. & Hirano, T. 1989. Survival of salmonids in seawater and the time-frame of growth hormone. - Fish Physiol. Biochem. 7: 315-321.
- Craig, J.F. 1982. A note on growth and mortality of trout, *Salmo trutta* L., in streams of Windermere. - J. Fish Biol. 20: 423-429.
- Crisp, D.T. 1989. Some impacts of human activities on trout, *Salmo trutta*, populations. - Freshw. Biol. 21: 21-33.
- Cross, T.F., Mills, C.P.R. & de Courcy Williams, M. 1992. An intensive study of allozyme variation in freshwater resident and anadromous trout, *Salmo trutta* L., in western Ireland. - J. Fish Biol. 40: 25-32.
- Dahl, K. 1910. Alder og vekst hos laks og ørret belyst ved studier av deres skæl. Norway. Kristiania.
- Davis, J.C. 1975. Minimal dissolved oxygen requirements of aquatic life with emphasis on Canadian species: a review. - J. Fish. Res. Bd. Can. 32: 2295-2332.
- Dellefors, C. & Faremo, U. 1988. Early sexual maturation in males of wild sea trout, *Salmo trutta* L., inhibits smoltification. - J. Fish Biol. 33: 741-749.
- Dickhoff, W.W. & Sullivan, C.V. 1987. Involvement of the thyroid gland in smoltification, with special reference to metabolic and developmental processes. - Am. Fish. Soc. Symp. 1: 197-210.
- Dickhoff, W.W., Folmar, L.C. & Gorbman, A. 1978. Changes in plasma thyroxine during smoltification of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. - Gen. Comp. Endocrinol. 36: 229-232.
- Dieperink, C. 1988. Sea Trout in River Tred Å. - Cand. scient. opgave, Universitetet i Århus, Danmark.
- Dill, L.M. 1983. Adaptive flexibility in the foraging behaviour of fishes. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 398-408.
- Duston, J. 1993. Effects of dietary betaine and sodium chloride on the seawater adaptation of Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.). - Comp. Biochem. Physiol. 105 A: 673-677.
- Duston, J. & Saunders, R.L. 1990. Control of the timing of smoltification in Atlantic salmon: endogenous rhythms and environmental factors. - Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1761: 99-106.
- Duston, J., Saunders, R.L. & Know, D.E. 1991. Effects of increases in freshwater temperatures on loss of smolt characteristics in Atlantic salmon (*Salmo salar*). - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48: 164-169.
- Egglshaw, H.J. & Shackley, P.E. 1977. Growth, survival and production of juvenile salmon and trout in a Scottish stream, 1966-1975. - J. Fish Biol. 11: 647-672.
- Elliott, J.M. 1981. Some aspects of thermal stress on freshwater teleosts. - I Pickering, A.D., red. Stress and fish. Academic Press, London. s 209-245.
- Elliott, J.M. 1982. The effects of temperature and ration size on growth and energetics of salmonids in captivity. - Comp. Biochem. Physiol. 73: 81-91.
- Elliott, J.M. 1985. Growth, size, biomass and production for different life-stages of migratory trout *Salmo trutta* in a Lake District stream, 1966-83. - J. Anim. Ecol. 54: 985-1001.
- Elliott, J.M. 1994. Quantitative ecology and the brown trout. Oxford University Press, Oxford.
- Evans, D. H. 1979. Fish. - I Maloiy, G. M. O., red. Osmotic and ionic regulation in animals, Vol 1. Academic Press, New York. s. 304-390.
- Evans, D. H. 1984. The roles of gill permeability and transport mechanisms in euryhalinity. - I Hoar, W. S. & Randall, D. J., red. Fish physiology, Vol 10B. Academic Press, New York. s. 239-283.
- Ewing, R.D., Hemmingsen, A.R., Evenson, A.D. & Lindsay, R.L. 1985. Gill (Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>)-ATPase activity and plasma thyroxine concentrations do not predict time of release of hatchery coho *Oncorhynchus kisutch* and chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* for maximum adult returns. - Aquaculture 45: 359-373.
- Fahy, E. 1983. Food and gut parasite burden of migratory trout *Salmo trutta* L. in the sea. - Ir. Nat. J. 21: 11-18.

- Faure, A. 1991. La Truite Fario, vers une filiere salmonicole marine a la francaise? - Aqua. Revue 35: 7-13.
- Finstad, B. in prep. Migration, growth and survival of sea trout (*Salmo trutta* L.) in Finnmark, northern Norway.
- Finstad, B. & Heggberget, T.G. 1995. Seawater tolerance, growth and recapture rates of wild and hatchery-reared Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.). - Nordic J. Freshw. Res.: i trykken.
- Finstad, B. & Iversen, M. 1995. Testing av smoltkvaliteten hos laks og sjøørret på smoltproduksjonsanleggene i Eidfjord, Eikesdalen og Lundamo. - NINA Oppdragsmelding 341: 1-21.
- Fleming, I.A. & Gross, M.R. 1991. Latitudinal clines: a trade-off between egg number and size in Pacific salmon. - Ecology 71: 1-11.
- 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. 1994. Bioenergetics in ecological and life history studies of fishes. Dr. scient. avhandling, Universitetet i Trondheim, Trondheim.
- Forseth, T. & Jonsson, B. 1994. The growth and food ration of piscivorous brown trout (*Salmo trutta*). - Func. Ecol. 8: 171-177.
- Foskett, J. K., Bern, H. A., Machen, T. E. & Conner, M. 1983. Chloride cells and the hormonal control of teleost fish osmoregulation. - J. Exp. Biol. 106: 255-281.
- Frost, W.E. & Brown, M.E. 1967. The trout. Collins, London.
- Gordon, M.S. 1959a. Ionic regulation in brown trout. - J. Exp. Biol. 36: 227-252.
- Gordon, M.S. 1959b. Osmotic and ionic regulation in Scottish brown trout and sea trout (*Salmo trutta* L.). J. Exp. Biol. 36: 252-260.
- Gross, M.R. 1985. Disruptive selection for alternative life histories in salmon. - Nature, Lond., 313: 47-48.
- Grønvik, S. & Klemetsen, A. 1987. Marine food and diet overlap of co-occurring Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.), brown trout *Salmo trutta* L. and Atlantic salmon *S. salar* L. off Senja, N. Norway. - Polar Biol. 7: 173-177.
- Günther, A. 1866. Catalogue of the physostomi in the collection of the British Museum. British Museum, London.
- Halvorsen, M. & Stabell, O.B. 1990. Homing behavior of displaced stream-dwelling brown trout. - Anim. Behav. 39: 1089-1097.
- Hamley, J.M. & Regier, H.A. 1973. Direct estimates of gillnet selectivity to walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). - J. Fish. Res. Bd. Can. 30: 817-830.
- Hamor, T. & Garside, E.T. 1975. Regulation of oxygen consumption by incident illumination in embryonated ova of Atlantic salmon *Salmo salar* L. - Comp. Biochem. Physiol. 52A: 277-280.
- Hamor, T. & Garside, E.T. 1976. Developmental rates of embryos of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in response to various levels of temperature, dissolved oxygen and water exchange. - Can. J. Zool. 54: 1912-1917.
- 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. 1986. Salmon ranching experiments in the River Imsa: effects of day and night release and of sea-water adaptation on recapture-rate of adults. - Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm 63: 17-25.
- Hansen, L.P. & Jonsson, B. 1989. Salmon ranching experiments in the River Imsa: return of different stocks to the fishery and to River Imsa. - I De Pauw, N., Jaspers, E., Ackefors, H. & Wilkins, N., red. Aquaculture - a biotechnology in progress. European Aquaculture Society, Bredene. s. 445-452.
- Hansen, L.P. & Lea, T.B. 1982. Tagging and release of Atlantic salmon smolts (*Salmo salar* L.) in the River Rana, northern Norway. - Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm 60: 31-38.
- 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*). - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46: 410-415.
- Haraldstad, Ø. & Jonsson, B. 1983. Age and sex segregation in habitat utilization by brown trout in a Norwegian lake. - Trans. Am. Fish. Soc. 112: 27-37.
- Harris, G.S. 1970. Some aspects of the biology of Welsh sea trout (*Salmo trutta* L.). Ph.D. Thesis, Liverpool University, Liverpool.
- Heggberget, T.G., Johnsen, B.O., Hindar, K., Jonsson, B., Hansen, L.P., Hvidsten, N.A. & Jensen, A.J. 1993. Interactions between wild and cultured salmon: a review of the Norwegian experience. - Fish. Res. 18: 123-146.
- Heggberget, T.G., Staurnes, M., Strand, R. & Husby, J. 1992. Smoltifisering hos laksefisk. - NINA Forskningsrapport 31: 1-42.
- Heggenes, J., Krog, O.M., Lindås, O.R., Dokk, J.G. & Bremnes, T. 1993. Homeostatic behavioural responses in a changing environment: brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal during winter. - J. Anim. Ecol. 62: 295-308.
- Hesthagen, T. & Garnås, E. 1986. Migration of Atlantic salmon in River Orkla of central Norway in relation to management of a hydroelectric station. - N. Am. J. Fish. Managem. 6: 376-382.
- Hesthagen, T., Larsen, B.M., Berger, H.M., Saksgård, R. & Lierhagen, S. 1992. Betydningen av kalsium for tettheten av aureunger i bekker i tre forsuredde vassdrag. - NINA Forskningsrapport 025: 1-24.
- Hindar, K., Jonsson, B., Ryman, N. & Ståhl, G. 1991. Genetic relationships among landlocked, resident, and anadromous brown trout, *Salmo trutta* L. - Heredity 66: 83-91.
- Hirano, T. 1986. The spectrum of prolactin action in teleosts. - Prog. Clin. Biol. Res. 205: 53-74.
- Hoar, W.S. 1939. The thyroid gland of Atlantic salmon. - J. Morphol. 65: 257-295.
- Hoar, W.S. 1976. Smolt transformation: evolution, behaviour, and physiology. - J. Fish. Res. Bd. Can. 33: 1233-1252.
- Hoar, W.S. 1988. The physiology of smolting salmonids. - I Hoar, W.S. & Randall, D.J., red. Fish physiology: The physiology of developing fish. Viviparity and posthatching juveniles, Vol. 11B. Academic Press, New York. s. 275-343.
- Holmes, R.M. 1961. Kidney function in migrating salmonids. - Rep. Challenger. Soc. 3: 23-28.
- Humpesch, U.H. 1985. Is there an optimum temperature for hatching success of salmonids and grayling eggs? - Ost. Fisch. 38: 273-279.

- Hutchings, J.A. & Myers, R.A. 1988. Mating success of alternative maturation phenotypes in Atlantic salmon, *Salmo salar*. - *Oecologia* 75: 169-174.
- Hvidsten, N.A. & Lund, R.A. 1988. Predation on hatchery-reared and wild smolts of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the estuary of River Orkla, Norway. - *J. Fish Biol.* 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. - *J. Fish Biol.* 30: 273-280.
- Høgstrand, C. & Haux, C. 1985. Evaluation of the sea-water challenge test on sea trout, *Salmo trutta*. - *Comp. Biochem. Physiol.* 82A: 261-266.
- Jensen, K.W. 1968. Seatrout (*Salmo trutta* L.) of the River Istra, western Norway. - *Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm* 48: 187-213.
- Johnston, C.E. & Eales, J.G. 1967. Purines in the integument of Atlantic salmon (*Salmo salar*) at parr-smolt transformation. - *J. Fish. Res. Bd. Can.* 24: 953-964.
- Johnston, C. E. & Eales, J. G. 1970. Influence of body size on silvering of Atlantic salmon (*Salmo salar*) during parr-smolt transformation. - *J. Fish. Res. Bd. Can.* 24: 955-964.
- Jonsson, B. 1985. Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. - *Trans. Am. Fish. Soc.* 114: 182-194.
- Jonsson, B. 1989. Life history and habitat use of Norwegian brown trout (*Salmo trutta*). - *Freshw. Biol.* 21: 71-86.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 1993. Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. - *Rev. Fish Biol. Fish.* 3: 348-365.
- Jonsson, B. & L'Abée-Lund, J.H. 1993. Latitudinal clines in life-history variables of anadromous brown trout in Europe. - *J. Fish Biol.* 43 (Suppl. A): 1-16.
- Jonsson, B. & Ruud-Hansen, J. 1985. Water temperature as the primary influence on timing of seaward migrations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 593-595.
- Jonsson, B. & Sandlund, O.T. 1979. Environmental factors and life histories of isolated river stocks of brown trout (*Salmo trutta* m. *farjo*) in Søre Osa river system, Norway. - *Envir. Biol. Fishes* 4: 43-54.
- Jonsson, B., Hindar, K. & Northcote, T.G. 1984. Optimal age at sexual maturity of sympatric and experimentally allopatric cutthroat trout and Dolly Varden charr. - *Oecologia* 61: 319-325.
- Jonsson, B., Jonsson, N. & Hansen L.P. 1991a. Differences in life history and migratory behaviour between wild and hatchery reared Atlantic salmon in nature. - *Aquaculture* 98: 69-78.
- Jonsson, N. 1991. Influence of water flow, water temperature and light on fish migration in rivers. - *Nordic J. Freshw. Res.* 66: 20-35.
- Jonsson, N., Hansen, L.P. & Jonsson, B. 1991b. Variation in age, size and repeat spawning of adult Atlantic salmon in relation to river discharge. - *J. Anim. Ecol.* 60: 937-947.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L.P. 1990. Partial segregation in the timing of migration of Atlantic salmon of different ages. - *Anim. Behav.* 40: 313-321.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L.P. 1994a. Sea-ranching of brown trout, *Salmo trutta* L. - *Fish. Mgmt. Ecol.* 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*. - *J. Fish Biol.* 44: 973-981.
- Jonsson, N., Jonsson, B., Aass, P. & Hansen, L.P. 1995. Brown trout *Salmo trutta* released to support recreational fishing in a Norwegian fjord. - *J. Fish Biol.* 46: 70-84.
- Jungwirth, M. & Winkler, H. 1984. The temperature dependence of embryonic development of grayling (*Thymallus thymallus*), Danube salmon (*Hucho hucho*), Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta fario*). - *Aquaculture* 38, 315-327.
- Kavaliers, M. 1980. The pineal organ and circadian rhythms of fishes. - I Ali, M. A., red. *Environmental physiology of fishes*. Plenum Press, New York. s. 631-645.
- Komourdjian, M.P., Saunders, R.L. & Fenwick, J.C. 1976a. Evidence for the role of growth hormone as a part of a "light pituitary axis" in growth and smoltification of Atlantic salmon *Salmo salar*. - *Can. J. Zool.* 54:544-551.
- Komourdjian, M.P., Saunders, R.L. & Fenwick, J.C. 1976b. The effect of porcine somatotropin on growth and survival in seawater of Atlantic salmon *Salmo salar* parr. - *Can. J. Zool.* 54: 531-535.
- L'Abée-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*). - *J. Anim. Ecol.* 58: 525-542.
- Langdon, J.S. 1985. Smoltification physiology in the culture of salmonids. - I Muir, J.F. & Roberts, R.J., red. *Recent advances in aquaculture*, Vol. 2. Croom Helm, London. s. 79-118.
- Lahlou, B., Crenesse, D., Bensahla-Talet, A. & Porthe-Nibelle, J. 1975. Adaptation de la truite d'élevage à l'eau de mer. Effets sur les concentrations plasmatiques, les échanges branchiaux et le transport intestinal du sodium. - *J. Physiol.* 70: 593-603.
- Le Cren, E.D. 1985. The biology of the sea trout. Atlantic Salmon Trust, Pitlochry.
- Long, C.W., McComas, J.R. & Monk, B.H. 1977. Use of salt (NaCl) water to reduce mortality of chinook salmon smolts, *Oncorhynchus tshawytscha*, during handling and hauling. - *Mar. Fish. Rev.* 39: 6-9.
- Loretz, C.A. & Bern, H.A. 1982. Prolactin and osmoregulation in vertebrates. An update. - *Neuroendocrinology* 35: 292-304.
- Lund, R.A. & Hansen, L.P. 1992. Exploitation pattern and migration of the anadromous brown trout, *Salmo trutta* L., from the River Gjengedal, western Norway. - *Fauna norv. Serie A* 13: 29-34.
- Lundqvist, H. 1983. Precocious sexual maturation and smolting in Baltic salmon (*Salmo salar* L.): Photoperiodic synchronization and adaptive significance of annual biological cycles. - Fil. dr. avhandling, Universitetet i Umeå, Umeå, Sverige.
- McCormick, S. D. & Saunders, R. L. 1987. Preparatory physiological adaptations for marine life of salmonides: osmoregulation, growth, and metabolism. - *Am. Fish. Soc. Symp.* 1: 211-229.
- MacCrimmon, H.R. & Marshall, T.L. 1968. World distribution of brown trout, *Salmo trutta* - *J. Fish. Res. Bd. Can.* 25: 2527-2548.

- Madsen, S.S. 1990. The role of cortisol and growth hormone in seawater adaptation and development of hypoosmoregulatory mechanisms in sea trout parr (*Salmo trutta trutta*). Gen. Comp. Endocrinol. 79: 1-11.
- Magurran, A.E. 1986. Individual differences in fish behaviour. - I Pitcher, T.J., red. The behaviour of teleost fishes. Croom Helm, London. s. 338-365.
- Mazeaud, M.M., Mazeaud, F. & Donaldson, E.M. 1977. Primary and secondary effects of stress in fish: some new data with a general review. - Trans. Am. Fish. Soc. 106: 201-212.
- Metcalfe, N.B. & Thorpe, J.E. 1990. Determinants of geographical variation in the age of seaward-migrating salmon, *Salmo salar*. - J. Anim. Ecol. 59: 135-145.
- Mills, D. 1971. Salmon and trout: a resource, its ecology, conservation and management. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Moore, A. & Potter, E.C.E. 1994. The movement of wild sea trout, *Salmo trutta* L., smolts through a river estuary. - Fish. Managem. Ecol. 1: 1-14.
- Moore-Ede, M. C., Sulzman, F. M. & Fuller, C. A. 1982. The clocks that time us. Harvard University Press, London.
- Møkkelgjerd, P.I., Jensen, A.J. & Johnsen, B.O. 1993. Merkinger av sjøaure i Aurlandsvassdraget 1949-70. - NINA Forskningsrapport 43: 1-15.
- Nelson, J.S. 1994. Fishes of the world. John Wiley & Sons, Inc, New York.
- Nichols, D.J. & Weisbart, M. 1985. Cortisol dynamics during seawater adaptation of Atlantic salmon *Salmo salar*. - Am. J. Physiol. 248: R651-R659.
- Nordeng, H. 1977. A pheromone hypothesis for homeward migration in anadromous salmonids. - Oikos 28: 155-159.
- Nordeng, H. 1983. Solution to the 'char problem' based on Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Norway. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 1372-1387.
- Näslund, I. 1993. Migratory behaviour of brown trout, *Salmo trutta* L.: importance of genetic and environmental influences. - Ecol. Freshw. Fish. 2: 51-57.
- Parker, N.C. 1984. Chronobiologic approach to aquaculture. - Trans. Am. Fish. Soc. 115: 545-552.
- Parry, G. 1960. The development of salinity tolerance in the salmon, *Salmo salar* (L.), and some related species. - J. Exp. Biol. 37: 425-434.
- Payan, P. & Girard, J. P. 1984. Branchial ion movements in teleost: the role of respiratory and chloride cells. - I Hoar, W. S. & Randall, D. J., red. Fish physiology, Vol. 10B. Academic Press, New York. s. 39-63.
- Pemberton, R. 1976a. Sea trout in the North Argyll sea lochs, population, distribution and movements. - J. Fish Biol. 9: 157-179.
- Pemberton, R. 1976b. Sea trout in North Argyll sea lochs: 2. Diet. - J. Fish Biol. 9: 195-208.
- Pethon, P. 1987. Salinitetsmålinger i Drammensfjorden og Oslofjorden høsten 1987. - Direktoratet for naturforvaltning, Teknisk notat 1: 1-16.
- Piggins, D.L. 1964. The results of tagging sea trout kelts during 1962 and 1963. - Rep. Salmon Res. Trust Ireland 9: 25-31.
- Piggins, D.L. 1968. An analysis of recapture data from tagged sea trout kelts 1960/1966. - Rep. 1967 Sal. Res. Trust. Ireland Inc, Appendix 3: 38-48.
- Poston, H.A. 1978. Neuroendocrine mediation of photoperiod and other environmental influences on physiological responses in salmonids: a review. - Tech. Pap. U.S. Fish. Wild. Serv. 96: 1-14.
- Potter, E.C.E. 1985. Growth and survival of sea trout (*Salmo trutta* L.) in the sea. - Proc. 4th British Freshw. Fish Conf.: 91-98.
- Prunet, P. & Boeuf, G. 1985. Plasma prolactin level during transfer of rainbow trout *Salmo gairdneri* and Atlantic salmon *Salmo salar* from freshwater to seawater. - Aquaculture 45: 167-176.
- Prunet, P. & Boeuf, G. 1989. Plasma prolactin levels during smolting in Atlantic salmon, *Salmo salar*. - Aquaculture 82: 297-305.
- Quillet, E., Chevassus, B. & Krieg, F. 1986. Etude des possibilités de transfert automnal en mer de juveniles de truite fario (*Salmo trutta*). - Bull. Fr. Peche. Piscic. 303: 125-133.
- Quillet, E., Chevassus, B. & Krieg, F. 1987. Characterization of auto- and allotriploid salmonids for rearing in seawater cages. I Tiews, K., red. Proc. World. Symp. on Selection, Hybridization and Genetic Engineering in Aquaculture, Bordeaux, France, 27-30 May 1987. Vol. II. Berlin. s. 239-252.
- Rankin, J.C. & Bolis, L. 1984. Hormonal control of water movement across the gills. - I Hoar, W.S. & Randall, D.J., red. Fish physiology, Vol. 10B. Academic Press, New York. s. 177-201.
- Rasmussen, G. 1986. The population dynamics of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to year-class size. - Pol. Arch. Hydrobiol. 33: 489-508.
- Richman, N.H. & Zaugg, W.S. 1987. Effects of cortisol and growth hormone on osmoregulation in pre- and desmoltified coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). - Gen. Comp. Endocrinol. 65: 189-198.
- Robertson, O.H. 1949. Production of the silvery smolt stage in rainbow trout by intramuscular injection of mammalian thyroid extract and thyrotropic hormone. - J. Exp. Zool. 110: 337-355.
- Rosseland, B.O. & Skogheim, O.K. 1984. A comparative study on salmonid fish species in acid aluminium-rich water. II. Physiological stress and mortality of one and two year old fish. - Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm 61: 186-194.
- Rounsefell, G.A. 1958. Factors causing decline in sockeye salmon of Karluk River, Alaska. - U.S. Fish Wildl. Serv, Fish. Bull. 58: 83-169.
- Sambrook, H. 1983. Homing of sea trout in the River Fowey catchment, Cornwall. - Proc. 3rd Br. Freshw. Fish. Conf.: 30-40.
- Sanford, C.P.J. 1990. The phylogenetic relationships of salmonid fishes. - Bull. British Museum (Nat. Hist.) 56: 145-153.
- Saunders, R.L., & E.B. Henderson. 1970. Influence of photoperiod on smolt development and growth of Atlantic salmon (*Salmo salar*). - J. Fish. Res. Bd. Can. 27: 1295-1311.
- Schei, T.A. & Jonsson, B. 1989. Habitat use of lake-feeding, allopatric brown trout in Lake Oppheimsvatnet, Norway. - I Brannon, E. & Jonsson, B., red. Proc. Salmonid Migration and Distribution Symp., Trondheim, June 23-25, 1987. School of Fisheries, University of Washington, Seattle. s. 156-168.



- Schroder, S.L. 1982. The influence of intersexual competition on the distribution of chum salmon in experimental stream. - I Brannon, E. & Salo, E.O., red. Proc. Salmon and Trout Migratory Behav. Symp. University Washington Press, Seattle. s. 275-285.
- Sheridan, M.A. 1986. Effects of thyroxin, cortisol, growth hormone, and prolactin on lipid metabolism of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, during smoltification. - Gen. Comp. Endocrinol. 64: 220-238.
- Sigholt, T. & Finstad, B. 1990. Effect of low temperature on seawater tolerance in Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. - Aquaculture 84: 167-172.
- Skrochowska, S. 1969. Migrations of the sea-trout (*Salmo trutta* L.), brown trout (*Salmo trutta* m. *fario* L.) and their crosses. - Pol. Arch. Hydrobiol. 16: 125-192.
- Smith, G.R. & Stearley, R.F. 1989. The classification and scientific names of rainbow and cutthroat trouts. - Fisheries 14: 4-10.
- Smith, L. S. 1982. Decreased swimming performance as a necessary component of the smolt migration in salmon in the Columbia river. - Aquaculture 28: 153-162.
- Soivio, A., Muona, M. & Virtanen, E. 1989a. Temperature and daylengths as regulators of smolting in cultured Baltic salmon, *Salmo salar*. - Aquaculture 82: 137-145.
- Soivio, A., Muona, M. & Virtanen, E. 1989b. Smolting of two populations of *Salmo trutta*. - Aquaculture 82: 147-153.
- Soivio, A. Virtanen, E. & Mouna, M. 1988. Desmoltification of heat-accelerated Baltic salmon (*Salmo salar*) in brackish water. - Aquaculture 71: 89-97.
- Solomon, D.J. 1978. Migration of smolts of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and sea trout (*Salmo trutta* L.) in a chalk stream. - Envir. Biol. Fishes 3: 223-229.
- Specker, J. 1982. Interrenal function and smoltification. - Aquaculture 28: 59-66.
- Staurnes, M. & Finstad, B. 1993. Saltanrikt smoltfor øker sjøvannstoleransen hos røyesmolt. - Akvanomen 1: 10-11.
- Staurnes, M. & Måsøval, K. 1991. Smoltifiseringsfysiologi. - I Wathne, E., red. Smoltkompendiet. Norske Felleskjøp. s.13-38.
- Staurnes, M., Sigholt, T. & Reite, O. B. 1992. Smoltifisering. - I Døving, K. & Reimers, E., red. Fiskens fysiologi. John Grieg Forslag, Stavanger. s. 308-317.
- Strand, R. & Finstad, B. 1995. Smoltproduksjonsforsøk med laks. - NINA Oppdragsmelding 330: 1-16.
- Sundal, K. 1991. Sjøvandring hos sjøørret. - Hovedfagsoppgave i zoologi, Universitetet i Trondheim, Trondheim.
- Svärdson, G. & Anheden, H. 1963. Sex ratio and descent in the trout of Verkeä. - Svensk Fisk. Tidsk. 12: 165-169.
- Symons, P. E. K. 1976. Behaviour and growth of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*), and three competitors at two stream velocities. - J. Fish. Res. Bd. Can. 33: 2766-2773.
- Tanguy, J.M. 1993. La smoltification de la truite de mer (*Salmo trutta* L.): caracterisation eco-physiologique des juveniles en milieu controle et en milieu naturel. - Ph.D. thesis, Ecole Nationale Superieure Agronomique, Rennes, France.
- Tanguy, J.M., Ombredane, D., Bagliniere, J.L. & Prunet, P. 1994. Aspects of parr-smolt transformation in anadromous and resident forms of brown trout (*Salmo trutta*) in comparison with Atlantic salmon (*Salmo salar*). - Aquaculture 121: 51-63.
- Taugbøl, T. 1994. Mjøsørreten. - Fauna 47: 60-65.
- Thorpe, J.E. 1986. Age at first maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*: freshwater period influences and conflicts with smolting. - Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 89: 7-14.
- Thorpe, J.E. 1987. Smolting versus residency: developmental conflict in salmonids. - Am. Fish. Soc. Symp. 1: 244-252.
- Tuff-Carlsen, K. 1994. Tid på døgnet for vandring hos anadrom røye (*Salvelinus alpinus*), ørret (*Salmo trutta*) og laks (*S. salar*) i Halselva, Finnmark. - Hovedfagsoppgave i ferskvannskologi, Universitetet i Trondheim, Trondheim.
- Turnpenny, A.W.H. & Williams, R. 1980. Effects of sedimentation on the gravels of an industrial river system. - J. Fish Biol. 17: 681-693.
- Ugedal, O., Damsgård, B. & Mortensen, A. in prep. "Vandringslyst" og smoltifisering hos sjøørret. - Rapport, Høgskolen i Finnmark.
- Wagner, H.H. 1974. Photoperiod and temperature regulation of smolting in steelhead trout (*Salmo gairdneri*). - Can. J. Zool. 52: 219-234.
- Wagner, H.H., Conte, F.P. & Fessler, J.L. 1969. Development of osmotic and ionic regulation in two races of chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha*. - Comp. Biochem. Physiol. 29: 325-341.
- Wedemeyer, G. 1972. Some physiological consequences of handling stress in the juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*). - J. Fish. Res. Bd. Can. 29: 1780-1783.
- Wedemeyer, G. & Wood, J. 1974. Stress as a predisposing factor in fish diseases. - U.S. Fish Wildl. Serv. Fish Dis. Leaflet. 38: 1-8.
- Wedemeyer, G.A., Saunders, R.L., & Clarke, W.C. 1980. Environmental factors affecting smoltification and early marine survival of anadromous salmonids. - Mar. Fish. Rev. 42: 1-14.
- Went, A.E.J. 1962. Irish sea trout, a review of investigation to date. - Scient. Proc. R. Dubl. Soc. 1A: 265-296.
- Young, G., Björnsson, B. Th., Prunet, P., Lin, R.J. & Bern, H.A. 1989. Smoltification and seawater adaptation in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*): plasma prolactin, growth hormone, thyroid hormones, and cortisol. - Gen. Comp. Endocrinol. 74: 335-345.
- Youngson, A.F., Hansen, L.P., Jonsson, B. & Næsje, T.F. 1989. Effects of exogenous thyroxine or prior exposure to raised water-flow on the downstream movement of hatchery-reared Atlantic salmon smolts. - J. Fish Biol. 34: 791-797.
- Zaugg, W.S. & McLain, L.R. 1969. Inorganic salt effects on growth, salt water adaptation, and gill ATPase of Pacific salmon. - I Neuhaus, O.W. & Halver, J.E., red. Fish in research. Academic Press, New York. s. 293-306.
- Zaugg, W.S. & McLain, L.R. 1972. Changes in gill ATPase activity associated with parr smolt transformation in steelhead trout *Salmo gairdneri*, coho *Oncorhynchus kisutch*, and spring chinook salmon *O. tshawytscha*. - J. Fish. Res. Bd. Can. 29: 167-171.
- Zaugg, W.S., Prentice, E.F. & Waknitz, F.N. 1985. Importance of river migration to the development of seawater tolerance in Columbia River anadromous salmonids. - Aquaculture 51: 33-47.
- Økland, F., Jonsson, B., Jensen, A. & Hansen, L.P. 1993. Is there a threshold size regulating seaward migration of brown trout and Atlantic salmon? - J. Fish Biol. 42: 541-550.

ISSN 0805-469X  
ISBN 82-426-0568-8

006

*NINA*  
*FAGRAPPORT*

NINA Hovedkontor  
Tungasletta 2  
7005 TRONDHEIM  
Telefon: 73 58 05 00  
Telefax: 73 91 54 33

**NINA**  
**Norsk institutt**  
**for naturforskning**